

УДК 575:826:575.86

ВЫБОР ПРИЗНАКОВ ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ ФИЛОГЕНЕЗА НА ПРИМЕРЕ АНАЛИЗА ПНЕВМАТИЗАЦИИ МАСТОИДА ПЕСЧАНОК (GERBILLINAE, RODENTIA)*

Е.Г. Потапова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

На примере слуховой капсулы песчанок обсуждается проблема выбора и гомологизации признаков, необходимых для филогенетических реконструкций. Выбор признаков осуществляется в соответствии с гипотезой трансформации морфо-функциональной системы, в основе которой лежат представления о морфогенезе и характере ее разнообразия в конкретной группе. Для описания путей пневматизации мастоида в качестве критерия идентификации камер выбрано положение отверстия, через которое камера сообщается с барабанной полостью. Перегородки считаются гомологичными, если они разделяют одноименные камеры.

Ключевые слова: реконструкция филогении, гомологизация признаков, морфо-функциональные системы, слуховая капсула, песчанки.

Введение. Морфо-функциональные системы – объект изучения морфо-биологического направления в биологии, в задачи которого помимо анализа специфики, путей становления и смены адаптаций, входит и реконструкция последовательности этих событий в историческом развитии конкретных таксонов (Юдин, 1970, 1974). Такие реконструкции имеют свои особенности и ограничения (Потапова, 2013). Цель данной публикации – на примере слуховой капсулы песчанок (Gerbillinae, Rodentia) рассмотреть специфику выбора и гомологизации признаков, необходимых для филогенетических построений.

В рамках названного подхода морфо-функциональные системы рассматриваются как целостные объекты. Для их описания выделяют элементарные признаки, отражающие их свойства, детали конструкции и их взаимосвязь. Для решения разных задач отбирают разные признаки. Для филогенетических реконструкций предполагается построение схем трансформации рассматриваемой системы, связывающих воедино ее разнообразие в конкретной группе. В этом случае в качестве признаков рационально выбирать те элементы конструкции, которые этот процесс определяют и описывают. Гипотеза трансформации строится на основе представлений о структуре и функциях рассматриваемой системы, о ее морфогенезе и исходит из

* Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 13-04-00525 А).

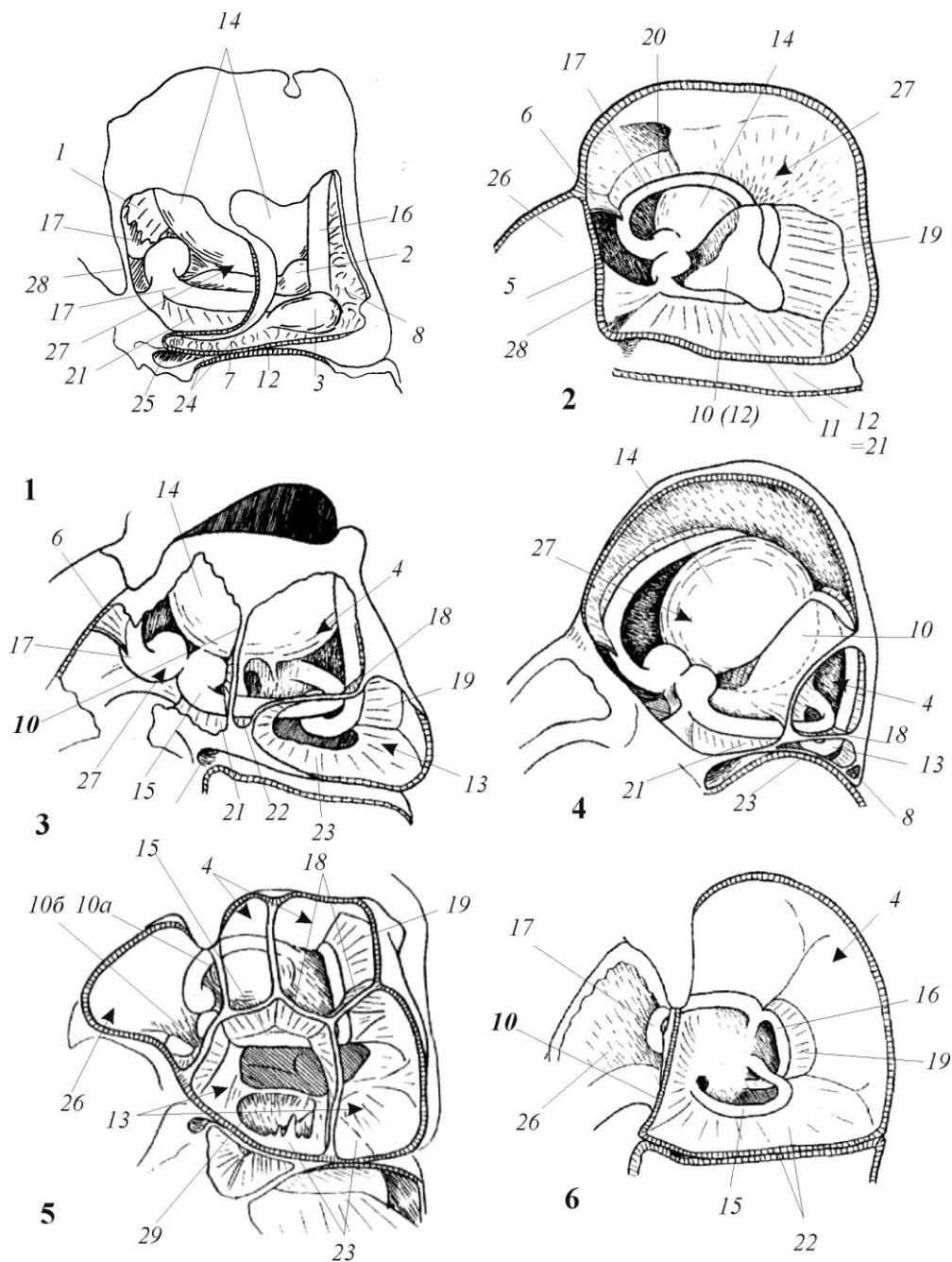
характера ее разнообразия в конкретной группе. Рассмотрим сказанное на примере мастоидного отдела слуховой капсулы песчанок.

Гомологизация признаков мастоида. Структурное разнообразие мастоида выражается в наличии разного количества полостей, разделенных перегородками, которые различаются размерами, расположением, наклоном и связями друг с другом (рис. 1). Это разнообразие – результат пневматизации слуховой капсулы, являющейся важным аспектом ее морфо-функциональной специализации. Пневматизация обеспечивает настройку среднего уха к восприятию определенного спектра звуковых частот и осуществляется путем вздутия барабана и эпитимпанального кармана с образованием дополнительных полостей в мастоиде. Функционально значимым является изменение объема полости среднего уха, тогда как пути пневматизации в большей степени обусловлены особенностями исторического развития группы. Поэтому, анализ пневматизации мастоидного отдела широко применяется в целях филогенетики и систематики грызунов. Песчанки – одна из наиболее изученных в этом отношении групп (Lay, 1972; Павлинов, 1980, 1988; Павлинов, и др., 1990; Потапова, 1996, в печати; Pavlinov, 2008; Россолимо и др., 2001).

Чтобы описать разнообразие мастоида с точки зрения исторического развития группы, выделяются признаки, которые отражают процесс его пневматизации в соответствии с гипотезой морфогенеза системы. Выбор гипотезы предполагает и выбор практического критерия гомологизации элементов конструкции.

Существуют две гипотезы формирования дополнительных полостей в мастоиде. Согласно одной из них, в костной массе мастоида сначала формируются замкнутые губчатые синусы, которые затем прорываются в барабанную полость. В этом случае гомология камер и перегородок устанавливается по их положению в мастоиде (см. Lay, 1992).

Согласно другой гипотезе, которая для грызунов подтверждена на эмбриологическом (Webster, 1975) и большом сравнительно-морфологическом материале (Webster D, Webster M., 1975; Павлинов, 1988; Павлинов и др., 1990; Потапова, 1998; Potapova, 2001, in print; Россолимо и др., 2001), пневматизация мастоида осуществляется за счет проникновения в него барабанной полости. Возможны два направления этого процесса: сверху – из эпитимпанального кармана через переднюю стенку мастоида и снизу – через нижнюю стенку мастоида в зоне его контакта с барабаном. У грызунов описаны два пути проникновения барабанной полости спереди и четыре снизу. У песчанок представлен один верхний (рис. 1, 27, рис. 2, 1) и два нижних (изнутри и снаружи бокового канала – рис. 1, 2, 3, 4, 13 и рис. 2, 2, 3).



Р и с . 1. Строение мастоида у песанок: *Gerbilliscus leucogaster* (1), *Desmodillus auricularis* (2), *Dipodillus dasyurus* (3), *Ammodillus imbellis* (4), *Rhombomys opimus* (5 – усложненный вариант), *Pachyuromys duprasi* (6). Вид сбоку, наружная стенка удалена (ориг., частично по Павлинову и др., 1990). 1 – гребень вдоль стенки парафлоккулярной ямки; 2, 3 – впячивание изнутри (2) и снаружи (3) бокового канала; 4 – верхняя мастоидная камера; 5 – входное отверстие эпитимпано-мастоидной камеры; 6 – гребень на границе эпитимпанального кармана; 7, 8 – губчатый синус; 9 – задняя мастоидная камера; 10 – мастоидная септа: ее часть

на границе с верхней (10а) и нижней (10б) мастоидными камерами; 11, 12 – мастоидный (11) и тимпанальный (12) листки тимпано-мастоидной септы; 13 – нижняя мастоидная камера; 14 – парафлоккулярная ямка; 15 – 17 – полукружные каналы: 15 – боковой, 16 – задний, 17 – передний; 18 – септа бокового канала; 19 – септа заднего канала; 20 – септа переднего канала; 21 – 23 – тимпано-мастоидная септа: ее часть, отделяющая барабанную полость от эпитимпано-мастоидной (21), от верхней мастоидной (22), от нижней мастоидной (23); 24 – фронт эпитимпано-мастоидного впячивания; 25 – шилососцевидное отверстие; 26 – эпитимпанальный карман; 27 – эпитимпано-мастоидная камера; 28 – часть наружной стенки эпитимпанального кармана; 29 – купол барабанного кольца.

На начальном этапе фронт каждого впячивания, который образован плотной костью, имеет форму купола, направленного вглубь мастоида (рис. 1, 2, 3, 24). Губчатый синус, образование которого часто предшествует экспансии барабанной полости, по мере усиления впячивания постепенно вытесняется (рис. 2, 2), но никогда не прорывается в барабанную полость (Потапова, в печати). Когда впячивание доходит до наружной стенки, образуется соответствующая камера: из эпитимпанального впячивания – *эпитимпано-мастоидная*, из впячивания изнутри бокового канала – *верхняя мастоидная*, снаружи канала – *нижняя мастоидная* (рис. 1, 2). Таким образом, для того, чтобы описать процесс пневматизации, критерием идентификации и гомологизации камер выбрано положение отверстия, через которое камера сообщается с барабанной полостью.

На месте встречи фронтов пневматизации образуются перегородки. Их наличие, размеры, положение и наклон зависят от наличия соответствующих впячиваний и их интенсивности. Гомологичными можно считать перегородки, которые разделяют одноименные камеры. Понятно, что у разных видов они могут по названным параметрам значительно различаться.

При встрече переднего и нижнего впячиваний образуется сплошная перегородка (*мастоидная септа*), полностью разделяющая эти потоки (рис. 1, 10, рис.2, 12). В зависимости от их интенсивности, указанная перегородка может быть наклонной, вертикальной и даже горизонтальной. Как правило, она отделяет эпитимпанальную (или эпитимпано-мастоидную) камеру от верхней мастоидной, но в особых случаях – частично и от нижней мастоидной камеры (рис. 1, 5, 10б). У тех форм, у которых эпитимпанальное впячивание заходит далеко назад, а впячивание снизу едва намечено (*Tatera*, *Progerbillurus*) или выражено в виде кармана (*Gerbillurus*, *Desmodillus*), мастоидной септе соответствует часть перегородки (горизонтальной и наклонной, соответственно), которая включена внутрь арки бокового канала. Наружная часть этой перегородки соответствует *тимпано-мастоидной* септе.

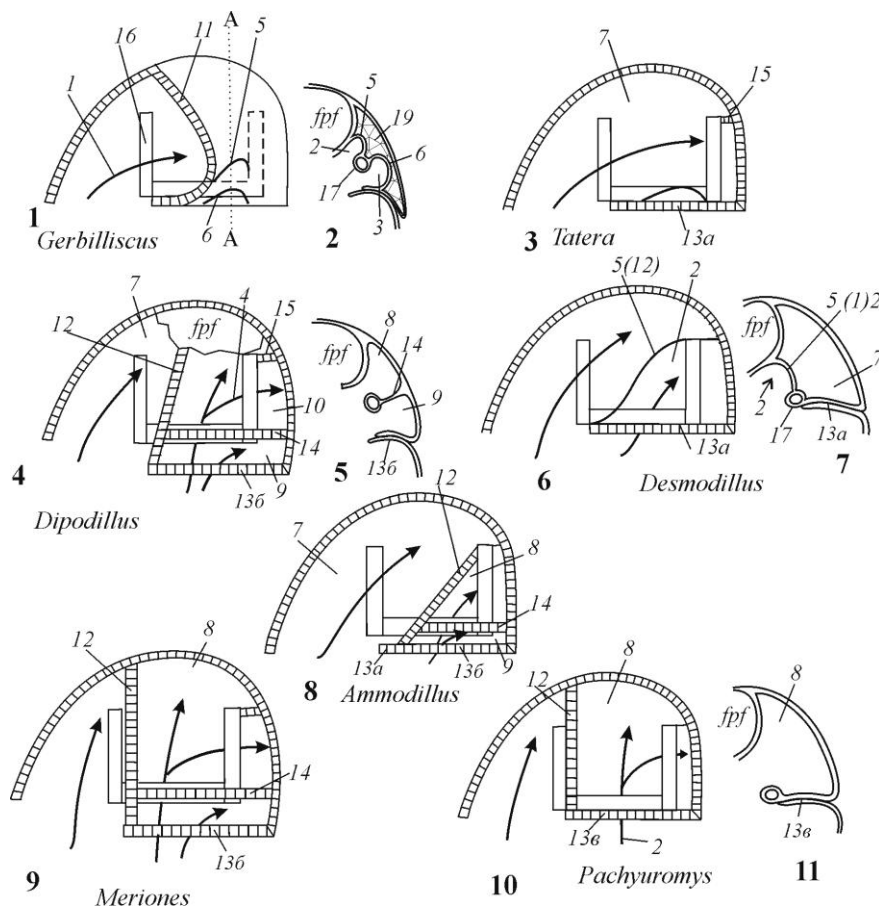


Рис. 2. Схема пневматизации мастоида, вид сбоку (1, 3, 4, 6, 8, 9, 10) и на условном срезе по центру мастоида (по линии а – а) (2, 5, 7, 11).

Номенклатура по Павлинов и др., 1990 и Потапова, 1996; в скобках номенклатура по Pavlinov, 2008.

1 – впячивание спереди; 2, – впячивание снизу: 2 – впячивание изнутри бокового канала и 3 – снаружи от него; 4 – впячивание изнутри заднего канала; 5, 6 – фронт впячивания изнутри бокового канала (5) и снаружи от него (6); камеры: 7 – эптитимпано-мастоидная (=эпимастоидная); 8 – верхняя мастоидная (=тимпано-мастоидная); 9 – нижняя мастоидная (=нижняя тимпано-мастоидная); 10 – задняя мастоидная (=задняя мастоидная ячейка); 11 – фронт эптитимпано-мастоидного впячивания; септы: 12 – мастоидная; 13 – тимпано-мастоидная (=нижняя мастоидная): – разделяет барабанную и а – эптитимпано-мастоидную, б – нижнюю мастоидную камеру, в – верхнюю мастоидную; 14 – септа бокового канала (=тимпано-мастоидная); 15 – септа заднего канала; 16-18 – полукружные каналы: передний (16), боковой (17), задний (18); 19 – губчатый синус; fpf – парафлоккулярная ямка.

Если впячивание снизу происходит с обеих сторон бокового канала, образуется септа, которая связывает боковой канал с наружной стенкой (септа бокового канала – рис. 1, 18, рис. 2, 14). Она появляется только при наличии впячивания снаружи канала. Расширение полости назад вокруг заднего канала ведет к образованию септы заднего канала. Если изнутри канала оно интенсивнее, чем снаружи, то септа идет к

боковой стенке мастоида (*Gerbillus*), если они равноценны, то – к задней.

Следует подчеркнуть, что все перегородки в мастоиде образованы только *os mastoideum*, за исключением *тимпано-мастоидной септы*. Эта перегородка формируется из стенки барабана и нижней стенки мастоида в зоне контакта этих костей позади слухового прохода и отделяет барабанную полость от полости в мастоиде.

У песчанок названные кости широко перекрываются, из-за нависания мастоида над барабаном. Но шов между ними располагается в глубине зоны перекрывания, как правило, немного снаружи от бокового канала, реже на его уровне. Поэтому двойная тимпано-мастоидная стенка при вздутии и барабана, и мастоида образуется только снаружи канала. Если эта септа появляется в результате пневматизации мастоида спереди (рис. 1, 2, 21, рис. 2, 3, 6, 7) или только изнутри бокового канала снизу (рис. 1, 6, рис. 2, 10, 11) тимпано-мастоидная септа будет связана с боковым каналом. Если есть впячивание и снаружи, то этой связи не будет.

Есть три варианта появления тимпано-мастоидной септы: 1) в результате впячивания спереди (*Tatera*, *Desmodillus* и др.) и в результате впячивания снизу, причем в последнем случае двумя способами; 2) только изнутри бокового канала (*Pachyuromys*) или 3) одновременно с двух сторон (*Dipodillus*, *Meriones* и др.). У некоторых видов (рис. 1, 3) разные участки септы образуются по-разному. Эту «иерархическую негомологичность» по способу формирования септы в трех названных группах легко описать с помощью признаков впячивания снизу (как продемонстрировано выше). А именно, если его нет – вариант 1, если есть только изнутри канала – 2, с обеих сторон – 3. Можно это сделать, и по-другому – описать какую мастоидную камеру, когда она отделяет от барабанной полости: эпитимпано-мастоидную – 1, верхнюю мастоидную – 2, нижнюю мастоидную – 3.

В этой связи, на мой взгляд, неверно гомологизировать тимпано-мастоидную септу у *Pachyuromys* (рис. 1, 6, 22) с септой бокового канала у *Meriones*, *Dipodillus* (рис. 1, 3, 18). Также неправильно считать тимпано-мастоидную септу (=нижнюю мастоидную септу) последних новообразованием (Pavlinov, 2008). Новообразованием можно признать формирование нижней мастоидной камеры, которое приводит к обособлению тимпано-мастоидной септы от бокового канала и к появлению септы бокового канала.

В рассмотренном примере для описания разнообразия мастоида мы использовали признаки, которые характеризуют особенности полостей и напрямую отражают процесс пневматизации мастоида. Однако описать эту конструкцию с той же целью можно и с помощью другого набора признаков, который характеризует перегородки. Например, наличие *нижнего мастоидного впячивания (камеры)* можно

отразить сочетанием двух признаков: наличием септы, образованной из мастоидного и тимпанального листков и отсутствием ее связи с боковым каналом и т.п. При подборе признаков надо учитывать эту опасность двойного отображения одного и того же свойства через описания разных признаков.

Для филогенетического исследования важно не столько показать различные тренды преобразования, сколько определить в каком случае единообразие тренда обусловлено родством, а в каком – параллельным развитием. Поэтому при подборе признаков для описания морфо-функциональных систем в целях филогенетики, помимо признаков, которые характеризуют типологию процесса (в данном случае – путь пневматизации), необходимо обязательно включать признаки, которые отражают детали этого процесса и изменение функциональных свойств системы, а также характеризуют структурные особенности ее «базовых» элементов. При описании мастоида к таким характеристикам можно отнести направление и глубину впячиваний, размеры полостей, ширину перегородок, размеры полукружных каналов, взаиморасположение их ножек в области круглого окна и т.п. Как показывает практика, часто именно они оказываются важны для решения вопроса о природе сходства типа пневматизации в разных группах – генеалогической или параллельной.

Родственные отношения определяются на основе сходства структуры (Павлинов, 2005). Возможность формализовать описание морфо-функциональных систем позволяет применять для анализа количественные методы. И в этом случае выбор признаков имеет первостепенное значение. От правильного решения этой задачи зависит надежность и достоверность полученных реконструкций (Павлинов и др., 1993). И хотя это утверждение кажется очевидным, на практике выбор признаков и их гомологизация часто осуществляются случайно, без обоснования его адекватности поставленной задаче.

Список литературы

- Павлинов И.Я.* 1980. Эволюция и таксономическое значение строения костного среднего уха в подсемействе песчанок Gerbillinae (Rodentia: Cricetidae) // Бюлл. МОИП, отд. биол. Т. 85. № 4. С. 20-33.
- Павлинов И.Я.* 1988. Эволюция мастоидного отдела слухового барабана у пустынных грызунов // Зоол. журн. Т.67. № 5. С. 739-750.
- Павлинов И.Я.* 2005. Введение в современную филогенетику. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 391 с.
- Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россолимо О.Л., Потапова Е.Г.* 1990. Песчанки мировой фауны. М.: Наука. 368 с.
- Павлинов И.Я., Потапова Е.Г., Яхонтов Е.Л.* 1993. Количественный анализ влияния начальных условий на результаты филогенетических

- реконструкций // Журн. общей биол. Т. 54. №2. С. 149–165.
- Потапова Е.Г.* 1996. Таксономическое значение морфологии костного среднего уха у песчанок Gerbillidae // Исследование териофауны России и сопредельных стран. Тр. междунар. конф. М. С. 280-285.
- Потапова Е.Г.* 1998. Пути преобразования костного среднего уха тушканчикообразных (Rodentia, Dipodoidea) // Зоол. журн. Т. 77. №1. С. 80–87.
- Потапова Е.Г.* 2013. Морфо-биологический подход в филогенетике (возможности и ограничения) // Современные проблемы биологической систематики. Тр. Зоол. ин-та РАН. Приложение № 2. С. 55–67.
- Потапова Е.Г.*, в печати. Пневматизация мастоида у песчанок трибы Taterillini // Зоол. журн.
- Россолимо О.Л., Потапова Е.Г., Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Волцит О.В.* 2001. Сони (Muridae) мировой фауны. М.: Изд-во Моск. ун-та. 229 с.
- Юдин К.А.* 1970. О принципах и уровнях развития систематики животных // Зоол. журн. Т. 49. № 9. С: 735–749.
- Юдин К.А.* 1974. О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 53. С. 5–29.
- Lay D.M.* 1972. The anatomy, physiology, functional significance and evolution of specialized hearing organs of gerbilline rodents // J. Morphol. V. 138. № 1. P. 41-120.
- Pavlinov I. Ya.* 2008. A review of phylogeny and classification of Gerbillinae (Mammalia: Rodentia) // Зоол. иссл. № 9. М.: Изд-во Моск. ун-та. 68 с.
- Potapova E.G.* 2001. Morphological patterns and evolutionary pathways of the middle ear in dormice (Gliridae, Rodentia) // Trakya Univ. Journ. of Scientific Research. Series B Natural and Applied Sciences T.U.J. Sci. Res. B. V.2. № 2. P. 159-170.
- Webster D.B.* 1975. Auditory systems of Heteromyidae: postnatal development of the ear of *Dipodomys merriami* // Journ. Morphol. V. 146 № 2. P. 377-394.
- Webster D.B., Webster M.* 1975. Auditory systems of Heteromyidae: functional morphology and evolution of the middle ear // Journ. Morphol. V. 146. № 2. P. 343-376.

THE SELECTION OF FEATURES FOR THE PHYLOGENETIC RECONSTRUCTIONS ON ANALYSIS OF THE MASTOID PNEUMATIZATION IN GERBILLINAE (RODENTIA)

E.G. Potapova

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow

The gerbilline auditory capsule is taken to discuss the problem of selection and homologation of characters, used in phylogenetic reconstructions. The selection of characters is carried out according the hypothesis of transformation of morpho-functional system, the basis of which is formed by the ideas of morphogenesis and variability in particular group. The position of the foramen, which connects the capsule with tympanic cavity, is taken as a

parameter to describe the ways of mastoid pneumatization. Septae are considered homological if they separate the same cavities.

Key words: *phylogenetic reconstruction, homologation of features, morpho-functional system, skull, auditory capsule, Gerbillinae.*

Об авторе

ПОТАПОВА Елена Георгиевна – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии и функциональной морфологии, ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071 Москва, Ленинский пр., д. 33, e-mail: lena-potapova@yandex.ru

Потапова Е.Г. Выбор признаков для реконструкции филогенеза на примере анализа пневматизации мастоида песчанок (Gerbillinae, Rodentia) / Е.Г. Потапова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2014. № 4. С. 177-185.