

**РАЗНООБРАЗИЕ ПНЕВМАТИЗАЦИИ МАСТОИДА  
У ПЕСЧАНОК РОДОВ *TATERILLUS* И *GERBILLISCUS*  
(RODENTIA, GERBILLIDAE):  
МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЙ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ**

**Е.Г. Потапова**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН;  
lena-potapova@yandex.ru*

Проанализировано строение мастоида у песчанок с начальной стадией его пневматизации (в родах *Gerbilliscus* и *Taterillus*). Эмпирически подтверждена гипотеза, согласно которой развитие дополнительных полостей в мастоиде осуществляется путем проникновения в него барабанной полости. Обосновано, что критерием идентификации камер может служить положение отверстия, через которое камера сообщается с барабанной полостью. Перегородки считаются гомологичными, если они разделяют одинаковые направления пневматизации.

Показано, что для многих видов рода *Gerbilliscus* можно считать типичным проникновение барабанной полости в мастоид не только спереди из эпитимпанального кармана (как считалось ранее), но и снизу позади слухового прохода. Причём в пределах рода намечены все пути пневматизации мастоида, описанные для песчанок в целом. Полученные данные вносят коррективы в сложившиеся представления о трансформации мастоида у песчанок и позволяют по-новому оценить некоторые возможные филогенетические и таксономические отношений внутри Gerbillidae.

**DISPARITY OF THE MASTOID PNEUMATIZATION  
IN THE GENERA *TATERILLUS* AND *GERBILLISCUS*  
(RODENTIA, GERBILLIDAE):  
MORPHOGENETIC AND PHYLOGENETIC ASPECTS**

**E.G. Potapova**

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences;  
lena-potapova@yandex.ru*

The structure of the mastoid in the gerbillid genera *Gerbilliscus* and *Taterillus* at an initial stage of its pneumatization is analyzed. A hypo-

thesis is empirically confirmed that development of additional cavities in the mastoid is accomplished by penetration of the tympanic cavity in it. It is substantiated that position of the hole through which a chamber communicates with the tympanic cavity can serve as a criterion for the chamber identification. Septae are considered to be homologous if they share the same pneumatization direction.

It is shown that, in many species of the genus *Gerbilliscus*, penetration of the tympanum cavity into the mastoid can typically proceed not only in front of the epitympanic pocket (as it was suggested previously), but behind and below the auditory meatus as well. Moreover, all mastoid pneumatization modes described for the gerbillids in general can be traced in that genus. These findings amend existing ideas about the mastoid transformations in the gerbillids and allow to re-evaluate some possible phylogenetic and taxonomic relationships within the family Gerbillidae.

Пневматизация слуховой капсулы у млекопитающих — один из важных аспектов её морфо-функциональной специализации. Она обеспечивает настройку среднего уха к восприятию определённого спектра звуковых частот (Alexander, 1968; Webster, Webster, 1975). Пневматизация может осуществляться за счёт раздувания барабана (*bulla tympani*) и формирования дополнительных камер в эптитимпанальном (*recessus epitympanicus*) и мастоидном (*mastoideum*) отделах капсулы. Функционально значимо изменение объёма полости среднего уха, тогда как разнообразие путей пневматизации и дифференциации мастоидной полости в значительной степени обусловлено историей развития группы. Именно поэтому данные по строению слуховой капсулы широко используются в целях филогенетики и систематики (Lay, 1972; Hunt, 1974, 1987; Webster, Webster, 1975; Павлинов, 1980; Lavocat, Parent, 1985; Павлинов и др., 1990; Потапова, 1998, 2005а, 2013, 2014; Potapova, 2001; Потапова, Воронцов, 2004; Россолимо и др., 2005; Pavlinov, 2008).

У песчанок (семейство Gerbillidae) строение слуховой капсулы изучено до-

статочно полно и в функциональном, и в филогенетическом аспектах (Lay, 1972; Павлинов, 1980, 1988; Павлинов и др., 1990; Потапова, 1996; Павлинов, Роговин, 2000; Pavlinov, 2001, 2008). Определена специфика строения мастоида и описаны два основных пути его эволюционных преобразований. Однако некоторые вопросы, важные прежде всего для филогенетических интерпретаций полученных данных, остались открытыми. В частности сохранилась неоднозначность в номенклатуре и гомологизации некоторых элементов мастоида. Кроме того, не получило должного объяснения нетипичное для рода *Gerbilliscus* строение мастоида у *G. boehmi*, которое не вписывается в выдвинутую гипотезу его трансформации в этой группе.

При изучении мастоида песчанок применялись три схемы идентификации его элементов и три варианта их номенклатуры. Они основаны на двух разных гипотезах его пневматизации. Одна из схем (Lay, 1972) базируется на гипотезе, которая предполагает, что камеры в мастоиде образуются путем прорыва губчатых синусов, первоначально возникающих в

костной ткани мастоида. Две других (одна изложена в работах: Павлинов, 1980; Pavlinov, 2001, 2008; другая в работах: Павлинов и др., 1990; Потапова, 1996, 2014) берут за основу гипотезу, согласно которой дополнительные воздушные камеры в мастоиде образуются в результате проникновения в него барабанной полости (Webster, 1975; Webster, Webster, 1975). Несмотря на то, что обе последние схемы базируются на одинаковом понимании принципа пневматизации, идентификация и номенклатура некоторых перегородок и камер в них различна.

Чтобы обсудить эти вопросы, в настоящем исследовании был проведен детальный анализ строения слуховой капсулы у песчанок со слабо вздутым мастоидом в родах *Taterillus* и *Gerbilliscus*. Разнообразие мастоида в этих таксонах позволяет понять пути его начальной пневматизации, причём не только в этих таксонах, но и у песчанок в целом.

Несоответствие между морфологическими (Павлинов, 1982, 2006; Tong, 1989; Павлинов и др., 1990; Pavlinov, 2001, 2008) и молекулярно-генетическими (Jansa, Weksler, 2004; Chevret, Dobigny, 2005; Colangelo et al., 2007) гипотезами о филогении семейства песчанок послужило дополнительным стимулом такого анализа и определило ещё одну задачу исследования — рассмотреть совместимость данных по строению мастоида с молекулярно-генетической схемой филогении Gerbillinae.

## 1. Материал

Использованы материалы из коллекций Зоологического музея МГУ (ЗММУ). Строение мастоида рассмотрено у песчанок следующих видов (в скобках указано число отпрепарированных экземпляров): *Taterillus congicus* Thomas, 1915 (4), *T. gracilis* Thomas, 1892 (8), *T. emini* Thomas,

1892 (4), *Gerbilliscus (Gerbilliscus) boehmi* Noack, 1887 (череп получен из Музея естественной истории Смитсоновского института, USNM № 237444), и подрода *G. (Taterona) afer* Gray, 1830 (10), *G. (T.) guineus* Thomas, 1910 (7), *G. (T.) kempi* Wroughton, 1906 (8), *G. (T.) leucogaster* Peters, 1878 (3), *G. (T.) phillipsi* Winton, 1898 (6), *G. (T.) robustus* Cretzschmar, 1826 (4), *G. (T.) validus* Bocage, 1890 (3). Виды *G. afer*, *G. guineus*, *G. phillipsi* изучены впервые, при этом материалы по *G. afer* получены только от зверьков из линии разведения в Московском зоопарке. У коллекционных экземпляров для определения наличия расширения барабанной полости снизу (позади слухового прохода) проводилось удаление наружной стенки мастоида и костных элементов, заполняющих губчатый синус.

Для сравнения использованы материалы по строению мастоида у представителей всех известных родов песчанок мировой фауны: *Tatera*, *Gerbillurus* (3 вида), *Desmodillus*, *Ammodillus*, *Dipodillus* (4 вида), *Gerbillus* (8 видов), *Microdillus*, *Sekeetamys*, *Meriones* (13 видов), *Cheliones*, *Brachiones*, *Psammomys*, *Rhombomys*, *Pachyuromys*, *Desmodilliscus*.

На родовые таксоны приняты в соответствии с системой И.Я. Павлинова (Павлинов и др., 1990; Павлинов, 2006), согласно которой песчанки рассматриваются как семейство Gerbillidae с двумя подсемействами: Taterillinae и Gerbillinae. Первое включает пять родов, объединённых в две трибы: Gerbillurini (*Gerbillurus*, *Desmodillus*) и Taterillini (*Taterillus*, *Gerbilliscus*, *Tatera*), второе объединяет всех остальных песчанок, кроме *Ammodillus*. В составе Gerbillinae выделены трибы: Gerbillini (*Dipodillus*, *Gerbillus*, *Microdillus*), Rhombomiini (*Sekeetamys*, *Meriones*, *Cheliones*, *Brachiones*, *Psammomys*, *Rhom-*

*botys*), Pachyuromyini (*Pachyuromys*) и Desmodilliscini (*Desmodilliscus*). В настоящее время песчанок чаще рассматривают в составе семейства Muridae как подсемейство Gerbillinae с двумя трибами Taterillini и Gerbillinni (Jansa, Weksler, 2004; Musser, Carleton, 2005).

## 2. Результаты

### 2.1. Строение мастоида в роде *Taterillus*

Среди песчанок строение мастоида у *Taterillus* (рис. 1) наиболее генерализовано и, возможно, наиболее близко к исходному для семейства в целом. Это единственный род песчанок, у представителей которого нет дополнительных воздушных полостей в мастоиде. Большую часть объёма мастоида занимает парафлоккулярная ямка (*fossa parafloccularis*), которая доходит до его наружной стенки. Кость вокруг бокового и заднего полукружных каналов (*canales semicirculares* (s.): *lateralis, posterior*) губчатая.

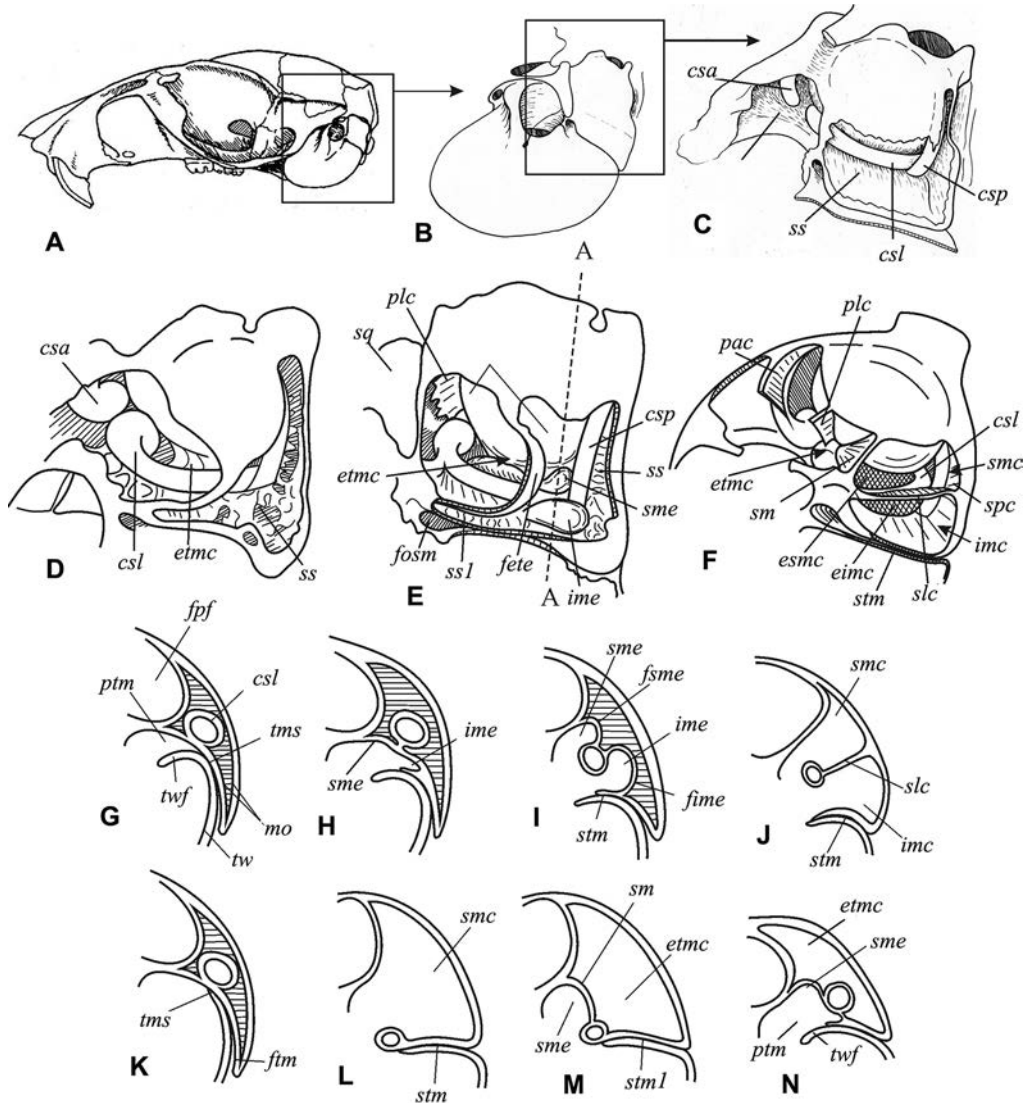
Эпитимпанальный карман (*recessus epitympanicus*) вздут незначительно и в мастоид не проникает. Его задняя стенка располагается на уровне края затылочного отростка squamosum. В полость кармана попадают лишь ампула (*ampulla ossea anterior*) и небольшая часть арки переднего полукружного канала (*crus ampullaria canalis s. anterior*) и часть ампулы (редко ещё и небольшая часть арки) бокового канала (рис. 1, 2).

Барабанный пузырь (*bullula tympani*), как и у всех песчанок, заметно вздут и позади слухового прохода образует куполообразное выпячивание снизу в основание мастоида, которое почти вплотную подходит к его стенке. В результате мастоид заметно нависает над барабаном, а его нижний край снаружи оказывается ниже уровня бокового полукружного канала

(рис. 1, С, G, mo). Хотя контактирующие друг с другом стенки мастоида и барабана широко перекрываются, между ними у *Taterillus*, как правило, остается узкая щель (*fissura tympanomastoidea, fm*). Они плотно смыкаются, образуя тимпано-мастоидный шов (*sutura tympanomastoidea, tms*), только на узком участке в глубине зоны перекрывания, близко к боковому полукружному каналу — на его уровне или чаще немного латеральнее него (рис. 1, G, K).

Стенка барабанного пузыря (*twf*) медиальнее шва, как правило, свободно свешивается в барабанную полость (*cavum tympani*), отгораживая так называемый тимпано-мастоидный карман (*ptm*: рис. 1, G; рис. 2). Корреляции между его глубиной и шириной отгораживающей его стенки не прослеживается. У *Taterillus* этот карман всегда неглубокий и даже может отсутствовать (рис. 1, K). При этом ширина свободной части барабанной стенки бывает узкой, умеренно или очень широкой.

Глубина кармана зависит от положения и размеров парафлоккулярной ямки и от рельефа нижней стенки мастоида. Как правило, у *Taterillus* ножка заднего полукружного канала (*crus ampullaria canalis s. posterior*) отходит от задней стенки круглого окна (*fenestra cochleae*), так что налегающая на неё стенка барабана оказывается слегка удалена от дна мастоида. Если рельеф сглажен — например, в том случае, когда эта ножка отходит от круглого окна сверху, — стенка барабана может полностью смыкаться с мастоидом без образования тимпано-мастоидного кармана (рис. 1, K; рис. 2, B). От того, как устроена зона контакта мастоида и барабана, может зависеть вероятный путь проникновения барабанной полости в мастоид.



**Рис. 1.** Проникновение барабанной полости в мастоид у песчанок. **A–F** — вид сбоку, наружная стенка мастоида частично удалена: **A** — из Павлинов и др. (1990), с изменениями; **G–N** — условная схема, вид в поперечной плоскости, проведённой по линии **A–A**.

**Fig. 1.** Extension of the tympanic cavity into the mastoid in Gerbillidae. **A–F** — lateral view, part of a lateral mastoid wall is removed: **A** — after Pavlinov et al. (1990), modified; **G–N** — view from the transversal plane passing through the line **A–A**, schematically.

**A–C** — *Taterillus gracilis*, ЗММУ S-116730, **D** — *Gerbilliscus kempfi*, ЗММУ S-116755, **E** — *G. leucogaster*, ЗММУ S-8008, **F** — *G. boehmi*, USNM № 237444, **G, K** — *Taterillus*, **G–I** — *Gerbilliscus*, **J** — *Gerbilliscus* s. str., **K** — *Dipodillus*, **L** — *Pachyuromys*, **M** — *Desmodillus*, **N** — *Gerbillurus setzeri*.

**Обозначения.** *csa*, *csl*, *csp* — полукружные каналы: боковой (*csl*), задний (*csp*), передней (*csa*); *eimc*

У *Taterillus* выпячивание снизу практически не выражено. Губчатые синусы (*sinus spongiosa mastoidalis*) вокруг полукружных каналов замкнуты, с барабанной полостью не сообщаются. У *Taterillus* они, как правило, неглубокие, так что полукружные каналы сохраняют контакт со стенками мастоида. Например, боковой канал может одновременно контактировать с обеими стенками мастоидного навеса и дном парафлюккулярной ямки (рис. 1, G), а задний — с наружной и задней стенками. При увеличении синусов каналы могут соединяться со стенкой неполными перегородками из упорядоченных костных элементов.

Размеры губчатых синусов, ширина свободно свешивающейся стенки барабана, глубина тимпано-мастоидного кармана, положение тимпано-мастоидного шва относительно бокового канала широко варьируют. Например, смыкание барабана с

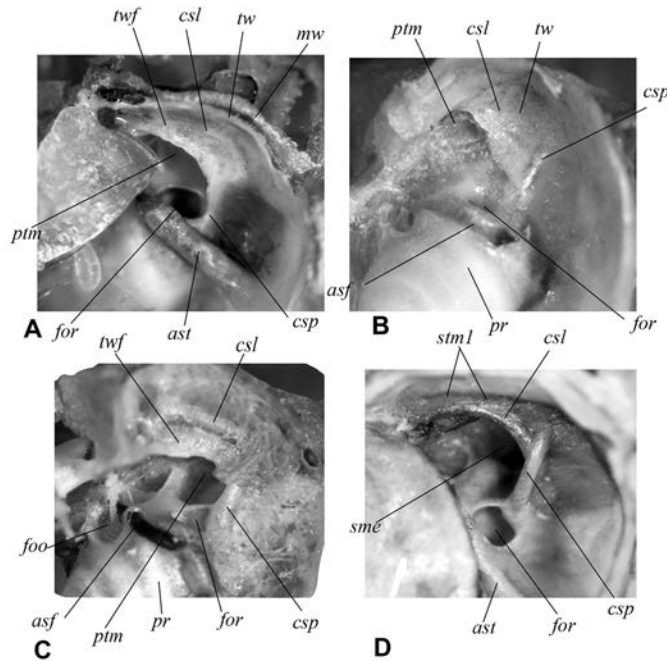
мастоидом (тимпано-мастоидный шов) у *T. congicus* и *T. gracilis*, как правило, происходит снаружи от бокового канала, а у *T. emini* — на его уровне или глубже. При этом свободный край стенки барабана у всех рассмотренных *T. congicus* умеренно широкий, у *T. emini* очень широкий, а у *T. gracilis* крайне изменчив (от очень узкого до очень широкого). Из-за малого размера видовых выборок нельзя сказать, являются ли эти различия проявлением межвидовой изменчивости, или индивидуальной.

## 2.2. Строение мастоида в роде *Gerbilliscus*

Особенности губчатой пневматизации мастоида и строение зоны контакта tympanicum и mastoideum у *Gerbilliscus* сходны с таковыми *Taterillus* (рис.1). Но губчатый синус более глубокий, полукружные каналы чаще утрачивают непосредственный контакт с наружной

←  
– входное отверстие нижней мастоидной камеры; *esmc* – входное отверстие верхней мастоидной камеры; *etmc* – эпитимпано-мастоидная камера; *etr* – эпитимпанальный карман; *fete* – фронт эпитимпано-мастоидного выпячивания; *fime* – фронт нижнего мастоидного выпячивания; *fosm* – шиლოსосцевидное отверстие; *fpf* – парафлюккулярная ямка; *fsme* – фронт верхнего мастоидного выпячивания; *ftm* – тимпано-мастоидная щель; *ime* – выпячивание снаружи бокового канала (= нижнее мастоидное); *imc* – нижняя мастоидная камера; *mo* – мастоидный навес; *pac* – гребень переднего канала; *plc* – гребень бокового канала; *ptm* – тимпано-мастоидный карман; *slc* – септа бокового канала; *sm* – мастоидная септа; *smc* – верхняя мастоидная камера; *sme* – выпячивание изнутри бокового канала (= верхнее мастоидное); *spc* – септа заднего канала; *sq* – *чешуйчатая кость*; *ss* – губчатый синус; *ssl* – его остатки в дне эпитимпано-мастоидного кармана; *stm*, *stm1* – тимпано-мастоидная септа; *tms* – тимпано-мастоидный шов; *tw* – стенка барабана; *twf* – свободная часть стенки барабана.

**Abbreviations.** *csa*, *csl*, *csp* – semicircular (s.) canals: lateral (*csl*), posterior (*csp*), anterior (*csa*); *eimc* – entrance to inferior mastoid chamber; *esmc* – entrance to superior mastoid chamber; *etmc* – epitympano-mastoid chamber; *etr* – epitympanic recess; *fete* – front of epitympano-mastoid extension; *fime* – front of inferior mastoid extension; *fosm* – stylomastoid foramen; *fpf* – parafloccular fossa; *fsme* – front of superior mastoid extension; *ftm* – tympano-mastoid fissure; *ime* – inferior mastoid extension (outside lateral s. canal); *imc* – inferior mastoid chamber; *mo* – mastoid overlap; *pac* – anterior partition (= crista of anterior s. canal); *plc* – lateral partition (= crista of lateral s. canal); *ptm* – tympano-mastoid pocket; *slc* – septum of lateral s. canal; *sm* – mastoid septum; *smc* – superior mastoid chamber; *sme* – superior mastoid extension (inside lateral s. canal); *spc* – septum of posterior s. canal; *sq* – squamosum; *ss* – spongy sine; *ssl* – its part in bottom of the epitympano-mastoid extension; *stm*, *stm1* – tympano-mastoid septum; *tms* – tympano-mastoid suture; *tw* – tympanic wall; *twf* – free part of the tympanic wall.



**Рис. 2.** Зона тимпано-мастоидного контакта (вид снизу со стороны барабана).

**Fig. 2.** The tympano-mastoid contact (ventral view, from tympanic bulla).

**A** – *Gerbilliscus afer* (ЗММУ S-157839), **B** – *Taterillus emini* (ЗММУ S-8946), **C** – *Gerbillurus setzari* (ЗММУ S-112953), **D** – *Desmodillus auricularis* (ЗММУ S-112952).

**Обозначения.** *asf* – желобок для стапедальной артерии; *ast* – костная трубка для стапедальной артерии; *for* – круглое (улитковое) окно; *mw* – нижняя стенка мастоида; *pr* – купол улитки (промоторий); другие обозначения как на рис. 1.

**Abbreviations.** *asf* – fossa for stapedial artery; *ast* – bony tube for stapedial artery; *foo* – oval (vestibular) fenestra; *for* – round (cochlear) fenestra; *mw* – inferior mastoid wall; *pr* – promontorium; others as in Fig. 1.

стенкой. Перекрывание мастоидной и барабанной костей более широкое. Из-за большего вздутия барабанного пузыря щель между этими костями очень узкая или даже может исчезать. Зона их смыкания не доходит до уровня бокового канала. Ширина внутреннего свободного края барабанной стенки варьирует. Тимпано-мастоидный карман более глубокий. Нижняя стенка мастоида имеет более сложный рельеф: ножки каналов широко расставлены, ампула заднего канала часто сдвинута наружу к заднему

или даже к задне-нижнему краю круглого окна (рис.2, **A**, **C**).

У *Gerbilliscus*, в отличие от *Taterillus*, мастоид всегда частично вздут. Степень его вздутия варьирует в широких пределах (ср. позиции **A** и **F** на рис.1). Однако воздушная полость никогда не занимает всего объема мастоида и, за исключение *G. boehmi*, не доходит до задней стенки. Парафлоккулярная ямка всегда сохраняет контакт с наружной стенкой в центрально-верхней или задне-верхней части мастоида.

Предполагалось, что в роде *Gerbilliscus* пневматизация мастоида осуществляется только спереди за счёт расширения эптитимпанального кармана (Павлинов, 1980; Павлинов и др., 1990; Потапова, 1996; Pavlinov, 2001, 2008). Единственным исключением считался *G. boehmi*, у которого этот процесс происходит одновременно и спереди, и сзади (рис. 1, **F**), почти так же, как у *Dipodillus* из трибы Gerbillini.

Результаты данного исследования показывают, что проникновение барабанной полости снизу (от едва заметного до весьма значительного) с разной частотой встречается и у большинства видов подрода *Taterona*. Как правило, переднее направление вздутия преобладает, но у ряда видов наблюдается паритет переднего и заднего потоков.

**Пневматизация мастоида спереди.** Эпитимпанальный карман у всех *Gerbilliscus* в большей или меньшей степени увеличен и практически всегда хотя бы незначительно проникает в мастоид. Вздутие осуществляется во всех направлениях — назад, вверх, наружу и внутрь, причём не обязательно равномерно. При незначительном вздутии внутрь передний полукружный канал, как и у *Taterillus*, вправлен во внутреннюю стенку. При увеличении глубины кармана канал либо полностью утрачивает связь с этой стенкой, либо соединяется с ней септой. При значительном вздутии эпитимпанального кармана вверх и наружу может формироваться гребень, связывающий передний канал с его верхней и наружной стенками (рис. 1, **F**, *pac*).

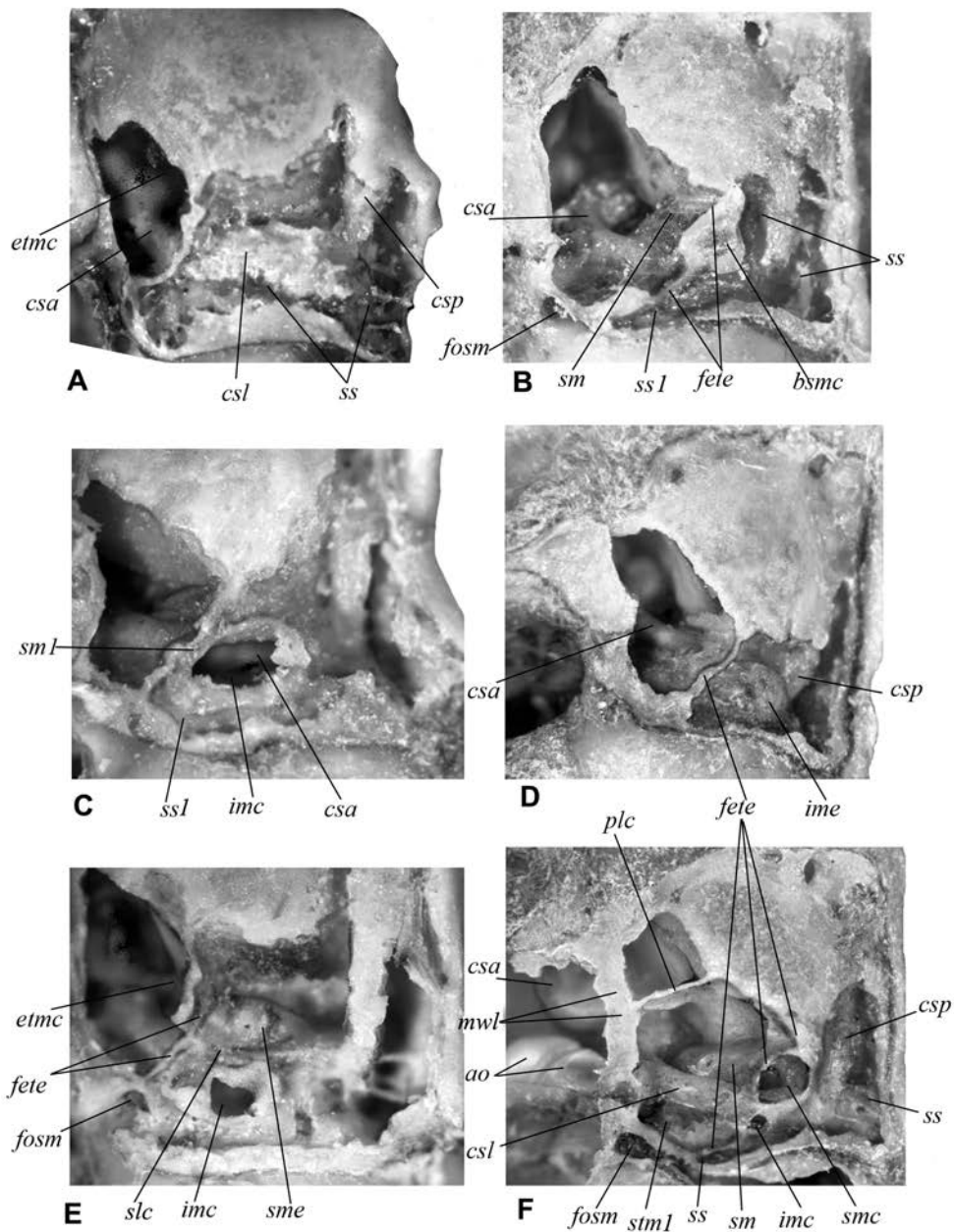
Расширение эпитимпанальной полости назад происходит вдоль бокового канала и сопровождается постепенным вытеснением губчатой кости над каналом и «смещением» назад стенки парафлюк-

лярной ямки. Минимально полость проникает в мастоид чуть дальше ампулы бокового канала, максимально заходит назад более чем на половину его арки, но чаще всего немного не доходит до середины канала. Фронт расширения представлен пластинкой компактной кости (рис. 1, **D**, **E**; рис. 3, **A–F**, *fete*). Образующаяся в мастоиде эпитимпано-мастоидная камера (*etmc*), как правило, никак не отделена от полости эпитимпанального кармана (*etr*). Чтобы подчеркнуть происхождение этой камеры, она обозначена как эпитимпано-мастоидная (Павлинов и др., 1990). В этой единой полости могут формироваться неполные перегородки (или гребни). Один из них (гребень переднего канала, *pac*) описан выше. Другой идёт от стенки парафлюккулярной ямки через ампулу бокового канала. Он может быть вертикальным (рис. 1, **F**, *plc*) или почти горизонтальным (рис. 3, **F**, *plc*) в зависимости от удалённости ампулы канала от стенки парафлюккулярной ямки. Попутно следует отметить, что в роде *Desmodillus* один из этих гребней неверно был идентифицирован как часть мастоидной септы вышних песчанок (Lay, 1972).

Дно эпитимпано-мастоидной камеры снаружи от бокового канала может оставаться губчатым (*ss1*, см. рис. 1, **E**; рис. 3, **B**). При вытеснении этой губки образуется двухслойная перегородка, состоящая из мастоидного и тимпанального листков, которая соединяет боковой канал с наружной стенкой. Она гомологична тимпано-мастоидной септе у *Gerbillurus* и *Desmodillus* (рис. 1, **M**, *stm*). Заключенная внутри арки канала перегородка однослойная, образована только мастоидным листком и соответствует мастоидной септе (*sm*).

**Пневматизация мастоида снизу** начинается из тимпано-мастоидного кармана и представляет собой выпячивание





**Рис. 3.** Варианты пневматизации мастоида в роде *Gerbilliscus*. Слева при небольшом, справа при значительном проникновении барабанной полости спереди.

**Fig. 3.** Variants of the mastoid pneumatization in the genus *Gerbilliscus*. With a small extension of the tympanic cavity by the anterior pathway on the left, with considerable extension on the right.

мастоидной стенки с одной или с обеих сторон бокового полукружного канала (рис. 1, **H–J**; рис. 3; рис. 4, **B–F**). Фронт этих выпячиваний, также как и эптитимпанального, образован пластинкой компактной кости (рис. 3, **D ime**, **E, sme**). Выпячивание изнутри канала происходит между каналом и стенкой парафлюккулярной ямки (рис. 1, **E, I**; рис. 3, **E, sme**) и в конечном счёте приводит к образованию верхней мастоидной камеры (рис. 1, **J**, рис. 3, **B, F, smc**). Оно может быть направлено и в сторону губчатого синуса, и в сторону эптитимпано-мастоидной камеры (рис. 1, **E**).

Выпячивание снаружи канала начинается на участке мастоида между каналом и тимпано-мастоидным швом (рис. 1, **H, J, ime**) и приводит к формированию нижнего мастоидного кармана. Следует подчеркнуть, что это выпячивание возможно лишь в том случае, если тимпано-мастоидный контакт (шов) не доходит до канала и между ними остаётся однослойный участок мастоида (рис. 1, **H**). По мере увеличения этого кармана из его нижней стенки и примыкающей к ней стенки барабана формируется неполная двойная перегородка. Она соответствует тимпано-мастоидной септе, отделяющей полость мастоида (в данном случае нижнюю мастоидную камеру) от барабанной полости (рис. 1, **I, J, stm**). Верхняя стенка этого кармана, при наличии одновременного выпячивания изнутри канала

(= верхнего мастоидного выпячивания), может участвовать в формировании септы бокового канала. Эта септа образуется в том случае, когда фронты пневматизации изнутри и снаружи бокового канала сходятся (рис. 1, **J, slc**).

Чаще всего в роде *Gerbilliscus* бывает представлен либо только нижний карман (рис. 3, **C, D imc, ime**), либо и нижний и верхний одновременно (рис. 3, **E, F, imc, smc, sme**), реже только один верхний (рис. 3, **B, bsmc**). Это свидетельствует о том, что на начальной стадии пневматизации нижнее выпячивание (снаружи канала) преобладает над верхним (изнутри канала). У высших песчанок с вздутым мастоидом соотношение обратное. Эти выпячивания могут быть по-разному направлены (латерально, латеро-каудально или каудально) и иметь разную интенсивность. Каждое из них может быть представлено в форме а) едва заметной ямки, б) довольно глубокого кармана в губчатый синус, в) или даже небольшой полости (в тех случаях, когда оно доходит до наружной стенки мастоида).

Пока карманы небольшие, их стенки чаще всего разделены костной губкой. При усилении пневматизации эти карманы (эпитимпано-мастоидный, верхний и нижний мастоидные) могут смыкаться между собой попарно или все три одновременно. Есть примеры контакта нижнего и верхнего мастоидных выпячиваний. Их сомкнутые стенки образуют невысо-

**A, C** – *G. kempfi* (**A** – ЗММУ S-116751; **C** – ЗММУ S-1167651), **B, D, F** – *G. afer* (**B** – ЗММУ S-157839, **D** – ЗММУ S-157840, **F** – ЗММУ S-157838), **E** – *G. guineus* (ЗММУ S-134521).

**Обозначения.** *ao* – слуховые косточки; *bsmc* – дно верхней мастоидной камеры; *mwl* – часть наружной стенки на условной границе эптитимпанального кармана; *sm1* – часть мастоидной септы, между эптитимпано-мастоидной и нижней мастоидной камерой; другие обозначения как на рис. 1, 2.

**Abbreviations.** *ao* – auditory ossicles; *bsmc* – bottom of superior mastoid chamber; *mwl* – part of a lateral mastoid wall on conditional border of epitympanic chamber; *sm1* – part of mastoid septum between epitympano-mastoid and inferior mastoid chambers; others as in Fig. 1, 2.

кую перегородку — септу бокового канала, которая не доходит до наружной стенки (рис. 3, **E**, *slc*). Отмечены варианты смыкания одного или обоих этих карманов со стенкой эпитимпано-мастоидной полости с образованием наклонной перегородки, соответствующей мастоидной септе (рис. 3, **C**, **F**, *sm*).

Строгой корреляции между глубиной эпитимпанального выпячивания и началом расширения барабанной полости в мастоид снизу у *Gerbilliscus* не прослеживается. Выпячивание снизу может начинаться при различной интенсивности эпитимпанального потока: как при небольшом его продвижении назад (рис. 3, **E**), так и при весьма значительном — почти до уровня заднего канала (рис. 3, **F**). Однако чаще всего оно возникает при умеренном эпитимпанальном выпячивании, немного не доходящем до середины арки бокового канала. Начинается оно в центральной части мастоида сразу же позади фронта эпитимпанального выпячивания, и может быть направлено латерально или каудально. В первом случае (при максимальном развитии процесса) это может приводить к формированию небольших полостей, отделённых сплошной перегородкой от эпитимпано-мастоидной камеры, во втором — куполообразных карманов по одну или по обе стороны бокового канала, которые не доходят до боковой стенки мастоида, поскольку снаружи от них проходит разросшаяся назад эпитимпано-мастоидная камера.

**Межвидовое разнообразие.** Разнообразие вариантов пневматизации мастоида в роде *Gerbilliscus* очень велико. Оно складывается из многочисленных комбинаций, различающихся по направленности и интенсивности потоков его пневматизации.

При высоком уровне внутривидовой изменчивости и малом размере выборок охарактеризовать межвидовые различия в строении мастоида можно лишь весьма условно. В описании особое внимание уделено специфике проникновения барабанной полости в мастоид снизу. Доля особей с данным направлением пневматизации у *Gerbilliscus* варьирует. У некоторых видов оно не отмечено совсем, у других встречается примерно у половины отпрепарированных экземпляров. Межвидовые различия проявляются в степени и в разной направленности пневматизации мастоида, в глубине и площади губчатых синусов, в положении зоны контакта парафлюккулярной ямки с наружной стенкой, в строении дна эпитимпанальной камеры, в наличии в ней дополнительных неполных перегородок, в строении зоны тимпано-мастоидного контакта.

По этим параметрам виды *Gerbilliscus* можно объединить в несколько групп, которые по возрастанию степени пневматизации мастоида (с учётом увеличения вклада в неё нижнего направления вздутия) можно расположить в два ряда: а) *G. phillipsi* → *G. robustus* → *G. validus*, *G. leucogaster* → *G. afer*; б) *G. kempfi*, *G. guineus* → *G. boehmi*.

У *G. phillipsi* мастоид наименее вздут и наиболее похож на таковой у *Taterillus*. Почти весь его объём занимает крупная парафлюккулярная ямка. Губчатый синус неглубокий. Боковой канал вправлен в наружную стенку или незначительно отодвинут от неё. Барабанная полость проникает в мастоид только спереди и заходит назад не далее 1/3 арки бокового канала. Нижняя стенка этого кармана губчатая. Тимпано-мастоидный карман неглубокий. Выпячивание снизу отсутствует.

У *G. robustus* пневматизация мастоида более значительная, чем у *G. phillipsi*.

Парафллоккулярная ямка смещена вверх. Губчатый синус увеличен. Тимпано-мастоидный карман глубокий, но, как и у *G. phillipsi*, выпячивания в мастоид снизу не отмечено. Барабанная полость проникает в мастоид только спереди. Причём эптитимпанальный карман заходит назад до середины арки бокового канала, т. е. дальше, чем у *G. phillipsi*, в среднем даже больше, чем у *G. kempfi* и *G. guinea*, и почти так же, как у *G. validus* и *G. leucogaster*. Нижняя стенка этого кармана губчатая.

У пар видов *G. validus*—*G. leucogaster* и *G. kempfi*—*G. guineus* пневматизация мастоида осуществляется не только спереди, но и снизу. Выпячивание снизу представлено более чем у половины отпрепарированных экземпляров каждого вида и может быть весьма значительным, однако соотношение переднего и заднего потоков у этих пар видов различно.

У *G. validus* и *G. leucogaster* мастоид вздут немного больше, чем у *G. robustus*. Барабанная полость проникает в мастоид в основном спереди и может заходить назад дальше середины бокового канала. Зона контакта парафллоккулярной ямки с наружной стенкой смещается вверх и немного назад. Тимпано-мастоидный карман довольно глубокий, но выпячивание снизу, как правило, небольшое (в крайнем проявлении — умеренное), представлено неглубокими карманами изнутри и/или снаружи бокового канала.

У *G. validus* эптитимпано-мастоидная камера продвигается назад широким фронтом и, в отличие от *G. robustus*, полностью вытесняет костную губку со дна камеры. Задняя часть камеры отделена вертикальным гребнем, закреплённым на передней стенке парафллоккулярной ямки на уровне ампулы бокового канала (*plc*). Губчатый синус неглубокий, но его

площадь существенно увеличена. Проникновение барабанной полости снизу незначительное: представлено небольшим выпячиванием только изнутри бокового канала (верхне-мастоидным), расширение полости снаружи канала (нижне-мастоидное) не отмечено.

У *G. leucogaster*, в отличие от *G. validus*, в эптитимпано-мастоидной камере нет дополнительной вертикальной перегородки (*plc*), а вздутие снизу выражено немного больше. Оно бывает представлено неглубоким выпячиванием только изнутри бокового канала, только снаружи от него или с обеих сторон одновременно.

*G. kempfi* и *G. guineus* по степени вздутия мастоида вполне сопоставимы с *G. validus* и *G. leucogaster*, но по тренду мастоидной пневматизации существенно отличаются от них. Переднее направление вздутия выражено у них меньше, чем у *G. validus*, *G. leucogaster* и даже у *G. robustus*, а нижнее, наоборот, больше. Эптитимпано-мастоидная полость небольшая или среднего размера (в единичных случаях крупная). Как правило, она не заходит назад дальше 1/3 арки бокового канала. У *G. guineus* её дно независимо от размеров камеры губчатое, у *G. kempfi* иногда бывает двухслойным. В этой камере, как и у *G. validus*, часто имеются неполные вертикальные перегородки (гребни). У обоих видов губчатый синус глубокий и часто расширен вверх. Но в отличие от *G. validus* и *G. leucogaster* парафллоккулярная ямка у них сверху доходит до наружной стенки мастоида в его центральной части, а не в задней. Выпячивание снизу представлено различными вариантами. У всех экземпляров *G. kempfi* оно происходит только снаружи бокового канала или (реже) с обеих его сторон одновременно. У *G. guineus* выпячивание изнутри канала (верхне-мастоидное) встречается

чаще, чем выпячивание снаружи от него (нижне-мастоидное) и даже может быть единственным. Однако по размерам оно заметно уступает ниже-мастоидному. Карманы чаще всего довольно глубокие, и в некоторых случаях даже доходят до наружной стенки, как правило, в центральной части мастоида (рис. 3, **С, Е**).

Типичным для *G. kempfi* и *G. guineus* можно считать равное соотношение переднего и нижнего направлений пневматизации. В единичных случаях преобладает переднее направление: у *G. kempfi* при отсутствии выпячивания снизу, у *G. guineus* на фоне его умеренного развития с обеих сторон бокового канала. У одного экземпляра *G. guineus* представлено только расширение снизу: есть два небольших нижних кармана при практически полном отсутствии эпителипанального выпячивания. Такое строение мастоида позволяет считать, что проникновение полости снизу у обоих видов начинается тогда, когда расширение спереди не достигает значительных размеров (т. е. раньше или одновременно с эпителипанальным выпячиванием) и направлено в основном латерально. Его можно рассматривать как пример развития мастоида по пути, типичному для песчанок номинативной трибы.

У *G. afer* вариабельность пневматизации мастоида самая высокая среди изученных видов: это отчасти может быть связано с тем, что исследовали черепа песчанок, разведённых в неволе. У представителей этого вида мастоид более вздут, чем у описанных выше. Как правило, эпителипано-мастоидная камера крупная, заходит в мастоид до середины бокового канала и дальше, но в редких случаях может отсутствовать. У половины изученных экземпляров барабанная полость проникает в мастоид и снизу. Наличие и интен-

сивность этого вздутия не зависят от размеров эпителипано-мастоидной камеры. Как правило, оно направлено латерально (реже каудально) и осуществляется либо только с одной, либо одновременно с обеих сторон бокового полукружного канала (рис. 3, **В, D, F**). Выпячивания изнутри и снаружи канала представлены одинаково часто, причем в половине случаев они встречаются совместно. Глубина этих карманов широко варьирует: от едва наметившихся углублений по обе стороны канала, до небольших камер, отделённых от эпителипано-мастоидной камеры перегородкой (рис. 3, **F**). Чаще всего верхне-мастоидный карман уступает по размерам ниже-мастоидному, редко, наоборот. Равноценного развития всех камер (эпителипано-мастоидной, верхней и нижней мастоидных), как бывает у *G. guineus* и *G. kempfi*, у *G. afer* не отмечено. В случае значительного расширения назад эпителипано-мастоидной полости она проходит снаружи от верхне-мастоидного, а иногда и от ниже-мастоидного карманов, которые выглядят как куполообразные выступы её дна. В ряде случаев выпячивание снизу направлено назад в губчатый синус в зону перекрестья бокового и заднего каналов, как у *Gerbillurus*, но не заходит в арку заднего канала как у названного рода.

У *G. boehmi* (см. рис. 1, **F**) характер пневматизации мастоида такой же, как и у представителей номинативной трибы Gerbillini. Внешне его строение похоже на таковое у *Dipolillus campestris*. По сравнению с другими видами *Gerbiliscus* мастоид у *G. boehmi* максимально вздут. Однако парафлоккулярная ямка ещё занимает значительную часть мастоида и доходит до наружной стенки в его верхне-задней части. Пневматизация мастоида осуществлена в основном за счёт расширения барабанной полости снизу с

обеих сторон бокового канала. Нижняя мастоидная камера немного крупнее верхней (у песчанок номинативной трибы, наоборот, верхняя крупнее). Эти камеры практически вытеснили губчатые синусы вокруг полукружных каналов; небольшие остатки синусов сохраняются в задней части мастоида и не имеют связи с этими камерами. Эпитимпанальный карман вздут сильнее, чем у других видов рода, но в мастоид проникает незначительно. Эпитимпано-мастоидная камера отделена от верхней мастоидной камеры наклонной мастоидной септой, которая снизу крепится на ампуле бокового канала. В камере встречаются оба дополнительных гребня. Совокупная передняя камера (включающая и эпитимпанальный карман и эпитимпано-мастоидную камеру) и камеры, образующиеся при расширении полости снизу, по размерам почти равноценны.

Таким образом, строение мастоида у *G. boehmi* вписывается в спектр его разнообразия в роде *Gerbilliscus* как развитие тенденции, намеченной у *G. kempi* и *G. guineus*.

### 3. Обсуждение

Строение мастоида у *Taterillus* и *Gerbilliscus* позволяет понять, как в этом отделе слуховой капсулы происходит формирование дополнительных воздушных камер и разделяющих их перегородок, а также какие конструктивные особенности капсулы могут влиять на специфику его пневматизации. Экстраполяция этих выводов на другие таксоны песчанок позволяет реконструировать процесс трансформации мастоида в разных линиях Gerbillidae.

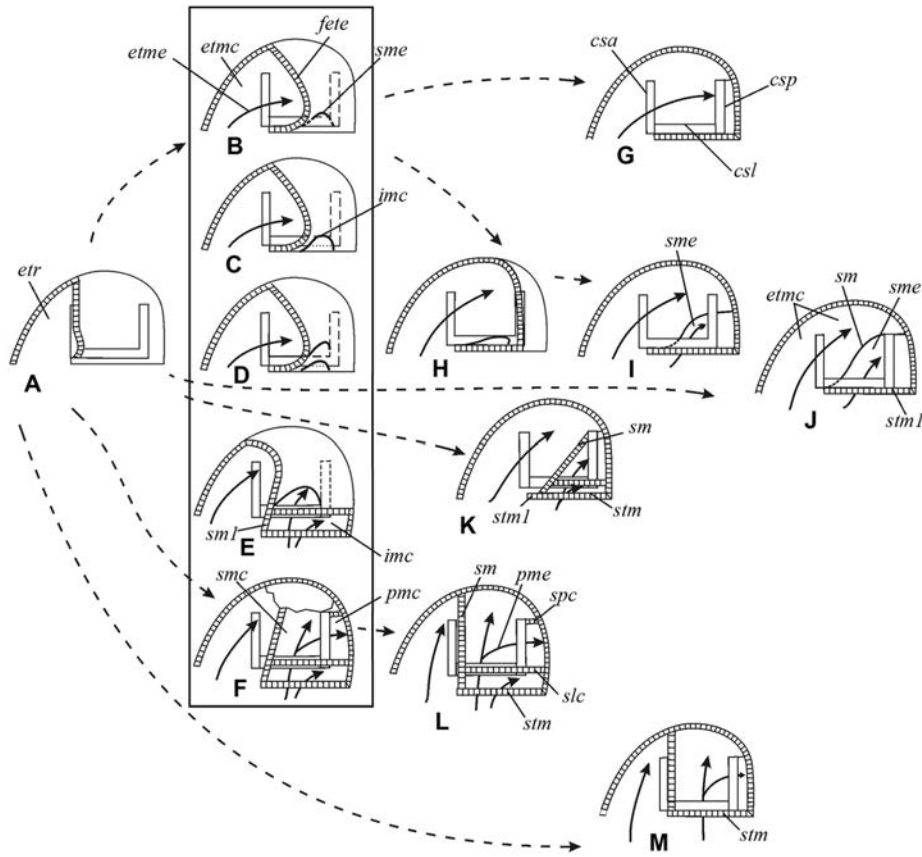
Полученные данные наглядно подтверждают ту гипотезу пневматизации, согласно которой дополнительные воздушные камеры в мастоиде образуются

в результате расширения барабанной полости. Другая гипотеза пневматизации, которая предполагает, что камеры в мастоиде возникают в результате «прорыва» в барабанную полость губчатых синусов, на данном материале подтверждения не получила. Губчатая пневматизация мастоида предшествует экспансии барабанной полости, но по мере увеличения выпячивания синусы постепенно вытесняются, всегда оставаясь замкнутыми.

Новые данные согласуются с выводами предыдущих исследований (Павлинов, 1988; Павлинов и др., 1990; Потапова, 1996; Pavlinov, 2008) о том, что структурное разнообразие мастоида определяется наличием, последовательностью появления и интенсивностью разных путей проникновения в него барабанной полости. Они позволяют уточнить представления об эволюционных преобразованиях данной конструкции у Gerbillidae в целом и согласовать имеющиеся разногласия в гомологизации и номенклатуре некоторых элементов мастоида у разных песчанок.

#### 3.1. Гомологизация и номенклатура структурных элементов мастоида песчанок

В принципе возможны лишь два направления экспансии барабанной полости в мастоид: а) спереди — из эпитимпанального кармана через переднюю стенку мастоида, б) снизу — через нижнюю стенку мастоида в зоне его контакта с барабаном позади слухового прохода. Для грызунов описаны шесть конкретных путей реализации этих двух направлений экспансии — два спереди и четыре снизу (Webster, 1975; Webster, Webster, 1975; Павлинов и др., 1990; Потапова, 1996, 1998, 2001; Россолимо и др., 2001; Потапова, Воронцов, 2004). Из них у песчанок представлены только три — один спереди и два снизу



**Рис. 4.** Схема пневматизации мастоида песчанок, вид сбоку.

**Fig. 4.** The mastoid pneumatization in Gerbillidae, lateral view, schematically.

**A** – *Taterillus*, **B–F** – *Gerbilliscus*: **B–E** – *G. (Taterona)*; **F** – *G. (Gerbilliscus)*, *Dipodillus*, **G** – *Tatera*; **H** – *Progerbillurus*; **I** – *Gerbillurus*; **J** – *Desmodillus*; **K** – *Ammodillus*; **L** – *Brachiones*, *Desmodilliscus*, *Gerbillus*, *Meriones*, *Psammomys*, *Rhombomys*; **M** – *Pachyuromys*.

**Обозначения.** *etme* – выпячивание спереди из эптитимпанального кармана; *pmc* – задняя мастоидная камера; *pme* – впячивание изнутри заднего канала; другие обозначения как на рис. 1–3.

**Abbreviations.** *etme* – epitympano-mastoid extension; *pmc* – posterior mastoid cell; *pme* – posterior mastoid extension; others as in Fig. 1–3.

с разных сторон бокового полукруглого канала (рис. 4).

Пневматизация начинается с образования небольших выпячиваний в мастоид, стенки (фронты) которых всегда образованы компактной костью. По мере вздутия мастоида они увеличиваются в размерах

и при достижении его наружной стенки «превращаются» в камеры. Когда фронты разных направлений и путей пневматизации встречаются, то между ними возникают перегородки. Учитывая это, логично в качестве критерия идентификации и гомологизации мастоидных камер

использовать положение отверстия, через которое камера сообщается с барабанной полостью. Перегородки могут считаться гомологичными, если они разделяют одинаковые направления экспансии (подробнее см.: Потапова, 2014).

У песчанок встречаются следующие три основные мастоидные камеры, которые по-разному связаны с барабанной полостью (рис. 4). 1) Эпитимпано-мастоидная камера *etmc* (= передняя мастоидная по Lay, 1972; эпимастоидная по Pavlinov, 2008) сообщается с ней через эпитимпанальный карман; 2) верхняя мастоидная камера, *smc* (= задняя верхняя мастоидная по Lay, 1972; тимпано-мастоидная по Pavlinov, 2008) — через отверстие изнутри бокового канала; 3) нижняя мастоидная камера (= задняя нижняя мастоидная по Lay, 1972; парамастоидная по Павлинов, 1980, 1988; нижняя мастоидная по Pavlinov, 2008) — через отверстие снаружи (= ниже) этого канала. Две дополнительные камеры напрямую с барабанной полостью не сообщаются, а открываются в одну из основных мастоидных камер: задняя мастоидная камера *pmc* (задняя ячейка по Pavlinov, 2008) — через отверстие изнутри заднего канала; дополнительная задняя мастоидная камера — через отверстие в перекрестье ножек бокового и заднего каналов.

При встрече фронтов переднего и заднего направлений пневматизации независимо от того, какие камеры (верхняя или нижняя мастоидная) вступают в контакт с эпитимпано-мастоидной камерой, образуется сплошная перегородка — мастоидная септа. Как правило, у песчанок она отделяет эпитимпано-мастоидную камеру от верхней мастоидной, но в ряде случаев частично и от нижней мастоидной камеры (см. рис. 3, **С**, **F**, *sm*, *sm1*; рис. 4, **F**). Она всегда наклонна, но её наклон может

меняться от почти вертикального до практически горизонтального в зависимости от соотношения интенсивности первого и второго направлений вздутия. Если пневматизация осуществляется только снизу, мастоидной септе будет соответствовать вертикальная перегородка, отделяющая полость в мастоиде от полости эпитимпанального кармана. Если этот процесс происходит только спереди, ей будет соответствовать горизонтальная мастоидная пластинка, вправленная в арку бокового канала. Формально мастоидная септа «появляется» лишь при наличии обоих направлений, поэтому эту пластинку можно назвать мастоидной септой лишь в том случае, если она выгнута вверх в результате расширения барабанной полости снизу (как у *Gerbillurus* или *Desmodillus*).

Септа бокового канала (*slc*) образуется при расширении барабанной полости снизу одновременно с обеих сторон бокового канала (см. рис. 1). Она разделяет верхнюю и нижнюю мастоидные камеры. Септа заднего канала (*spc*) возникает в результате разрастания одной из основных мастоидных камер (эпитимпано-мастоидной или верхней мастоидной) назад одновременно изнутри и снаружи заднего канала (рис. 4). В зависимости от интенсивности экспансии снаружи и изнутри заднего канала, эта септа соединяет канал с боковой (как у *Gerbillus*) или с задней (как у *Meriones*) стенкой мастоида.

Все названные септы образованы только мастоидной костью. В отличие от них, тимпано-мастоидная септа (*stm*) всегда двойная (см. рис. 1 и 3). Она образуется позади шилососцевидного отверстия при смыкании барабанного пузыря с мастоидом снаружи бокового канала и отделяет здесь полость мастоида от полости барабана. Эта септа состоит из двух пластинок — мастоидной и барабанной. У песчанок



двойная природа этой септы прослеживается и у видов с сильно вздутым мастоидом (например, у *Gerbillus*, *Meriones*). Барабанный листок практически всегда шире мастоидного.

Будет ли тимпано-мастоидная септа связана с боковым каналом или нет, зависит от того, каким путем осуществляется пневматизация мастоида. Если снизу барабанная полость проникает в мастоид а) только снаружи канала или б) с обеих его сторон (*Gerbillini*, *Desmodilliscini*, *Rhombomyini*), контакта тимпано-мастоидной септы с этим каналом не будет (см. рис. 1, **F, I, J**). У песчанок с вздутым мастоидом этот вариант не отмечено (хотя встречается в других таксонах грызунов), но у *Gerbilliscus*, этот вариант представлен широко (см. рис 3, **C, D, E**). Если формирование перегородки происходит в результате пневматизации мастоида в) только спереди, г) только внутри бокового канала снизу (*Pachyuromys*) или д) в обоих этих направлениях одновременно (*Gerbillurus*, *Desmodillus*), то тимпано-мастоидная септа будет соединена с этим каналом (см. рис. 1, **L, M**). Примером варианта «в» мог бы послужить род *Tatera*, но у его представителей тимпано-мастоидная септа, строго говоря, не сформирована: контакт барабана с мастоидом неплотный, дно полости мастоида утолщённое и губчатое; этот вариант частично реализован у некоторых представителей *Gerbilliscus*. В каждом случае тимпано-мастоидная септа отделяет барабанную полость от полости в мастоиде, которая может быть представлена либо нижней мастоидной камерой (варианты «а», «б»), либо эпитимпано-мастоидной (варианты «в», «д»), либо верхней мастоидной (вариант «г»).

Учитывая изложенное, септа, связывающая боковой канал с наружной стенкой у

*Meriones* и *Dipodillus* и обозначенная как тимпано-мастоидная (Pavlinov, 2008), соответствует септе бокового канала. В отличие от этого, нижняя мастоидная септа, которая в названной работе рассматривается как новообразование, представляет собой типичную тимпано-мастоидную септу, гомологичную одноименной септе у *Pachyuromys*, которая у последнего связана с боковым каналом.

Обособление тимпано-мастоидной септы от бокового канала, её смещение вниз и появление септы бокового канала (при наличии верхней мастоидной камеры) — всё это следствие формирования нижней мастоидной камеры. Однако эта камера не является специфической новацией подсемейства *Gerbillinae*. Как показано выше, уже на начальных стадиях пневматизации мастоида в роде *Gerbilliscus* (подсем. *Taterillinae*) выпячивание снизу часто происходит сначала снаружи бокового канала и лишь потом дополняется выпячиванием изнутри него, реже происходит одновременно с обеих сторон канала.

### 3.2. Влияние композиционной составляющей на пневматизацию мастоида

Как было отмечено выше, конкретный путь пневматизации снизу зависит от строения зоны контакта барабана с мастоидом позади слухового прохода: а) от положения тимпано-мастоидного шва относительно бокового канала, б) от рельефа дна мастоида, в) от положения ножек каналов относительно круглого окна, г) от ширины зоны перекрытия барабана с мастоидом и др.

Так, смыкание барабанной стенки с мастоидом вплоть до бокового канала (рис. 1, **К**) препятствует формированию нижней мастоидной камеры (как, напри-

мер, у *Desmodillus* и *Pachyuromys*, см. рис.1, L, M). От рельефа дна мастоида, который проявляется в наличии тех или иных углублений в зоне контакта каналов, зависит, какое из направлений развития нижней мастоидной камеры будет наиболее вероятным и появится ли дополнительная задняя мастоидная камера. На наличие и направленность вздутия изнутри канала оказывают влияние размеры каналов и их удаленность от стенок парафлоккулярной ямки. В свою очередь положение и глубина этой ямки зависят от расположения слуховой капсулы в мозговой коробке.

### 3.3. Филогенетические интерпретации

Ранее было показано (Павлинов, 1980; Павлинов и др., 1990; и др.), что в семействе песчанковых реализованы два направления пневматизации слуховой капсулы: один связан с расширением полости в основном спереди, другой — снизу. Первый тип характерен для *Taterillinae*, второй для *Gerbillinae*.

Результаты данного исследования показали, что эта дихотомия проявляется и на более низких таксономических уровнях. Так, в роде *Gerbilliscus* она отмечена как различие между под родами *Taterona* и *Gerbilliscus* s. str; в под роде *Taterona* — на уровне групп видов а) *G. robustus*, *G. validus*, *G. leucogaster*, *G. afer* и б) *G. kempfi* и *G. guineus*. Наконец, её можно наблюдать как одно из проявлений внутривидовой изменчивости почти у каждого вида *Gerbilliscus*.

В спектре разнообразия мастоида в последнем роде встречаются практически все тренды его пневматизации, которые отмечены в семействе песчанок в целом. Это можно рассматривать, как пример проявления правила неспециализированного разнообразия (см. Раутиан, 1988), со-

гласно которому изменчивость выше в тех группах, в которых ещё не завершилась фиксация определенного типа конструкции. В данном случае это правило выразилось в том, что в роде *Gerbilliscus*, у представителей которого мастоид находится на начальной стадии морфологической специализации, на качественном уровне реализован практически весь спектр его изменчивости в группе, что намного шире, чем у генерализованных (*Taterillus*) и у высоко специализированных (например, у *Meriones* или *Rhombomys*) форм. Сходное соотношение спектров изменчивости мастоида отмечено и в семействе *Gliridae* (соневые) у генерализованных (*Glis*) и умеренно специализированных (*Dryomys*) форм (Потапова, 2005б, 2007).

У всех видов *Gerbilliscus* (за исключением *G. boehmi*) наиболее распространён вариант пневматизация мастоида только за счет расширения эптитимпанальной полости, как и у *Tatera*. Однако у *Gerbilliscus* это расширение никогда не доходит до задней стенки мастоида. *Tatera* — единственный род, у которого при незначительном вздутии мастоида (намного меньшем, чем, например, у *Gerbillurus setzeri*) эптитимпано-мастоидная камера доходит до задней стенки, а парафлоккулярная ямка не имеет контакта с боковой стенкой мастоида. При этом выпячивания снизу нет, хотя тимпано-мастоидный карман хорошо развит. У тех песчанок, у которых эптитимпанальная полость расширена до задней стенки (*G. setzeri*, *Desmodillus*), всегда присутствует выпячивание снизу. Отмеченная особенность пневматизации мастоида у *Tatera* согласуется с представлением об обособленном положении данного таксона среди *Taterillinae*.

У *Gerbilliscus* отмечены варианты мастоида сходные с таковыми генерализованных *Gerbillurus*. В ряду видов

последнего *paeba* → *tytonis* → *setzeri*, на фоне значительного расширения эпителиального кармана и существенного смещения парафлюккулярной ямки назад, наблюдается появление и постепенное увеличение выпячивания изнутри бокового канала, которое начинается из хорошо развитого у всех видов *Gerbillurus* тимпано-мастоидного кармана (см. рис. 2, С). У *G. paeba* оно едва заметно, у *G. setzeri* проходит через арку заднего канала до задней стенки мастоида (рис. 4, I). Эпитимпано-мастоидная камера у *G. setzeri* заполняет мастоид полностью и проходит снаружи описанного выше верхне-мастоидного кармана. Таким образом, строение мастоида в роде *Gerbillurus* можно рассматривать как логическое завершение одного из вариантов пневматизации, встречающихся у *Gerbilliscus*. Однако в последнем, в отличие от *Gerbillurus*, парафлюккулярная ямка всегда сохраняет контакт с наружной стенкой, причём в центрально-верхней или задне-верхней части мастоида. У генерализованных *Gerbillurus* ямка смещается параллельно заднему краю и достигает его наружной стенки только у заднего канала и по всей высоте мастоида, у *G. setzeri* она утрачивает эту связь совсем.

Филогенетическая и таксономическая оценка представленных результатов не однозначна. С одной стороны, полученные данные не противоречат идее объединения *Gerbillurus* и *Gerbilliscus* в один род. Они теоретически допускают наличие сестринских отношений *Gerbillurus* с другими видами *Gerbilliscus* относительно других видов этого же рода. Это может быть а) объединение *Gerbillurus* с теми видами *Gerbilliscus* (*validus*, *leucogaster*, *afer*, *kempi*, *quineus*), у которых есть выпячивание снизу, относительно видов, для которых характерен только эпитимпа-

нальный путь проникновения в мастоид барабанной полости (*phillipsi* и *robustus*), или б) объединение по сходству тренда пневматизации с *robustus*, *validus*, *leucogaster*, *afer* относительно *kempi*, *quineus*. Однако единство типа пневматизации мастоида, включая и специфическое смещение парафлюккулярной ямки, у всех видов *Gerbillurus* независимо от степени его вздутия скорее говорит об обособленном положении *Gerbillurus* относительно *Gerbilliscus* и их вероятной родовой обособленности.

Считается, что в роде *Desmodillus* тип пневматизации мастоида такой же, как у *G. setzeri*, но данное исследование показало их существенные различия (см. рис. 2, С, D). У *Desmodillus* по-иному устроена зона тимпано-мастоидного контакта: стенка барабана доходит до бокового канала и полностью срастается с мастоидом по всей зоне перекрытия (рис. 2, D), свободного края барабанной стенки нет и, соответственно, нет тимпано-мастоидного кармана. В этом случае выпячивание снаружи от канала оказывается невозможным и канал остается включённым в тимпано-мастоидную септу. Вполне вероятно, что исходным для *Desmodillus* мог быть вариант, аналогичный описанному для *Taterillus* (рис. 1, K), а не вариант, типичный для *Gerbillurus* и *Gerbilliscus*. Если такое предположение справедливо, сходство пневматизации у *Desmodillus* и *Gerbillurus* следует рассматривать как параллельное, а ответвление *Desmodillus* от основания общего ствола *Gerbilliscus*—*Gerbillurus* как наиболее правдоподобное.

У *Ammodillus*, так же как и у представителей *Taterillinae*, преобладает переднее направление вздутия, но вариант строения мастоида в этом роде весьма специфичен. Среди видов с сильно увеличенным мастоидом он единственный, у кого практи-

чески нет вздутия латеральнее бокового канала. Все каналы имеют большой диаметр и далеко отстоят от стенок парафлуккулярной ямки. Выпячивание снизу идёт главным образом изнутри канала и направлено в основном внутрь и назад и очень слабо наружу. Верхняя мастоидная камера глубокая. Нижнее мастоидное выпячивание очень маленькое и выглядит как полость лишь потому, что канал очень близко подходит к наружной стенке. Таким образом, морфологически *Ammodillus* тяготеет к группе *Taterillinae*, но занимает по отношению к ней обособленное положение. Согласно этим данным филогенетически *Ammodillus* можно рассматривать и как базальную ветвь *Taterillinae*, и как одну из ветвей начальной радиации песчанок, равноценную *Taterillinae* и *Gerbillinae*.

Проникновение барабанной полости в мастоид снизу, при отсутствии или равноценном расширении эптитимпанального кармана спереди, соответствует типу пневматизации, характерному для песчанок номинативного подсемейства *Gerbillinae*. Разные стадии самого начального развития этого типа представлены и в роде *Gerbilliscus* — от наличия неглубоких выпячиваний (например, у *G. kempfi*, *G. guineus*) до образования в мастоиде трёх хорошо развитых камер (у *G. boehmi*).

У представителей *Gerbillinae* в генерализованном варианте этого типа (рис. 4, **F**) мастоидная септа наклонна (как у *Dipodillus*), в наиболее продвинутом (как у *Meriones*) вертикальна (рис. 4, **L**). Предполагается, что септа становится более вертикальной по мере увеличения вздутия, которое при этом типе пневматизации осуществляется только за счет усиления нижнего потока. Однако если принять во внимания описанный у *G. guineus* вариант

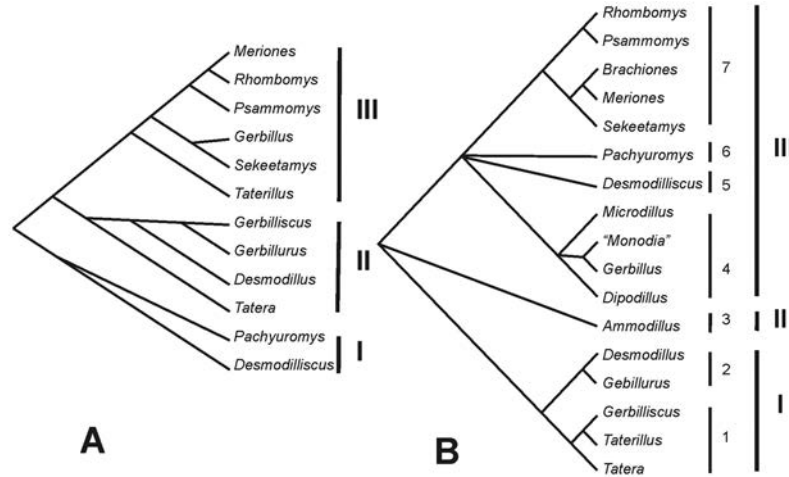
вздутия мастоида, которое осуществляется только за счёт расширения полости снизу, можно предположить, что и у высших песчанок пневматизация мастоида по типу *Meriones* могла происходить и при отсутствии эптитимпанального расширения и, соответственно, без стадии образования наклонной септы.

Род *Pachyuromys* существенно отличается от других высших песчанок. Он единственный, в котором барабанная полость проникает в мастоид только изнутри бокового канала и заполняет его целиком (см. рис. 1, **L**; рис. 4, **M**). Можно предположить, что исходным для этого рода, так же как и для *Desmodillus*, могло быть строение зоны контакта, похожее на один из вариантов *Taterillus* (см. рис. 1, **K**). Специфичность данного рода проявляется и по другим признакам строения мастоида (Павлинов и др., 1990): парафлуккулярная ямка отсутствует; диаметр арки полукружных каналов небольшой; вздутие мастоида происходит в основном с наружной стороны полукружных каналов, так что тимпано-мастоидная септа очень широкая, а септа заднего канала узкая, поскольку соединяет канал с внутренней стенкой мастоида, а не с задней, как у *Meriones*, или с боковой, как у *Gerbillus*.

Эта уникальность пневматизации мастоида в роде *Pachyuromys* противопоставляет его другим песчанкам и в филогенетическом плане согласуется с точкой зрения о его ответвлении от основания ствола песчанок.

#### 4. Заключение

Полученные результаты позволяют по-иному оценить филогенетическую значимость некоторых признаков строения мастоида. Основные параметры, по которым определяется тип пневматизации, отражают лишь наличие и интенсивность



**Рис. 5.** Филогенетические деревья современных песчанок: **A** — по молекулярно-генетическим данным (по Chevret, Dobigny, 2005, с изменениями), **B** — по морфологическим данным (по Павлинов и др., 1990, Pavlinov, 2008, с изменениями).

**Fig. 5.** Phylogenetic trees for the Recent gerbillids: **A** — based on molecular data (after Chevret, Dobigny, 2005, modified), **B** — based on morphological data (after Pavlinov et al., 1990 and Pavlinov, 2008, modified).

На **A** клады: **II** соответствует Taterillinae, **III** соответствует Gerbillinae. На **B** подсемейства: **I** — Taterillinae, **III** — Gerbillinae; трибы: 1 — Taterillini, 2 — Gerbillurini, 3 — Ammodillini, 4 — Gerbillini, 5 — Desmodilliscini, 6 — Pachyuromyini, 7 — Rhombomyini.

On **A** clades: **II** corresponds to Taterillinae, **III** corresponds to Gerbillinae. On **B** subfamilies: **I** — Taterillinae, **III** — Gerbillinae; tribes: 1 — Taterillini, 2 — Gerbillurini, 3 — Ammodillini, 4 — Gerbillini, 5 — Desmodilliscini, 6 — Pachyuromyini, 7 — Rhombomyini.

определённых путей проникновения барабанной полости в мастоид. Наши данные наглядно показывают, что сходные варианты этой экспансии в разных родах песчанок могли реализовываться неоднократно и независимо.

Поэтому для анализа филогенетических взаимоотношений, помимо ключевых параметров, важное значение приобретают признаки, которые описывают детали этого процесса и которые по сути являются маркерами структурной организации слуховой капсулы и её положения в мозговой коробке (Потапова, 2013). К этим признакам можно отнести наличие тимпано-мастоидного кармана у генера-

лизованных форм, характер взаимоотношения барабанной и мастоидной костей в зоне их перекрывания, размеры и взаимоотношения полукружных каналов, строение дна мастоидной полости при расширении эпитимпанального кармана, размеры и положение парафлюккулярной ямки и картина её «смещения» по мере вздутия мастоида.

Принимая во внимание совокупность этих признаков, наиболее обособленными среди песчанок можно считать род *Ammodillus*, в подсемействе Taterillinae — роды *Tatera* и *Desmodillus*, в подсемействе Gerbillinae — род *Pachyuromys*, которому свойствен принципиально отличный от

других песчанок способ пневматизации мастоида. В свете полученных данных род *Gerbillurus* может рассматриваться как генеалогически более близкий к *Gerbilliscus*, нежели к *Desmodillus*. Можно считать, что сходство в способе проникновения полости в мастоид у *Gerbillurus* и у *Desmodillus*, как и единый тип пневматизации у *G. boehmi* и у *Dipodillus*, — результаты параллельного развития. Сходство *Ammodillus* с *Taterillinae* по направленности пневматизации мастоида, вполне вероятно, также является параллельным, но в принципе может быть и генеалогически обусловленным.

Сравним эти выводы с представлениями о генеалогических отношениях песчанок отраженными в схеме филогении этой группы, построенной на молекулярно-генетических данных (Chevret, Dobigny, 2005; Colangelo et al., 2007). В этой схеме (рис. 5, А) песчанки образуют три клады, две из которых соответствуют подсемействам *Taterillinae* и *Gerbillinae*. Наиболее существенные отличия этой схемы от схем, построенных на морфологическом материале (рис. 5, В) и, в частности, от схемы Павлинова (Pavlinov, 2008) заключаются в том, что 1) *Pachyuromys* и *Desmodilliscus* образовали отдельную кладу и не связаны с *Gerbillinae*, 2) *Taterillus* оказался генеалогически близок к *Gerbillini* и перенесён из клады *Taterillinae* в основание клады *Gerbillinae*. Взаимоотношения родов внутри основных клад также немного отличаются от таковых в морфологических схемах филогении. В частности, *Gerbillurus* вошёл в одну кладу с *Gerbilliscus*, а *Desmodillus* образует самостоятельную ветвь, идущую от её основания. Наиболее базальное положение в кладе *Taterillinae* занял род *Tatera*. В кладе *Gerbillinae* выделены две ветви, соответствующие трибам *Gerbillini* и

*Rhombomyini*, но *Sekeetamys* вошел в кладу *Gerbillini*, а не в кладу *Rhombomyini*.

Как было показано выше, данные по строению мастоида не противоречат большинству выводов «молекулярной» филогении песчанок, касающихся родов *Tatera*, *Desmodillus*, *Pachyuromys*, *Gerbilliscus* и *Gerbillurus*. Они соответствуют представлениям о базальном положении *Pachyuromys* по отношению к другим песчанкам, об обособленном положении *Tatera* в кладе *Taterillinae*, об отсутствии сестринских связей *Desmodillus* и *Gerbillurus* относительно *Gerbilliscus*, о монофилии клады *Gerbillurus* + *Gerbilliscus*.

Что касается *Desmodilliscus*, то в строении мастоида этого рода нет ничего, что подтверждало бы его родство с *Pachyuromys* и базальное положение этой группы относительно всех других песчанок. Мастоид у *Desmodilliscus* имеет типичное для *Gerbillinae* строение.

Вопрос о положении *Taterillus* на нашем материале не решается. Близость *Taterillus* к высшим песчанкам на основании строения слуховой капсулы не может быть ни подтверждена, ни опровергнута. Это форма с плезиоморфным набором признаков и полным отсутствием пневматизации. С равной вероятностью она может рассматриваться как базовая для обеих основных групп песчанок.

### Благодарности

Автор признателен сотрудникам Зоологического музея за любезное предоставление коллекционного материала, М. Карлтону (M. Carleton) из Национального музея естественной истории Смитсоновского института — за присланный для изучения экземпляр *G. boehmi*; И.Я. Павлинову и В.С. Лебедеву — за обсуждение результатов, Н.Е. Панову — за помощь в подготовке рисунков.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 13-04-00525 А.

### Литература

- Павлинов И.Я. 1980. Эволюция и таксономическое значение строения костного среднего уха в подсемействе песчанок Gerbillinae (Rodentia: Cricetidae). — Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологический, 85 (4): 20–33.
- Павлинов И.Я. 1982. Филогения и систематика подсемейства Gerbillinae. — Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологический, 87 (2): 19–31.
- Павлинов И.Я. 1988. Эволюция мастоидного отдела слухового барабана у пустынных грызунов. — Зоологический журнал, 67 (5): 739–750.
- Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россолимо О.Л., Потапова Е.Г. 1990. Песчанки мировой фауны. Москва: Наука. 368 с.
- Павлинов И.Я., Роговин К.А. 2000. Соотношение размеров ушной раковины и слухового барабана у специализированных пустынных грызунов. — Журнал общей биологии, 61 (1): 87–101.
- Потапова Е.Г. 1996. Таксономическое значение строения костного среднего уха на примере песчанок (Gerbillidae). — Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье. (Труды Междунар. совещания. 1–3 февраля 1995 г., Москва). Москва. С. 280–285.
- Потапова Е.Г. 1998. Пути преобразования костного среднего уха тушканчикообразных (Rodentia, Dipodoidea). — Зоологический журнал, 77 (1): 80–87.
- Потапова Е.Г. 2005а. Филогенетические взаимоотношения палеарктических хомяковых Cricetinae (Rodentia, Muroidea), основанные на строении слуховых барабанов. — Н.И. Абрамсон, А.О. Аверьянов (ред.). Систематика, палеонтология и филогения грызунов. Труды Зоологического института РАН, т. 306). Санкт-Петербург. С. 116–141.
- Потапова Е.Г. 2005б. Географическая изменчивость слуховой капсулы сонь *Glis glis* в Кавказском регионе. — Рожнов В.В., Темботова Ф.А. (ред.). Млекопитающие горных территорий. Материалы междунар. конф. 4–9 сентября 2005 г. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 135–142.
- Потапова Е.Г. 2007. Внутривидовая изменчивость слуховой капсулы лесной сони (Rodentia, Gliridae) в Кавказском регионе. — Рожнов В.В., Темботова Ф.А. (ред.). Млекопитающие горных территорий. Материалы международной конференции, 18 августа 2007 г. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 249–255.
- Потапова Е.Г. 2013. Морфо-биологический подход в филогенетике (возможности и ограничения). — Алимов А.Ф., Степаньянц С.Д. (ред.). Современные проблемы биологической систематики (Труды Зоологического инст. РАН, Прилож. 2). Санкт-Петербург: Т-во науч. изд. КМК. С. 53–65.
- Потапова Е.Г. 2014. Выбор признаков для реконструкции филогенеза на примере анализа пневматизации мастоида песчанок (Gerbillidae, Rodentia). — Вестник Тверского госуд. универ., Серия «Биология и экология», 31 (4): 177–185.
- Потапова Е.Г., Воронцов Н.Н. 2004. Таксономическое положение рода *Tachyoryctes* и взаимоотношения семейств ризомисовых Rhyzomyidae и слепышовых Spalacidae (Rodentia: Mammalia). — Зоологический журнал, 83 (8): 1044–1058.
- Раутиан А.С. 1988. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции. — В.В. Меннер, В.П. Макридин (ред.). Современная палеонтология. Том 2. Москва: Недра. С. 76–118.
- Россолимо О.Л., Потапова Е.Г., Павлинов И.Я. и др. 2001. Сони (Muridae) мировой фауны. Москва: Изд-во Московск. госуд. универ. 229 с.
- Alexander R.M. 1968. Animals mechanics. London: Sidgwick and Jackson. 364 p.
- Chevret P., Dobigny G. 2005. Systematics and evolution of the subfamily Gerbillinae (Mammalia, Rodentia, Muridae). — Molecular Phylogenetics and Evolution, 35 (3): 674–688.
- Colangelo P., Granjon L., Taylor P.J., Corti M. 2007. Evolutionary systematics in African

- gerbilline rodents of the genus *Gerbilliscus*: Inference from mitochondrial genes. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42 (3): 797–806.
- Hunt R.M. 1974. The auditory bulla in Carnivora: an anatomical basis for reappraisal of carnivore evolution. — *Journal of Morphology*, 143 (1): 21–76.
- Jansa S.A., Weksler M. 2004. Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31 (1): 256–276.
- Lavocat R., Parent J.-P. 1985. Phylogenetic analysis of middle ear features in fossil and living rodents. — Lockett W.P., Hartenberger J.-L. (eds). *Evolutionary relationships among rodents, a multidisciplinary analysis*. New York, London: Plenum Press. P. 333–354.
- Musser G.G., Carleton M.D. 2005. Superfamily Muroidea. — Wilson D.E., Reeder D. M. (eds). *Mammal species of the World: A taxonomic and geographic reference*. 3rd ed. Vol. 2. Baltimore: Johns Hopkins University Press. P. 894–1531.
- Pavlinov I.Ya. 2001. Current concepts of gerbillid phylogeny and classification. — *African small mammals*. Paris: IRD Ed. P. 141–149.
- Pavlinov I.Ya. 2008. A review of phylogeny and classification of Gerbillinae (Mammalia: Rodentia). — *Zoologicheskie Issledovaniya*, 9. 68 p.
- Potapova E.G. 2001. Morphological patterns and evolutionary pathways of the middle ear in dormice (Gliridae, Rodentia). — *Thrakya University Journal of Scientific Research*. Series B. Natural and Applied Sciences, 2 (2): 159–170.
- Tong H. 1989. Origine et évolution des Gerbillidae (Mammalia, Rodentia) en Afrique du Nord. — *Mémoires de la Société géologique de France*, nov. ser., 155: 1–120.
- Webster D.B. 1975. Auditory systems of Heteromyidae: postnatal development of the ear of *Dipodomys merriami*. — *Journal of Morphology*, 146 (2): 377–394.
- Webster D.B., Webster M. 1975. Auditory systems of Heteromyidae: functional morphology and evolution of the middle ear. — *Journal of Morphology*, 146 (2): 343–376.