

УДК 574 (061.3)

Э 40

*Материалы конференции изданы при финансовой поддержке
Президиума Уральского отделения РАН (проект № 14-4-МШ-32)
и Российского фонда фундаментальных исследований
(проект № 14-04-06811).*

Экология: популяция, вид, среда. Материалы конф. молодых ученых, 14 – 18 апреля 2014 г. / ИЭРиЖ УрО РАН – Екатеринбург: Гощицкий, 2014. – 176 с.

В сборнике опубликованы материалы Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: популяция, вид, среда». Мероприятие проходило в Институте экологии растений и животных УрО РАН с 14 по 18 апреля 2014 г. Работы посвящены проблемам изучения биологического разнообразия на популяционном, видовом и экосистемном уровнях, анализу экологических закономерностей эволюции, поиску механизмов адаптации биологических систем к экстремальным условиям, а также популяционным аспектам экотоксикологии, радиобиологии и радиоэкологии.

ISBN 978-5-98829-047-6

© Авторы, 2014

© ИЭРиЖ УрО РАН, 2014

© Оформление. Издательство «Гощицкий», 2014

ФАСЕТКИ БОКОВЫХ СТИРАНИЙ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ПОЛЕВОК (ARVICOLINAE)

Ю.Э. КРОПАЧЕВА

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: мезостачивания, моляры, окклюзия, полевки.

Среди модусов фитофагии у млекопитающих, описанных А.К. Агаджаняном (Agadgianian, 1996), полевки занимают особое место. Переработка больших масс грубых растительных кормов осуществляется у представителей этого подсемейства благодаря нескольким вариантам строения моляров, рабочие грани которых представлены эмалевыми кромками треугольных призм. Биомеханика жевательных движений настроена на преимущественно передне-заднюю подвижность нижней челюсти по отношению к верхней (Громов, 1977).

Нарушение нормальной окклюзии у некоторых видов приводит к образованию фасеток боковых стираний на верхних и нижних зубах. Это явление было описано нами ранее для полевки-экономки (Кропачева и др., 2012). В данной работе оценено распространение фасеток боковых стираний у серии видов и родов подсемейства. Важность изучения этого феномена определяется тем, что фасетки боковых стираний можно рассматривать в качестве проявления мезостачивания зубов млекопитающих, изучаемого для реконструкций палеодиет (Fortelius, Solounias, 2000). Опыт исследования мезостачиваний имеется для крупных млекопитающих (Kaiser, Fortelius, 2003), а для полевок только начинает накапливаться, но, безусловно, имеет перспективы развития. Кроме того, наличие фасеток следует учитывать при оценке морфотипов рисунка жевательной поверхности.

Цель работы — рассмотреть фасетки боковых стираний как одну из форм мезостачиваний моляров полевок. Задачи: 1) описать форму, степень проявления и локализацию фасеток боковых стираний моляров у представителей подсемейства полевок (Arvicolini); 2) выявить особенности фасеток боковых стираний по сравнению с другими видоизменениями формы зубов; 3) оценить встречаемость фасеток боковых стираний у серии представителей подсемейства полевок; 4) рассмотреть возможные причины и механизмы возникновения и исчезновения фасеток боковых стираний.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Распространение фасеток боковых стираний оценено на примере серии выборок 15 видов 10 родов подсемейства *Argycolinae*. Исследовано 1766 черепов из коллекций зоомузея МГУ, музея БПИ ДВО РАН, ИЭРиЖ УрО РАН и любезно предоставленных коллегами. Чтобы выяснить, существуют ли внутривидовые различия в частотах встречаемости фасеток боковых стираний, выбирали по несколько коллекций одного вида из географически удаленных локалитетов. Закономерности появления фасеток исследовали методом снятия прижизненных отпечатков с жевательной поверхности моляров (Оленев, 1980) на полевках-экономках (*Microtus oeconomus*) из лабораторной колонии ($n=70$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Фасетки боковых стираний — это стирания боковых граней выходящих углов по направлению от жевательной поверхности к альвеолярной части моляра. Они образуются с лингвальной стороны нижних и буккальной стороны верхних моляров, распространяются от передней к задней части зуба и от первых к третьим молярам.

Стирания могут затрагивать только эмалевый слой, но чаще в местах возникновения фасеток эмаль стирается полностью, обнажается и начинает разрушаться дентин. Фасетки могут распространяться вдоль коронки зуба как по кромке жевательной поверхности, так и по большей части выходящего угла, но никогда не доходят до альвеолы.

Боковые стирания изменяют очертания и размер жевательной поверхности моляров. У полевок-экономок из лабораторной колонии уменьшалась выраженность внутренних выходящих углов. Пятый внутренний выходящий угол (LSA5) полностью исчезал на верхней части моляра, что меняло морфотип жевательной поверхности. Длина жевательной поверхности уменьшалась до 7%.

На зубах современных и ископаемых полевок встречаются структуры различной природы, внешне похожие на фасетки боковых стираний: в частности, дентиновые тракты, сколы, следы переваривания хищниками и комплекс изменений в процессе фоссилизации. Фасетки легко отличаются от иных видоизменений формы зубов своей гладкой пришлифованной поверхностью.

Дентиновые тракты имеются в норме у ряда таксонов. В отличие от фасеток они возникают в альвеолярной части моляра и по мере роста и стирания зуба продвигаются вверх. Прорываясь, они образуют перерыв в эмали на жевательной поверхности. Сколы в отличие от боковых стираний не симметричны на правых и левых молярах, возникают на одном-двух выходящих углах, имеют неровные, но в неко-

торых случаях зашлифованные края. На зубах после переваривания хищником эмаль истончается по всей поверхности, растворяется цемент во входящих углах. Разрушения, затрагивающие выходящие углы, в отличие от фасеток боковых стираний начинаются с более тонких стенок и возникают с обеих сторон моляра. П. Эндрюсом (Andrews, 1990) была разработана классификация степени разрушенности костных остатков в процессе переваривания разными хищниками. Самой сильной эрозии подвергаются зубы, прошедшие через желудочно-кишечный тракт млекопитающих. На таких молярах распознать мезостачивания невозможно. Однако пернатые хищники, которые являются основными агентами накопления зубов полевок в карстовых полостях Урала, в основном относятся к видам, оставляющим кости и зубы своих жертв в погадках почти не измененными. Моляры, накопившиеся в результате деятельности этих хищников, вполне можно исследовать на наличие фасеток боковых стираний. На сильно окатанных зубах в процессе переотложения так же, как и в случаях с сильной эрозией, невозможно оценить степень развития фасеток боковых стираний.

На основании анализа прижизненных отпечатков моляров полевок-экономок из лабораторной колонии установлено, что фасетки боковых стираний появляются при переходе на недостаточно жесткий корм. После возвращения в рацион абразивных кормов форма жевательной поверхности постепенно восстанавливается.

Вероятно, фасетки возникают как аномалия при нарушении окклюзии, когда в процессе жевания соприкасаются боковые части верхних и нижних зубов. Такое нарушение может образоваться, когда стирание зубов не компенсирует их рост из-за недостаточно грубой пищи. При восстановлении «нормальной» скорости стирания зуба причина образования фасеток устраняется, не затронутая фасеткой часть зуба отрастает, а поврежденная стирается.

На микрофотографиях моляра полевки-экономки с фасетками на жевательной поверхности видны царапины, возникшие при переработке пищи, тогда как поверхность фасеток не несет следов абразивного действия корма, что возможно при трении зуб об зуб (см. рисунок). У серых полевок при жевании рабочим служит движение нижней челюсти вперед (Kesner, 1980). Подвижное сочленение нижнечелюстных ветвей в области симфиза позволяет разводить правую и левую челюсти в стороны (Громов, 1977). Можно предположить, что соприкосновение боковых кромок верхних и нижних зубов происходит при смыкании челюстей, когда нижняя челюсть находится в заднем положении.

Объекты исследования подобраны в соответствии с типами морфофункциональных структур, обеспечивающих «жевательные адап-

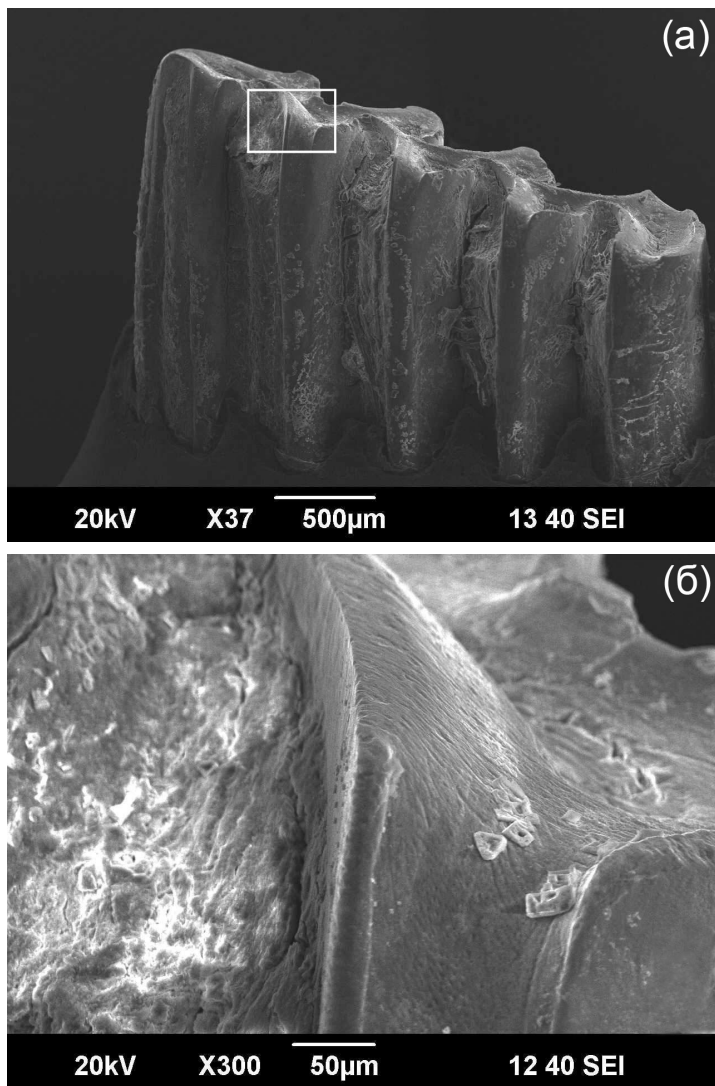


Рисунок. Первый нижний моляр полевки-экономки с хорошо выраженными фасетками боковых стираний (а – увеличение в 37 раз, б – увеличение в 300 раз).

тации» в пределах подсемейства, выделенных И.М. Громовым (1977), и включает виды с разнообразными вариантами строения моляров. Различия в строении коренных зубов у таксономических групп поле-

вок проявляются в количестве эмалевых призм, конфигурации жевательной поверхности, степени дифференциации толщины эмали на передних и задних стенках призм, наличии или отсутствии дентиновых трактов и цемента во входящих углах. Корнезубые формы имеют ограниченный период роста моляров, тогда как у некорнезубых форм щечные зубы растут всю жизнь.

Фасетки боковых стираний были хорошо выражены у полевок родов *Alticola* и *Microtus*. Представители этих таксонов имеют гипселодонтные моляры с отложениями цемента во входящих углах, без ярко выраженных дентиновых трактов, с толстой недифференцированной эмалью у *Alticola* и дифференцированной у *Microtus* (см. таблицу).

Наибольшая доля и выраженность фасеток боковых стираний были отмечены у животных, отловленных на Полярном Урале. В этом локалитете максимальна доля животных с боковыми стираниями моляров (64%) в коллекции полевок Миддендорфа (*M. middendorffii*). Полевки-экономки (*M. oeconomus*) с фасетками боковых стираний моляров отмечены в выборках с Полярного Урала (43%),

ТАБЛИЦА. Наличие фасеток боковых стираний на зубах у представителей подсемейства полевоцых (Arvicolinae)

Виды полевок	Район отлова	Кол-во изученных особей	Кол-во / Доля, % особей с фасетками боковых стираний
<i>Prometheomys shaposhnicovi</i>	Сев. Осетия	137	11/8.03
<i>Alticola (Aschizomis) lemmingus</i>	Чукотка	25	9/36.0
	Лабораторная колония (отловленные на Чукотке)	13	13/100
<i>Microtus gregalis</i>	Полярный Урал	117	26/22.2
	Средний Ямал	182	3/1.65
	Челябинск	26	3/11.5
	Курганская обл.	42	3/7.14
<i>M. oeconomus</i>	Южный Ямал	122	12/9.83
	Полярный Урал	85	37/43.5
	Чукотка	58	11/19.0
	Лабораторная колония	60	28/46.7
<i>M. agrestis</i>	Полярный Урал	116	24/20.7
	Средний Урал	51	8/15.7
<i>M. middendorffii</i>	Полярный Урал	96	61/63.5

Чукотки (19%) и Ямала (10%). Экономок с боковыми стираниями моляров не найдено в двух выборках со Среднего Урала ($n=111$, $n=37$) и одной – с Южного Урала ($n=109$). Узкочерепные полевки (*M. gregalis*) с фасетками боковых стираний обнаружены в коллекциях с Полярного Урала (22%), Среднего Ямала (1.6%), Южного Урала (11.5%) и Южного Зауралья (7%). Животные этого вида с боковыми стираниями моляров отсутствуют в выборке со Среднего Урала ($n=31$). Среди темных полевок (*M. agrestis*) экземпляры с фасетками боковых стираний обнаружены в выборках с Полярного (22%) и Среднего Урала (16%). Фасетки боковых стираний обнаружены у 36% особей лемминговидной полевки (*Alticola (Aschizomis) lemminus*) из окрестностей пос. Эгвикинот (Чукотка). Все особи (13 экз.), привезенные из окрестностей пос. Певек (Чукотка), после содержания в лаборатории ИЭРиЖ УрО РАН приобрели ярко выраженные фасетки. У большеуших полевок (*Alticola macrotis*), отловленных в районе Тикси ($n=35$), фасетки боковых стираний моляров не обнаружены.

У прометеевых полевок (*Prometheomys shaposhnicovi*) фасетки боковых стираний были обнаружены у 6.5% особей в самых начальных стадиях. Эти полевки имеют гипсодонтные моляры с цементом во входящих углах и очень толстую недифференцированную эмаль. Работа нижнечелюстных ветвей раздельная, попеременная с задним скольжением (Громов, 1977).

У представителей родов *Ondatra*, *Clethrionomys*, *Dicrostonyx*, *Lemmus* и *Myopus* обнаружены разные следы мезостачиваний, но их нельзя считать аналогичными фасеткам боковых стираний серых полевок.

Ондатра (*Ondatra zibethicus*) имеет гипсодонтные зубы с хорошо выраженными дентиновыми трактами, которые с возрастом достигают жевательной поверхности и образуют разрыв в эмали на вершинах выступающих треугольных призм. В исследованной выборке с Южного Ямала ($n=98$) у старых особей по разрывам эмали наблюдались стирания и эмалевых краев, и дентина. Ширина этих стираний на боковой кромке призмы уменьшается от жевательной поверхности к корню, а ниже прослеживался ровный дентиновый тракт. При отсутствии дентиновых трактов такой вариант мезостачивания следовало бы причислить к фасеткам боковых стираний. То обстоятельство, что на зубах у ондатры без прорывов трактами эмалевой ленты на жевательной поверхности фасеток не наблюдается, дает основание относить эти образования к мезостачиваниям другого типа. Можно именовать их фасетками по дентиновым трактам.

Полевки рода *Clethrionomys* обладают гипсодонтными молярами с отложениями цемента во входящих углах. У обследованных особей красной (*Cl. rutilus*) и красно-серой (*Cl. rufocanus*) полевок с Поляр-

ного Урала ($n=33$, $n=39$ соответственно) зашлифованные края эмали и выработанный дентин чаще всего отмечались на элементах, где формируются более тонкая эмаль либо дентиновые тракты.

Представители родов *Lemmus* и *Myopus* имеют моляры без корней, с отложениями цемента, толстой эмалью с дентиновыми трактами и дифференциацией по толщине. У леммингов в норме присутствуют боковые движения челюстей (Абрамсон, 1986; Громов, 1977). У исследованных лесных леммингов (*M. schisticolor*) с р. Енисей ($n=8$) и сибирских леммингов (*L. sibiricus*) с Южного Ямала ($n=30$) фасеток боковых стираний не обнаружено — только небольшая зашлифовка вдоль дентиновых трактов.

У полевок родов *Dicrostonyx*, *Eolagurus* и *Lagurus* моляры без корней и цемента, с дентиновыми трактами и тонкой дифференцированной эмалью. Движение челюстей только передне-заднее (Громов, 1977). У копытных леммингов (*D. torquatus*) с Южного Ямала ($n=43$) и желтых пеструшек (*E. luteus*), отловленных на берегах оз. Зайсан ($n=20$), фасеток боковых стираний не обнаружено. У нескольких особей степных пеструшек (*L. lagurus*), содержащихся в виварии ИЭРиЖ ($n=30$), были выявлены зашлифовки вдоль дентиновых трактов.

Таким образом, фасетки боковых стираний характерны для полевок с молярами без корней, с достаточно толстой эмалью и отложениями цемента во входящих углах, без ярко выраженных дентиновых трактов. Среди изученных нами видов это представители родов *Microtus* и *Alticola*. Внутри одного вида обнаружены существенно различающиеся частоты встречаемости фасеток боковых стираний.

ВЫВОДЫ

1. Фасетки боковых стираний — это функционально обусловленное патологическое образование. Они представляют собой углубления в боковых стенках конидов, затрагивающие эмаль и, как правило, дентин, имеющие максимальную ширину у жевательной поверхности и исчезающие не доходя до десны. Чаще всего они встречаются на лингвальной стороне первых нижних моляров и буккальной стороне первых верхних коренных зубов.

2. Фасетки боковых стираний легко отличить от других видоизменений формы зубов по гладкой пришлифованной поверхности. Главное отличие от дентиновых трактов — сужающаяся к корневой части форма, от сколов — упорядоченное расположение и ровные края, от следов пережевывания — ненарушенная эмаль вне фасеток.

3. Фасетки боковых стираний характерны для полевок с молярами без корней, с достаточно толстой эмалью и отложениями цемента во входящих углах, без ярко выраженных дентиновых трактов. Среди

изученных нами 15 видов это представители родов *Microtus* и *Alticola*. Частоты проявления фасеток могут существенно различаться на разных участках ареала одного вида.

4. Выдвинуто предположение, что фасетки боковых стираний возникают в результате трения боковых поверхностей верхних и нижних зубов при нарушении окклюзии вследствие ненормального соотношения роста и стирания моляров.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 14-04-00120, 14-04-31335) и Программы Президиума УрО РАН (проект № 12-П-4-1050). Автор благодарен зав. лабораторией палеотериологии ПИН РАН, д.б.н. А.К. Агаджаняну за консультации при поиске названия для изучаемого явления, специалистам лаборатории физических и химических методов исследования ИГиГ УрО РАН С.П. Главатских, к.б.н. Т.А. Гуляевой за сотрудничество при микроскопических исследованиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И. Морфотипическая изменчивость строения жевательной поверхности коренных зубов у палеарктических видов рода *Lemmus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. 1986. Т. 65. Вып. 3. С. 416–425.
- Громов И.М., Поляков И.Я. Фауна СССР. Т. 3. Вып. 8. Млекопитающие. Л.: Наука, 1977. 504 с.
- Кропачева Ю.Э., Смирнов Н.Г., Маркова Е.А. Индивидуальный возраст и одонтологические характеристики полевки-экономки // Докл. РАН. 2012. Т. 446. № 2. С. 234–237.
- Оленев Г.В. Прижизненное определение видовой принадлежности мышевидных грызунов по отпечаткам зубов // Зоол. журн. 1980. Т. 59. Вып. 2. С. 294–295.
- Agadjanian A.K. Modes of phytophagy in mammals // Paleontological J. 1996. V. 30. № 6. P. 723–729.
- Andrews P. Owls, caves and fossils. The University Chicago Press, 1990. 232 p.
- Fortelius M., Solounias N. Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets // American Museum Novitates. 2000. V. 3301. P. 1–36.
- Kaiser T.M., Fortelius M. Differential mesowear in occluding upper and lower molars: Opening mesowear analysis for lower molars and premolars in hypsodont horses // J. Morphol. 2003. V. 258. P. 67–83.
- Kesner M.Y. Functional Morphology of the Masticatory Musculature of the Rodent Subfamily Microtinae // Journal of morphology. 1980. V. 165. P. 205–222.