

КИЇВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ ТАРАСА ШЕВЧЕНКА

**ПРАЦІ
ЗООЛОГІЧНОГО
МУЗЕЮ**

**КИЇВСЬКОГО
НАЦІОНАЛЬНОГО УНІВЕРСИТЕТУ
ІМЕНІ ТАРАСА ШЕВЧЕНКА**

ТОМ 4

2006



Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Зоологічний музей,
вул. Володимирська, 60, 01033, Київ, Україна

КЛАСИФІКАЦІЯ СУЧАСНИХ ПЛАЦЕНТАРНИХ ССАВЦІВ (EUTHERIA): СТАН І ПРОБЛЕМИ

Классификация современных плацентарных млекопитающих (Eutheria): состояние и проблемы. Зыков А. – Дан обзор современных классификационных систем плацентарных млекопитающих, основанных на морфологических и молекулярных данных.

Classification of recent placental mammals (Eutheria): status and problems. Zykov A. – Review of recent placental mammals classification systems based on morphological and molecular data was made.

Побудова філогенетичної системи рослинного й тваринного світу є головною метою біологічної систематики. Особливе значення має вивчення макросистем таких великих та важливих для людини груп, як клас ссавців.

Сучасні ссавці з позиції систематики належать до найбільш вивчених груп тваринного світу. Існуючі уявлення, що найбільш суттєві відкриття в систематиці ссавців уже зроблені й можливі лише деякі зміни, які стосуються уточнення таксономічного статусу окремих видів та родів, є помилковими. За останні роки описано десятки нових видів, нові роди ссавців, переважно, із тропічних регіонів Африки, Південної Америки, Південно-Східної Азії. Нові види знаходять і в помірних широтах Євразії. Із даного регіону в ХХІ ст. описано нові види мишоподібних хом'ячків (*Calomyscus*) [4], сірих полівок (*Microtus*) [11], снігових полівок (*Chionomys*) [2] та деяких інших груп дрібних ссавців. Справжньою сенсацією останніх років став опис нової родини гризунів – лаоських скельних щурів (*Laonastidae*) із Південно-Східної Азії [14].

У систематиці ссавців, починаючи з 30–40 рр. ХХ ст., домінували погляди, розроблені школою еволюційної систематики ссавців Дж. Сімпсона [23]. Накопичення нових даних із морфології та палеонтології у другій половині ХХ ст., та, головне, зміни в поглядах

щодо поняття монофілії, стимулювало розвиток нового напрямку досліджень – кладистичної систематики [16; 19; 20].

Використання кладистичного аналізу дозволило відкрити невідомі раніше філогенетичні зв'язки між таксонами різного рангу, змінило традиційні уявлення щодо числа, складу цілих рядів та надрядних угруповань. Так, сумчасті (Marsupialia), яких традиційно розглядали в складі одного ряду, були розподілені на 5–7 рядів. Ряд ластоногих (Pennipedia) у кладистичних системах ссавців взагалі відсутній; різні його родини зближуються із найбільш спорідненими їм родинами з ряду хижих (Carnivora).

Видана наприкінці ХХ ст. нова класифікація ссавців М. Маккени [17] була покликана замінити систему Сімпсона. Незважаючи на суттєві розбіжності в поглядах прихильників шкіл еволюційної та кладистичної систематики ссавців, між ними є багато спільного. Основою класифікаційних схем еволюційної та кладистичної систематики є дані морфологічних досліджень викопних та сучасних ссавців. Збігаються погляди прихильників обох напрямів на місце Xenarthra в системі (найбільш відокремлена група Eutheria), об'єднання більшості сучасних рядів у надрядні групи (клади) – Archonta, Anagalida, Ungulata [20; 22] тощо.

Як приклад сучасної кладистичної системи нижче надано класифікацію сучасних плацентарних ссавців на рівні вище роду за І. Павліновим [5] з авторськими доповненнями та уточненнями, які відбулися за останні роки.

Інфраклас Eutheria (= Placentalia): Плацентарні

Легіон Edentata

Ряд Xenarthra: Неповнозубі

Родина Megalonychidae: Двопалі лінивці

Родина Bradypodidae: Трипалі лінивці

Родина Myrmecophagidae: Мурахойдові

Родина Dasypodidae: Броненосцеві

Ряд Pholidota: Ящери

Родина Manidae: Панголінові

Легіон Epitheria

Когорта Insectivora

Ряд Chrysochloridea: Златокроти

Родина Chrysochloridae: Златокротові

Ряд Lipothyphla (= Eulipothyphla): Комахоїдні

Підряд Erinaceomorpha

Родина Erinaceidae: Їжакові

Підряд Soricomorpha

Надродина Tenrecoidea

Родина Tenrecidae: Тенрекові

Надродина Soricidea

Родина + Nesophontidae

Родина Solenodontidae: Щілинозубові

Родина Soricidae: Землерийкові

Родина Talpidae: Кротові

Когорта Archonta

Ряд Scandentia: Тупаї

Родина Tupaiidae: Тупайєві

Ряд Primates: Примати

Підряд Strepsirrhini

Надродина Lemuroidea

Родина Cheirogaleidae: Карликові лемури

Родина Lemuridae: Лемурові

Родина Indridae: Індієві

Надродина Daubentoniidea

Родина Daubentoniidae: Руконіжкові

Надродина Loroidea

Родина Lorisidae: Лорієві

Родина Galagidae: Галагові

Підряд Haplorrhini

Інфраряд Tarsiiformes

- Родина Tarsiidae:** Довгоп'яткові
- Инфраряд Simiiae
- Родина Callithrichidae:** Ігрункові
- Родина Cebidae:** Капуцинові
- Родина Nyctipithecidae:** Мірікінові
- Родина Pitheciidae:** Сакові
- Родина Atelidae:** Коатові
- Инфраряд Catarrhini
- Надродина Cercopithecoidea
- Родина Cercopithecidae:** Мартишкові
- Надродина Hominoidea
- Родина Hylobatidae:** Гібонові
- Родина Hominidae:** Людиноподібні
- Ряд Dermoptera:** Шерстокрили
- Родина Sukocephalidae:** Шерстокрилові
- Ряд Chiroptera:** Рукокрилі
- Підряд Macrochiroptera
- Родина Pteropodidae:** Криланові
- Підряд Microchiroptera
- Родина Emballonuridae:** Мішкокрилові
- Надродина Rhynopomatoidea
- Родина Rhinopomatidae:** Мишохвостові
- Родина Craseonycteridae:** Кажани-джмелі
- Надродина Rhinolophoidea
- Родина Megadermatidae:** Псевдовампірові
- Родина Nycteridae:** Щілиномордові
- Родина Rhinolophidae:** Підковоносові
- Надродина Noctilionoidea
- Родина Mystacinidae:** Вусані
- Родина Noctilionidae:** Зайцегубові
- Родина Mormoopidae:** Окулярні листконоси
- Родина Phyllostomidae:** Листконосові
- Надродина Nataloidea
- Родина Natalidae:** Воронковухові
- Родина Furipteridae:** Безпали
- Родина Thyropteridae:** Присосконоги
американські

Родина Myzopodidae: Присосконоги мадагаскарські

Надродина Vespertilionoidea

Родина Vespertilionidae: Кажанові

Родина Molossidae: Бульдогові

Когорта Anagalida

Ряд Macroscelidea: Слонячі стрибунчики

Родина Macroscelididae: Слонячі стрибунчики

Надряд Glires

Ряд Lagomorpha: Зайцеподібні

Родина Ochotonidae: Пищухові

Родина Leporidae: Зайцеві

Ряд Rodentia: Гризуни

Підряд Sciuroomorpha

Надродина Aplodontoidea

Родина Aplodontidae: Аплодонтові

Надродина Sciuroidea

Родина Sciuridae: Білячі

Надродина Castoridea

Родина Castoridae: Боброві

Надродина Geomyoidea

Родина Geomyidae: Гоферові

Родина Heteromyidae: Кенгурові стрибуни

Підряд Muomorpha

Надродина Dipodoidea

Родина Sminthidae: Мишівкові

Родина Zapodidae: Напівтушканові

Родина Allactagidae: П'ятипалі тушкани

Родина Dipodidae: Трипалі тушкани

Надродина Muroidea

Родина Rhizomyidae: Бамбукові щури

Родина Spalacidae: Сліпакові

Родина Cricetidae: Хом'якові

Родина Myospalacidae: Цокорові

Родина Sigmodontidae: Американські хом'яки

- Родина Platacanthomyidae:** Колючі соні
 - Родина Muridae:** Мишачі
 - Родина Gerbillidae:** Піщанкові
- Підряд Anomalumorpha
 - Родина Anomaluridae:** Шипохвості летяги
 - Родина Pedetidae:** Довгоногові
- Підряд Glirimorpha
 - Родина Myoxidae:** Соневі
- Підряд Hystricomorpha
- Інфраряд Hystricognathi
 - Родина Hystricidae:** Дикобразові
- Інфраряд Cavimomorpha
 - Надродина Erethizontoidea
 - Родина Erethizontidae:** Американські дикобрази
 - Надродина Caviioidea
 - Родина Caviidae:** Свинкові
 - Родина Hydrochaeridae:** Водосвинкові
 - Родина Dasyproctidae:** Агутієві
 - Родина Dinomyidae:** Пакаранові
 - Надродина Chinchilloidea
 - Родина Chinchillidae:** Шиншилові
 - Родина Abrocomidae:** Шиншилові шури
 - Надродина Octodontoidea
 - Родина Capromyidae:** Хутієві
 - Родина Octodontidae:** Віскашеві
 - Родина Stenomyidae:** Тукотукові
 - Родина Echimyidae:** Голчасті шури
- Інфраряд Phiomorpha
 - Надродина Petromuridea
 - Родина Laonastidae:** Лаоські скельні шури
 - Родина Petromurida:** Африканські скельні шури
 - Родина Thryonomyidae:** Очеретяні шури
 - Надродина Stenodactyloidea
 - Родина Stenodactylidae:** Гундієві
- Інфраряд Bathyergomorpha
 - Родина Bathyergidae:** Землекопові

Когорта Ferae

Ряд Carnivora: Хижі

Підряд Caniformia

Інфраряд Canioidea

Родина Canidae: Собачі

Родина Procyonidae: Єнотові

Родина Ailuridae: Пандові

Інфраряд Arctoidea

Надродина Ursoidea

Родина Ursidae: Ведмежі

Родина Otariidae: Сивучеві

Родина Odobenidae: Моржові

Надродина Musteloidea

Родина Mustelidae: Кунячі

Надродина Phocoidea

Родина Phocidae: Тюленячі

Підряд Feliformia

Родина Felidae: Котячі

Родина Viverridae: Віверові

Родина Herpestidae: Мангустові

Родина Nandiniidae: Африканські пальмові цвітеи

Родина Nyctenidae: Гієнові

Родина Protelesidae: Земляні вовки

Ряд Tubulidentata: Трубказуби

Родина Orycteropodidae: Трубказубові

Когорта Ungulata

Ряд Perissodactyla: Непарнокопитні

Підряд Ceratomorpha

Родина Tapiridae: Тапірові

Родина Rhinocerotidae: Носорогові

Підряд Hippomorpha

Родина Equidae: Конячі

Підкогорта Cetartiodactila

Ряд Artiodactyla: Парнокопитні

Підряд Suiformes

Надродина Suoidea

Родина Suidae: Свині

Родина Tayassuidae: Пекарієві

Родина Hippopotamidae: Бегемотові

Підряд Solenodontia

Інфраряд Tylopoda

Родина Camelidae: Верблюдові

Інфраряд Ruminantia

Родина Tragulidae: Оленьцеві

Надродина Cervoidea

Родина Moschidae: Кабаргові

Родина Antilocapridae: Вилороги

Родина Cervidae: Оленячі

Надродина Giraffoidea

Родина Giraffidae: Жирафові

Надродина Bovoidea

Родина Bovidae: Полорогові

Ряд Cetacea: Китоподібні

Підряд Mysticeti

Родина Balaenopteridae: Смугастикові

Родина Eschrichtiidae: Сірі кити

Родина Balaenidae: Гладенькі кити

Підряд Odontoceti

Надродина Physeteroidea

Родина Physeteridae: Кашалотові

Надродина Hyperoodontoidea

Родина Hyperoodontidae: Дзьоборилкові

Надродина Platanistoidea

Родина Platanistidae: Гангські дельфіни

Надродина Delphinoidea

Родина Delphinidae: Дельфінові

Родина Pontoporiidae: Лаплатські дельфіни

Родина Lipotidae: Озерні дельфіни

Родина Iniidae: Інієві

Родина Monodontidae: Нарвалові

Родина Phocoenidae: Морські свині

Підкогорта Paenungulata

Ряд Hyracoidea: Дамани

Родина Procaviidae: Даманові

Надряд Tethytheria

Ряд Proboscidea: Хоботні

Родина Elephantidae: Слони

Ряд Sirenia: Сирени

Родина Dugongidae: Дюгоневі

Родина Trichechidae: Ламантинові

Нові погляди в систематику Eutheria в останнє десятиріччя привнесли дослідження молекулярної філогенетики. На відміну від "традиційної" філогенетики, вихідним матеріалом для молекулярної філогенетики став склад макромолекул білків (гемоглобінів, міоглобінів та ін.), фрагментів мітохондріальної ДНК (наприклад, ДНК, що кодує цитохроми-*b*, *c*), рибосомальної РНК (фракція 18S) та ін. В останні роки широко використовується комплексний аналіз рідкісних геномних змін (RGC). Подібні дослідження виділяються в окремий напрям у систематиці – "геносистематику".

Уже перші результати молекулярних досліджень підтвердили морфологічну концепцію Paenungulata, спорідненість Cetacea й Artiodactyla [10; 13] та гіпотези щодо валідності деяких надрядних груп ссавців. Але найбільшою несподіванкою для "традиційної" філогенетики стало виділення надрядної групи Afrotheria. До складу останньої увійшли Chrysochloridae, Tenrecidae, Hyracoidea, Sirenia, Proboscidea, Macroscelidia та Tubulidentata. Молекулярна систематика довела, що всі ряди плацентарних ссавців можуть бути об'єднані в чотири головні надрядні групи: Afrotheria, Xenarthra, Euarchontoglires, Laurasiatheria [24; 26].

Типову макросистему плацентарних ссавців, яку засновано на даних молекулярних досліджень [12; 18], наведено нижче:

Placentalia

Група I: **Afrotheria**

Ряд Afrosoricida (Tenrecidae + Chrysochloridae)

Ряд Macroscelidea

Ряд Tubulidentata

Підгрупа (Клада) Paenungulata

Ряд Proboscidea

Ряд Hyracoidea

Ряд Sirenia

Група II: **Xenarthra**

Ряд Xenarthra

Група III: **Euarchontoglires**

Надряд Euarchonta

Ряд Scandentia

Підгрупа (Клада) Primatomorpha

Ряд Dermoptera

Ряд Primates

Надряд Glires

Ряд Lagomorpha

Ряд Rodentia

Група IV: **Laurasiatheria**

Ряд Eulipotyphla (= **Insectivora** s.str.)

Підгрупа (Клада) Scrotiphera

Ряд Chiroptera

Підгрупа (Клада) Cetferungulata або Ferungulata

Ряд Cetartiodactyla (**Cetacea** + **Artiodactyla**)

Підгрупа (Клада) Zooamata

Ряд Perissodactyla

Підгрупа (Клада) Ferae

Ряд Pholidota

Ряд Carnivora

В той же час, молекулярна систематика не вирішує багатьох принципових проблем щодо побудування дійсно філогенетичної системи плацентарних ссавців. До сьогодні не вирішено питання, що пов'язані з еволюційно найдавнішими надрядними групами плацентарних, у першу чергу – із Afrotheria та Xenarthra, а також – із групами Glires, Archonta та іншими.

Уже при перших дослідженнях молекулярних систематиків була виділена група Afrotheria [24], до складу якої увійшли Chrysochloridae, Hyracoidea, Sirenia, Proboscidea, Macroscelidia та Tubulidentata. В останні роки до Afrotheria додаються Tenrecidae [15; 18]. Тенреків разом із златокротами (Chrysochloridae) молекулярні систематики об'єднують у ряд Afrosoricida. Група Afrotheria частково відповідає морфологічним концепціям Paenungulata (Proboscidea, Hyracoidea, Sirenia) і Tethytheria (Sirenia + Proboscidea). У той же час, включення в неї Tubulidentata та колишніх "комахоїдних" Tenrecidae, Macroscelidea і Chrysochloridae не має підтвердження морфологічними даними. За даними Х. Віддена [27], особливості мускулатури хоботка Tenrecidae і Chrysochloridae свідчать про їхню близькість до комахоїдних (Lipotyphla).

Іншою проблемною групою є Xenarthra. Вже найдавніші представники цієї групи, які відомі з палеоцену Південної Америки, мають сильно модифіковані зуби та ряд морфологічних рис, притаманних сучасним представникам ряду [3], що може свідчити на користь гіпотези щодо тривалої еволюції ксенартр в умовах мезозойської ізоляції Гондвани. Існує припущення, що Xenarthra взагалі не належать до Eutheria, а походять від сумчастих Dryolestoidea, які перетерпіли в крейді-палеоцені Південної Америки інтенсивну радіацію [1]. У такому випадку плацента в Xenarthra повинна була б розвинути незалежно від інших Placentalia, подібно Peramelidae серед сумчастих.

На відміну від Afrotheria, монофілетичність надряду Glires підтверджується як "традиційною", так і молекулярною систематикою. В більшості кладистичних систем спорідненість зайцеподібних (Lagomorpha) і гризунів (Rodentia) є загальноприйнятою. Спорідненими до зайцеподібних та гризунів вважаються слонячі стрибунчики (Macroscelidea), що свідчить на користь існування надрядної групи Anagalida [16; 19; 25]. У той же час, за даними молекулярних досліджень, слонячі стрибунчики належать до Afrotheria.

Групу Archonta у кладистичних системах складають Scandentia, Primates, Dermoptera та Chiroptera. Молекулярні дані підтверджують існування подібної надрядної групи за винятком Chiroptera. Кажанів зближають із Ferungulata [18]. Це свідчить проти кладистичної групи Volitantia (Dermoptera + Chiroptera) [19].

Дані молекулярної філогенетики не знаходять підтвердження серед палеонтологів щодо часу виникнення та радіації сучасних рядів Placentalia.

За молекулярними даними, плацентарні ссавці з'явилися 160–150 млн років [6]. Згідно з палеонтологічними даними, вік найдавніших викопних плацентарних ссавців не перевищує 125 млн років, а сумчастих (Metatheria), разом з яким вони утворюють кладу Theria, – 100 млн років [1]. Відповідно, дивергенція обох груп могла відбутися не пізніше 125 млн років.

Незрозуміло, чи пов'язана ця невідповідність з неповнотою геологічного літопису або з неточностями "молекулярних годинників". Прихильники молекулярної класифікації вважають, що надійно датувати час появи плацентарних ссавців за палеонтологічними даними неможливо. Дійсно, у сумчастих зубна система сильно модифікована у зв'язку з особливостями виношування дитинчати в сумці, що дозволяє датувати появу цієї особливості Marsupialia вже у викопних формах віком 80 млн років [21], а особливості розмноження плацентарних не відображаються на їхній зубній системі.

Дивергенція більшості сучасних рядів Eutheria, за даними "молекулярних годинників", датується кінцем крейдяного періоду (108–101 млн років) [6]. Відповідно до уявлень палеонтологів, ця подія відбулася значно пізніше – після межі крейдяного періоду-палеогену [7; 9]. Молекулярні біологи посилаються на неповноту геологічного літопису, палеонтологи – на неточність та непостійність "молекулярних годинників". Слід зазначити, що концепція "молекулярних годинників", яка є одним із постулатів молекулярної систематики, припускає рівномірний темп змін первинної структури молекул (заміщення амінокислотних решток у білках, нуклеотидів – у ДНК і РНК). Із накопиченням фактичних даних стало очевидно, що хід "молекулярних годинників" нерівномірний: швидкість змін відрізняється для різних фрагментів однієї молекули, різних груп молекул і в різних таксонах. Компроміс можливий на припущенні, що "молекулярні годинники" датують не час появи сучасних надрядних груп, а час початку дивергенції груп, до складу яких входили предки як викопних, так і сучасних рядів

Відсутня єдність у поглядах на біогеографію ранньої еволюції плацентарних ссавців. Згідно з даними геносистематики [18], дивергенція Placentalia відбувалася в такому порядку: 1 – Afrotheria, 2 – Xenarthra, 3 – Euarchontoglires, 4 – Laurasiatheria. Молекулярні систематики пов'язують еволюцію Eutheria із палеогеографічною історією континентів (глобальна тектоніка плит). Особливе зна-

чення молекулярними систематиками надається розпаду Пангеї на південну (Гондвана) та північну (Лавразія) частини. Припускається, що еволюція Afrotheria проходила на території Гондвани (точніше, на Афро-Аравійському палеоконтиненті) ізольовано від інших Eutheria. Від Xenarthra, становлення яких відбулося на території нинішньої Південної Америки, 100–95 млн років відокремилися Boreoeutheria. Останні 95–85 млн років радіували на Euarchontoglires та Laurasiatheria. Еволюція цих груп пов'язується з Лавразією. Після десятків мільйонів років ізоляції Афро-Аравія об'єдналася з Палеоєвразією, забезпечивши взаємні обміни представниками Afrotheria, Euarchontoglires та Laurasiatheria. Панамський перешийок, з'єднавши Південну Америку з Північною, дав змогу плацентарним ссавцям заселити весь Новий Світ. Австралія, де крім Chiroptera та окремих представників Rodentia (Muridae), плацентарні були відсутні, "приєдналася" до глобальних фауністичних обмінів лише в пізньому плейстоцені.

Відповідно до геологічних даних, розпад Пангеї відбувся в тріасовому періоді (близько 250 млн років тому), у той час, як вік найдавніших викопних плацентарних ссавців не перевищує 125 млн років. За сучасними палеонтологічними даними, походження Eutheria пов'язане зі Східною Азією [1]. Плацентарні ссавці змогли проникнути до Африки тільки наприкінці крейдяного періоду [8], а в Південну Америку – на початку палеогену. Гіпотеза щодо гондванського походження плацентарних ссавців ґрунтується на суперечливому припущенні щодо відповідності центрів сучасного різноманіття та центрів походження Eutheria [6].

Окремі проблеми невідповідності даних молекулярної систематики та палеонтології усунено в нещодавно розробленій О. Авер'яновим [1] надрядній класифікації Eutheria для викопних та сучасних рядів. Ця макросистема базується на урахуванні новітніх даних палеонтології й молекулярної біології щодо походження, географії та радіації рядів Placentalia і є своєрідним компромісом між макросистемою молекулярних біологів та сучасними палеонтологічними поглядами. За О. Авер'яновим [1], система сучасних плацентарних ссавців подається в такому вигляді:

Placentalia

Xenarthra (Pilosa Cingulata)

Afrotheria

Tenrecoidea (Tenrecidae, Chrysochloridae)

Menotyphla (Macroscelidae)

Tubulidentiformes (Tubulidentata)

Paenungulata (Proboscidea, Sirenia,? Hyracoidea)

Euarchontoglires

Archodonta (Scandentia, Primates, Dermoptera)

Glires (Lagomorpha, Rodentia)

LAURASIATHERIA

Lipotyphla (Erinaceomorpha, Soricomorpha)

Chiroptera

FERUNGULATA

Pholidota

Carnivora

Ungulatomorpha

Perissodactyla

Cetartiodactyla (Artiodactyla, Cetacea)

Таким чином, побудування філогенетичної системи плацентарних ссавців лишається задачею майбутнього й можливе лише завдяки спільним зусиллям молекулярних біологів та палеонтологів.

Література

1. *Аверьянов А.О.* Современные представления о систематике современных плацентарных млекопитающих // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. – 2003. – С. 14–19.

2. *Зыков А.Е.* Обзор снеговых полевок (Rodentia, Arvicolinae, *Chionomys*) из Ирана с описанием нового вида из Загроса (Центральный Иран) // Праці Зоол. музею Київ ун-ту. – 2004. – Т. 2. – С. 116–127.

3. *Кэрролл Р.* Палеонтология и эволюция позвоночных: В 3 т. – М., 1993. – Т. 3.

4. Мейер М.Н., Маликов В.Г. Новый вид и подвид мышевидных хомячков рода *Calomyscus* (Rodentia: Cricetidae) из Южной Туркмении // Зоол. журн. – 2000. – Т. 79, вып. 2. – С. 219–223.

5. Павлинов И. Я. Классификация современных млекопитающих. – М., 2002.

6. Archibald J.D. Timing and biogeography of the eutherian radiation: fossils and molecules compared // Mol. Phylog. Evol. – 2003. – Vol. 28. – P. 350–359.

7. Archibald J.D., Deutschman D. H. Quantitative analysis of the timing of the origin and diversification of extant placental orders // J. Mam. Evol. – 2001. – Vol. 8. – P. 107–124.

8. Averianov A.O., Archibald J.D., Martin T. Placental nature of the alleged marsupial from the Cretaceous of Madagascar // Acta Pal. Polonica. – 2003. – Vol. 48. – P. 149–151.

9. Foote M., Hunter J.P., Janis C.M., Sepkoski J.J. Evolutionary and preservational constraints on origin of biologic groups: divergence times of eutherian mammals // Science. – 1999. – Vol. 283. – P. 1310–1314.

10. Gatesy J., Hayashi C., Cronin M., Arctander P. Evidence from milk casein genes that cetaceans are close relatives of hippopotamid artiodactyls // Mol. Biol. Evol. – 1996. – Vol. 13. – P. 954–963.

11. Golenishchev F.N., Malikov V.G., Nazari F., Vazari A., Sablina O.V., Polyakov A.V. New species of vole of "guentheri" group (Rodentia, Arvicolinae, *Microtus*) from Iran // Russian J. Theriol. – 2002. – Vol. 1. – № 2. – P. 117–123.

12. Helgen K.M. Major mammalian clades: a review under consideration of molecular and paleontological evidence // Mammal. Biol. – 2003. – Vol. 68. – P. 1–15.

13. Irwin D.M., Arnason U. Cytochrome *b* gene of marine mammals: phylogeny and evolution // J. Mammal. Evol. – 1994. – № 2. – P. 37–55.

14. Jenkins P., Kilpatrick C.W., Robinson M.F., Timmins R.J. Morphological and molecular investigations of a new family, genus and species of rodent (Mammalia: Rodentia: Hystricognatha) from Lao PDR // Syst. and Biodiversity. – 2005. – Vol. 2, № 4. – P. 419–454.

15. Madsen O., Scally M., Douady C.J., Kao D.J., de Bry R.W., Adkins R., Amrine H.M., Stanhope M.J., de Jong W.W., Springer M.S. Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals // Nature. – 2001. – Vol. 409. – P. 610–614.

16. *McKenna M.C.* Towards a phylogenetic classification of the Mammalia // Phylogeny of the primates. – New York, 1975. – P. 21–46.

17. *McKenna M.C., Bell S.K.* Classification of mammals above the species level. – New York, 1997.

18. *Murphy W.J., Eizirik E., Johnson W.E., Zhang Y.P., Ryder O.A., O'Brien S.J.* Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals // *Nature*. – 2001. – Vol. 409. – P. 573–575.

19. *Novacek M.J.* The skull of leptictid insectivorans and the higher-level classification of eutherian mammals // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* – 1986. – Vol. 183. – P. 1–112.

20. *Novacek M.J.* Mammalian phylogeny: shaking the tree // *Nature*. – 1992. – Vol. 356. – P. 212–125.

21. *Rougier G.W., Wihle J.R., Novacek M.J.* Implications of *Deltatheridium* specimens for early marsupial history // *Nature*. – 1998. – Vol. 396. – P. 459–463.

22. *Shoshani J., MacKenna M.C.* Higher taxonomic relationships among extant mammals based on morphology with selected comparisons of results from molecular data // *Mol. Phylog. Evol.* – 1998. – № 9. – P. 572–584.

23. *Simpson G.G.* The principles of classification and a classification of mammals // *Bull. Amer. Nat. Hist.* – 1945. – Vol. 85.

24. *Springer M.S., Cleven G.G., Madsen O., de Jong W.W., Waddell V.G., Amrine H.M., Stanhope M.J.* Endemic African mammals shake the phylogenetic tree // *Nature*. – 1997. – Vol. 388. – P. 61–64.

25. *Szalay F.S., McKenna M.C.* Beginning of the age of mammals in Asia: The Late Paleocene Gashato fauna, Mongolia // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* – 1971. – Vol. 144. – P. 269–318.

26. *Waddell P.J., Okada N., Hasegawa M.* Towards resolving the interordinal relationships of placental mammals // *Syst. Biol.* – 1999. – Vol. 48. – P. 1–5.

27. *Whidden H.P.* Extrinsic snout musculature in Afrotheria and Lipotyphla // *J. Mam. Evol.* – 2002. – Vol. 9, № 1/2. – P. 161–184.