

УДК 669.323.4(477.74)

В. А. Несин, В. А. Топачевский

ДРЕВНИЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ПОЛЕВКОВЫХ (RODENTIA, MICROTINAE)

В настоящее время стало вполне очевидным, что полевокзубость — адаптация к полной или частичной зеленоядности не является признаком, присущим исключительно высшим хомякообразным — полевоквым (Microtinae). Во всяком случае это явление, выраженное в той или иной степени проявляется в виде конвергенций и параллелизмов у не родственных или отдаленно родственных низших хомякообразных (Воронцов, 1982). Так, полевокзубость свойственна заведомо не родственным полевоквым современным американским Hesperomyiinae — трибы Phyllotini, Sigmodontini и Neotomini, мадагаскарским Nesomyiinae — род *Brachytarsomys*, а среди вымерших форм — Cricetodontinae — евроазиатские, валлезийские предшественники трибы Microtocricetini (Fahlbusch, Maug, 1975; Топачевский, Скорик, 1988). В связи с этим становится понятным поиск, помимо одонтологических, собственно краниологических показателей, которые позволили бы более четко оконтурить филум Microtinae с позиций действительных родственных связей, а не по принципу сходства. В результате было показано, что для нижнечелюстной ветви Microtinae свойственно наличие так называемой арвиколидной борозды, тянущейся снаружи параллельно переднему краю восходящей ветви на некотором удалении от него (рис. 1) и служащей местом прикрепления pars anterior musculus masseter medialis (Repenning, 1968). Этот признак всегда отсутствует у низших хомякообразных. Другой, не менее характерный для полевоквых признак — положение симфизного бугра нижнечелюстной ветви по отношению к M_1 (Топачевский, Скорик, 1988). У всех без исключения Microtinae этот бугор — место прикрепления m. digastricus — смещен назад, располагаясь под M_1 , в то время, как у низших хомякообразных, включая полевокзубые формы, он либо вообще не выражен, либо размещен на уровне диастемы, в крайнем случае — на уровне переднего края M_1 (рис. 1). Оба признака отражают специфику прикрепления жевательной мускулатуры, обеспечивающей подавляющее превалирование продольных режущих-перетирающих движений, наиболее эффективных при подобной специализации зубов. Наличие арвиколидной борозды полностью отсекает филум полевоквых от всех без исключения низших хомякообразных, включая и проблематичных полевоквых трибы Microtoscortini. Последнее в полной мере касается и высоко специализированных Microtinae — триб Ellobiini и Prothetomyiini, нижняя челюсть которых построена по полевичьему типу. По положению же симфизного бугра полевоквые также отделены от подавляющего большинства низших хомякообразных. Однако имеется некоторая трансгрессия признака с Trilophomyiini и, возможно, Microtoscortini. Здесь уместно оговорить, что и по строению постоянных коренных Microtoscortini проявляют больше черт сходства со специализированными Cricetinae трибы Trilophomyiini, чем с Microtinae. Во всяком случае и те, и другие имеют четко выраженный ромбодонтный тип строения моляров. Кроме того, у эволюционно слабо продвинутых Microtoscortini — древнеплиоценовых азиатских *MicrotoscOPTES* и среднеплиоценовых американских *ParamicrotoscOPTES* сходным строением обладает M^1 и особенно весьма специфично устроенный M^2 (Fahlbusch, 1987; Martin, 1975). К тому же у азиатских *M. praetermissus* Schaub еще четко просматривается упрощенный, что свойственно Trilophomyiini, тип строения M_3 — начальный этап образования заднего воротничка, на базе которого собственно и формируется третий лоф (рис. 2). Крайне простое

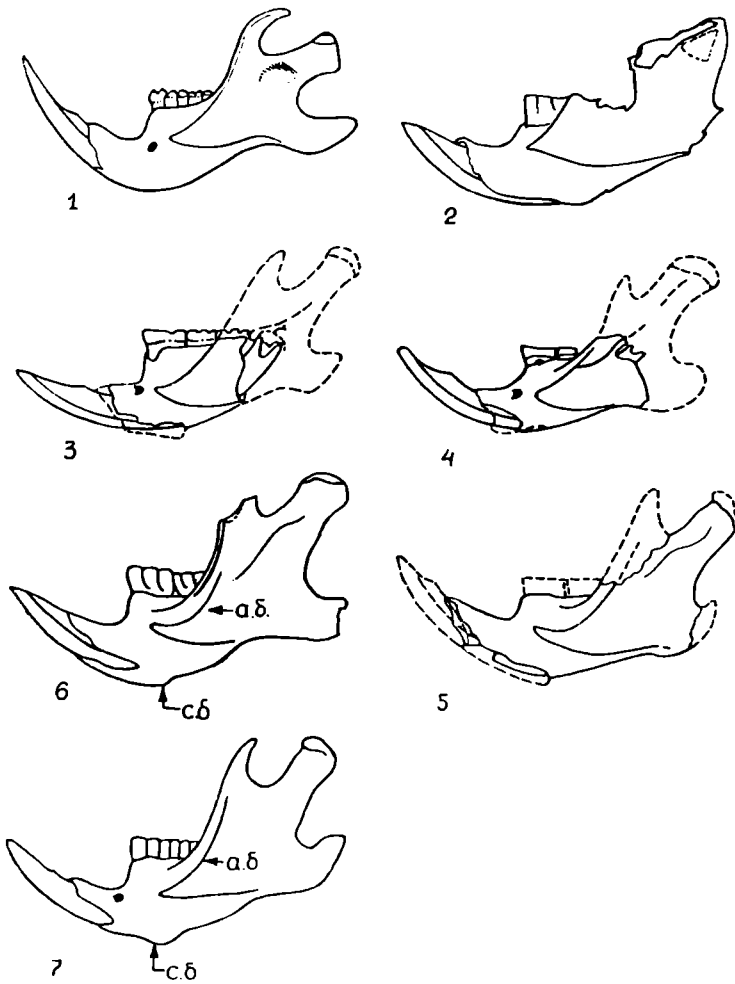
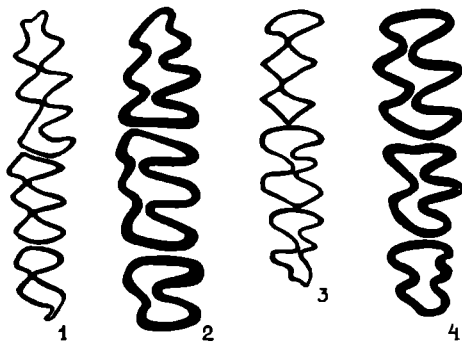


Рис. 1. Схема строения нижних челюстей различных родов хомячьих Cricetidae: 1 — *Cricetus*; 2 — *Trilophomys* (по Sulimski, 1964); 3 — *Baranomys*; 4 — *Microtodon*; 5 — *Prosomys* (по Reppening, 1968); 6 — *Polonomys* (по Agadjanian, Kowalski, 1978); 7 — *Clethrionomys*; а. б. — арвиколидная борозда; с. б. — симфизный бугор.

строение, в принципе сходное с таковым M^2 , сохраняет и M^3 . Что же касается тенденции к усложнению заднего отдела M^3 и параконидного отдела M_1 , то они находятся вне зоны эволюционного запрета у всех без исключения родов трибы *Microtoscoptini*, а для M^3 — у американских *Paramicrotoscoptes* и особенно, *Goniodontomys*.



Двойственно ведут себя по таким признакам как степень развития арвиколидной борозды и положение симфизного бугра по отношению

Рис. 2. Строение жевательной поверхности коренных зубов: 1, 3 — *Microtoscoptes*; 2, 4 — *Trilophomys* (2 — по Sulimski, 1964; 4 — по van de Weerd, 1976); 1, 2 — нижние; 3, 4 — верхние.

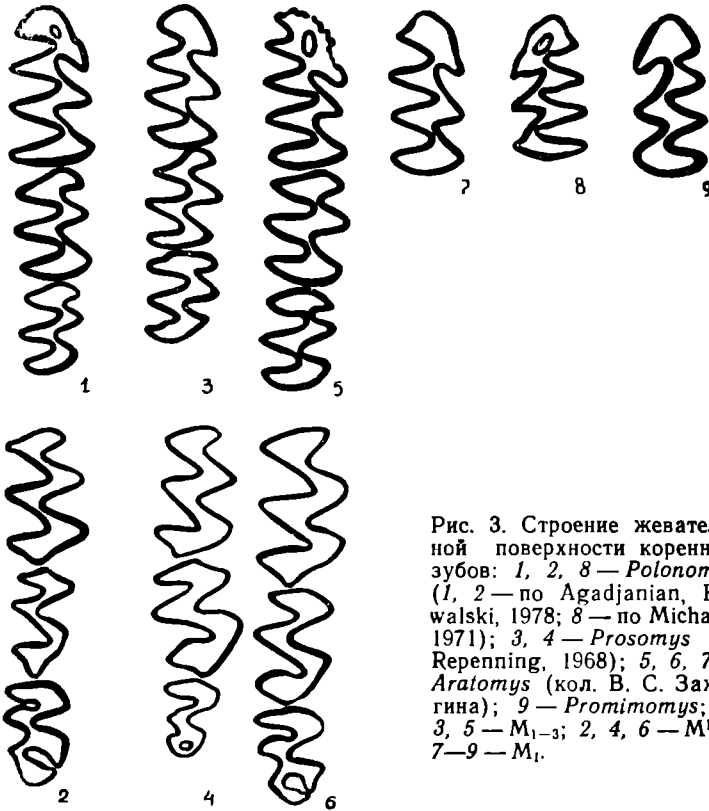


Рис. 3. Строение жевательной поверхности коренных зубов: 1, 2, 8 — *Polonomys* (1, 2 — по Agadjanian, Kowalski, 1978; 8 — по Michaux, 1971); 3, 4 — *Prosomys* (по Repenning, 1968); 5, 6, 7 — *Aratomys* (кол. В. С. Зажигина); 9 — *Promitomys*; 1, 3, 5 — M_{1-3} ; 2, 4, 6 — M_1^{1-3} ; 7-9 — M_1 .

к M_1 представители другой трибы высоко специализированных к зеленоядности низших хомякообразных — *Baranomyini* в обычно понимаемом объеме (Kretzoi, 1955, 1969; Громов, Поляков, 1977; Громов, Баранова, 1981). Так, при построенных в целом по единому плану постоянных коренных у родов *Microtodon* и *Baranomys* отсутствует арвиколидная борозда, а симфизный бугор, если выражен, то расположен у переднего края M_1 (рис. 1), в то время как у евразийских древнеплиоценовых — понтических *Polonomys* и близких к последним американским среднеплиоценовым *Prosomys* — по этим показателям нижнечелюстная ветвь полностью приобретает тип строения, свойственный полевоквым (рис. 1).

Таким образом, начиная с древнего плиоцена — понта (в объеме восточноевропейской регионарусной схемы) в Евразии от бараномии дифференцируется группа древнейших настоящих *Microtinae*, обладающих не только всем набором краниологических показателей, свойственных представителям этого подсемейства высших хомякообразных, но и близким к исходному для *Microtinae* первично упрощенным типом строения постоянных коренных — M_1 и M^3 (рис. 3). К среднему плиоцену эта группа проникает в Северную Америку — близкий к *Polonomys*, иногда даже объединяемый с ней (Agadjanian, Kowalski, 1978) род *Prosomys*. О первичности подобного типа строения M_1 и M^3 свидетельствует хотя бы тот факт, что на следующих — аратомисной и промомисной стадиях развития настоящих полевоквых при принципиально сходном, в сущности сохранившем полономисно-прозомисный тип строения M^3 , усложнение M_1 не идет далее первичной перетяжки в области параконидного отдела (рис. 3). При этом начинают проявляться и элементы призматической складки — следы у *Aratomys*, полная дифференциация у *Promitomys*. Между тем следы первичной перетяжки и призматической складки начинают закладываться у наиболее эволюционно продвинутых *Polo-*

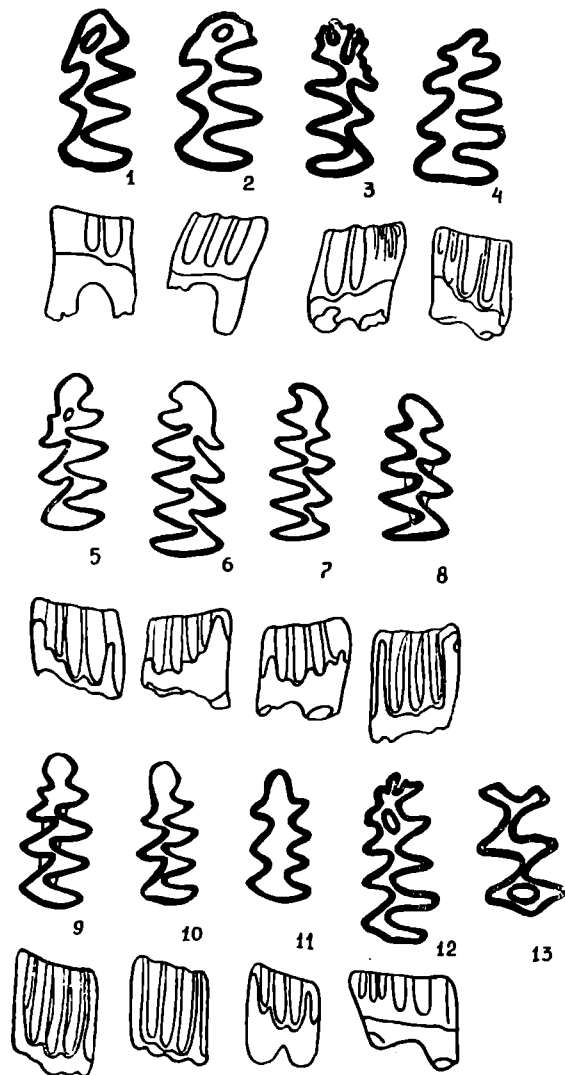


Рис. 4. Строение жевательной и лабиальной стороны M_1 : 1 — *Polonomys*; 2 — *Prosomys*; 3 — *Aratomys*; 4 — *Germanomys*; 5 — *Promimomys*; 6 — *Dolomys*; 7 — *Pliomys*; 8 — *Clethrionomys*; 9 — *Mimomys*; 10 — *Villanyia*; 11 — *Ellobius*; 12 — *Ischymtomys*; 13 — M^1 *Ischymtomys*.

nomys — местонахождение Vandaques, древний плиоцен Франции (Michaux, 1971). В дальнейшем в эволюции этих зубов преобладает общая тенденция к полуторному, двойному и далее усложнению параконидного отдела M_1 и в меньшей мере талонного отдела M^3 . При этом первично простой тип строения этих моляров сохраняют рано дифференцировавшиеся в процессе эволюции трибы полевковых (возможно, на уровне *Polonomys*) — Ellobiini, Prometheomyini — древнейшие слепушонковые *Germanomys* в пределах северной части Восточной Палатетиды (Северное Причерноморье и Приазовье СССР) известны начиная с древнейшего среднего плиоцена — киммерия, хотя не исключено их наличие в позднем понте (Кучурганская толща). Вторичное частичное упрощение этих структур в некоторых линиях развития полевковых

представляет собой лишь исключение. Адаптационно этот процесс выражает усиление режущей перетирающей функции зубного ряда. В адаптивных рядах в рамках различных триб Microtinae он представлен в следующем виде (рис. 4). Любопытно также, что в постнатальном онтогенезе первично усложненные M_1 *Aratomys*, равно как и *Promimomys* упрощаются до стадии *Polonomys* на сильно стертых зубах (рис. 3). Последнее находит свое объяснение, если учесть, что эволюция Microtinae протекала в основном по пути педоморфоза.

В филуме собственно полевковых, в равной мере как и в трилофomisной и микротоскоптинной ветвях вымерших полевкозубых низших хомякообразных, показателен и такой признак, как сокращение на одно количество эмалевых полей на M^2 по сравнению с M_1 (рис. 3). Это происходит за счет редукции поля, соответствующего внутренней ветви антеролофа. Указанный тип строения верхних постоянных коренных уже в полной мере формируется на базе Vaganomyini в филуме Microtinae.

Наконец, не менее важным признаком, определяющим родство ветвей родословного дерева собственно Microtinae, является степень гипсондонтии постоянных коренных. Во всяком случае все без исключения современные низшие хомякообразные подсемейств Nesperomyinae и Nesomyinae имеют соответствующие зубы с низкой коронкой, что, к при-

меру, на M_1 может быть выражено следующим показателем — высота коронки, измеренная по ее заднему краю, меньше $2/3$ длины жевательной поверхности на зубах, находящихся на начальных стадиях закладки или первичной дифференциации корней. У корнезубных полевок этот показатель составляет не менее $3/4$, у слабо продвинутых форм — *Polonomys*, приближается к длине жевательной поверхности — *Prosomys*, *Protmimomys*, *Dolomys*, *Pliomys* либо даже превосходит последнюю — *Clethrionomys*, эволюционно продвинутые *Villanyia*, *Mimomys*, *Ellobius* (рис. 4). Таким образом, с приобретением полевок зубности постоянные коренные современных и некоторых вымерших низших хомякообразных остаются в сущности брахиодонтными, в то время, как у предковой по отношению к *Microtinae* трибы *Baranomysini* уже начинают складываться настоящие полугипсодонтные зубы (у *Microtodon* и *Baranomys* высота коронки, по-видимому приближается к $2/3$). Степень гипсодонтности в филогенезе прогрессивно возрастает у всех корнезубных форм полевок, а с утратой корней появляются настоящие гипсодонтные с постоянным в процессе постнатального онтогенеза ростом, свойственные многим трибам *Microtinae*. Среди низших хомякообразных высокой степенью гипсодонтности имеющих корни зубов обладали *Microscoptini* — высота коронки M_1 примерно равна длине жевательной поверхности — и особенно средне- и позднемиоценовые *Trilophomyini*, достигшие по этому показателю уровня далеко эволюционно продвинутых *Microtinae* — *Villanyia*, *Mimomys*, *Clethrionomys* — высота коронки заметно превосходит длину жевательной поверхности. Если даже принять во внимание, что древнейшие позднеэоценовые — позднеэоценовые *Trilophomyini* юга европейской части СССР имеют по этому показателю уровень эволюционной продвинутости, сходный с *Microscoptini*, то и в этом случае этот филум ромбодонтных полевок хомякообразных едва ли проявляет какие-либо родственные связи с *Microtinae*, поскольку в целом предшествуя по времени своего появления исходной для *Microtinae* трибе *Baranomysini* и древнейшим полевок — *Polonomys*, эта группа *Cricetinae* объединяет эволюционно более продвинутые формы. По всей вероятности, здесь имеет место конвергенция, а не родство даже отдаленное. Вероятно, этот случай представляет собой один из ярких примеров канальной эволюции, протекавшей однонаправленно, но на принципиально иных структурах. Векториальная однонаправленность эволюционного процесса в филумах *Trilophomyini* и *Microscoptini*, с одной стороны, и *Microtinae* — с другой, четко фиксируется и по такому признаку как появление у поздних *Trilophomyini* хорошо выраженной системы траков — разрыва эмалевого слоя на стенках коронки преимущественно в вершинах выходящих углов эмалевых призм, что само по себе является адаптацией, усиливающей режуще-перетирающий эффект всей системы постоянных коренных, построенных по принципу полевок зубности. Эволюция этого признака в филуме полевок протекала по следующей схеме — траки едва намечены, закрыты на ранних этапах дифференциации подсемейства — *Polonomys*, *Prosomys*, *Aratomys*, *Geranomys*; средние по высоте, закрыты на ранних и средних стадиях стертости, но открытые на поздних стадиях функционирования — *Protmimomys*, *Dolomys*, *Pliomys*; высокие, открытые на средних и даже ранних стадиях стертости зубов — *Clethrionomys*, *Mimomys*, *Villanyia* (рис. 4). Таким образом, находит выражение тенденция к усилению этих структур как в процессе эволюции *Microtinae*, так и в процессе развития отдельных триб этого подсемейства.

В аспекте вышеизложенного становится вполне очевидной необходимость ревизии систематического положения проблематичных полевок рода *Ischymotus*, представители которого получили достаточно широкое распространение в Палеарктике в отрезке времени завершающая фаза эоцено — нижний понт (Громов, Поляков, 1977). Последнее предопределено прежде всего тем, что эта группа полевок хомякооб-

разных по краниологическим и одонтологическим показателям не укладывается в описанные выше тенденции в эволюции полевковых, что, в свою очередь, ставит под сомнение ее родство с представителями *Microtinae*. Так, например, будучи сравнительно далеко эволюционно продвинутой по степени сложности параконидного отдела M_1 , по крайней мере, до уровня *Pliomys* и *Dolomys*, т. е. явно превышая степень сложности одноименных моляров *Aratomys* и *Promimomys*, представители ишимомисной ветви характеризуются крайне низкой коронкой этих и других моляров, оставаясь по этому признаку явно брахиодонтными — на начально стертых M_1 высота коронки заметно меньше 2/3 длины жевательной поверхности, а на слабо и средне стертых равно половине и менее длины последней (рис. 4). К тому же *Ischymomys* по типу строения верхних постоянных коренных вообще не имеет аналогов не только среди полевковых, но и среди полевкозубых хомякообразных вообще, проявляя некоторые черты сходства лишь с вымершими валлезийскими полевкозубыми *Cricetodontinae* трибы *Microtocricetini*. Это в полной мере относится и к строению корней. Во всяком случае среди полевковых никогда не проявляются четырехкорневые M^1-M^2 , что довольно часто наблюдается у *Ischymomys*. Если к этому добавить, что среди реверсивных морфотипов M^1 встречаются зубы с раздвоенным антероконом (рис. 4), то нельзя исключить происхождение этой группы от шестибугорчатых (с раздвоенным антероконом) *Cricetinae* с усложненной корневой формулой (M^1, M^2 четырехкорневые). Кроме того, у *Ischymomys* отсутствует арвиколидная борозда восходящего отдела нижнечелюстной ветви, хотя положение симфизного бугра сходно с таковым у *Microtinae*. В заключение следует отметить и тот немаловажный факт, что *Ischymomys* предшествует по времени появления либо сосуществует (понт Восточной Европы) с древнейшими полевковыми полономисно-прозомисной ветви, лежащей, как было показано выше, в основании филума *Microtinae*. Все это и побуждает к выделению ишимомии из состава полевковых в качестве самостоятельной трибы полевкозубых *Cricetinae*.

- Воронцов И. И. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны.— Л.: Наука, 1982.— 451 с.— (Фауна СССР. Млекопитающие; Т. 3. Вып. 6).
- Громов И. М., Баранова Г. И. Каталог млекопитающих СССР (плиоцен-современность).— Л.: Наука, 1981.— 456 с.
- Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae).— Л.: Наука, 1977.— 504 с.— (Фауна СССР. Млекопитающие; Т. 3. Вып. 8).
- Топачевский В. А., Скорик А. Ф. Новые полевкозубые Cricetodontinae (Rodentia, Cricetidae) из валезия Евразии и некоторые вопросы надродовой систематики подсемейства // Вестн. зоологии.— 1988.— № 5.— С. 37—45.
- Agadjanian A. K., Kowalski K. *Prosomys insuliterus* (Kowalski, 1958) (Rodentia, Mammalia) from the Pliocene of Poland and of the European Part of the U.S.S.R. // Acta zool. Cracov.— 1978.— 23, N 3.— P. 29—54.
- Fahlbusch V. The Neogene mammalian faunas of Ertemte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol), China. 5. The genus *Microtoscopes* (Rodentia: Cricetidae) // Senckenberg. leth.— 1987.— 67, N 5/6.— S. 345—373.
- Fahlbusch V., Mayr H. Microtoide Cricetiden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns // Paläont. Z. Stuttgart.— 1975.— 49.— S. 78—93.
- Kretzoi M. *Promimomys* cor n. g. n. sp., ein alttertümlicher Arvicolide aus dem ungarischen Unterpleistozän // Acta geol. Budapest.— 1955.— 3, N 1/3.— P. 89—94.
- Kretzoi M. Skizze einer Arvicoliden-Phylogenie, Stand 1969 // Vertebr. Hung.— 1969.— 2, fasc. 1/2.— P. 155—193.
- Martin L. D. Microtinae Rodents from the Ogallala Pliocene of Nebraska and the Early Evolution of the Microtinae in North America // Studies on Cenozoic Paleontology and Stratigraphy. Claude W. Hibbard Memoriae.— 1975.— 3.— P. 101—111.
- Michaux J. Arvicolinae (Rodentia) du Pliocene terminal et du Quaternaire ancien de France et d'Espagne // Palaeovertebrata.— 1971.— 4, fasc. 5.— P. 137—214.
- Repenning C. A. Mandibular Musculature and the Origin of the Subfamily Arvicolinae (Rodentia) // Acta zool. Cracov.— 1969.— 13, N 3.— P. 29—72.