

Биологический факультет Московского государственного  
университета имени М.В. Ломоносова

Институт проблем экологии и эволюции  
имени А.Н. Северцова РАН

Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН  
Звенигородская биологическая станция имени С.Н. Скадовского  
биологического факультета МГУ

# **Эволюционная и функциональная морфология позвоночных**

## **Evolutionary and Functional Morphology of Vertebrates**



Материалы II Всероссийской конференции и школы для  
молодых учёных памяти Феликса Яновича Дзержинского

Materials of the Second Conference and Workshop dedicated  
to Felix Yanovich Dzerzhinsky

Звенигородская биологическая станция МГУ,  
6 – 9 октября 2022 г.

**Товарищество научных изданий КМК**  
**Москва ❖ 2022**

**Эволюционная и функциональная морфология позвоночных.** Материалы II Всероссийской конференции и школы для молодых учёных памяти Феликса Яновича Дзержинского. Москва: Т-во научных изданий КМК. 2022. 351 с., ил., портрет.

**Ответственный редактор** А.Б. Поповкина.

**Редакторы:** М.В. Калякин, Л.П. Корзун, Т.Б. Голубева, В.В. Шахпаронов.

Сборник материалов II Всероссийской конференции и школы «Эволюционная и функциональная морфология позвоночных» посвящён памяти Феликса Яновича Дзержинского (1937–2015) — заслуженного профессора Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, выдающегося морфолога, эволюциониста и преподавателя. Сборник включает 51 статью, посвящённую актуальным проблемам современной морфологии позвоночных животных: морфологии, биомеханике и эволюции костно-мышечной системы; функциональной морфологии кожных покровов и их производных; сравнительной анатомии и эволюции внутренних органов; эволюционной морфологии нервной системы и органов чувств; эволюционной эмбриологии, эволюции онтогенезов и морфогенетических механизмов; эволюционной палеонтологии позвоночных. Сборник содержит как статьи, подготовленные по результатам оригинальных научных исследований, так и аннотации лекций по морфологии. Они будут интересны не только профессионалам, но и учащимся вузов.

**Evolutionary and Functional Morphology of Vertebrates.** Materials of the Second Conference and Workshop dedicated to Felix Yanovich Dzerzhinsky. Moscow: KMK Scientific Press. 2022. 351 p., il., portrait.

**Editor-in-Chief** A.B. Popovkina.

**Editors:** M.V. Kalyakin, L.P. Korzun, T.B. Golubeva, V.V. Shakhparonov.

Transactions of the Second scientific conference “Evolutionary and Functional Morphology of Vertebrates” dedicated to Felix Yanovich Dzerzhinsky (1937–2015), honored Professor of Lomonosov Moscow State University, eminent morphologist, evolutionist, and teacher. Fifty-one research papers and abstracts of academic lectures are focused on current problems of modern morphology of vertebrates: morphology, biomechanics, and evolution of the muscle-bone system; functional morphology of the integument and its derivatives; comparative anatomy and evolution of the inner organs (viscera); evolutionary morphology of the nervous system and sensory organs; evolutionary embryology; evolution of ontogenetic and morphogenetic mechanisms; and evolutionary paleontology of vertebrates. The collection of papers is of interest for both professionals and students.

# **МИКРОСТРУКТУРА ЭМАЛИ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ПОЛЁВОК (ARVICOLINAE, CRICETIDAE, RODENTIA): ЭВОЛЮЦИЯ И ЭКОЛОГИЯ**

**А.А. Якимова<sup>1,2</sup>, А.С. Тесаков<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Геологический институт РАН, Москва, Россия*

<sup>2</sup> *Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва, Россия*

## **THE SCHMELZMUSTER OF VOLE MOLARS (ARVICOLINAE, CRICETIDAE, RODENTIA): EVOLUTION AND ECOLOGY**

**A.A. Yakimova<sup>1,2</sup>, A.S. Tesakov<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

<sup>2</sup> *Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia  
e-mail: albina.yakimova@ginras.ru*

Строение зубов полёвок, как и других млекопитающих, отражает пищевую специализацию животных. В процессе филогенеза полёвок с момента их появления в конце миоцена – начале плиоцена и до современности щёчные зубы этих грызунов демонстрируют следующие особенности развития (von Koenigswald, 1980; Rabeder, 1981):

1) возрастает степень гипсодонтии: происходит постепенное смещение времени образования корней зуба на более поздние онтогенетические стадии. Таким образом продлевается рост коронки и растёт её эффективная длина. В нескольких независимых линиях полёвок происходит переход к некорнезубости. У многих современных зеленоядных полёвок корни моляров не образуются совсем, либо формируются в самом конце жизни зверька;

2) происходит увеличение длины режущей кромки первого нижнего и третьего верхнего моляров за счёт усложнения непарных петель и формирования дополнительных призм зуба. Это позволяет повысить эффективность обработки больших объёмов малокалорийных растительных кормов;

3) происходит дифференциация эмали моляров по толщине и ориентации слагающих эмалевую стенку призм гидроксипатита.

В зависимости от ориентации гидроксипатитовых призм выделяют три основных типа эмалевых слоёв: радиальный, тан-

генциальный и пластинчатый. Процесс изменения толщины эмали взаимосвязан с развитием и редукцией различных слоёв эмали внутри стенки. Дифференциация эмали по толщине может быть выражена в различной степени. Самой примитивной стадией считается недифференцированная эмаль равномерной толщины на всём протяжении стенки, последующая стадия — уменьшение толщины эмали во входящих углах моляров. Далее происходит негативная дифференциация, или дифференциация по мимомисному типу, при которой ведущие края дентинового треугольника (вогнутые стенки, принимающие на себя максимальное давление в первом акте жевательного движения) тоньше, чем замыкающие края (выпуклые стенки дентиновых треугольников). Этот этап связан с развитием тангенциальной эмали на замыкающих краях и пластинчатой эмали на ведущих краях. Переходным этапом между мимомисной дифференциацией и наиболее продвинутой микротусной является вторично недифференцированная эмаль с утончённой стенкой во входящих углах, на этом этапе толщина стенки замыкающего края уменьшается за счёт начинающейся редукции тангенциальной эмали. Микротусная, или позитивная (Martin, 1987) дифференциация — стадия, противоположная микротусной: ведущие края дентиновых треугольников становятся толще замыкающих. На этой стадии развитие пластинчатой эмали ведущих краёв и редукция тангенциальной эмали достигают максимума, причём у некоторых полёвок замыкающие края могут отсутствовать совсем (von Koenigswald, 1980).

В рамках этой работы мы провели сравнение структуры эмали полёвок нескольких эволюционных линий, используя литературные данные и оригинальный материал. Эмалевые препараты изготавливали по стандартной методике, предложенной В. фон Кенигсвальдом (von Koenigswald, 1980): заливка зуба в эпоксидную смолу, шлифовка жевательной поверхности, травление соляной кислотой, напыление проводящего слоя. Фотографии микроструктуры эмали получены с помощью сканирующего электронного микроскопа на базе ПИН РАН, УЦКП УрФУ и ГИН РАН.

## Результаты

### *Mimomys – Arvicola*

Род *Mimomys*, широко распространённый в Палеарктике на протяжении всего плиоцена, считается лесным обитателем, имеющим мимомисную дифференциацию эмали и хорошо разви-

тые пластинчатый и тангенциальный слои, что наблюдается у крупных представителей рода с начала позднего плиоцена (von Koenigswald, 1980; Carls, Rabeder, 1986; Якимова, Тесаков, 2022) и до раннего неоплейстоцена включительно. Вероятнее всего, в его рационе значительную долю составляли различные семена и сочные вегетативные части растений.

С момента появления рода *Arvicola* его представители демонстрируют последовательный переход от мимомисной дифференциации толщины эмали к микротусной, что активно используется в стратиграфических целях (Heinrich, 1982; Maul et al., 2000; Застрожных и др., 2018). У позднеплейстоценовой водяной полёвки переход к микротусной дифференциации уже произошёл; также можно наблюдать развитие пластинчатого слоя и редукцию тангенциального. Современная водяная полёвка обладает ещё более дифференцированной эмалью, однако полной редукции тангенциального слоя у неё не происходит, в отличие от многих представителей серых полёвок, перешедших к зеленоядности. Вероятно, это связано с приспособлением этой линии к полуводному образу жизни: в рационе этой полёвки много сочной водной растительности, а также встречаются животные корма (Громов, Ербаева, 1995).

#### *Pliopotamys – Ondatra*

Эта эволюционная линия, как и предыдущая, специализирована на водном образе жизни. Эмаль *Pliopotamys*, предполагаемого предка ондатры, не дифференцирована по толщине стенки и практически полностью состоит из радиальной эмали (von Koenigswald, 1980).

У современной ондатры очень толстая эмаль с утончением во входящих углах, либо же слабо дифференцированная по мимомисному типу. Помимо радиальной эмали, в стенках также имеются хорошо развитые пластинчатый и тангенциальный слои; существует тенденция к продлению пластинчатого слоя в замыкающие стенки. Рацион ондатры также чрезвычайно разнообразен, содержит как сочные растительные, так и животные корма (Громов, Ербаева, 1995). Помимо этого, выход в более крупный размерный класс требует укрепления эмали.

#### *Clethrionomyini*

Представители трибы — типичные лесные полёвки, эмаль зубов которых очень сходна с таковой у *Miomys*, есть хорошо развитые пластинчатый и тангенциальный слои, дифференциация эмали мимомисная. Эти структуры развивались у мимомисных

и лесных полёвок параллельно и независимо, но *Clethrionomys* и *Craseomys* продолжали адаптацию к лесным биотопам, а большинство *Mimomys* вымерло или дало потомков, перешедших к облигатному зеленоядению в открытых биотопах.

В качестве наглядного примера можно привести работу М.А. Фоминых с коллегами (2016), где иллюстрированы этапы перехода к зеленоядности у лесных полёвок (*Clethrionomyini*) в строении эмалевой стенки моляров. У красно-серой полёвки *Craseomys rufocanus* обобщённый мимомисный тип строения эмали с негативной дифференциацией и развитыми пластинчатой и тангенциальной эмалью, а более гипсодонтная и зеленоядная шикотанская полевка (*C. rex*) демонстрирует тенденцию в сторону микротусного типа с существенным уменьшением толщины замыкающих краёв и редукцией в них тангенциального слоя эмали.

Дальнейшее развитие этой тенденции в трибе *Clethrionomyini* можно наблюдать у горных полевок *Alticola* s.str. Эти полёвки уже полностью некорнезубы, населяют разнообразные горные местообитания и в значительной степени зеленоядны, а микроструктура эмалевой стенки их зубов микротусного типа (von Koenigswald, 1980).

### Pliomyini

Вымершая триба *Pliomyini* включает несколько филетических линий, принадлежащих к родам *Propliomys* и *Pliomys*. Представители этой трибы встречаются в отложениях на территории юга Евразии от Западной Европы до Западной Сибири, начиная с раннего плиоцена и до позднего плейстоцена (Rabeder, 1981; Carls, Rabeder, 1988). Мы исследовали структуру эмали в линии восточноевропейских *Propliomys*, в которой происходило постепенное развитие от раннеплиоценовых примитивных видов до наиболее прогрессивного *Propliomys ucrainicus* начала раннего плейстоцена (Tesakov, 2005). В этой линии можно видеть последовательное возрастание гипсодонтии, усложнение антерокидонного отдела первого нижнего моляра, переход от недифференцированной по толщине эмалевой стенки к слабо дифференцированной по мимомисному типу, а также развитие тангенциальной эмали замыкающих краёв и появление пластинчатой эмали на ведущих краях дентиновых треугольников (Tesakov, 2005; Якимова и др., 2019; Yakimova et al., 2022). Сопутствующая фауна в местонахождениях, где присутствуют остатки восточноевропейских *Propliomys*, указывает на лесостепные местообитания (Тесаков и др., 2018).

### Borsodia – Lagurus

Представители этой линии — степные и полупустынные виды, рацион которых состоит из вегетативных частей злаковых и изредка дополняется семенами и корой кустарников (Громов, Ербаева, 1995). Пластинчатая эмаль на ведущих краях у представителей этой группы появляется в позднем плиоцене, когда эти полёвки ещё обладают отчётливой мимомисной дифференциацией эмали. У этих полёвок наблюдается очень высокая скорость редукции замыкающих краёв (связанная с редукцией тангенциального слоя). Она началась ещё на корнезубом этапе в раннем плейстоцене (von Koenigswald, 1980; Tesakov, 1993; von Koenigswald, Tesakov, 1997; Тесаков, 2004). Считается, что у современных представителей полностью отсутствует тангенциальная эмаль, но иногда на отдельных экземплярах удаётся обнаружить её следы.

### Lemmini

Группа примечательна тем, что у этих грызунов в жевательное движение добавляется латеральный элемент, то есть моляры при жевании как бы описывают эллипсовидную траекторию. Это повышает эффективность режущих движений по всей длине эмалевых краёв, но требует усиления давящей мускулатуры (Abramson, 1993). Именно поэтому лемминги имеют такие широкие моляры с очень глубокими входящими углами, простым антероконидом и практически недифференцированной эмалью. Особенности жевательного движения леммингов отражаются и на микроструктуре их эмали: на замыкающих и завершающих краях ещё в плиоцене у этих предположительно изначально болотных обитателей, специализированных бриофагов, появляется дополнительный и специфический пластинчатый слой, которого нет больше ни у одной из триб полёвок (von Koenigswald, 1980). Вероятно, этот слой им необходим для дополнительного укрепления задних стенок зуба. Причём хорошо развитая пластинчатая эмаль ведущих краёв и «лемминговая» эмаль замыкающих краёв имеется уже у самых ранних леммингов, найденных в отложениях конца раннего – начала позднего плиоцена, зоны MN15-16 (Fejfar, Repenning, 1998; Tesakov, Bondarev, 2022).

У современных представителей есть те же самые структуры, что и у плиоценовых, но пластинчатая эмаль ведущих краёв развита лучше. Интересно, что призмы пластинчатой эмали у леммингов не прямые, как у всех остальных полёвок, а несколько загибающиеся. Можно предположить, что это также связано с особенностями их жевательных движений.

## Заключение

Микроструктура эмали полёвок в процессе прогрессирующего приспособления к зеленоядности претерпевает изменения наряду с её дифференциацией и общими усложнениями морфологии моляров. В разных линиях полёвок этот процесс развития протекает сходным образом, однако практически всегда имеются особенности. Таким образом, структура эмали является отражением трофической адаптации грызуна, палеогеографической обстановки, а также показателем эволюционного уровня развития конкретного вида в пределах филетической линии.

## Литература

- Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Зайцеобразные и грызуны // Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. СПб. 522 с.
- Застроожнов А.С., Данукалова Г.А., Головачев М.В., Титов В.В., Тесаков А.С., Симакова А.Н., Оситова Е.М., Трофимова С.С., Зиновьев Е.В., Курманов Р.Г. 2018. Сингильские отложения в схеме квартера Нижневожского региона: новые данные // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 26. Вып. 6. С. 80–120.
- Тесаков А.С. 2004. Биостратиграфия среднего плиоцена – эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим). М. 247 с.
- Тесаков А.С., Титов В.В., Куриаков С.В., Фролов П.Д., Сыромятникова Е.В., Казанов И.А., Подвицнев В.Г. 2018. Кабакова Балка — новое местонахождение плиоценовых наземных позвоночных в Западном Предкавказье // Матер. LXIV сессии Палеонтол. о-ва 2–6 апреля 2018 г. ВСЕГЕИ, СПб.: Палеонтол. о-во РАН. С. 236.
- Фоминых М.А., Зыков С.В., Бородин А.В. 2016. Онтогенетические и эволюционные характеристики эмали щёчных зубов полёвок рода *Craseomys* (Argvicolinae, Rodentia) // Докл. РАН. Т. 471. Вып. 3. С. 374–377.
- Якимова А.А., Погодина Н.В., Тесаков А.С. 2019. Микроструктура эмали зубов плиоценовой полёвки *Pliomys jalpugensis* Nesin, 1983 // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. С. 30–31.
- Якимова А.А., Тесаков А.С. 2022. *Mimomys hajnackensis* из плиоценовых отложений Западной Сибири // Матер. LXVIII сессии Палеонтол. о-ва. ВСЕГЕИ, СПб. С. 252–253.
- Abramson N.I. 1993. Evolutionary trends in the dentition of true lemmings (Lemmini, Cricetidae, Rodentia): functional-adaptive analysis // Journal of Zoology. Vol. 230. P. 687–699.

- Carls N., Rabeder G. 1988. Arvicolids (Rodentia, Mammalia) from the Earliest Pleistocene of Schernfeld (Bavaria) // Beiträge zur Paläontologie von Österreich. Vol. 14. P. 123–237.
- Fejfar O., Repenning C.A. 1998. The ancestors of the lemmings (Lemminae, Arvicolinae, Cricetidae, Rodentia) in the Early Pliocene of Wölfersheim near Frankfurt-am-Main, Germany // Senckenbergiana lethaea. Vol. 77. P. 161–193.
- Heinrich W.-D. 1982. Zur Evolution und Biostratigraphie von *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) im Pleistozän Europas // Zeitschrift für Geologische Wissenschaften. Bd.10. H.6. S.683–785.
- Koenigswald W., von. 1980. Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia) // Abhandlungen Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Bd.539. S.1–129.
- Koenigswald W., von, Tesakov A. 1997. The evolution of the schmelzmuster in Lagurini (Arvicolinae, Rodentia) // Palaeontographica. Abteilung A. Vol. 245. P. 45–61.
- Martin R.A. 1987. Notes on the classification and evolution of some North American fossil *Microtus* // Journal of Vertebrate Paleontology. Vol. 7. P. 270–283.
- Maul L., Rekovets L.I., Heinrich W.-D., Keller T., Storch G. 2000. *Arvicola mosbachensis* (Schmidtgen 1911) of Mosbach 2: A basic sample for the early evolution of the genus and a reference for further biostratigraphical studies // Senckenbergiana lethaea. Vol. 80. No. 1. P. 129–147.
- Rabeder G. 1981. Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älterem Pleistozän von Niederösterreich // Beiträge zur Paläontologie von Österreich. Bd.8. S.1–343.
- Tesakov A.S. 1993. Evolution of *Borsodia* (Arvicolidae, Mammalia) in the Villanyian and in the early Biharian // Quaternary international. Vol. 19. P. 41–45.
- Tesakov A.S. 2005. Pliocene voles (*Pliomys*, Arvicolinae, Rodentia) from Odessa Catacombs // Russian Journal of Theriology. Vol. 4. No. 2. P. 123–135.
- Tesakov A., Bondarev A. 2022. Down to the roots of lemmings: a new species of basal lemming from the upper Pliocene of West Siberia // Journal of Vertebrate Paleontology. Vol. 41. No. 5. Art.e2036173. P. 1–16.
- Yakimova A.A., Tesakov A.S., Pogodina N.V. 2022. Morphology and evolutionary position of the Early Pliocene vole *Propliomys jalpugensis* from Eastern Europe // Russian J. Theriol. Vol. 21. No. 1. P. 13–23.