

# БИОЛОГИЯ

## Тениодонти и тилодонти

Автор: Валентина Петкова

Ранният Неозой е известен със своите архаични бозайници в повечето случаи със причудливи адаптации. Те често нямат живи преки потомци. Най-ярък пример за това са тениодонтите и тилодонтите, два изчезнали разряда бозайници, които еволюират в приблизително една и съща посока. И двата разряда включват средни до едри по размер животни, чиито предни зъби се развиват в големи бивни, а на крайниците си имат нокти. В началото двата разряда са считани за родствени, но днес е известно, че имат напълно самостоятелна история.

Разред *Taeniodonta* е изцяло северноамерикански. Първите тениодонти се появяват в началото на Палеоцен, вероятно не повече от 500 000 години след края на Креда. Възможно е да са еволюирали от насекомоядни бозайници като *Cimolestes* и *Procerberus*, които са обитавали Скалистите планини в края на Креда и началото на Палеоцен. Възможни раннопалеоценски междинни форми са описани от същия регион, но все още предстои да бъдат по-детайлно изследвани.

*Onychodectes*:



Най-примитивните тениодонти са били неспециализирани животни. Най-добре изучен техен представител е *Onychodectes* от ранния Палеоцен на Ню Мекси-



ко. С размерите на едра домашна котка *Onychodectes* е бил забележително по-едър от своите насекомоядни предшественици, но устройството скелета му

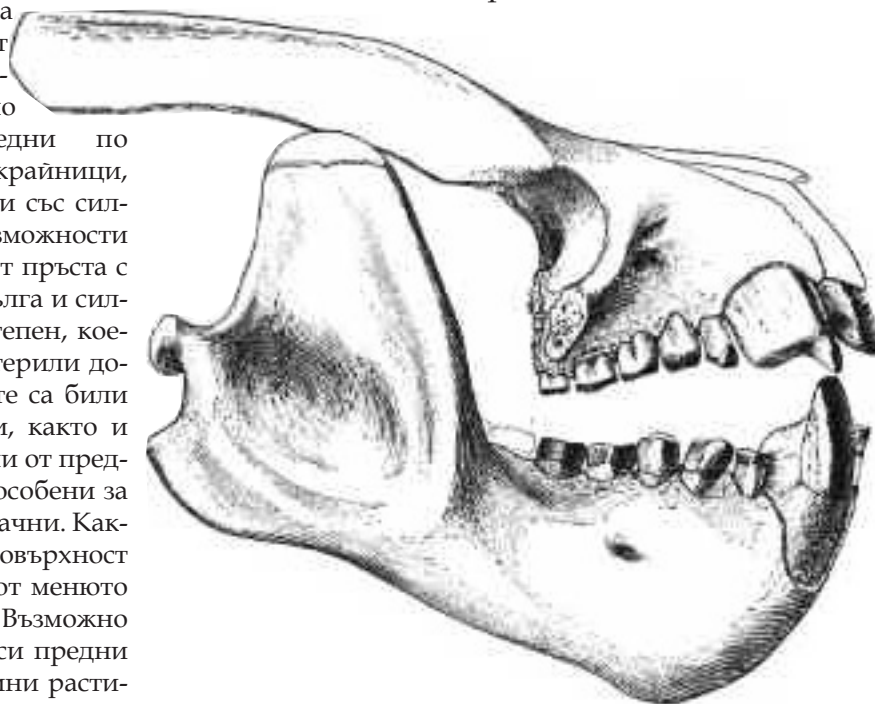
е сравнимо с това на по-примитивните бозайници като опосумите. Черепът на *Onychodectes* е бил издължен и заострен, наподобявал е този на насекомоядните и се е различавал доста от скъсените черепи на по-напредналите тениодонти. Кучешките зъби, които по-късно ще се развият в големи бивни, са все още средни по размери. *Onychodectes* са имали силни крайници, особено предните, които са били снабдени със силно подвижна китка, което предполага възможности за копаене. Крайниците завършват с по пет пръста с нокти, а опашката е била изключително дълга и силна, вероятно и хватателна в определена степен, което ни кара да предположим, че са се и катерили добре. Зъбната редица показва, че животните са били всеядни. Острите резци и кучешки зъби, както и режещите предкътници, които са наследили от предшествениците си, вероятно са били приспособени за хранене с насекоми, яйца и малки безгръбначни. Както показва добре развитата смилателна повърхност на техните дъвкателни зъби, голяма част от менюто им е било съставено от растителна храна. Възможно е *Onychodectes* да са използвали силните си предни крайници и нокти, за да изкопават подземни растителни части. Голямото количество пръст, което са помелаи по този начин, може да обясни наблюдаваното силно износване на дъвкателните им зъби.

Неспециализираните тениодонти като *Onychodectes* са съществували сравнително кратко, до средата на Палеоцен. По това време вече по-добре адаптираните тревопасни и хищници заемат екосистемите, а по-напредналите тениодонти заемат нишите на специализирани копаещи и ровеци животни и така възпрепятстват своите неспециализирани родственици да сторят същото.

Най-прогресивните тениодонти, стилинодонтидите, са сред животните еволюиращи изключително бързо след изчезването на динозаврите. Докато техните предшественици от Креда не са надвишавали размерите на плъх, раннопалеоценските стилинодонтиди, *Wortmania*, достигат телесно тегло около 20 килограма, вероятно около 500 000 години след К/Т границата. Всички важни адаптации на стилинодонтидите се наблюдават при *Wortmania*. Около 2 млн. години по-късно типичното телесно устройство на стилинодонтидите се наблюдава при *Psittacotherium*, мощни животни, тежащи близо 50 килограма. *Wortmania* и *Psittacotherium* са били едни от най-едри животни за времето си. По-късните стилинодонтиди увеличават много малко размерите си. Родът *Ectoganus* от късен Палеоцен до ранен Еоцен включва много разнообразни видове - и по-едри, и по-дребни от *Psittacotherium*. Последният от тениодонтите, ранно до средно еоценският *Stilinodon*, достига телесно тегло над 80 килограма, приблизително с размерите на прасе. Още няколко групи едри животни също еволюират по това

време, включително гигантите уинтатери.

Череп на *Psittacotherium*:



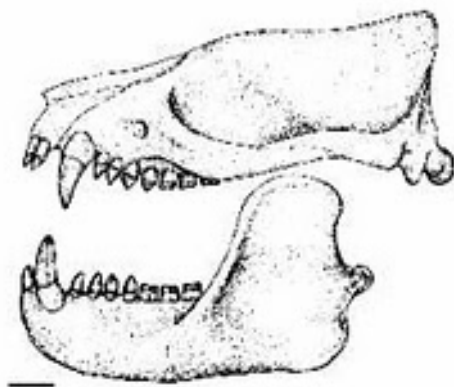
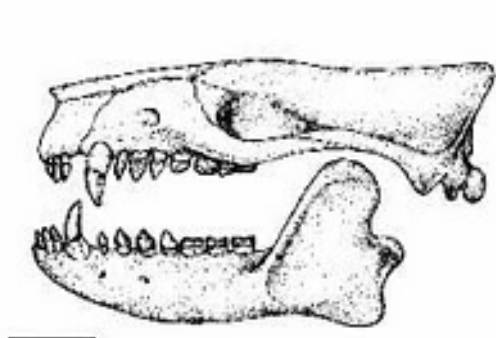
*Psittacotherium* представят добре удивителните приспособления за хранене, които стилинодонтидите развиват. Техният скелет е масивен, скъсен и с много здрави челюсти. Както показват местата на свързване на мускулите, челюстите им са били много силни, а езикът голям и добре развит. В зъбната редица ударението пада върху предните зъби, които оформят впечатляващ режещ апарат. Кучешките зъби са силно уголемени, подобно на горните резци, но в по-малка степен. Също както при резците на гризачите, емайльт е концентриран от предната страна на зъбите, докато задната е била заемана от по-мекият дентин, което им осигурява самозаострящи се ръбове. При *Ectoganus* и *Stilinodon* кучешките зъби са с постоянен растеж. Дъвкателните зъби на тези напреднали стилинодонтиди са били редуцирани до обикновени мънички клечици. Те загубват емайла си в ранните етапи от индивидуалното развитие на животните поради износване. А при *Stilinodon* целият комплект зъби са били с постоянен растеж.

Както показва скелетът им, стилинодонтидите са били масивни животни. Вратът им е къс и набит. Крайниците са груби и силни, особено предните, съдейки по местата за залавяне на мускулите. Предните и задните крайници имат по пет пръста, първият и петият са до голяма степен редуцирани на предните крайници. Пръсти завършват с големи нокти. Ноктите на предните крайници са извити и леко странично сплеснати. Нещо, което се наблюдава при по-ранните стилинодонтиди, *Wortmania*. В допълнение към изключително здравите предни крайници тези нокти са позволявали на стилинодонтидите да бъдат много

Черепи на: *Onychodectes*(вляво),

*Wortmania*(в средата),

*Ectoganus*(вдясно):

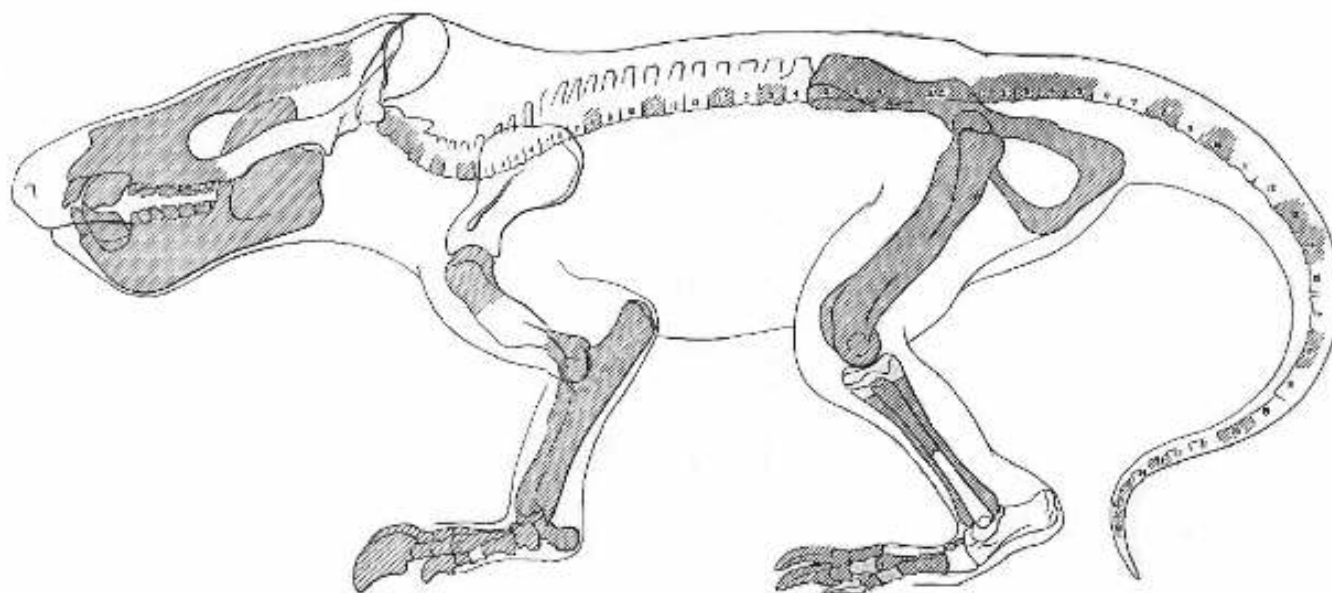


добри копачи. Ноктите на задните крайници са пошироки, а пръстите оформят дъга. Те също подпомагат копаенето, заедно с дългата, тежка опашка.

По отношение на скелета по-развитите тениодонти, като *Ectoganus* и *Stilinodon*, могат да се сравнят с тръбозъба *Orycteropus* - изключителен копач. Подобно на тези съвременни животни стилинодонтидите вероятно са копаели дупки под земята, в които да живеят. Силният им дъвкателен апарат показва, че са се хранили с по-трудно преработваема храна от мравките и термитите, с които тръбозъбите се хранят, а именно растения, които са изкопавали и разкъсвали с нокти и зъби. Със своите силни предни крайници и нокти стилинодонтидите са изравяли грудки, корени и други подземни растителни части. Възможно е подобно на днешните прасета и пекарита да са използвали при копаенето и своите мускулести зурли и уголемени кучешки зъби, а при сгоден случай да са похапвали мърша и друга животинска храна.

Стилинодонтидите изглеждат са били бавноподвижни животни. Докато стилинодонтидите през Еоцен са ставали жертва на по-развитите хищни бозайници, по-ранните форми като *Psittacotherium* не са били сериозно преследвани от примитивните хищници на своето време благодарение на по-големите си размери, с изключение на териториите близо до вода, обитавани от крокодили. Срещите с тези опасни влечуги не са били чести, тъй като тениодонтиите са обитавали предимно планински терени. Грудките и корените са с високо съдържание на вода и хранителни вещества и достъпът на тениодонтиите до тях може би им е позволявал да обитават и по-сухи местообитания, за разлика от животните зависещи от надземната растителност. Ако тази хипотеза е вярна, това би обяснило защо находките на тениодонти са толкова редки, тъй като повечето фосилни находища от ранен Третич в С. Америка представят животински съобщества в близост до реки. В предпочитаните от тях планински хабитати тениодонтиите вероятно са били много по-добре представени, отколкото показват наличните вкаменелости. По аналогия с тръбозъбите можем да

**Скелет на *Psittacotherium*:**



си представим, че тениодонтите са били самотни животни, обитаващи откритите пространства в търсене на храна и връщащи се в своите подземни убежища в края на деня.

Членовете на втория разред големи растителноядни бозайници (с нокти) от ранен Терциер, Tillodontia, в много отношения са подобни на тениодонтите. Също като при последните и при тилодонтите се развиват двойка уголемени длетовидни предни зъби. Това се е смятало за доказателство за близко родствена връзка между двата разреда. Но гризачоподобните зъби са представени от различни зъбни позиции при двете групи (кучешките при тениодонтите, вторите резци при тилодонтите), което означава, че е по-вероятно да са еволюирали независимо.

Рестаурация на *Ectoganus* заедно с две тревопасни от р. *Pantolambda*:

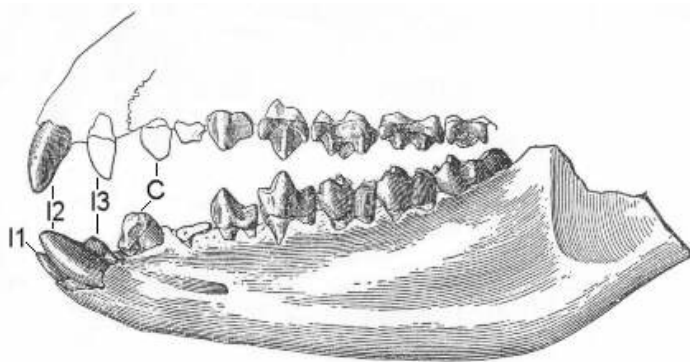
Определянето на предшествениците на тилодонтите дълго време е възпрепятствано от факта, че единствените значителни техни останки са от С. Америка. Типичните тилоданти се появяват внезапно на този континент с родът *Esthonyx* от късен Палеоцен до среден Еоцен, въпреки че по-ранните видове се отделят от някои специалисти в отделен род, *Azygonyx*. Родът *Esthonyx* хвърля светлина върху произхода на длетовидните гризачоподобни зъби на тилодонтите, тъй като при представителите му зъбният емайл е концентриран върху предната повърхност на зъбите. При по-късните тилоданти, като *Trogosus* и *Tillodon*, се развиват и вторите резци, които са и с неограничен растеж, докато останалите зъби в предната част на челюстта са редуцирани или липсват. Заедно с издължаването на муцуната това води до образуване на диастема между уголемените бивни и дъвкательните зъби - подобно на гризачите, но доста по-различно от това при късомуцунестите тениоданти. Подобно на последните тилодонтите са притежавали силни дъ-



вкателни мускули, които се наблюдават при *Esthonyx*, чиито зъби често са силно износени. Това показва, че животните обикновено са приемали значително количество пръст и пясък с храната си, която вероятно е била съставена от корени и грудки.

Първите северноамерикански тилодонти са били все още средни по размер животни, с телесно тегло от 10 до 30 килограма при различните видове *Esthonyx*. По късните членове на разреда, като ранно до средноеоценските *Trogosus*, са много по-едри, с тегло около 150 кг. Тези тилодонти са били силни, набити животни, сравними с днешните мечки по външен вид. Ноктите на предните крайници са големи и извити, а мускулатурата им изключително мощна, което свидетелства за способностите им за копаене, като при тениодонтите. Познанията ни за родът *Esthonyx* са все още силно ограничени, освен фактът, че е бил доста разпространен през късен Палеоцен до ранен Еоцен в западните части на континента. Данните от скелети показват ниска специализация в придвижването. Както при тилодонтите крайниците на *Esthonyx* са притежавали дълги, странично сплескани, извити нокти, които вероятно са подпомагали и катеренето. Много малкият мозък пък показва, че тези архаични животни не са били особено интелигентни.

### Зъбна редица на *Esthonyx*:

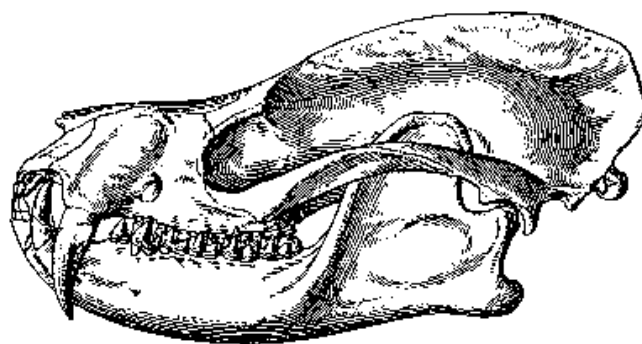


Освен *Esthonyx* единствените предеоценски животни в Северна Америка, които могат да бъдат определени като тилодонти са известните *Deltatherium* от среден Палеоцен на Ню Мексико. Въпреки че дъвкателните зъби на *Deltatherium* донякъде са сходни с тези на тилодонтите, техните предни зъби са се различавали доста - с малки резци и дълги, саблевидни кучешки зъби, подобно на саблезъбите котки. Ако действително бъде определен като родствен на тилодонтите, *Deltatherium* вероятно ще представлява ранно разклонение, което еволюира в различно (повече месоядно) направление, а не е техен директен предшественик.

Внезапната поява на *Esthonyx* през късен Палеоцен в С. Америка може би е резултат от имиграция, подоб-

но на нахлуването на тилодонтите в Европа в началото на Еоцен (вероятно именно от С. Америка, която е била свързана с Европа по това време чрез Гренландия). Нови открития през последните десетилетия на примитивни тилодонти в палеоценски пластове на Китай дават възможност да се предположи, че вероятно разредът възниква в Азия. Сред китайските тилодонти *Meiostilodon* е най-близък до първите северноамерикански видове от род *Esthonyx*. Китайските видове са все още по-дребни по размер, но притежават характерните длетовидни предни зъби. *Meiostilodon* е открит в раннопалеоценски седименти, което го прави много по-стар от *Esthonyx*. Вероятно е близкородствен на предшествениците на *Esthonyx*, които мигрират в Новия свят през Берингия, когато климатичните условия стават сравнително по-меки в края на Палеоцен. Още един възможен тилодонт от Китай, *Interogale*, е известен от къснопалеоценски пластове, но все пак е най-дребният представител на разреда - около половината от размерите на най-дребните *Esthonyx*. И накрая, изключително примитивен, тилодонтоподобен бозайник, наречен *Lofochaius*, е известен от ранен Палеоцен на Китай. *Lofochaius* може да се окаже в основата на родословното дърво на тилодонтите, стига да се докаже родствената му връзка с тях. Тези, както и други интересни видове от Китай, са все още слабо проучени и са необходими още фосилни находки от този регион, за да добием по-пълна представа за ранната еволюция на *Tillodontia*.

### Череп на *Deltatherium fundamini*:



Китайските находки дадоха начало на нови дебати относно родствената връзка между тилодонтите и другите бозайници. Базирайки се на нови находки, тилодонтите днес се определят като близкородствени на друг изчезнал разред тревопасни животни, които се появяват в Азия - пантодонтите. Някои защитници на тази идея стигат дори по-далече, като включват тилодонтите в разред *Pantodonta*. Противно на по-ранните схващания, днес тилодонтите и пантодонтите не се определят като копитни животни, *Ungulata*.

Вместо това е по-вероятно те да са преки потомци на примитивни, подобни на насекомоядните бозайници, също както и тениодонтите.

Тениодонтите и тилодонтите са част от първата вълна архаични бозайници, които доминират палеоценската фауна, но не издържат на конкуренцията на по-съвременните бозайници през Еоцен. По-развитите членове на Taeniodonta и Tillodontia са били до голяма степен сходни по отношение на екология, затова е възможно да са били в пряка конкуренция помежду

си в С. Америка, където са представени и двата разреда. Това може би допринесе за изчезването на тилодонтите от този континент в средата на Еоцен, докато през късен Еоцен в Азия родът все още е съществувал. Последните тениодонти от род *Stylinodon* оцеляват до среден Еоцен в С. Америка, но в този период те срещат непреодолимата конкуренция на чифтокопитните *Artiodactyla*, които са имали сходни външен вид и екология, но доста по-голям мозък. Свърхспециализирани, но не много адаптивни, последните тениодонти не успяват да издържат тази конкуренция.