

## ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЭМАЛИ ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ ПОЛЕВОК РОДА *Craseomys* (Arvicolinae, Rodentia)

© 2016 г. М. А. Фоминых<sup>1,\*</sup>, С. В. Зыков<sup>1,\*\*</sup>, А. В. Бородин<sup>1,2</sup>

Представлено академиком РАН В.Н. Большаковым 19.02.2016 г.

Поступило 01.03.2016 г.

Изучены и выявлены возрастные и межвидовые различия в толщине и микроструктуре эмали первых нижних моляров (m1) у *Craseomys rufocanus* и *Craseomys rex*. Полученные результаты позволяют рассматривать размерные и микроструктурные характеристики эмали в качестве дополнительного показателя, отражающего эволюционную стадию зубов полевок в пределах одной филетической линии.

DOI: 10.7868/S086956521633029X

Эмаль щёчных зубов полевок (Arvicolinae), формирующая режущие грани призм, претерпевает размерные и структурные изменения в ходе эволюции зубной системы, что наравне с изменением степени гипсодонтности и конфигурации жевательной поверхности зубов позволило рассматривать ее в качестве одного из параметров для характеристики эволюционного уровня таксонов [1, 2]. Уже традиционно различия в толщине эмалевой ленты на ведущих и замыкающих стенках призм моляров полевок используются для выделения пяти типов дифференциации эмали по толщине, в эволюционном развитии которых наблюдаются следующие стадии: первично недифференцированный тип → “мимомисный” тип → вторично недифференцированный тип → “микротусный” тип → “дикростоникский” тип. Характеристики микроструктуры используются наравне с параметрами изменения толщины эмали, а выделение трех основных типов микроструктуры эмали: радиальная (radial), пластинчатая (lamellar или uniseriate HSB) и тангенциальная эмаль (tangential) [2], — позволило использовать их как в морфологических исследованиях щечных зубов полевок, так и в эволюционных и био-стратиграфических построениях [2–6].

Цель настоящего исследования — выявление особенностей размерных и структурных характе-

ристик эмали моляров двух видов полевок рода *Craseomys* (*C. rufocanus* и *C. rex*) с разной степенью гипсодонтности и вариантами усложнения жевательной поверхности на разных онтогенетических стадиях моляров.

Изучали размерные и микроструктурные характеристики эмали первых нижних моляров (m1) *C. rufocanus* ( $n = 12$ ) и *C. rex* ( $n = 13$ ) с о. Шикотан (Южные Курильские о-ва). Видовую принадлежность особей уточняли по морфотипическим и морфометрическим характеристикам третьего верхнего и первого нижнего моляров [7]. Для учета возрастной изменчивости материал был разбит на группы, соответствующие онтогенетическим стадиям на основании степени сформированности коронки и корней моляров [8].

Для характеристики типов микроструктуры эмали принята терминология В. фон Кёнигсвальда [2]. После шлифовки в поперечном (по жевательной поверхности) и продольном (по боковым граням призм моляров) направлениях зубы в течение 3 с были протравлены в двунормальном растворе соляной кислоты и обильно промыты водой. Анализ эмали проводили с использованием электронного микроскопа TESCAN VEGA3 (“Tescan”, Чехия).

Для оценки степени дифференциации эмали моляров по толщине рассчитаны индексы толщины эмали ( $SDQ \pm SD$ ) [9] для эмалевой петли призмы T1 первого нижнего моляра (m1). Межвидовые сравнения проводили с помощью критерия  $t$  Стьюдента и критерия  $\chi^2$  Пирсона, используя программу STATISTICA 6.0 (“StatSoft, Inc.”, 1984–2001, США).

Для выявления возрастных различий по толщине эмали *C. rufocanus* и *C. rex* изучали моляры молодых животных с еще несформированными

<sup>1</sup>Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук, Екатеринбург

<sup>2</sup>Уральский федеральный университет им. Б.Н. Ельцина, Екатеринбург

\*E-mail: fominikh.m@mail.ru

\*\*E-mail: svzykov@yandex.ru

**Таблица 1.** Общая толщина эмали на ведущих и замыкающих краях призм m1 T1-T2 и значения индекса толщины эмали SDQ призмы T1 моляров на онтогенетических стадиях 4 и 9 у *C. rufocanus* и *C. rex*

№	Вид	Стадия онтогенеза m1	Общая толщина эмали, мкм		Индекс SDQ
			Ведущий край призм m1	Замыкающий край призм m1	
1	<i>C. rufocanus</i>	4	41.49 ± 6.82 n = 6 p <sub>1,3</sub> < 0.01 p <sub>1,2</sub> < 0.01 p <sub>1,4</sub> < 0.01	54.24 ± 6.75 n = 6 p <sub>1,3</sub> < 0.01 p <sub>1,2</sub> > 0.05	126.68 ± 19.48 n = 6
2	<i>C. rex</i>	4	59.56 ± 8.96 n = 7 p <sub>2,4</sub> < 0.01 p <sub>2,3</sub> < 0.01	54.69 ± 8.13 n = 7 p <sub>2,4</sub> < 0.01	87.68 ± 6.10 n = 7
3	<i>C. rufocanus</i>	9	65.07 ± 6.80 n = 6 p <sub>3,4</sub> < 0.01	93.17 ± 9.65 n = 6 p <sub>3,4</sub> > 0.05	139.60 ± 5.76 n = 6
4	<i>C. rex</i>	9	83.16 ± 7.72 n = 6	81.80 ± 7.02 n = 6	102.54 ± 13.44 n = 6

Примечание.  $M \pm SD$ ,  $n$  – количество исследуемых m1. Достоверность различий определяли с помощью критерия  $t$  Стьюдента.

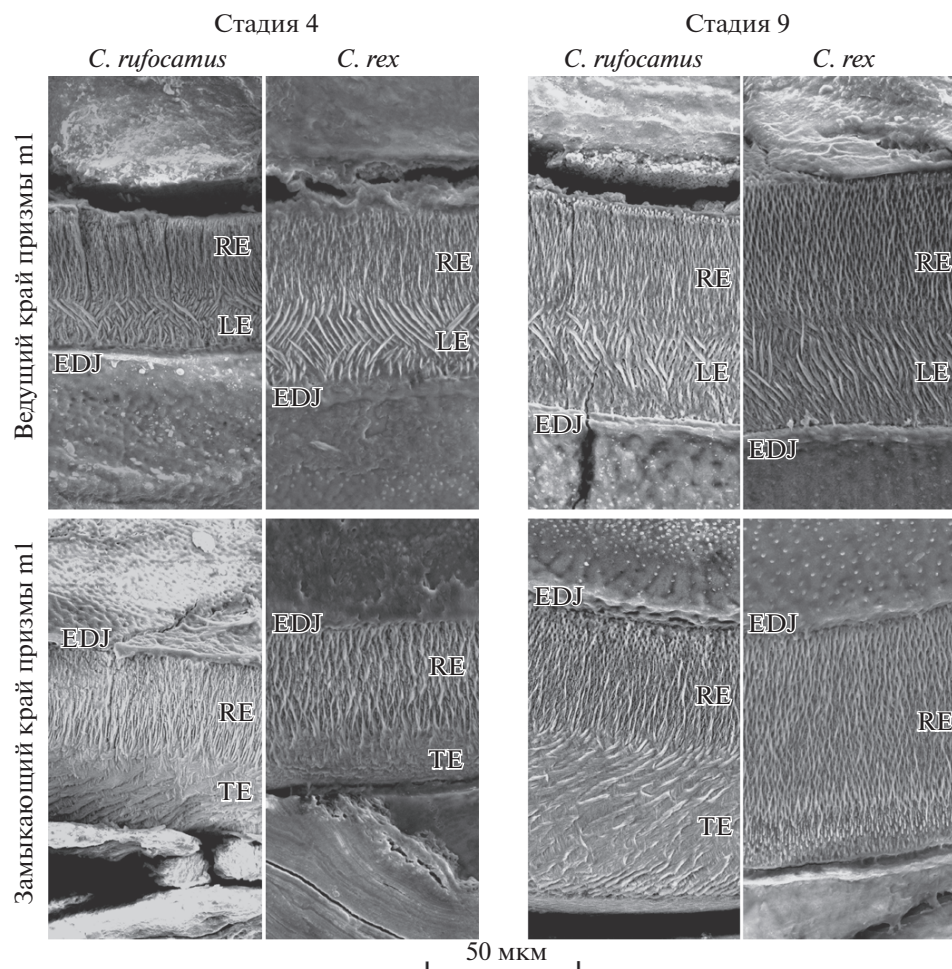
корнями (стадия 4) и старых животных, высота корня зубов которых уже превышает высоту коронки (стадия 9). Мы обнаружили, что у старых особей обоих видов эмаль m1 более толстая ( $p < 0.01$ ) по сравнению с молодыми животными (табл. 1). Это хорошо объясняется результатами анализа эмали на продольных шлифах коронки m1 *C. rufocanus* на онтогенетической стадии 5 (когда рост эмалевой коронки зуба прекращен и начинается формирование корня зуба): на вершине коронки зуба эмаль тоньше (толщина ведущего края T1 56.02 мкм, толщина замыкающего края T1 57.51 мкм), в то время как к основанию призм становится толще (толщина ведущего края T1 71.13 мкм, толщина замыкающего края T1 87.70 мкм).

Согласно классификации типов дифференциации эмали по толщине для *C. rufocanus* характерен “мимомисный” тип: выпуклые края призм (на нижних молярах – замыкающие) толще вогнутых (ведущих). Эмаль моляров *C. rex* можно отнести к вторично недифференцированному типу, так как на всех онтогенетических стадиях моляров эмаль на вогнутых и выпуклых краях призм равновеликая по толщине и несколько утончается во входящих углах. В отдельных случаях у зубов отмечена несколько более толстая эмаль на вогнутых краях призм. Результаты измерения толщины эмали представлены в табл. 1. Величина индекса толщины эмали оказалась больше у *C. rufocanus* по сравнению с *C. rex*. Таким образом, для *C. rufocanus* характерен более архаичный тип дифференциации эмали по толщине.

Микроструктура эмали m1 обоих видов характеризуется наличием трех типов: радиальная и пластинчатая эмаль на ведущих краях, радиальная и тангенциальная эмаль на замыкающих краях призм зубов (рис. 1). Как для *C. rufocanus*, так и для *C. rex* характерна типичная пластинчатая эмаль – более развитый тип структуры по сравнению с дискретной пластинчатой эмалью, выявленной у *Clethrionomys glareolus* [2].

Изучение продольных шлифов моляров на онтогенетических стадиях 5 и 9 показало, что эмаль обоих видов дифференцирована по большей части коронки, ближе к основанию призм обнаружена только радиальная эмаль, а пластинчатая и тангенциальная эмали исчезают. В базальной части зуба эмаль уже слабо структурирована и ориентация призм не позволяет определить тип ее микроструктуры.

Анализ связи размерных характеристик (толщины) эмали с ее микроструктурой (выраженностью того или иного типа эмали) выявил ряд различий между *C. rex* и *C. rufocanus*. На ведущих краях призм m1 общая толщина эмали больше у *C. rex* как у молодых особей на стадии 4, так и у старых особей на стадии 9 (табл. 1). При этом были толще и радиальная, и типичная пластинчатая эмали по сравнению с *C. rufocanus* (рис. 1, 2). Оба типа эмали у данных видов были выражены по всему краю призм моляров, однако пластинчатая эмаль обычно не достигала вершины входящих углов на стадии 4 ( $\chi^2 = 1.8$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.41$ ) и на стадии 9 ( $\chi^2 = 2.04$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.36$ ). Наличие типичной пластинчатой эмали наравне с радиальной на



**Рис. 1.** Микрофотографии структуры эмали на ведущих и замыкающих краях призм m1 на онтогенетических стадиях 4 и 9 у *C. rufocamus* и *C. rex*. Обозначение типов эмали: RE – радиальная, LE – пластинчатая, TE – тангенциальная; EDJ – граница дентина и эмали.

вершинах входящих углов m1 было обнаружено нами лишь у трех экземпляров *C. rex* (m1 на стадиях 4 и 9) и одного *C. rufocamus* (m1 на стадии 9).

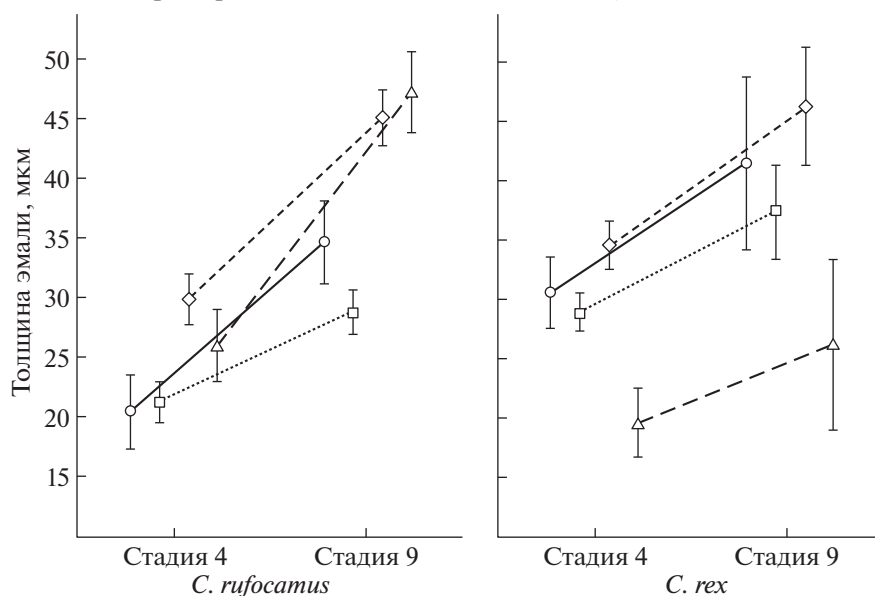
На замыкающих краях m1 мы наблюдали и радиальную, и тангенциальную эмаль, общая толщина которой у молодых особей обоих видов была практически одинакова (различия по этому показателю были не достоверны, табл. 1). У старых особей *C. rufocamus* эмаль замыкающих стенок призм m1 с выраженными корнями была достоверно толще по сравнению с *C. rex* и в равной степени состояла из радиальной и тангенциальной эмали (рис. 1, 2). Нужно отметить, что формирование развитой тангенциальной эмали на замыкающих стенках призм характерно для m1 всех онтогенетических стадий у *C. rufocamus*. У *C. rex* замыкающие края призм m1 практически полностью состояли из радиальной эмали, в то время как тангенциальная эмаль была представлена незначительно, фрагментарно или не встречалась на молярах на стадии 4 ( $\chi^2 = 8.78$ ,  $df = 3$ ,

$p = 0.03$ ), на стадии 9 ( $\chi^2 = 10$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0.04$ ). Практически у всех старых особей *C. rex* тангенциальная эмаль не обнаружена за исключением одного m1 с фрагментами эмали на задней грани треугольников T2–T4 и задней непарной петле.

Таким образом, если на ранних онтогенетических стадиях тангенциальная эмаль представлена на замыкающих краях призм m1 у обоих видов, то по мере роста коронки у *C. rex* она постепенно исчезает, что сопровождается относительным уменьшением толщины эмалевой стенки. У *C. rufocamus* толщина эмали замыкающих стенок призм m1 увеличивается по мере формирования коронки, и моляры характеризуются хорошо развитой тангенциальной эмалью на всех онтогенетических стадиях.

Взаимосвязь уменьшения общей толщины эмали на выпуклой (замыкающей) стенке призм моляров полевков и постепенной редукции тангенциального типа в структуре эмали была выяв-

Ведущие края призм m1: —○— Радиальная эмаль, —□— Пластинчатая эмаль.  
 Замыкающие края призм m1: -◇- Радиальная эмаль, -△- Тангенциальная эмаль.



**Рис. 2.** Величина толщины радиальной и пластинчатой эмали на ведущих краях призм m1 и радиальной и тангенциальной эмали на замыкающих краях призм m1 у *C. rufocanus* и *C. rex*.  $\bar{X} \pm 95\%$ -е доверительные интервалы,  $n = 12$  (*C. rufocanus*) и 13 (*C. rex*).

лена в большинстве филогенетических линий полевок родов *Miomys*—*Allophaiomys*—*Microtus* и *Borsodia*—*Lagurus* [2, 5, 10, 11] и, вероятно, связана с переходом от ризодонтных моляров к гипселодонтным. В нашем случае утоньшение замыкающей стенки m1 и редукция тангенциальной эмали характерны для вида, моляры которого по всем показателям находятся на завершающих стадиях ризодонтности — *C. rex* [7].

Таким образом, характеристики эмали могут рассматриваться в качестве дополнительных показателей, отражающих эволюционную стадию развития зубов полевок в пределах одной филогенетической линии. Однако наличие сходных планов строения эмали щёчных зубов полевок, возникших в результате параллельной эволюции разных видов, не позволяет рассматривать микроструктуру эмали в качестве основного или самостоятельного диагностического признака таксона.

Авторы выражают благодарность д. б. н. В.А. Костенко и д. б. н. М.П. Тиуну (лаборатория териологии, Биолого-почвенный институт ДВО РАН) и к. г.-м. н. А.С. Тесакову (лаборатория стратиграфии четвертичного периода, Геологический институт РАН).

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 16–04–01017, 16-04-01625 и гранта Президента Российской Федерации для государственной поддержки ведущих научных школ Российской Федерации НШ-9723.2016.5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hinton M. Monograph of the Voles and Lemmings (Microtinae) Living and Extinct. L.: Brit. Mus. Natur. Hist, 1926. 488 p.
2. Koenigswald W. von. Schmelzmuster und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia) // Abh. Senckenb. Naturf. Ges. 1980. V. 539. 129 p.
3. Martin R.A. // J. Vertebrate Paleontol. 1987. № 7. P. 270–283.
4. Koenigswald W. von // J. Mammalian Evolut. 2004. V. 11. № 2. P. 127–142.
5. Тесаков А.С. Биостратиграфия среднего плиоцена–эоплейстоцена Восточной Европы: (по мелким млекопитающим) // Тр. Геол. ин-т РАН. 2004. В. 554. 247 с.
6. Rekovets L.I., Kovalchuk O.M., Demeshkant V.I. The Quaternary of the Urals: Global Trends and Pan-European Quaternary Records. Intern. Conf. INQUA-SEQS2014. Ekaterinburg: UrFU, 2014. P. 130–132.
7. Бородин А.В., Фоминых М.А., Тиунов М.П. // ДАН. 2012. Т. 447. № 5. С. 575–578.
8. Фоминых М.А., Маркова Е.А., Бородин А.В., Давыдова Ю.А. // Экология. 2010. № 6. С. 468–471.
9. Heinrich W.-D. Intern. Symp. Evolution, Phylogeny, and Biostratigraphy of Arvicolids. Geol. Surv. Praha, 1990. P. 165–182.
10. Koenigswald W. von, Tesakov A. // Palaeontographica. 1997. V. 245. P. 45–61.
11. Martin R.A., Tesakov A.S. // Paludicola. 1998. V. 2. № 1. P. 1–7.