

МЕЗОСТАЧИВАНИЯ ЗУБОВ СЕРЫХ ПОЛЕВОК КАК ИНДИКАТОРЫ ТВЕРДОСТИ И АБРАЗИВНОСТИ КОРМА

© 2016 г. Ю. Э. Кропачева, П. А. Сибиряков, Н. Г. Смирнов, С. В. Зыков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

e-mail: KropachevaJE@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.05.2016 г.

На основе изучения коллекций черепов двух видов серых полевок, отловленных в природе (узкочерепная ($n = 38$) и обыкновенная ($n = 22$)), и двух видов из лабораторных колоний (узкочерепная полевка ($n = 46$) и полевка-экономка ($n = 76$)) предложены методические подходы к описанию видов и степени выраженности мезостачиваний коренных зубов гипселодонтного типа у полевок. Закономерности проявления ряда вариантов мезостачиваний исследованы с помощью экспериментального кормления узкочерепных полевок лабораторной колонии, содержащихся на “жестких” и “мягких” кормах. Установлено, что при употреблении малоабразивной пищи возникают признаки стирания зуб об зуб — низкая “коронка”, более тупой угол стачивания $m/1$, более прямое положение его в челюсти, неглубокий рельеф жевательной поверхности и фасетки боковых стираний. При употреблении плотных компонентов, требующих при пережевывании давящих движений, формируется ямка, затрагивающая в основном репаративный дентин, плотный дентин со стороны передней эмалевой стенки призм остается нестертым.

Ключевые слова: мезостачивания, коренные зубы, серые полёвки, экспериментальная экология, рацион, палеоэкология.

DOI: 10.7868/S0367059716060093

Одним из аспектов палеоэкологии наземных млекопитающих позднего кайнозоя является исследование пищевых спектров. В последние годы широкое распространение получают косвенные приемы оценки типа питания животных, которые дают представление о таких физических характеристиках кормов, как жесткость и абразивность. О них судят по микро- и мезорельефу жевательной поверхности зубов, формирующихся в том или ином виде в зависимости от употребляемого корма. Этот подход дает ограниченную информацию, но зато применим для самого массового палеозоологического материала, которым являются зубы млекопитающих: микростачивания отражают короткий период времени по сравнению с продолжительностью жизни животного и дают информацию о последних “нескольких блюдах животного”; мезостачивания отражают тенденции в питании за период в недели и первые месяцы. С помощью анализа мезостачиваний можно получить ответы на вопросы, касающиеся средней диеты животного из определенного места (Fortelius, Solounias, 2000). Об особенностях кормов могут дать информацию сколы и аномальные варианты стачивания зубов (Harvely et al., 2009; Кропачева и др., 2012; Смирнов, Кропачева, 2015). Мезостачивания в основном изучаются на материалах гипсодонтных коренных зубов крупных травоядных млекопитающих и брахиодонтных моляров гоминид (Kaiser,

Fortelius, 2003; Kaiser et al., 2013; Faith, 2011; Fortelius, Solounias, 2000; Taylor et al., 2014; Semprebon, Rivals, 2010; Rivals et al., 2009; и др).

В палеоэкологии наземных млекопитающих позднего кайнозоя одним из важных и массовых объектов являются травоядные грызуны и зайцеобразные. Большинство видов этой группы относится к мелким млекопитающим, а их зубы имеют разнообразное строение. Мезостачивания зубов у этой группы животных находятся на начальном этапе изучения (Lee, Houston, 1993; Guerecheau et al., 2010; Кропачева и др., 2012; Сибиряков, 2013; Müller et al., 2014; Ulbricht et al., 2015). Пока еще не закончен даже поиск признаков, которые служили бы индикаторами характеристик употребляемой пищи. При выработке способов оценки разных видов мезостачиваний используется опыт, накопленный при анализе мезостачиваний зубов крупных травоядных, у которых оцениваются резкость и глубина рельефа жевательной поверхности (Ulbricht et al., 2015). В качестве специфических для серых полевок видов мезостачиваний выделены угол наклона жевательной поверхности $m/1$, ямка в дентине на жевательной поверхности эмалевых призм, фасетки боковых стираний (Guerecheau et al., 2010; Кропачева и др., 2012; Смирнов, Кропачева, 2015; Сибиряков, 2013).

Коренные зубы серых полевок относятся к типу гипселодонтных, которые характеризуются от-

сутствием корней и, как следствие, обладают постоянным ростом и стиранием. На основании того, что такие зубы быстро растут и стачиваются, следует ожидать быстрой смены мезорельефа в ответ на изменение рациона животного. Из-за наличия у зубов полевок разных по плотности тканей и сложной геометрии жевательной поверхности вероятно большое разнообразие вариантов рельефов.

Цель настоящей работы – разработка методических подходов к описанию видов и степени выраженности мезостачиваний коренных зубов гипселодонтного типа у полевок для последующего использования этих характеристик при индикации твердости и абразивности кормов современных и ископаемых грызунов.

Для достижения этой цели использован обзор литературных данных, материалы исследования экспериментальной колонии узкочерепных полевок, черепа полевок, отловленных в природе. Поставлены следующие задачи:

1. Выделить и описать серию видов мезостачиваний коренных зубов на примере нескольких видов серых полевок.

2. Разработать комплекс методических приемов описания форм и степени проявления каждого из видов мезостачиваний.

3. На узкочерепных полевках лабораторной колонии, содержащихся на “жестких” и “мягких” кормах, проверить гипотезу о зависимости проявления ряда видов мезостачиваний от состава кормов.

4. Выявить зависимость степени проявления разных видов мезостачиваний от времени содержания полевок на том или ином корме.

5. Выявить связь в проявлении разных видов мезостачиваний.

6. Сопоставить частоту и степень проявления мезостачиваний зубов у полевок из экспериментальных групп лабораторной колонии с таковыми у полевок, отловленных в природе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При поиске вариантов мезостачиваний и разработке методических подходов для их оценки исследованы коллекции черепов трех видов серых полевок (узкочерепная, обыкновенная и полевка-экономка). Узкочерепные полевки (*Lasiopodomys (Stenocranium) gregalis gregalis*) были отловлены в окр. с. Звериноголовское Курганской обл. ($n = 38$), обыкновенные полевки (*Microtus arvalis obscurus*) – в окр. г. Двуреченска Свердловской обл. ($n = 22$). Основатели лабораторной колонии полевки-экономки (*Microtus oeconomus oeconomus*, $n = 76$) были отловлены в Свердловской и Челябинской областях. Наиболее важные результаты были получены в эксперименте, проведенном на узкочерепных полевках из лабораторной колонии ИЭРиЖ УрО РАН для оценки

особенностей проявления ряда видов мезостачиваний при употреблении различных по абразивности кормов. Основатели колонии (17 экз.) были отловлены в Белоярском р-не Свердловской обл. Полевок ($n = 46$), рожденных в неволе, начинали содержать на специальных диетах с возраста 1 мес.

Стандартные контейнеры для содержания лабораторных животных закрываются сверху крышками из металлических прутьев, которые звери периодически грызут. Во избежание повреждений зубов стандартные крышки заменили на мелкую стальную сетку, не доступную для животных. Использовано два состава кормов, различающихся по содержанию внутренних абразивных элементов (фитолиты травянистых растений), которым соответствовали две экспериментальные группы. Диета первой группы, именуемая далее “мягкий корм”, состояла из компонентов с низким содержанием фитолитов, но с наличием плотных компонентов: очищенные листья одуванчиков, очищенная от почвы морковь (во избежание попадания внешнего абразива), яблоки без сердцевины. Пища второй группы – “жесткий корм” – включала компоненты с высоким содержанием фитолитов: листья однодольных растений, сено, а также плотные компоненты – не очищенная от почвы морковь. Длительность содержания животных на обеих диетах составляла 1 мес. (1-я группа – 9 экз., 2-я – 8 экз.), 2 мес. (1-я – 7 экз., 2-я – 6 экз.) и 3 мес. (1-я – 8 экз., 2-я – 8 экз.). Полевок из каждого помета, включенного в исследование, распределяли между двумя экспериментальными группами, по возможности соблюдалось равное соотношение полов.

Челюсти полевок фотографировали в боковой проекции через бинокулярный микроскоп Leica EZ4. Объект устанавливали таким образом, чтобы зубной ряд был параллелен столику и объективу стереомикроскопа (Ялковская и др., 2014). Измерения произведены с помощью пакета программ TPS (TPS Util и TPS Dig2). Размерные и угловые характеристики измеряли дважды, затем вычисляли среднее значение. Фотографии зубов выполнены на электронном сканирующем микроскопе TESCAN VEGA3 (ИЭРиЖ УрО РАН). Статистический анализ данных проведен в программе Statistica 7.0.

Методические подходы к изучению мезостачиваний

1. *Высота зубов над альвеолами.* Для гипселодонтных полевок высота коренных зубов – это баланс между скоростью роста и стирания. Такая взаимосвязь продемонстрирована в ряде работ на крупных и мелких травоядных (Skogland, 1988; Wolf, Kamphues, 1996; Rinaldi, Cole, 2004; Kubo et al., 2011; Taylor et al., 2014; Kubo, Yamada, 2014; Müller et al., 2014; Pérez-Barbería et al., 2015).



Рис. 1. Схема промеров зубов серых полевков: 1–5 — линии промеров; а–д — вспомогательные линии.

Верхние зубы M1/ и M2/ измеряли (в мм) на фотографии черепа в боковой проекции от жевательной поверхности до альвеол вдоль боковой стороны BSA1 (здесь и далее обозначения по: Бородин, 2009) (рис. 1, 1). Для измерения высоты нижних m/1 (рис. 1, 2) на фотографии челюсти в боковой проекции проводили вспомогательную линию по верхним краям буккальных сторон альвеол от m/3 до m/1 (рис. 1, а). Измеряли расстояние от жевательной поверхности вдоль передней стороны зуба до вспомогательной линии а (в мм).

2. Угол стачивания жевательной поверхности m/1 и M1/ относительно передней поверхности моляра (в градусах). Этот признак у серых полевков варьирует сезонно и географически (Guerecheau et al., 2010; Кропачева и др., 2012; Сибирияков, 2013). Исходя из особенностей биомеханики жевательных движений, настроенной преимущественно на передне-заднюю подвижность нижней челюсти по отношению к верхней (Громов, Поляков, 1977; Kesner, 1980; Charles et al., 2007; Cox et al., 2012), можно предположить, что нагрузка на жевательную поверхность разных зубов и разных частей одного зуба неравномерна, что может вызывать варьирование угла стачивания. Угол стачивания жевательной поверхности M1/ (рис. 1, 3) измеряли между двумя прямыми (рис. 1, б, в): б — соединяет наивысшие точки на жевательной поверхности, в области четвертой петли (Т4) и передней петли (AL); в — соединяет наиболее выступающие точки на передней поверхности передней петли: верхняя точка расположена на границе с жевательной поверхностью, нижняя — при входе зуба в альвеолу. Для измерения угла стачивания жевательной поверхности m/1 (рис. 1, 4) проводили прямые (рис. 1, г, д): г — соединяет наивысшие точки на жевательной поверхности, расположенные в области задней (PL) и передней непарной петли

(AC); д — соединяет наиболее выступающие точки на передней поверхности передней непарной петли: верхняя точка расположена на границе с жевательной поверхностью, нижняя — при входе зуба в альвеолу.

3. Наклон m/1 относительно альвеол (рис. 1, 5) оценивали как угол между прямой, соединяющей наиболее выступающие точки на передней поверхности передней непарной петли (рис. 1, д) и вспомогательной прямой, проведенной по верхним краям буккальных сторон альвеол от m/3 до m/1 (рис. 1, а).

4. Рельеф жевательной поверхности. Возникает за счет особенностей стирания различных по расположению и плотности тканей зуба. У крупных растительоядных рельеф является ключевым показателем. Для животных, питающихся листьями с веток кустарников, побегими, характерен высокий рельеф жевательной поверхности и острые края режущих граней. Они образуются при *стачивании* зуб об зуб. Животные, питающиеся травой имеют низкий рельеф и закругленные края режущих граней. Такой тип стирания формируется при *трении* зуба о пищу (Kaiser, Fortelius, 2000). Оценка высоты и формы режущих граней была применена к ряду представителей сем. Зайцевых (Leporidae) и Мышиных (Murinae) (Ulbricht et al., 2015).

Жевательная поверхность коренных зубов серых полевков представлена эмалевыми призмами, заполненными по краям плотным, в середине — мягким (репаративным) дентином. Показано (Lee, Houston, 1993; Сибирияков, 2013), что выраженность ямки в дентине на жевательной поверхности призм щечных зубов полевков зависит от частоты и интенсивности давящих жевательных движений, используемых полевками при обработке незеленых кормов.

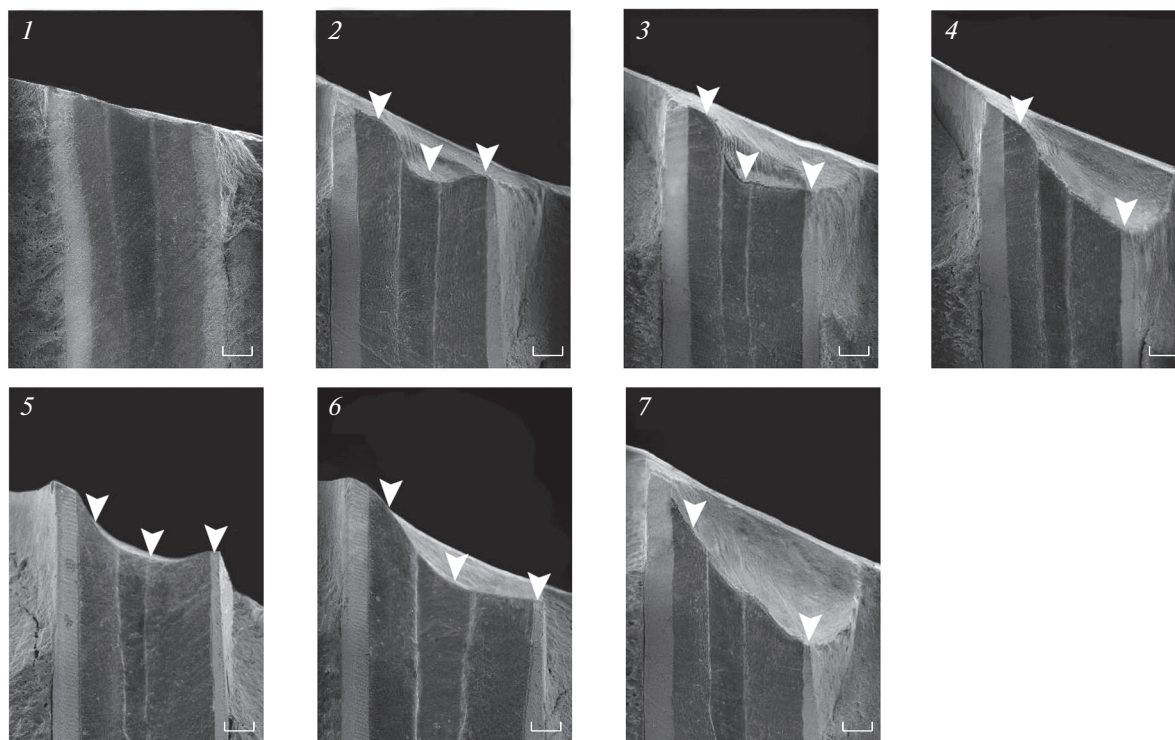


Рис. 2. Варианты рельефа жевательной поверхности призм m/1 серых полевок. Масштаб 50 мкм.

При оценке рельефа каждой из эмалевых призм m/1 учитывали выраженность четырех признаков: 1) стертость плотного дентина со стороны передней (толстой) эмалевой стенки призмы; 2) наличие и особенности “ямки” в дентине; 3) сточенность задней (тонкой) эмалевой стенки; 4) глубина рельефа.

По сочетанию признаков 1–3 выделено 7 вариантов рельефа жевательной поверхности призм (рис. 2):

1) жевательная поверхность призмы плоская (рис. 2, 1);

2) плотный дентин со стороны передней эмалевой стенки не стерт, ямка выражена в основном в репаративном дентине, задняя эмалевая стенка на всем своем протяжении поднята выше, чем дно ямки в репаративном дентине (рис. 2, 2);

3) плотный дентин со стороны передней эмалевой стенки не стерт, ямка выражена в основном в репаративном дентине, задняя эмалевая стенка сточена до уровня дна ямки в репаративном дентине на всем протяжении или на отдельном участке (рис. 2, 3);

4) плотный дентин со стороны передней эмалевой стенки не стерт, ямка не выражена, поверхность призмы резко наклонена в сторону тонкой эмалевой стенки и представлена сплошной плоскостью, наиболее низкая точка задней эмалевой стенки является и наиболее низкой точкой рельефа (рис. 2, 4);

5) плотный дентин со стороны передней эмалевой стенки стерт ниже уровня эмали, ямка затрагивает репаративный и плотный дентин, задняя эмалевая стенка на всем протяжении поднята выше, чем дно ямки в репаративном дентине (рис. 2, 5);

6) плотный дентин со стороны передней эмалевой стенки стерт ниже уровня эмали, ямка сформирована в репаративном и плотном дентине, задняя эмалевая стенка сточена до уровня дна ямки в репаративном дентине на всем протяжении или на отдельном участке (рис. 2, 6);

7) плотный дентин со стороны передней эмалевой стенки стерт ниже уровня эмали, ямка не выражена, поверхность призмы резко наклонена в сторону тонкой эмалевой стенки и представлена сплошной плоскостью, наиболее низкая точка задней эмалевой стенки является и наиболее низкой точкой рельефа (рис. 2, 7).

Глубину рельефа оценивали для каждой призмы как расстояние от поверхности эмали передней толстой стенки призмы до нижней точки жевательной поверхности данной призмы. Выделено несколько степеней выраженности в баллах: 0 – жевательная поверхность эмалевой петли плоская либо слегка наклонена в сторону тонкой эмалевой стенки; 1 – самая глубокая точка рельефа находится на глубине, не превышающей 1/3 ширины эмалевой призмы в самом широком месте; 2 – самая глубокая точка рельефа находится на глубине в диапазоне от 1/3 до 2/3 ширины эмалевой призмы; 3 – самая глубокая точка рельефа

находится на глубине большей, чем $2/3$ ширины эмалевой призмы.

5. Сколы эмали на жевательной поверхности. Возникновение сколов связывают со скалыванием зуба об зуб при употреблении мягкой пищи либо с попаданием внешних абразивных частиц (например, частицы песка) (Walker, 1984; Fortelius, Solounias, 2000). Сколы подсчитывали на каждой призме при 3-кратном увеличении бинокулярного микроскопа.

6. Фасетки боковых стираний — это функционально обусловленные патологические образования, которые появляются при переходе на недостаточно жесткий корм. Они представляют собой углубления в боковых стенках эмалевых призм, затрагивающие эмаль и при сильном развитии дентин, имеют максимальную ширину у жевательной поверхности и исчезают не доходя до десны (рис. 3). Анализ частот встречаемости фасеток боковых стираний у 15 видов 10 родов подсемейства полевоцых показал их широкое распространение (Смирнов, Кропачева, 2015).

Степень развития фасеток боковых стираний оценена в баллах: 1 — начальная стадия, затрагивает только кромку жевательной поверхности зуба; 2 — стирание распространяется в верхней четверти боковой поверхности моляра; 3 — стиранием затронута более $1/4$ части моляра.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Высота $m/1$, $M1/$ и $M2/$ над альвеолами у узкочерепных полевок, содержащихся на “мягких кормах”, значимо меньше, чем у животных, получавших “жесткие корма” ($m/1$: $F = 14.14$, $p < 0.001$; $M1/$: $F = 20.87$, $p < 0.001$; $M2/$: $F = 25.51$, $p < 0.001$). Высота $m/1$ значимо различалась у полевок, содержащихся на определенной диете разное время ($F = 6.69$, $p < 0.05$). Зависимость нелинейна, минимальная высота зубов в обеих группах отмечается у животных, участвовавших в эксперименте 2 мес. Высота $M1/$ и $M2/$ значимо не различается у животных, содержащихся на диетах разное

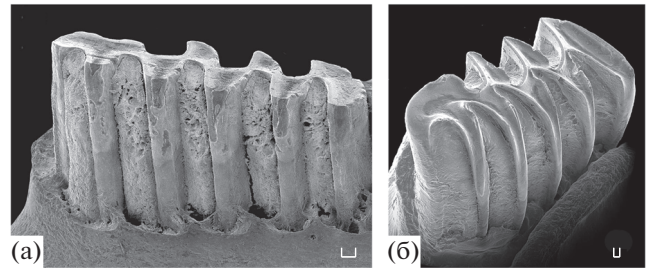


Рис. 3. Фасетки боковых стираний $m/1$: а — узкочерепной полевки, содержащейся на “мягком корме” в лабораторной колонии (масштаб 100 мкм); б — у полевки-экономки, отловленной в природе (масштаб 50 мкм).

время. По высоте $m/1$ отсутствовали значимые различия между природной выборкой и животными, получавшими “жесткую” пищу в лаборатории. Зубы природных животных были значимо выше, чем зубы лабораторных полевок, содержащихся на “мягкой” диете ($F = 6.37$, $p < 0.05$) (табл. 1).

У полевок, содержащихся на “мягких кормах”, наблюдался более тупой угол стачивания жевательной поверхности $m/1$ ($F = 38.57$, $p < 0.001$) и более острый — $M1/$ ($F = 15.30$, $p < 0.001$). Величины углов стачивания различались у животных, разное время содержащихся на определенной диете ($m/1$: $F = 6.52$, $p < 0.05$; $M1/$: $F = 14.4$, $p < 0.001$). В обеих группах максимальное значение угла стачивания $m/1$ и минимальное — угла стачивания $M1/$ наблюдается на второй месяц содержания на диете. Углы стачивания жевательной поверхности $m/1$ у полевок из природы заметно острее, чем у полевок, содержащихся на “мягком” корме ($F = 55.26$, $p < 0.001$), но слабо отличаются от таковых полевок, содержащихся на “жестких кормах” ($F = 4.18$, $p < 0.05$) (табл. 2).

Для полевок, получавших “мягкие корма”, характерен меньший угол наклона зуба, следовательно, более прямое расположение в альвеоле (табл. 3). Полевки, содержащиеся на “жестких кормах”, имели более тупой угол наклона $m/1$, т.е. зуб был отклонен вперед ($F = 24.83$, $p < 0.001$).

Таблица 1. Высота коренных зубов у узкочерепных полевок из лабораторной колонии и природы

Зуб	№ выборки	n	Высота зубов, мм		
			$M \pm \text{Std. Dev.}$	min	max
m/1	1	24	1.02 ± 0.14	0.78	1.29
	2	22	1.16 ± 0.14	0.10	1.53
	3	17	1.16 ± 0.22	0.79	1.63
M1/	1	24	1.14 ± 0.08	1.01	1.34
	2	22	1.22 ± 0.06	1.07	1.38
M2/	1	24	0.96 ± 0.07	0.76	1.10
	2	22	1.03 ± 0.06	0.84	1.12

Примечание. № выборки здесь и в табл. 2, 3: 1 — “мягкие корма”, 2 — “жесткие корма”, 3 — отловы в природе.

Таблица 2. Углы стачивания жевательной поверхности коренных зубов узкочерепных полевок из лабораторной колонии и природы

Зуб	№ выборки	n	Угол стачивания, град.		
			M ± Std. Dev.	min	max
m/1	1	24	77.7 ± 2.87	70.5	81.50
	2	22	72.86 ± 3.08	65.0	77.0
	3	38	70.89 ± 3.86	61.39	77.05
M1/	1	24	113.1 ± 3.07	108.0	118.0
	2	22	115.7 ± 3.03	109.3	120.7

Таблица 3. Углы наклона m/1 относительно альвеол у узкочерепных полевок из лабораторной колонии и природы

№ выборки	n	Угол наклона, град.		
		M ± Std. Dev.	min	max
1	24	93.0 ± 2.84	86.0	100.0
2	22	97.6 ± 3.21	92.0	106.0
3	37	97.3 ± 2.83	92.6	104.9

Разницы между группами, разное время содержащимися на определенном рационе, не обнаружено. Средние значения углов наклона m/1 у узкочерепных полевок из природы не отличаются от таковых у животных, содержащихся на “жестких кормах”, и более тупые, чем у полевок, содержащихся на “мягком” корме ($F = 31.94, p < 0.001$).

Частоты вариантов рельефов значительно различаются у групп полевок с разными кормами из лабораторной колонии и животных из природы ($\chi^2 = 285.5, df = 12, p < 0.001$): у полевок, получав-

ших “мягкие корма”, доминирует второй вариант рельефа, на втором месте находится третий вариант (рис. 2, 4); у полевок, получавших “жесткие корма”, преобладает шестой вариант рельефа, вторым по встречаемости является третий вариант; у полевок, отловленных в природе, преобладает пятый вариант, на втором месте – шестой вариант.

По глубине рельефа также значимы различия между тремя выборками ($\chi^2 = 336.6, df = 4, p < 0.001$). В группе, получавшей “мягкие корма”, преобладал неглубокий рельеф (1-й балл – более 90% всех призм). В группе, содержащейся на “жестких кормах”, на большей части призм отмечен неглубокий рельеф (1-й балл – 70% призм), однако доля призм с более глубоким рельефом выше (2-й балл – 30% призм). В природной выборке преобладает 2-й балл глубины рельефа (75% призм), отмечен 3-й балл (5% призм). Стирание жевательной поверхности эмалевых призм не всегда происходит равномерно по всему зубу.

Количество сколов значительно больше у животных, содержащихся на мягкой диете ($\chi^2 = 9.73, df = 1, p < 0.001$). У 19 зверей из 24, получавших “мягкие корма”, были обнаружены фасетки боковых стираний в различных стадиях развития. Не выявлено зависимости между продолжительностью содержания на мягкой диете и степенью выраженности фасеток. В группе полевок, получавших “жесткие корма”, данной формы мезостачиваний не отмечено.

Характер взаимосвязей разных видов мезостачиваний (табл. 4) очевиден из особенностей их проявлений в двух экспериментальных группах.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Выделенные виды мезостачиваний имели разные степени проявления в зависимости от плотности и жесткости компонентов питания, следовательно, они могут служить индикаторами состава рациона.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что у гипселодонтных полевок при употреблении мягкой пищи и стачивании зубов друг о друга скорость стачивания зубов выше, чем при питании жесткой пищей и соответственно трению зубов о пищу. На первый взгляд этот результат противоположен описанному для крупных гипселодонтных травоядных и гипселодонтных зайцеобразных, у которых скорость стирания зубов была выше при употреблении абразивных кормов и преобладающем типе стирания зубов о пищу (Skogland, 1988; Kubo et al., 2011; Taylor et al., 2013; Kubo, Yamada, 2014; Muller et al., 2014; Perez-Barberia et al., 2015). Однако в перечисленных работах не ставилась задача длительного содержания животных на максимально мягкой диете. Напротив, акцент был направлен на оценку влияния внутренних (фитолиты растений) и внешних (например, песок) аб-



Рис. 4. Соотношение вариантов рельефов (1–7) на всех призмах коренных зубов узкочерепных полевок: 1 – “мягкие корма” ($n_{\text{призм}} = 116$); 2 – “жесткие корма” ($n_{\text{призм}} = 116$); 3 – отловы в природе ($n_{\text{призм}} = 193$).

Таблица 4. Коэффициенты корреляции между размерными и угловыми характеристиками зубов полевок из лабораторной колонии

Вид мезостачивания	Высота m/1	Высота M1/	Высота M2/	Угол стачивания m/1
Высота M1/	0.54	–	0.82	–0.51
Высота M2/	0.53	0.82	–	–0.55
Угол стачивания m/1	–0.65	–0.51	–0.55	–
Угол стачивания M1/	0.53	0.30	–	–0.53
Угол наклона m/1	–	0.47	0.50	–0.76

Примечание. Прочерк означает отсутствие значимой корреляции.

разивов пищи. В нашей работе большее внимание уделено влиянию “мягкой” пищи, а “жесткая” предлагалась без внешних абразивных компонентов, при введении которых стирание зубов, возможно, происходило бы быстрее.

Увеличение угла стачивания в ответ на “мягкую” пищу, возможно, связано с особенностями биомеханики жевательных движений и распределением нагрузки при жевании на разные части зуба. Особенности направления векторов движения челюстей и нагрузок на различные мышцы (Kesner, 1980; Cox et al., 2012) позволяют предположить, что большая нагрузка приходится на заднюю часть жевательной поверхности. При употреблении жесткой пищи задняя часть стачивается сильнее и образуется более острый угол. При низкой абразивности корма нагрузка на заднюю часть ослабевает и распределяется более равномерно, вследствие чего образуется более тупой угол стачивания. Кроме того, острый угол не может формироваться при низкой “коронке”.

Та или иная жесткость корма может вызвать не только различные варианты мезостачиваний, но и быть причиной изменения угла наклона m/1 относительно альвеол.

У большинства полевок, содержащихся на “мягких кормах”, отмечены фасетки боковых стираний. Их появление сопровождалось такими особенностями, как более низкая “коронка”, более тупой угол стачивания жевательной поверхности, более прямое положение m/1 относительно альвеол. Вопрос о том, какие из этих изменений в большей степени являются причиной нарушения окклюзии и появления фасеток боковых стираний, требует специального исследования с позиции биомеханики.

Различные по составу диеты по-разному повлияли на рельеф жевательной поверхности. Известно (Lee, Houston, 1993; Сибиряков, 2013), что ямка в дентине образуется за счет давящих движений. Можно предположить, что у животных, содержащихся на “мягких кормах”, характерный рельеф с нестертым плотным дентином со стороны передней эмалевой стенки призм и хорошо выраженной ямкой в репаративном дентине с крутыми стенками (вариант 2) образуется за счет давя-

щих движений при пережевывании плотных составляющих корма – моркови и яблок, тогда как стачивание эмали и твердого дентина происходит в основном при трении зуб о зуб в процессе пережевывания мягких зеленых компонентов корма.

В группе, получавшей “жесткий” корм, преобладал вариант рельефа с плотным дентином, стертым ниже уровня эмали на передней эмалевой стенке, выраженной ямкой, затрагивающей плотный и репаративный дентин, и сточенной задней эмалевой стенкой (вариант б). Вторым по встречаемости был вариант с нестертым плотным дентином со стороны передней эмалевой стенки, сточенной задней эмалевой стенкой и выраженной ямкой в репаративном дентине с крутой передней стенкой, сходной с таковой у животных, содержащихся на “мягких кормах”, но с более покатыми краями стенок (вариант 3). Возможно, это связано с наличием в рационе моркови, пережевывание которой требует давящих движений.

Мезостачивания зубов у животных, отловленных в природе, по многим признакам сходны с таковыми у полевок, получавших “жесткие корма”: по высоте зубов, углу стачивания жевательной поверхности, углу наклона зуба в челюсти. Рельеф жевательной поверхности был различным. У животных из природы отмечена большая глубина рельефа. Преобладал вариант рельефа с плотным дентином, стертым ниже уровня эмали на передней эмалевой стенке, выраженной ямкой, сформированной в плотном и репаративном дентине, и задней эмалевой стенкой, поднятой выше, чем дно ямки в дентине (вариант 5). Вторым по встречаемости был вариант, доминирующий у лабораторных животных, получавших “жесткие корма” (вариант б).

Различия между экспериментальными группами лабораторной колонии по всем исследованным признакам проявляются уже через месяц, а при более длительных сроках содержания на разном рационе усиливаются. Это, скорее всего, связано с тонкой подстройкой скорости роста зубов к нагрузке при жевании.

Таким образом, низкая коронка, более тупой угол стачивания m/1, более прямое положение его в челюсти, неглубокий рельеф жевательной по-

верхности, фасетки боковых стираний — признаки стирания зуб об зуб, возникающие при употреблении малоабразивной пищи; нестертый плотный дентин со стороны передней эмалевой стенки и ямка, затрагивающая в основном репаративный дентин, — признак, формирующийся при употреблении плотных компонентов, требующих при пережевывании давящих движений.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 16-04-01017) и гранта Президента Российской Федерации для государственной поддержки ведущих научных школ Российской Федерации (НШ-9723.2016.5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бородин А.В.* Определитель зубов полевков Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен—современность). Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 100 с.
- Громов И.М., Поляков И.Я.* Млекопитающие. Л.: Наука, 1977. 504 с. (Фауна СССР; Т. 3, вып. 8).
- 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.
- Сибиряков П.А.* Косвенные методы реконструкции трофического спектра зеленоядных грызунов на примере обыкновенной полевки (*Microtus arvalis obscurus* Pall, 1778) // Экология: теория и практика: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2013. С. 96–101.
- Смирнов Н.Г., Кропачева Ю.Э.* Распространение фасеток боковых стираний моляров у полевков (Arvicolinae) // Докл. РАН 2015. Т. 460. № 1. С. 115–117.
- Ялковская Л.Э., Бородин А.В., Фоминых М.А.* Модульный подход к изучению флуктуирующей асимметрии комплексных морфологических структур у грызунов на примере нижней челюсти рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) // Журн. общ. биол. 2014. Т. 75. № 5. С. 385–393.
- Charles C., Jaeger J.-J., Michaux J., Viriot L.* Dental microwear in relation to changes in the direction of mastication during the evolution of Myodonta (Rodentia, Mammalia) // Naturwissenschaften. 2007. V. 94. P. 71–75.
- Cox P.G., Rayfield E.J., Fagan M.J.* et al. Functional evolution of the feeding system in rodents // PLoS One. 2012. V. 7. № 4. e36299.
- Faith J.T.* Late Quaternary dietary shifts of the Cape grysbok (*Raphicerus melanotis*) in southern Africa // Quaternary research. 2011. V. 75. P. 159–165.
- Fortelius M., Solounias N.* Functional characterization of ungulate molars using the abrasion–attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets // Amer. Museum Novitates. 2000. V. 3301. P. 1–36.
- Guerechateau A., Ledevin R., Henttonen H.* et al. Seasonal variation in molar outline of bank voles: An effect of wear? // Mammal. Bioliology. 2010. V. 75. P. 311–319.
- Harvely S.B., Alworth L.C., Blas-Machado U.* Molar malocclusions in pine voles (*Microtus pinetorum*) // J. Amer. Association for Laboratory Animal Science. 2009. V. 48. № 4. P. 412–415.
- 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. of Morphology. 2003. V. 258. P. 63–83.
- Kaiser T.M., Muller D.W.H., Fortelius M.* et al. Hypsodonty and tooth facet development in relation to diet and habitat in herbivorous ungulates: implications for understanding tooth wear // Mammal Review. 2013. V. 43. P. 34–46.
- Kesner M.H.* Functional morphology of masticatory musculature of the rodent subfamily Microtinae // J. of Morphology. 1980. V. 165. P. 205–222.
- Kubo M.O., Kayi K., Ohaba T.* et al. Compensatory response of molar eruption for environment-mediated tooth wear in sika deer // J. of Mammalogy. 2011. V.92. № 6. P. 1407–1417.
- Kubo M.O., Yamada E.* The inter-relationship between dietary and environmental properties and tooth wear: comparisons of mesowear, molar wear rate, and hypsodonty index of extant sika deer populations // PLoS One. 2014. V. 9. № 3. e90745.
- Lee W.B., Houston D.C.* Tooth wear patterns in voles (*Microtus agrestis* and *Clethrionomys glareolus*) and efficiency of dentition in preparing food for digestion // J. Zool. 1993. V. 231. P.301–309.
- Müller J., Clauss M., Codron D.* et al. Growth and wear of incisor and cheek teeth in domestic rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) fed diets of different abrasiveness // J. Exp. Zool. 2014. V. 321A. P.283–298.
- Pérez-Barbería F.J., Carranza J., Sánchez-Prieto C.* Wear fast, die young: more worn teeth and shorter lives in iberian compared to scottish red deer // PLoS One. 2015. V. 10. № 8. e0134788
- Rinaldi C., Cole T.M.* Environmental seasonality and incremental growth rates of beaver (*Castor canadensis*) incisors: implications for palaeobiology // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2004. V. 206. P. 289–301.
- Rivals F., Schulz E., Kaiser T.M.* A new application of dental wear analyses: estimation of duration of hominid occupations in archaeological localities // J. of Human Evolution. 2009. V. 56. P. 329–339.
- Semprebon G.M., Rivals F.* Trends in the paleodietary habits of fossil camels from the Tertiary and Quaternary of North America // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2010. V. 295. P. 131–145.
- Skogland T.* Tooth wear by food limitation and its life history consequences in wild reindeer // Oikos. 1988. V. 51. P. 238–242.
- Taylor L.A., Müller D.W.H., Schwitzer C.* et al. Tooth wear in captive rhinoceroses (*Diceros*, *Rhinoceros*, *Ceratotherium*: Perissodactyla) differs from that of free-ranging conspecifics // Contributions to Zoology. 2014. V. 83. № 2. P. 107–117.
- Ulbricht A., Maul L.C., Schulz E.* Can mesowear analysis be applied to small mammals? A pilot-study on leporines and murines // Mammal. Biology. 2015. V. 80. P. 14–20.
- Walker A.W.* Mechanisms of honing in the male baboon canine // Am. J. Phys. Anthropol. 1984. V.65. P. 47–60.
- Wolf P., Kamphues J.* Untersuchungen zu fütterungseinflüssen auf die entwicklung der incisivi bei kaninchen, chinchilla und ratte // Kleintierpraxis. 1996. V. 10. P. 723–732.