

УДК 599.322.2:591.431.4

ОСОБЕННОСТИ ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ СУСЛИКОВ, *SPERMOPHILUS* (SCIURIDAE, RODENTIA), КАК КЛЮЧ К РЕКОНСТРУКЦИИ ИСТОРИИ ГРУППЫ

Л. В. Попова

Киевский национальный университет им. Тараса Шевченко,
ул. Васильковская, 90, Киев, 03022 Украина
E-mail: popovalv@mail.ru

Принято 13 сентября 2007

Особенности жевательной поверхности щечных зубов сусликов, *Spermophilus* (Sciuridae, Rodentia), как ключ к реконструкции истории группы. Попова Л. В. — Обоснована необходимость модификации номенклатуры элементов жевательной поверхности щечных зубов сусликов (*Spermophilus*). Приведена модифицированная схема обозначений элементов жевательной поверхности, позволяющая без морфометрии фиксировать функционально значимые изменения их зубной системы.

Ключевые слова: суслики, *Spermophilus*, зубная система, номенклатура, изолированные зубы.

The Occlusive Surface Characteristic in the Ground Squirrels, *Spermophilus* (Sciuridae, Rodentia), as a Lead to the Group History Reconstruction. Popova L. V. — Necessity of the modification of the *Spermophilus* teeth occlusive surface nomenclature is substantiated. The scheme of their dental nomenclature is given. It allows stating functionally significant changes of their teeth system without morphometrical study.

Key words: ground squirrels, *Spermophilus*, teeth system, dental nomenclature, isolated teeth.

Введение

Суслики (*Spermophilus*) вместе с полевыми в количественном отношении составляют основу микротериофауны тундро-степных сообществ плейстоцена. Однако, несмотря на обилие в тафоценозах, представители рода являются крайне сложным объектом для изучения. Причина этого — строение их зубной системы, неудобное для применения методов обычных при работе с вымершими мелкими млекопитающими.

И. М. Громов, работы которого, суммированные в соответствующем томе Фауны СССР (Громов и др., 1965), до сих пор являются основным источником информации по вымершим Spermophilini, кроме изолированных зубов, имел в своем распоряжении и более или менее сохранившийся краниологический материал. Но количественную основу тафоценозов мелких млекопитающих в огромном большинстве случаев составляют именно изолированные зубы. Возможность корректно работать с таким материалом означает возможность статистической обработки данных, что почти автоматически выводит исследование на новый уровень, как в плане достоверности, так и в плане расширения круга доступных для решения задач.

К примеру, для *Spermophilus*, по мнению автора, так и не удалось с определенностью выделить так называемые признаки эволюционного уровня, благодаря которым полевок, содоминантов сусликов в тундро-степных сообществах, можно назвать биологическими (эволюционными) часами плио-плейстоцена — основой биостратиграфического расчленения и корреляции континентальных отложений этого этапа геологической истории. Основу биостратиграфического применения остатков полевок дает хроноклиальная изменчивость по показателям удлинения рабочей поверхности моляров, увеличения количества режущих граней и другим, также направленным на оптимизацию механической обработки корма. Все эти изменения могут быть легко описаны, измерены, статистически обработаны и при сопоставлении с данными по фаунам, возраст которых известен, дают возраст изучаемых новых местонахождений. При этом в пределах отдельной филетической линии можно в какой-то мере абстрагироваться от таксономии, поскольку упомянутые показатели характеризуют развитие целых филетических последовательностей на протяжении миллионов лет.

Отчего на фоне тех же природных процессов зубная система большинства грызунов меняется быстро и совершенно определенным образом, а другие (суслики) сохраняют крайне архаичные черты

вплоть до трехбугорчатых верхнекоренных и при этом вполне преуспевают? Возможный вариант ответа на этот вопрос предложен автором (Попова, 2006 а, б), но в любом случае следствием особого характера морфологической дифференциации зубной системы у сусликов должны быть и особенности в методике их изучения.

Морфометрический анализ для изолированных зубов сусликов неприменим. Основные причины этого: 1) жевательная поверхность щечных зубов сусликов, в отличие от таковой большинства грызунов, имеет очень мало общего с плоскостью; разновысокие бугры и гребни сильно меняют форму в результате стирания. Следовательно, 2) все промеры должны быть сделаны по основанию коронки, но это, во-первых, менее информативно, и, во-вторых, основание коронки — задний план поля зрения и почти неизбежен случайный наклон коронки, который трудно заметить; поэтому погрешность измерений будет относительно выше, чем для других групп грызунов. 3) Невозможно измерять по единой методике изолированные щечные зубы и зубы в челюсти, поскольку, например, задний край коронки каждого нижнекоренного обычно закрыт передним краем следующего зуба.

Значит, основную роль должно играть изучение качественных признаков. Однако распространенные варианты номенклатуры элементов жевательной поверхности оказались недостаточными для описания таксономически и функционально значимых особенностей морфологии зубов *Spermophilini*. Возникла необходимость создать такую схему обозначений признаков, которая позволяла бы без промеров фиксировать функционально значимые изменения зубной системы. Это и является целью данной работы.

Материал и методы

Изучены черепа рецентных сусликов (*Spermophilus*): *S. pygmaeus* Pallas, 1778 — 43 черепа; *S. odessanus* (Nordmann, 1842) — 65 черепов; *S. suslicus* (Guldenstaedt, 1970) — 31 череп; *S. citellus* Linnaeus, 1766 — 38 черепов; *S. xanthoprimum* Bennett, 1835 — 4 черепа. Большая часть изученного краниологического материала получена от сусликов с территории Украины, за исключением *S. xanthoprimum* (Армения). Изучены также малочисленные серии черепов рецентных *S. fulvus* Lichtenstein, 1823; *S. major* Pallas, 1778; *S. erythrogegnys* Brandt, 1834; *S. undulatus* Pallas, 1778 и *S. relictus* Kaschkarov, 1923.

Жевательную поверхность моляров и премоляров зарисовывали при помощи рисовального аппарата. Отмечены все элементы морфологии зубной системы, которые в принципе могли оказаться видоспецифичными и функционально значимыми. Затем эта первоначальная схема была испытана на наиболее многочисленных в коллекции видах (*S. pygmaeus*, *S. odessanus*, *S. suslicus*, *S. citellus*).

Среди элементов жевательной поверхности бугорчатозубых грызунов удобно различать основные (постоянно развитые) и дополнительные структуры. Для дополнительных элементов жевательной поверхности была составлена таблица частот встречаемости. Большинство этих первоначально намеченных дискретных структур меняли частоту встречаемости у разных видов, то есть их диагностическая значимость заслуживала дальнейшего исследования. Некоторые из этих структур до сих пор не удостоены названий вообще, другие — не упоминались в связи с *Spermophilus*, и, наконец, у разных авторов их названия варьируют (табл. 1).

Возможные исходные варианты названий элементов жевательной поверхности для *Spermophilini* приведены на рисунке 1.

Результаты

В предлагаемой нами схеме (рис. 2, 3, табл. 1) для элементов жевательной поверхности верхнещечных зубов использована номенклатура Ван Валена (Van Valen, 1966), только кристы названы лофами (рис. 1, *A*, *B*). Однако у сусликов имеются характерные структуры, отсутствующие у дельтатерид. Названия для них заимствованы из работы Дж. Гукера (Hooker, 1986) (рис. 1, *E*, *F*). К названиям элементов нижнещечных зубов в некоторых случаях для большей упорядоченности прибавлены стандартизированные окончания. Терминология формализована по следующему принципу. Названия основных бугров оканчиваются на *conus* (*conid*), соответственно для верхней и нижней челюсти. Это *protoconus* (*pr*) и *pronoconid* (*prd*), *paraconus* (*pa*), *metaconus* (*me*) и *metaconid* (*med*), а для нижней челюсти еще *entoconid* (*end*) и *hyoconid* (*hyd*). Гребни, соединяющие основные бугры — *lophae* (*lophidae*). Количество их у *Spermophilini* — по два на верхних и на нижних зубах. Названия лофов образуются от названия буккального кона (лингвального конида) + *lophe* (*lophid*) (*lph* и *lphd* в сокращении), например, гребень между лингвально расположенным протоконом и буккальным параконом — паралоф (в отличие от схем рис. 1, *C*, *E*, *G*). Конули (конулиды) — дополнительные бугры этих основных гребней. Названия дополнительных бугорков бывают связаны с названиями соответствующих гребней (например, бугор металофа — метаконуль,

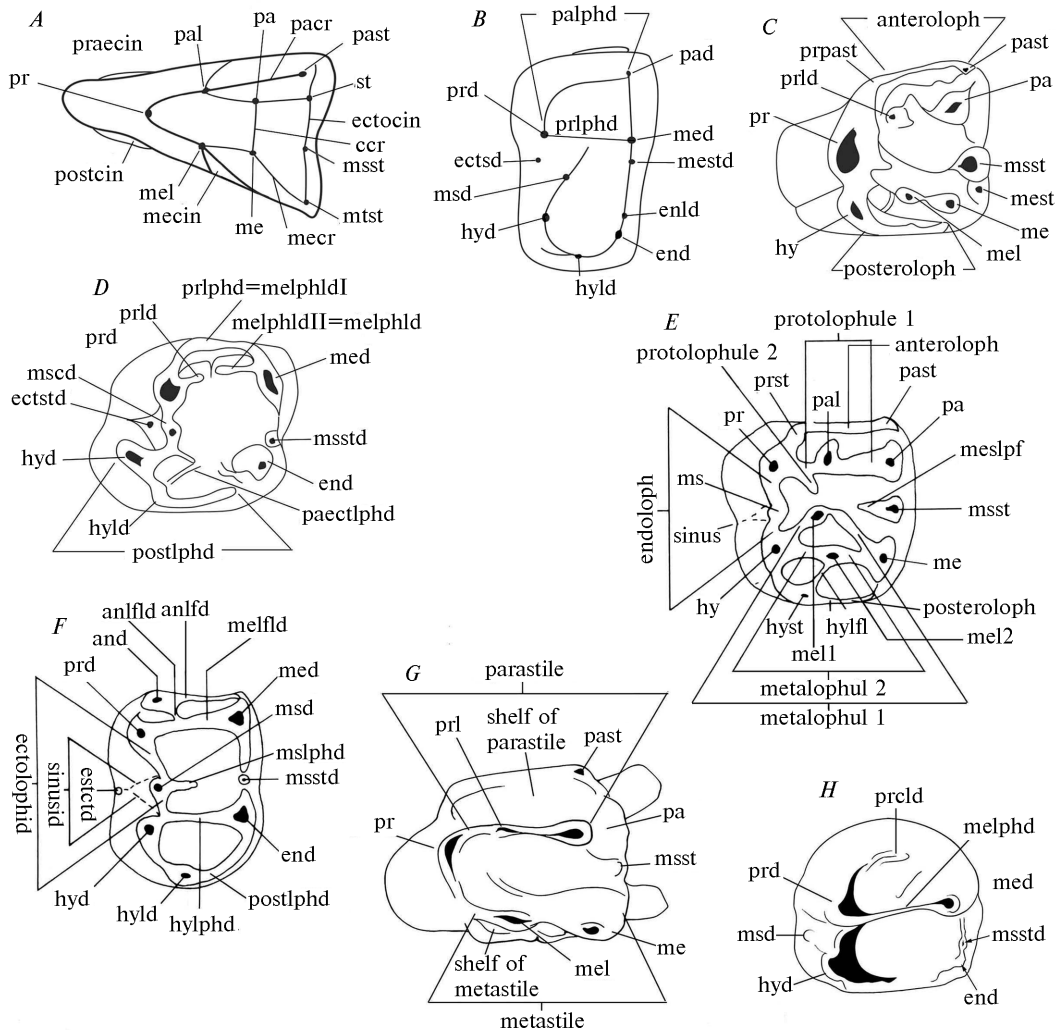


Рис. 1. Элементы жевательной поверхности: *A, B* — терминология, предложенная вообще для териев (Van Valen, 1966: p. 8, fig. 1); *C, D* — Paramyidae (Шевырева, 1976: стр. 8, рис. 1); *E, F* — Paramyidae, Sciuravidae (Hooker, 1986: text-fig. 31, p. 270); *G, H* — Sciuridae (Громов, 1965: стр. 47, рис. 13). Названия соответствующих элементов верхних и нижних (в скобках) зубов приводятся рядом.

Основные бугры: *pr* (*prd*) — протокон (прото-конид), *pa* (*pad*) — паракон (параконид), *me* (*med*) — метакон (-ид); *hy* (*hyd*) — гипокон (-ид), *end* — энтоконид.

Дополнительные бугры: конулы (конулиды) — *-1, -ld* *ms* (*msd*) — мезокон (мезо-конид), *prl* — протоконуль, *mel1* — метаконуль1, *mel2* — метаконуль2, *pal* — параконуль.

Стили (стилиды) — *st, std* выделены курсивом: *past* (*pastd*) — парастиль (-ид), *hyst* (*hystd*) — гипостиль (-ид), *msst* (*msstd*) — мезостиль (-ид), *ectsd* — эктостилид.

Основные и дополнительные гребни (подчеркнуты) *lorphae* (*lph*), *lorphidae* (*lphd*), *lorphulae* (*lphl*), *lorphulidae* (*lphld*): *anlph*, *anlphd* — антеролоф (-ид), *alphld* — антеролофулид, *prlph1* — протолофуль1, *prlph2* — протолофуль2, *postlph* (*postlphd*) — постеролоф (-ид), *paectlphd* — парактолофид, *ectlphd* — эктолофид, *metalophule1, 2* — металофуль1, 2, *melph* — металоф, *mslph* (*mslphd*) — мезолоф (-ид), *hylph* (*hylphd*) — гиполофуль (-ид), кресты (*cr*), крестиды (*crd*): *ccr* — центрокреста, *mccr* — метакреста, *pacr* — паракреста; *parastile*, *metastile* — парастиль и метастиль (Громов и др., 1965).

Цингулюмы: *praecin* — прецингулюм, *postcin* — постцингулюм.

Fig. 1. The occlusal surface structure: *A, B* — terminology proposed for terian molars (Van Valen, 1966: p. 8, fig. 1); *C, D* — Paramyidae (Шевырева, 1976: p. 8, fig. 1); *E, F* — Paramyidae, Sciuravidae (Hooker, 1986: text-fig. 31, p. 270); *G, H* — Sciuridae (Громов, 1965: p. 47, fig. 13). Names of upper and lower (in parentheses) teeth structure elements cited alongside.

Таблица 1. Расхождения между предлагаемой схемой и существующими вариантами номенклатуры элементов жевательной поверхности млекопитающих

Table 1. The difference between the proposed scheme and the existing variants of mammals dental nomenclature

Предлагаемая схема	Van Valen, 1966	Шевырева, 1976	Hooker, 1986	Громов и др., 1965
паралоф	паракрита	протолоф	протолофуль I	парастиль
металоф	метакрита	металоф	металофуль I	металофуль
металофид	протолофид	Металофулид I = протолофид	антеролофид	металофид
металофулид	—	Металофулид II = металофид	металофулид	металофид
металофуль (на M ³)	—	—	металофуль I	—
параконуль	параконуль	параконуль	параконуль	протоконуль
метастилид	метастилид	мезостилид	мезостилид	мезостилид
эктостилид	эктостилид	эктостилид	эктостилид	мезоконид
препротоконуль	—	—	—	—
постпротоконуль	—	—	—	—
протостиль ²	—	—	—	—
гипостиль ²	—	—	—	—

бугор паралофа — параконуль (рис. 1), но не всегда. В предложенной схеме эти устоявшиеся названия сохранены, только с формализованными окончаниями. Например, бугор, развитый на эктолофиде (мезоконид Ван Валена и остальных цитированных авторов) назван мезоконулидом (рис. 3, С). У сусликов этот бугорок, во всяком случае, не принадлежит к основным, у некоторых видов он почти не встречается.

Дополнительные гребни называются лофулями (лофулидами). Стилями (стильдами) называются бугры дополнительных гребней и цингулюмов, в отличие от

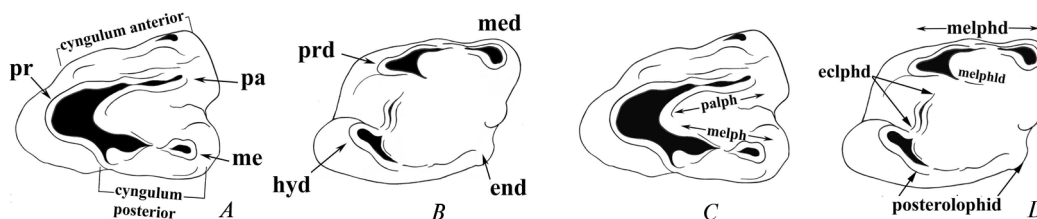


Рис. 2. Основные элементы жевательной поверхности Spermophilini (M¹, M₁): A, B — основные бугры и воротнички; C, D — основные гребни. Обозначения, как на рисунке 1.

Fig. 2. Principal elements of the occlusive surface in Spermophilini (M¹, M₁): A, B — principal cusps and cingulums; C, D — principal crests. Abbreviation as on the figure 1.

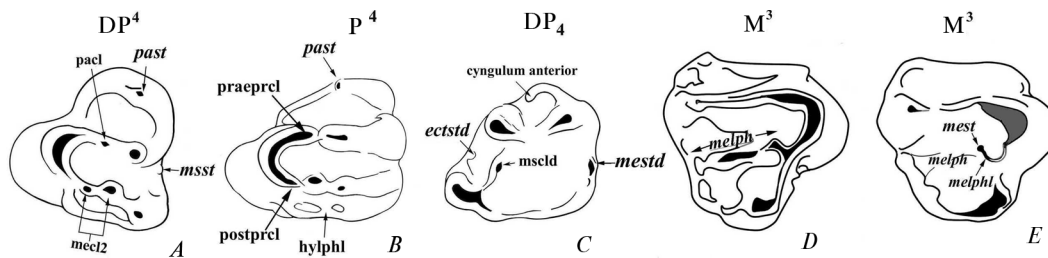


Рис. 3. Дополнительные элементы жевательной поверхности Spermophilini: pacl — параконуль, past — парастиль, msst — мезостиль, mocl2 — метаконуль (двойной), praeprc — препротоконуль, postprcl — постпротоконуль, hylphl — гиполофуль, ectstd — эктостилид, mestd — метастилид, mscl — мезоконулид, melph — металоф, melphl — металофуль, mest — метастиль.

Fig. 3. The complementary elements of the Spermophilini occlusive surface: pacl — paraconule, past — parastyle, msst — mesostyle, mocl2 — metaconule (double), praeprc — preprotoconule, postprcl — postprotoconule, hylphl — hypolophule, ectstd — ectostylid, mestd — metastilid, mscl — mesoconulid, melph — metalophe, melphl — metalophule, mest — metastile.

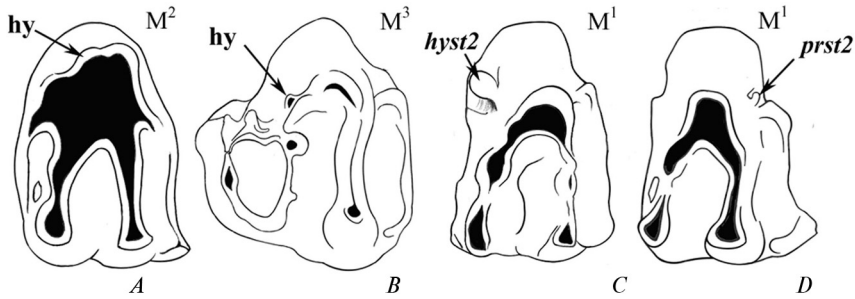


Рис. 4. Следы редуцированного гипокона, протостиль2 и гипостиль2.

Fig. 4. The residual hypocone, protostyle2 and hypostyle2.

конулей (конулидов). Стили и стилиды могут быть и не связаны с гребнями. На передних верхнекоренных у сусликов металоф устроен просто, и нет необходимости различать металофуль I и II, но на последнем верхнем коренном перед металофом иногда наблюдается маленький гребень (назовем его металофуль), несущий дополнительный бугорок (метастиль) (рис. 3, E). Метастилидом, вслед за Ван Валеном и в отличие от схем остальных цитированных авторов, назовем добавочный бугорок между метаконидом и энтоконидом (рис. 3, C). Количество добавочных бугорков (как стилей — стилидов, так и конулей — конулидов) изменчиво, и если структура двойная, она обозначается соответствующим термином + «2», например: metaconulus2, mecl2 (рис. 3, A).

Наконец пришлось ввести новые названия (praeprotoconulus, postprotoconulus) для небольших площадок стирания на передней и задней буккальных ветвях протокона соответственно (рис. 3, B). Препротоконуль и постпротоконуль довольно обычны.

Гипокон у сусликов исчез (слит с протоконом). След этого слияния представляет собой изредка встречающийся «раздваивающийся протокон» (на рис. 4, A и B показан на M² старой особи *S. citellus* и на M³ взрослой особи *S. major*). Дополнительные бугорки спереди и сзади от протокона обозначены нами как протостиль2 и гипостиль2 (prst2, hyst2), поскольку протостиль и гипостиль, по Дж. Гукеру — лингвальные выступы цингулюмов. Протостиль2 и гипостиль2 наблюдаются очень редко.

Автор очень признателен сотрудникам Зоологического музея Киевского национального университета, Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины и отдела палеозоологии Национального научно-природоведческого музея НАН Украины за любезно предоставленную возможность работы с коллекциями. Автор также благодарит за полезные замечания, сделанные на разных этапах подготовки данной схемы, И. И. Дзевекина (Институт зоологии НАН Украины), Л. И. Рековца и В. А. Несина (отдел палеозоологии Центрального научно-природоведческого музея НАН Украины).

Громов И. М., Бибиков Д. И., Калабухов Н. И., Мейер М. Н. Наземные беличьи (Marmotinae). — М.; Л., 1965. — (Фауна СССР; Т. 3: Млекопитающие. Вып. 2).

Попова Л. В. Диагностика ископаемых остатков Spermophilus // Проблемы палеонтології та біостратиграфії фанерозою України. — К., 2006 а. — С. 320–325.

Попова Л. В. Стратиграфічне використання плейстоценових Spermophilini в світлі особливостей їх еволюції // Вісн. Київ. ун-ту. Сер. Геол. — 2006 б. — Вип. 37. — С. 26–28.

Шевырева Н. С. Палеогеновые грызуны Азии. — М.: Наука, 1976. — 116 с. — (Труды ПИН АН СССР; Т. 158).

Hooker J. J. Mammals from the Bartonian (middle/late Eocene) of the Hampshire Basin, southern England // Bull. British Mus. Nat. Hist. Ser. Geology. — 1986. — 39, N 4. — P. 191–478.

Van Valen L. Deltaterida, a new Order of Mammals // Bulletin of American Museum of Natural History. — 1966. — 132, art. 1. — 126 p.