

И. Я. Павлинов

**СТРОЕНИЕ КОРЕННЫХ ЗУБОВ У *RHOMBOMYS OPIMUS*
С ЗАМЕТКАМИ ПО СИСТЕМАТИКЕ ГРУППЫ
RHOMBOMYS—PLIORHOMBOMYS (RODENTIA, GERBILLINAE)**

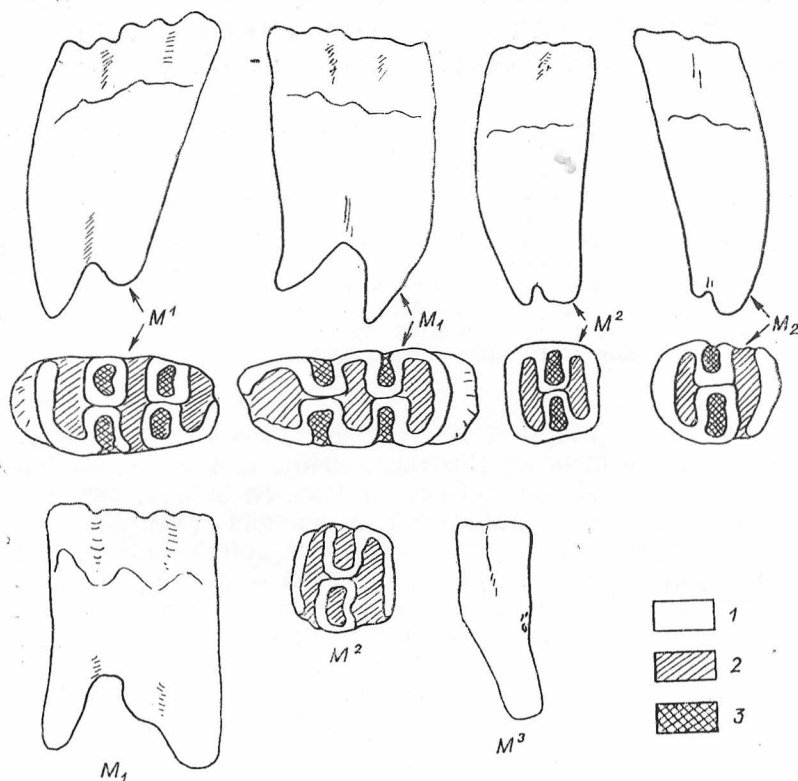
Песчанки рода *Rhombomys*, как считалось до последнего времени, отличаются от других представителей Gerbillinae гипсодонтией (щечные зубы без корней) и развитыми отложениями цемента во входящих углах щечных зубов. На этом основании для названного рода предлагалось выделять особую монотипическую надродовую группу в рамках подсемейства (Нертнер, 1933).

Исследование изменчивости краниологических и одонтологических признаков большой песчанки на всей территории ее ареала (около 1500 экз. с территории СССР, около 300 экз. из Центральной Азии, 15 черепов с территории Передней Азии, материалы коллекций Зоологического музея МГУ и ЗИН АН СССР) показало, что в Иране имеются особи как с гипсодонтными зубами, так и корнезубые. Последнее совершенно необычно для этого вида и заслуживает подробной характеристики и обсуждения.

Особь из Ирана (сборы Н. А. Зарудного, все в коллекции ЗИН АН СССР) собраны в 6 пунктах (Гептнер, 1940). В 4 из них — Хейрабаде (экз. № 32293), Чах-и-Новаре, Сеистан (экз. № 56617), окр. Исфагани (экз. № 97—1904/221), Астрабадской провинции (экз. № 4276) — обнаружены корнезубые особи, коллекционные номера которых указаны в скобках. Наряду с ними, в этих же пунктах были собраны и некорнезубые экземпляры. Последние по общему облику и размерам черепа — явно молодые (сеголетки). Напротив, корни на щечных зубах обнаружены у тех особей, которые по краниологическим признакам могут считаться взрослыми (перезимовавшими). На этом основании можно предположить, что отсутствие или появление корней в данном случае — возрастной признак. В двух пунктах, где не обнаружены корнезубые особи (Фарат, Талаб), все экземпляры молодые.

Щечные зубы корнезубых особей большой песчанки характеризуются рядом особенностей (рисунок). Расстояние от корневой шейки до вершины корня на первых коренных составляет до 23% всей высоты зуба. Судя по небольшой высоте корней и тому обстоятельству, что они обнаружены только у явно перезимовавших особей, формирование корней происходит очень поздно — позже, чем у видов *Meriones*. На первых коренных замыкание полости пульпы и формирование корней происходит, видимо, раньше, чем на вторых и третьих, поскольку у двух экземпляров M_1^1 уже с закрытыми корнями, тогда как на остальных зубах корни еще не закрыты. На первых и вторых коренных — по два корня на каждом, третьи моляры однокорневые. На M_1^1 дифференциация и размеры корней наибольшие. На верхнем первом моляре передний корень несколько выше заднего, на нижнем соотношение высот корней обратное. Никаких следов медиального корня нет. На вторых коренных корни резко различаются размерами. Один из них очень массивный, второй зачаточный, представляет собой лишь небольшой вырост передней стенки предыдущего. Коронка собственно с отложениями цемента во входящих углах, что особенно хорошо заметно у более молодых особей. В этом исследуемые экземпляры сходны с типичными некорнезубыми формами. Однако в отличие от последних, у корнезубых особей из Ирана на последних стадиях стирания моляров образуются марки. Этот признак в высшей степени характерен для них, поскольку марки полностью сформированные или хотя бы начинающие замыкаться, обнаружены у всех особей с оформленными корнями.

Обнаружив корнезубых особей большой песчанки в старых сборах (конец прошлого столетия) и подтвердив исследованием серийного материала отсутствие таковых на территории СССР и Центральной Азии, я первоначально предположил, что эти различия могут быть обусловлены тем, что массовые истребительные работы противочумной системы в Казахстане и Средней Азии оказывают такое давление на популяции большой песчанки этих территорий, что особи просто не доживают до



Коренные зубы *R. opitus* из Ирана и *R. gromovi* (все экземпляры в колл. ЗИН АН СССР):

1 — эмаль; 2 — дентин; 3 — цемент; верхний ряд — первые и вторые коренные, вид сбоку (экз. № 4726); средний ряд — то же, вид сверху (экз. № 32293) у *R. opitus*; нижний ряд — M_1 , вид сбоку (экз. № 61042/2); M_2 , вид сверху (экз. № 61042/4); M_3 , вид сбоку (экз. № 61042/1) у *R. gromovi*.

возрастной стадии, на которой начинают формироваться корни щечных зубов. Однако выяснилось, что пресс на популяции в южной Туркмении не настолько значителен, чтобы приводить к подобному эффекту; в равной степени это справедливо и для Монголии (В. М. Неронов, устное сообщение). Следовательно, можно предполагать, что действительно турано-центральноазиатские популяции большой песчанки, в отличие от переднеазиатских, характеризуются истинной гипсодонтией. Впрочем, это заключение желательно подвергнуть и экспериментальной проверке — передержкой особей в лабораторных условиях до максимально возможного возраста.

Нахождение корнезубых особей большой песчанки на юге видового ареала имеет большое значение для понимания эволюции этого вида, взаимоотношений между *Rhombomys* и *Pliorhombomys*, филогении всей группы ромбомиин. Эти вопросы рассматриваются ниже.

Прежде всего следует отметить, что указанные признаки строения коренных зубов у иранских особей — явно архаичного порядка. Они ставят этих особей между ископаемой формой *Pliorhombomys gromovi*, описанной из позднего плиоцена Бадхыза (Фоканов, 1976), и типичными

турано-центральноазиатскими формами *R. optimus*. Причем в данном случае даже трудно решить, с какими из этих двух наиболее сходны иранские особи. С *R. gromovi* их сближает: наличие корней, образование марок; с типичными *R. optimus* — наличие цемента. Однако образование марок, по всей видимости, указывает на меньшее количество цемента у иранских особей по сравнению с типичными. Следовательно, по этому признаку иранские особи также занимают промежуточное положение.

Существенно, что корнезубость свойственна не какой-либо одной изолированной популяции, сохранившей этот признак «случайно» в результате каких-то стохастических процессов, а значительному участку видового ареала. Корнезубые особи обнаружены на востоке (Сеистан), западе (Исфагань) и северо-западе (Астрабадская провинция) Ирана. Следовательно, корнезубость иранских больших песчанок — вполне устойчивый признак, присущий целому ряду популяций, из которых по крайней мере «исфаганьская» представляет собой строгий изолят (Неронов, Фаранг-Азад, 1972). Таким образом, речь должна идти о том, что во всей южной части современного ареала *Rhombomys* сохранились весьма архаичные признаки строения зубной системы.

Сравнение иранских корнезубых песчанок с некорнезубыми из южных пределов СССР (предгорья Копетдага, Бадхыз, Карабиль) по краниологическим признакам и окраске шкуры не выявило никаких существенных различий между ними, позволяющих трактовать эти формы как таксоны видового ранга, хотя их подвидовая обособленность вполне определена (Гептнер, 1938). Таким образом, рассматриваемый случай представляет собой один из очень редких примеров, когда в пределах одного вида грызуна имеются современные популяции, одни из которых характеризуются отсутствием корней на щечных зубах, в других же эти зубы с корнями. Ранее аналогичная картина предполагалась для некоторых видов полевок группы *Clethrionomys*. Однако в настоящее время корнезубые и некорнезубые формы этой группы обычно выделяют в разные виды и даже роды (см. Громов, Поляков, 1977). Я не думаю, что иранских и среднеазиатских больших песчанок следует выделять в разные роды. Однако их предполагаемая консpezifичность требует дальнейшего тщательного анализа. Иранский участок ареала большой песчанки не изолирован от среднеазиатского (Неронов, Фаранг-Азад, 1972). Следовательно, необходимо установить место прохождения и природу границы между корнезубыми и некорнезубыми формами. Очевидно, анализ этого вопроса будет иметь большое значение не только для установления таксономической и популяционной структуры большой песчанки, но и для определения возможных темпов возникновения некорнезубости в эволюции грызунов. Последние данные будут важны и для палеонтологов.

Сохранение примитивных особенностей строения коренных зубов у иранской большой песчанки позволяет уточнить вероятную историю формирования вида *R. optimus*. В. Г. Гептнер (1940) относил последний к турано-центральноазиатскому фаунистическому комплексу. Характер распространения большой песчанки целиком подтверждает эту точку зрения. Однако морфологические особенности иранских популяций противоречат ей. Вероятнее всего, большая песчанка начинала формироваться как вид на территории, соответствующей современному Ирану и Афганистану. В пользу этого, кроме полученных морфологических данных, свидетельствует и экология вида, его ландшафтно-биотопическая приуроченность (Бурделов, 1977). Учитывая возраст *R. gromovi*, можно думать, что возникновение вида *R. optimus* произошло едва ли раньше верхнего плиоцена и явилось результатом прямой филетической эволюции, постепенного преобразования *gromovi* в *optimus*. Вероятно, эти два вида никогда не сосуществовали совместно. Первоначально, как и у полевок, изменения в строении зубов были связаны с развитием цемента, который уже имеется (хоть и не в больших количествах) у совре-

менных иранских особей. Это определило морфологические границы между градами «*gromovi*» и «*opimus*». Одновременно с этим также несколько увеличилась высота зубной коронки, однако корни еще не исчезли. Расселение большой песчанки на север, в пустыни Средней Азии и Казахстана, а затем и Центральной Азии, привело к развитию гипсодонтии и увеличению количества цемента. Однако в районах первичного формирования вида указанные примитивные признаки так и остались без изменений, замещения их более продвинутыми не произошло (вероятно, для этого не было экологических предпосылок). На последнее обстоятельство следует обратить внимание паразитологов — набор эктопаразитов у иранской большой песчанки также может быть «примитивным».

Таким образом, структуры зубной системы большой песчанки, которым в систематике Gerbillinae придается исключительно большое значение (Нептнер, 1933), филогенетически очень «молоды». Их таксономический вес в свете изложенных данных требует переоценки. В связи с этим прежде всего возникает вопрос об уровне обособленности *Rhombomys* и *Pliorhombomys*. Выше я указывал, что иранские особи характеризуются промежуточной морфологией зубов между *P. gromovi* и типичными *R. opimus*, а по строению черепа и внешним признакам не отличимы от вторых. Даже если в последующем окажется, что иранская форма *sargadensis* Нептнер (включая *sodalis* Goodwin) является самостоятельным видом, ее близость к типичным *R. opimus* останется бесспорной. Поэтому, учитывая равную степень близости этой формы как к типичным *opimus*, так и к *gromovi*, я склонен включать род *Pliorhombomys* в состав *Rhombomys*. Делить ли последний в его расширенной трактовке на два подрода, в настоящее время не ясно. Решение этого вопроса зависит от того, насколько существенно с филогенетической точки зрения образование цемента на коренных зубах — не вообще у грызунов, а в данной конкретной группе.

В равной степени сомнительна и целесообразность выделения отдельной монотипической группы ромбомиин, противопоставленной всем остальным высшим песчанкам. Безусловно, тенденция преобразований зубной системы в этой группе уникальна для подсемейства в целом. Однако ее сравнительно недавнее «оформление» позволяет думать, что она, в отличие от сходных преобразований у Microtinae, представляет собой не генеральную линию развития, а одну из частных (хотя и весьма специфическую в рамках подсемейства песчанок) адаптаций. Поэтому группа ромбомиин, видимо, не заслуживает такого высокого ранга, как предполагал В. Г. Гептнер.

В заключение следует отметить следующее. По результатам исследования коронки зубов у некорнезубых *R. opimus* я предполагал, что M^3 у этого вида формировался на основе двухкорневого зуба (Павлинов, 1979). Однако и у *R. gromovi*, и у корнезубых *R. opimus* M^3 всегда с одним корнем (рисунок). Это отвергает мое предположение: очевидно, в роде *Rhombomys*, как и у всех остальных песчанок, третий верхний моляр исходно однокорневой.

Автор признателен И. М. Громову, впервые указавшему на возможность обнаружения корнезубых особей у современных *Rhombomys*, а также О. Л. Россолимо и В. М. Неронову за обсуждение представленных выше материалов.

SUMMARY

A sample of a gerbil, *Rhombomys optimus*, with rooted chick teeth has been collected in Iran. It seems to be conspecific with gerbils of Middle Asia. The genus *Pliorhombomys* is included to *Rhombomys*. Dentition characteristics of Turan and Central Asian populations of *P. optimus* is supposed to be phylogenetically very "young", so that distinctive status of the monotypic group Rhombomyinae Непт. appears to be doubtful.

- Бурделов А. С. Ареал большой песчанки и его макроструктура.— В кн.: Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М., 1977, с. 63—66.
- Гептнер В. Г. Заметки о песчанках (Mammalia, Glires). X. Новые сведения по географическому распространению и систематике *Rhombomys opimus* Licht.— Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд.-ные биол., 1938, 48, № 4, с. 99—104.
- Гептнер В. Г. Фауна песчанок (Mammalia, Glires) Ирана и зоогеографические особенности малоазиатско-афганских стран.— Новые мемуары Моск. о-ва испытателей природы, 1940, 20, с. 5—71.
- Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae). Млекопитающие.— М.: Наука, 1977.— 504 с.— (Фауна СССР. Новая сер.; № 116; Т. 3. Вып. 8).
- Неронов В. М., Фаранг-Азад А. Распространение и структура ареала большой песчанки (*Rhombomys opimus*) в Иране.— Зоол. журн., 1972, 51, вып. 5, с. 715—723.
- Павлинов И. Я. К морфологии зубной коронки высших песчанок.— Вестн. зоологии, 1979, № 3, с. 33—36.
- Фоканов В. А. Новый род и вид песчанки *Pliorhombomys gromovi* Fokanov gen. et spec. nov. (Mammalia, Rodentia) из позднего плиоцена южной Туркмении.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1976, 66, с. 122—124.
- Hepfner V. G. Notizen über die Gerbillidae (Mammalia, Rodentia). VI Über die Einteilung der Gerbillidae.— Zool. Anz. 1933, 102, H. 3/4, S. 107—112.
- Зоологический музей
Московского университета
- Поступила в редакцию
2.III 1981 г.

УДК 591.112.591.481.1

Л. А. Коршунова

ТКАНЕВЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТЕНКИ ДУГИ АОРТЫ НЕКОТОРЫХ ПАРНОКОПЫТНЫХ

В литературе имеются сведения о гистологической структуре аорты у парнокопытных (Бердонгаров, 1953; Хлопин, 1956; Левина, 1957; Goetz, Meyer, 1958) и физических свойствах аорты (Nekkel, 1953; Bader, Kapal, 1963; Маликов, Абраев, Суванов, 1974).

Нами изучена гистологическая структура стенки дуги аорты у 54 парнокопытных 19 видов, разных по степени физической активности и конституционным особенностям: домашняя свинья (*Sus scrofa domestica*) — 5 экз., мунтжак (*Muntiacus sinensis*) — 1 экз., благородный олень (*Cervus elaphus*) — 2 экз., капетдагский муфлон (*Ovis orientalis*) — 1 экз., домашняя овца (*Ovis ariens*) — 6 экз., изюбр (*Cervus canadensis*) — 1 экз., пятнистый олень (*Cervus nippon*) — 2 экз., косуля (*Capreolus capreolus*) — 4 экз., европейский лось (*Alces alces*) — 2 экз., марал (*Cervus elaphus*) — 2 экз., антилопа канна (*Taurotragus oryx*) — 6 экз., индийский нильгау (*Boselaphus tragocamelus*) — 2 экз., голубой гну (*Connochaetes taurinus*) — 1 экз., домашняя коза (*Capra hircus*) — 5 экз., гривистый баран (*Ammotragus lervia*) — 1 экз., бантенг (*Bison banteng*) — 1 экз., домашний бык (*Bos taurus domestica*) — 9 экз., буйвол (*Bubalus bubalis*) — 2 экз., бизон (*Bison bison*) — 1 экз. Изготовлено 280 гистологических препаратов. Материал фиксировали 10%-ным нейтральным формалином и фиксатором по Лилли, заливали в целлоидин, срезы окрашивали гематоксилин-эозином, по Ван-Гизону, по Футу, Харту, орсеином по Унна-Тенцеру, по Паниной, по Маллори.

Анализ гистологических срезов показал, что дуга аорты парнокопытных — сосуд эластического типа, но с большим количеством мышечной ткани и состоит из трех оболочек: интимы, меди и адвентиции.

Интима представлена эндотелием и подэндотелиальным слоем. Эндотелий состоит из тесно сомкнутых плоских полиморфных клеток, одно- или двуядерных. Подэндотелиальный слой выражен нечетко. В нем расположены клетки двух типов: на границе с эндотелием клетки гистиоцитоподобной формы, в следующих 2—3 слоях клетки, похожие на фибробласты, с хорошо выраженным овальным ядром. В эндотелии встречаются также гладкомышечные клетки и заходят тонкие эластические и аргирофильные волокна. Резко отличается интима домашнего быка, она толще в 2—12 раз, чем интима всех других представителей отряда парнокопытных.