

УДК 591.431.4-549.086.17

Т.В. Фадеева, Е.П. Чиркова, О.В. Коротченкова
Горный институт УрО РАН, г. Пермь

ВАРИАбельность размеров и микроструктуры зубной эмали на различных онтогенетических стадиях (на примере *ALEXANDROMYS OECONOMUS* (PALLAS 1776))

Выявлены возрастные особенности в толщине и микроструктуре различных типов эмали первых нижних моляров (m1) *Alexandromys oeconomus* (Pallas 1776) (клада «Северная Европа»). Показана ведущая роль радиального и пластинчатого типов эмали в онтогенетических изменениях зубной морфологии.

Ключевые слова: эмаль зубов, микроструктура, возрастные изменения, *Alexandromys oeconomus*.

DOI: 10.17072/chirvinsky.2023.253

Введение. Кристаллы карбонат-гидроксиапатита (даллита), объединенные в пучки (призмы), являются основными строительными блоками эмали [10, 12]. Эмаль зубов млекопитающих представляет собой совокупность различных типов призматических структур, функциональное значение которых еще полностью не выяснено. К наиболее высокой степени сложности строения эмали среди зубов млекопитающих относятся эмалевые микроструктуры представителей подсемейства Arvicolinae [9, 13].

Считается, что межвидовые различия в микроструктуре эмали зубов видов серых полевок (род *Microtus*), по сравнению с другими таксонами грызунов, незначительны [9]. Для этой группы грызунов характерны бескорневые коренные зубы и их видовая идентификация в основном проводится по морфологическим особенностям первых нижнекоренных зубов (m1). В некоторых случаях идентификация ископаемых изолированных зубов затруднена из-за схожей морфологии окклюзионной поверхности. Именно по этой причине, исследования микроструктуры эмали зубов этой группы грызунов, с целью поиска дифференцированных признаков имеют существенное значение, так как правильные видовые идентификации крайне важны для палеоэкологических реконструкций.

По мере увеличения данных о микроструктуре эмали и опыта их применения в таксономических исследованиях стало очевидно,

что необходимо понять всю сложность внутренней микроструктуры, прежде чем успешно приступить к систематическому анализу [10]. Для получения надежных данных, которые в перспективе можно будет использовать для видового определения изолированных зубов по признакам эмали, необходимо исследовать серийный материал, учитывая при этом внутривидовую и онтогенетическую изменчивость.

В данном исследовании ставилась цель выявить размерные и структурные особенности эмали зубов m1 на разных онтогенетических стадиях одного из видов серых полевок, а именно современных полевко-экономок (*Alexandromys oeconomus* (Pallas 1776)) с территории северо-востока среднего Предуралья.

Материалы и методы. Анализируемый материал состоит из 71 m1 правых нижних челюстей современных полевок *Alexandromys oeconomus*, отловленных в 2019-2020 годах на территории ООПТ «Махневские пещеры» (Пермский край). На основе молекулярно-генетических данных (гена цитохрома b) исследуемые экземпляры принадлежат к группе европейских полевок-экономок клады «Северная Европа» [4].

Выделение условных возрастных групп полевок выполнено на основании одного из визуальных морфологических признаков черепа по соответствующим методикам [1, 2].

В данной работе используется специальная терминология для характеристики типов микроструктуры эмали [9]. Для порядкового обозначения описания элементов жевательной поверхности m1 использована номенклатура Хиббарда [7]. Размерные показатели и микроструктура эмали анализировались на определенном участке зуба – треугольной петле ТЗ жевательной поверхности (рис. 1). Коэффициент дифференцировки эмали SDQ (Schmelzband-Differenzierung-Quotient) треугольных петель был рассчитан с использованием формулы $SDQ = ebp/eba \times 100$, где ebp (enamel breadth posterior) – ширина эмали замыкающего края, eba (enamel breadth anterior) – ширина эмали ведущего края [6].

Препараты для анализа микроструктуры эмали были выполнены по методикам [8, 9]. Полученные поперечные разрезы были изучены и задокументированы с помощью сканирующего электронного микроскопа VEGA 3 LMN с системой рентгеновского энергодисперсионного микроанализа Oxford Instruments INCA Energy 250/X-max 20 (Tescan).

Статистический анализ результатов был выполнен с использованием программы «Statistica» версии 6.

Дифференциация полевок по возрастным группам. У серых полевок зубы растут в течение всей жизни, корни отсутствуют. Поэтому определение возраста изолированных зубов этой группы грызунов проблематично [3].

Межглазничные гребни черепа являются одними из самых выраженных визуальных признаков, наличие или отсутствие которых,

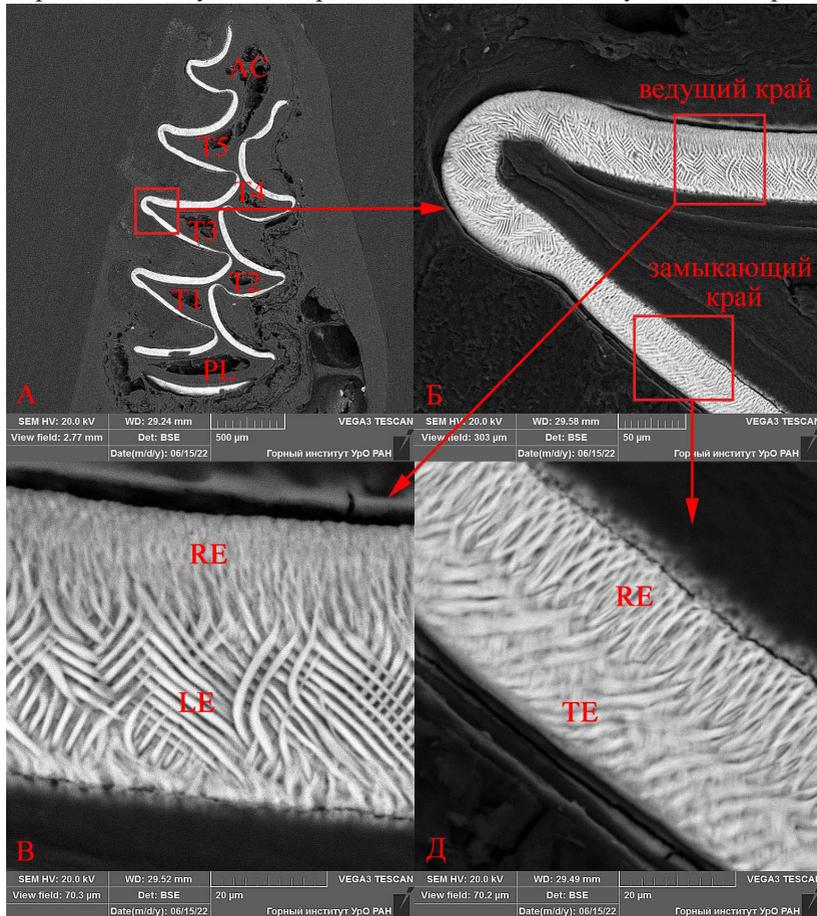


Рис. 1. А – окклюзионная сторона первого нижнекоренного зуба *Alexandromys oesonomus*. AC (anterior cap) – передняя петля; PL (posterior lobe) – задняя петля; T1-5 – треугольные петли жевательной поверхности (выделена T3); Б – общий вид краевой части треугольной петли T3 с обозначением исследуемых участков эмали; В – участок эмали ведущего края. RE (radial enamel) – радиальная эмаль. LE (lamellar enamel) – пластинчатая эмаль; Г – участок эмали замыкающего края. RE – радиальная эмаль. TE (tangential enamel) – тангенциальная эмаль

а также степень их выраженности, позволяют разделить исследуемый материал на четыре условные возрастные группы (табл.1). В пределах, дифференцированных по этому признаку, групп *Alexandromys oeconomus* оказалось, что размерные показатели черепов (кондилобазальная длина черепа, длина роострума) и вес зверьков четко разделяются на две надгруппы: более молодых (группы I, II) и более старых (группы III, IV) полевок (табл. 1). Размерные показатели длины m1 значительно трансгрессируют в выделенных группах (табл. 2).

Таблица 1

Морфологические показатели (для морфометрических - минимум-средне-максимум) современных представителей Alexandromys oeconomus различных возрастных групп. ООПТ «Махневские пещеры», Пермский край

Условная возрастная группа	N	Степень развития межглазничных гребней	Кондило-базальная длина черепа (мм)	Длина роострума (мм)	Вес (г)
I	11	Не развиты	22.4-23.6-25.0	12.6-13.3-14.2	15.8-18.4-22.8
II	32	Развиты в виде продольных вздутий	23.3-24.5-26.0	12.9-13.8-14.6	17.7-21.3-28.2
III	17	Образуют центральный гребень с углублением по средней линии	26.4-27.7-29.4	15.2-16.0-16.8	31.6-50.0-74.6
IV	11	Образуют цельный гребень без разделения	27.8-28.4-29.5	15.4-16.4-17.0	39.6-52.0-64.1

N-количество особей вида

Толщина эмали и SDQ. Абсолютно для всех выделенных выборок m1 *Alexandromys oeconomus* характерна более толстая эмаль на ведущем крае петли (дифференциация эмали по «микротусному» типу) (табл. 2). Различий по средним значениям коэффициента эмали SDQ среди условно возрастных выборок m1 не обнаружено (тест Левена: $F = .926706$ $p = .432870$) (рис. 2). Сходный результат получен и в результате рангового дисперсионного анализа (тест Краскела-Уоллиса: $H(3, N=70) = 5.046123$ $p = .1685$). Аналогичные результаты (отсутствие различий SDQ эмали) были получены ранее для выборок зубов взрослых подгрупп полевок *Arvicola amphibius* [5].

Среднее значение SDQ для объединенной выборки исследованных зубов *Alexandromys oeconomus* – 71.85, что существенно меньше значения SDQ (> 90) выборки современных зубов этого вида с территории Польши (клада «Центральная Европа») [11]. Возможно, что высокая степень дифференциации эмали является показателем более суровых

климатических условий. На примере эмали ископаемых зубов *Arvicola amphibius*, с территории Пермского Предуралья, было установлено, что самые низкие значения SDQ характерны для выборок конца позднего плейстоцена, когда в фаунах доминировали тундровые виды грызунов [5]. Доминирование особей с утолщенной эмалью ведущих краев призм, на которые оказывается основное давление при жевательных движениях [9], в популяциях исследованных интразональных видов полевок (*Alexandromys oeconotus* и *Arvicola amphibius*) возможно вызвано преобладанием в годовом пищевом спектре жестких кормов (семена, кора деревьев), что является следствием длительных холодных периодов.

Таблица 2

Морфометрические характеристики (минимум-среднее-максимум) первых нижнекоренных зубов современных представителей Alexandromys oeconotus различных возрастных групп. ООИТ «Махневские пещеры», Пермский край

Условная возрастная группа	Длина нижнего первого зуба (мм)	Ширина эмали ведущего края призмы ТЗ (мкм)	Ширина эмали замыкающего края призмы ТЗ (мкм)	Ширина радиального слоя эмали RE ведущего края призмы ТЗ* (% от общей ширины)	Ширина ламеллярного слоя эмали LE ведущего края призмы ТЗ (% от общей ширины)	Ширина радиального слоя эмали RE замыкающего края призмы ТЗ (% от общей ширины)	Ширина тан-генциального слоя эмали TE замыкающего края призмы ТЗ (% от общей ширины)
I	2.35-2.47-2.55	38.48-42.24-45.25	24.85-31.07-36.16	37.4-42.0-46.0	54.0-58.0-62.6	41.9-52.3-60.3	39.7-47.7-58.1
II	2.43-2.56-2.85	38.03-45.16-53.95	23.23-33.03-40.31	35.1-42.5-49.8	50.2-57.5-64.9	39.2-52.6-71.1	28.9-47.4-60.8
III	2.53-2.72-2.95	44.69-48.59-52.71	26.72-34.23-39.97	38.0-44.6-53.2	46.8-55.4-62.0	44.0-53.9-65.0	35.0-46.1-56.0
IV	2.60-2.76-2.83	44.71-50.23-59.27	29.66-33.96-40.40	42.0-46.5-50.9	49.1-53.5-58.0	47.8-55.3-61.8	38.2-44.7-52.2

Микроструктура и размерные показатели типов эмали.

Эмаль ведущего края характеризуется наличием радиального и пластинчатого (ламеллярного) типов микроструктуры, эмаль замыкающего края – радиального и тангенциального (рис. 1). Пластинчатая эмаль состоит из многорядных полос Гунтера-Шрегера, большая часть призм

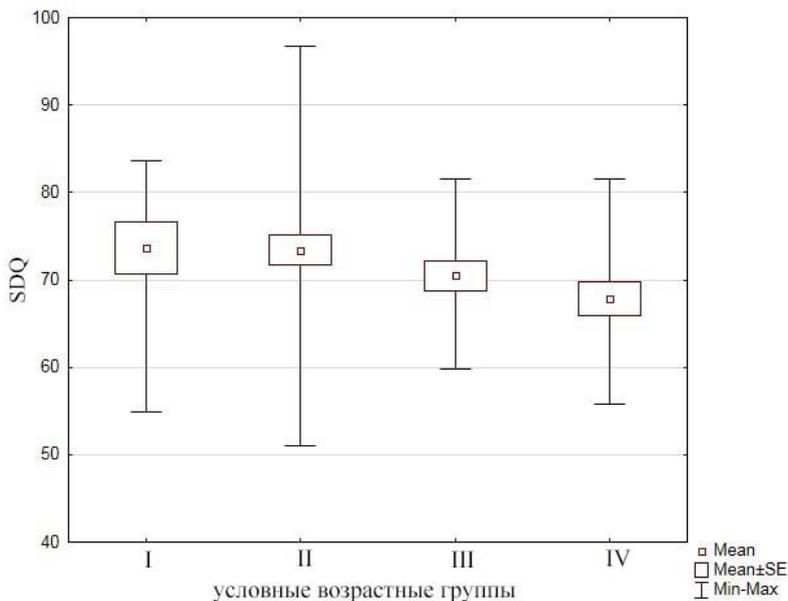


Рис. 2. Вариации значений SDQ (среднее, ошибка среднего, минимум-максимум) m1 *Alexandromys oeconomicus* из условных возрастных групп. ООПТ «Махневские пещеры», Пермский край

в которых пересекаются под углом близким к 90° . Структуры пересекающихся пучков призм вариабельны. Большая часть исследованных зубов имеет пластинчатую эмаль, состоящую из повторяющихся через равные промежутки скрещенных пучков, остальные характеризуются пластинчатой эмалью другого (более хаотичного) строения с широкими участками однонаправленных призм без перекрытия или чередованием пучков разной ширины. На ведущем и замыкающем краях треугольной петли ТЗ ширина радиального типа эмали с возрастом значительно увеличивается (тест Краскела-Уоллиса: $H(3, N=71)=28.76497$ $p=,0000$) и $H(3, N=70)=13.95785$ $p=,0030$), соответственно). Слабое различие в ширине пластинчатой эмали зафиксировано между соответствующими показателями в возрастных группах I и III ($H(3, N=71)=9.728447$ $p=,0210$). Отличий в ширине тангенциальной эмали зубов выделенных условно возрастных групп не обнаружено ($H(3, N=70)=1.281124$ $p=,7336$). Таким образом, увеличение толщины эмали с возрастом происходит в основном за счет роста радиальной части эмали зуба с соответствующими изменениями соотношений различных эмалевых типов (табл. 2). Учитывая, что именно радиальная часть эмали зуба принимает

изначально нагрузку при жевательных движениях, увеличение ее ширины с возрастом вероятно связано с изменением сезонного пищевого рациона (переход на более грубые корма осенью и зимой) у большинства особей полевок, родившихся весной и летом. Пересекающиеся призмы пластинчатой эмали служат с одной стороны для предотвращения полного перелома эмали (останавливают трещины радиальной эмали), а с другой стороны снимают напряжение на дентин зуба [9]. Первая функция, вероятно, характеризует и тангенциальную эмаль.

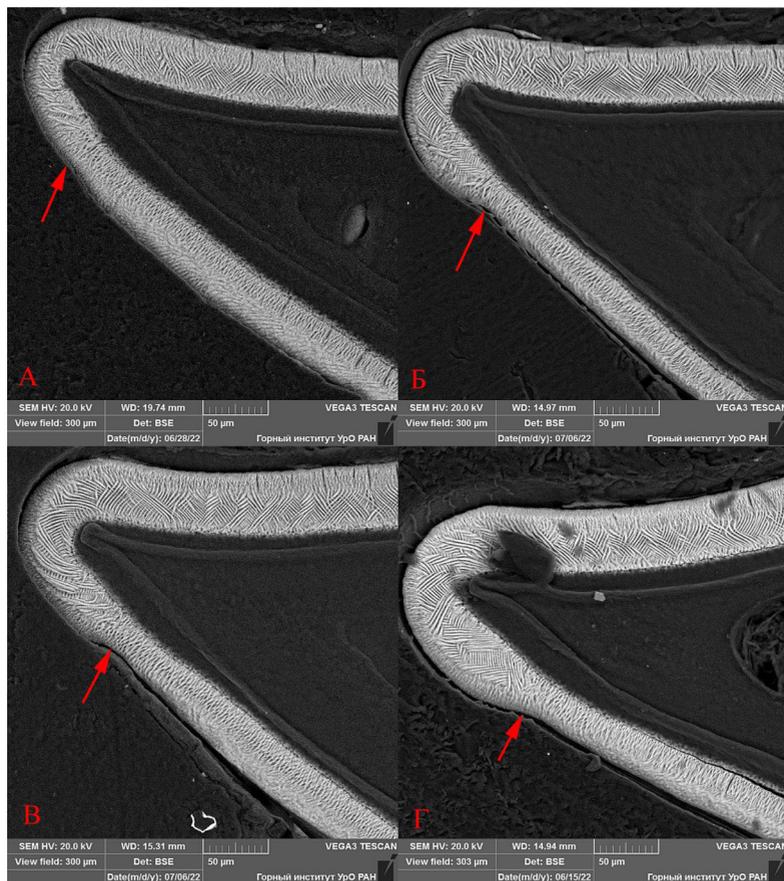


Рис. 3. Изменчивость формы верхушки жевательной петли (Т3) первого нижнекоренного зуба *Alexandromys oeconotus* и особенности ориентации призм пластинчатой эмали на различных условных возрастных стадиях. А – I стадия, Б – II стадия, В – III стадия, Г – IV стадия. Стрелками показаны переходы от пластинчатой к радиальной эмали на замыкающем крае петли зуба

Морфология и микроструктура верхушки эмалевой петли.

Верхушки жевательных петель зуба молодых полевков (условная возрастная стадия I) имеют треугольную форму. Пластинчатая эмаль, с хаотичным расположением призм, через верхушку переходит на замыкающий край петли и, далее, без изменения толщины (или минимальным увеличением) ограничивается радиальной эмалью (рис. 3А). Зубы условно возрастной стадии II уже имеют четко выраженную «перетяжку» (сужение на границе пластинчатой и радиальной эмалей на замыкающем крае петли) за счет увеличения площади пластинчатой эмали, верхушка приобретает форму «капли», расположение призм пластинчатой эмали у большинства зубов неупорядоченное (рис. 3Б). Аналогичным строением верхушки петли характеризуются и зубы III и IV возрастных стадий, но большинство из них имеют хорошо структурированную пластинчатую эмаль (рис. 3В, Г). Утолщение верхушек петель m1 с возрастом вероятно также связано с постепенной сменой доминирующих сезонных кормов. В этой части зуба эмаль подвержена сильному стачиванию, постепенное увеличение и более совершенная ориентация призм пластинчатой эмали с возрастом минимизирует скорость износа.

Таким образом, установлено, что возрастное увеличение толщины эмали краев треугольных петель m1 *Alexandromys oeconomus* происходит за счет роста радиальной эмали. Морфологическое преобразование формы верхушки треугольных петель с возрастом связано с увеличением площади и изменением микроструктуры пластинчатого типа эмали.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ и Пермского края, проект № 19-44-590001.

Библиографический список

1. Башенина Н.В. К вопросу об определении возраста обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.) // Зоол. журн. 1953. Т. 32 (4). С. 730–743.
2. Ларина Н.И., Лапинов В.А. К методике выделения возрастных групп у некорнезубых полевков // Физиологическая и популяционная экология животных: Межвузовский науч. сб. № 2 (4). Саратов : Изд-во Саратов.ун-та, 1974. С. 92–97.
3. Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. 283 с.
4. Brunhoff C., Gakbreath K.E., Fedorov V.B., Cook J.A., Jaarola M.J. Holarctic phylogeography on the root vole *Microtus oeconomus* : implications for late Quaternary biogeography of high latitudes // Mol. Ecol. 2003. V.12 (4). P. 957–968.
5. Fadeeva T., Kosintsev P., Chirkova E. The enamel characteristics of fossil and modern first lower molars of the European water vole (*Arvicola amphibius*, Arvicolinae, Rodentia) of the Perm Pre-Urals // Quat. Int. 2021. V. 605-606. P. 277–286.
6. Heinrich W.D. Zur biometrischen Erfassung eines Evolutionstrends bei *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) aus dem Pleistozän Thüringens. // Saugetierk. Inform. 1978. V 2. P. 3–21.

7. *Hibbard C.W.* Mammals of the Rexroad Formation from Fox Canyon, Kansas // *Contr. Mus. Paleontol. Univ. Michigan.* 1950. V. 8 (6). P.113–192.
8. *Kalthoff D.C.* Incisor enamel microstructure and its implications to the systematics of Eurasian Oligocene and lower Miocene hamsters // *Palaeontogr. Abt. A.* 2006. V. 277. P. 67–80.
9. *Koenigswald W. von.* Schmelzmuster und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia) // *Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges.* 1980. V. 539. P. 1–129.
10. *Koenigswald W. von, Clemens W.A.* Levels of complexity in the microstructure of mammalian enamel and their application in studies of Systematics // *Scanning Microsc.* 1992. V. 6. P. 195–218.
11. *Lemanik A., Nadachowski A., Socha P.* Biostratigraphic significance of the root vole (*Alexandromys oeconomus*) for dating late Middle and early Late Pleistocene (MIS 8-MIS3) Neanderthal sites in southern Poland // *Archaeol Anthropol Sci.* 2022. V. 14. Article number: 112.
12. *Lowenstam H.A., Weiner S.* On Biomineralization. New York: Oxford University Press, 1989. 324 p.
13. *Rabeder G.* Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich // *Beitr. Paläont. Österr.* 1981. V.8. P. 1–373.

VARIABILITY IN SIZES AND MICROSTRUCTURE OF TOOTH
ENAMEL AT DIFFERENT ONTOGENETIC STAGES (BY THE
EXAMPLE OF *ALEXANDROMYS OECONOMUS* (PALLAS 1776))

T.V. Fadeeva, E.P. Chirkova, O.V. Korotchenkova

fadeeva.tatyana@mail.ru

Age-related features in the thickness and microstructure of different types of enamel of the first lower molars (m1) of *Alexandromys oeconomus* (Pallas 1776) (Northern Europe clade) were revealed. The leading role of radial and lamellar enamel types in ontogenetic changes in dental morphology is shown.

Keywords: tooth enamel, microstructure, age-related changes, Alexandromys oeconomus.