

УДК 57.032: 591.431.4: 599.32

НЕПРОПОРЦИОНАЛЬНЫЙ РОСТ ВЕРХНЕГО И НИЖНЕГО РЕЗЦОВ У ДЛИННОХВОСТОГО СУСЛИКА¹

© 2010 г. Г. А. Клевезаль, Е. Г. Потапова*

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
119334 Москва, ул. Вавилова, д. 26

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
119071 Москва, Ленинский проспект, д. 33

E-mail: klevetal@bk.ru; lena-potapova@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.12.09 г.

Окончательный вариант получен 24.12.09 г.

Исследована поверхность верхних и нижних резцов *Spermophilus undulatus*, сеголеток и перезимовавших сусликов, отловленных через месяц или позже после выхода из спячки. Наличие суточных приростов на поверхности резцов дало возможность оценивать скорость их роста, а специфическое изменение характера приростов, соответствующее зимней спячке (зона спячки), послужило меткой времени. Типичное для грызунов соотношение скоростей роста верхних и нижних резцов было обнаружено у сеголеток и у некоторых перезимовавших. У них скорость роста нижних резцов была больше, чем скорость роста верхних, и в целом рост можно считать пропорциональным длине резцов. У перезимовавших особей с пропорциональным ростом резцов доли общей длины резца, сформированные до зоны спячки в верхнем и нижнем резцах, были равны. У остальных перезимовавших при типичном для грызунов соотношении общей длины верхнего и нижнего резцов скорость роста нижнего была равной или меньше скорости роста верхнего, а доля резца, сформированная до зоны спячки, в нижнем резце была существенно больше, чем в верхнем. Эта не типичная для резцов грызунов непропорциональность роста является реакцией на неравноценное стачивание верхних и нижних резцов, благодаря чему сохраняется нормальное соотношение общей длины верхнего и нижнего резцов.

Ключевые слова: *Spermophilus undulatus*, рост резцов.

Резцы грызунов обладают постоянным ростом, что сохраняет их длину, компенсируя постоянное стачивание. Постоянный рост резцов² обусловлен наличием стволовых клеток, расположенных в проксимальной (базальной) части зуба, и в силу высокой скорости этого роста (0.2–0.5 мм/сут) резцы служат удобной моделью для исследования общих процессов роста и механизмов клеточных взаимодействий (Ness, 1964; Wise et al., 2002; Wang et al., 2007). Изучению скорости роста резцов и факторов, ее определяющих, уделялось и уделяется большое внимание. При этом обычно используют механическое мечение поверхности резцов анестезированных грызунов (Miller, 1958; Weinreb et al., 1967; Berkovitz, Faulkes, 2001; Law et al., 2003) или радиоактив-

ное (Smith, Warshawsky, 1973, 1976) и химическое мечение зубных тканей (Klevetal et al., 1990). Из тех работ, в которых рассматривали рост и верхних, и нижних резцов, следует, что нижние резцы грызунов растут быстрее верхних, а поскольку длина нижних резцов всегда больше длины верхних, скорость роста верхнего и нижнего резцов в среднем пропорциональна их длине.

Недавно обнаруженные регулярные приросты на поверхности резцов грызунов, очевидно, суточной природы, и характерное изменение структуры этих приростов, соответствующее зимней спячке (Rinaldi, 1995, 1999; Goodwin et al., 2005; Goodwin, Ryskman, 2006) открыли новую возможность оценивать скорости роста и стачивания резцов грызунов не с помощью эксперимента, а используя коллекционный материал. При анализе суточных приростов и зоны спячки в резцах зимоспящего суслика *Spermophilus undulatus* (Клевезаль, Лобков, 2008) было обнаружено существенное нарушение пропорциональности роста верхнего и нижнего резцов. Нам не удалось найти подобных примеров в литературе. Настоящая работа посвящена описанию этого явле-

¹ Работа поддержана Программой Президиума РАН “Биоразнообразие и динамика генофондов” (разделы 2.6.7 и 2.6.1) и Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 09-04-01303).

² В англоязычной литературе при описании роста резцов грызунов чаще используют термин “прорезание” (eruption).

ния, поскольку мы считаем его важным для изучения координации роста постоянно растущих резцов, столь часто используемых для изучения ростовых процессов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили 31 череп перезимовавших сусликов и 22 черепа сеголеток *Spermophilus undulatus* из коллекции лаборатории постнатального онтогенеза Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН. Суслики были добыты в Восточном Казахстане в мае–августе 1975 и 1976 гг. Из ранее исследованной выборки перезимовавших зверьков (Клевезаль, Лобков, 2008) в нашей работе использованы те экземпляры, у которых сохранились и верхний, и нижний резцы, и к ним были добавлены еще пять особей. Среди сеголеток было шесть, а среди перезимовавших особей — семь самцов и 16 и 24 самки соответственно; 19 перезимовавших сусликов пережили одну зиму, семь — две, четыре — три и один — четыре зимы. Различий по показателям роста резцов между самками и самцами и между перезимовавшими разного возраста обнаружено не было, поэтому рассматривали две выборки, сеголеток и перезимовавших, объединив самцов и самок и перезимовавших разного возраста.

Очищенную от остатков мягких тканей поверхность резцов исследовали под бинокулярной лупой (“Leica”, Германия), меняя угол падения света до полного выявления скульптуры поверхности, и фотографировали с помощью цифрового аппарата (“Nicon”, Япония) в отраженном свете на линейке с ценой деления 0.5 мм. Все измерения были сделаны с использованием изображений на экране компьютера в программе Photoshop CS-2. Ошибка измерения (отличия крайних значений от среднего при многократных измерениях) не превышала 6%.

Число суточных приростов зуба определяли либо прямым подсчетом под биноклем или на снимках резца, либо путем деления длины дуги резца на среднюю ширину суточного прироста. Для получения средней оценки измеряли по три–пять приростов в каждом из трех участков резца: апикальном (прилежащем к поверхности стачивания), среднем и базальном. Подсчеты проводили несколько раз и использовали модальное значение. Ошибка подсчетов числа приростов на поверхности не превышала 10%.

Длину резца по внешней (покрытой эмалью) поверхности вычисляли как длину дуги по формуле Гюйгенса, измерив на фотоснимке резца хорду и высоту сегмента. Ошибка измерения не превышала 6%.

На целых черепах измеряли кондилобазальную длину.

Для статистической обработки использовали t -тест Стьюдента, рассчитанный по полной форму-

ле, более пригодной для малых выборок (Sokal, Rohlf, 1981):

$$t_s = \frac{(M_1 - M_2)}{\sqrt{\left[\frac{(n_1 - 1)s_1^2 + (n_2 - 1)s_2^2}{n_1 + n_2 - 2} \right] \left(\frac{n_1 + n_2}{n_1 n_2} \right)}}$$

где M — средняя, а s — стандартное отклонение.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сеголетки. У сеголеток приросты были равномерными, но со сложной структурой, часто двойными или тройными. Как правило, приросты верхних резцов были несколько более четкими, чем нижних. В отдельных случаях приросты нижних резцов были столь сложными, а границы столь нечеткими, что определить ширину и число приростов было невозможно. Поэтому из 30 первоначально имевшихся в нашем распоряжении сеголеток для анализа использованы 22. Восемь были исключены: у четырех нельзя было ни подсчитать приросты, ни рассчитать их число, у еще четырех их число можно было оценить лишь приблизительно, т.к. оставались сомнения в правильном определении границы приростов.

У большинства (17 из 22) сеголеток общее число приростов нижнего резца одной и той же особи было несколько больше, чем верхнего. В половине случаев эти различия превышали 10% (ошибку подсчета), доходя до 17%. Однако у пяти экземпляров число приростов было равным или большим в верхнем резце. В целом различия средних значений общего числа приростов верхнего (44.4 ± 8.1) и нижнего (48.4 ± 8.7) резцов были статистически незначимы ($t = 1.58$; $p > 0.05$). Соотношение числа приростов верхнего и нижнего резцов одной особи варьировало от 0.83 до 1.03.

Сеголетки были добыты на протяжении трех месяцев. Допустив (с большим приближением), что все они родились одновременно, и приняв за дату рождения 1 июня, мы разделили выборку сеголеток на три возрастные группы в соответствии со временем отлова (табл. 1). По мере роста у сеголеток увеличивались кондилобазальная длина черепа, длина резцов и число суточных приростов и уменьшалась средняя ширина суточных приростов (т.е. скорость роста) (табл. 1). Немного (но статистически значимо) менялось соотношение длины верхних и нижних резцов. У самых молодых, добытых в июне, верхний резец относительно нижнего был короче, чем у старших. Примечательно, что рост верхних резцов у сеголеток (при увеличении размеров черепа) сопровождался увеличением их радиуса при сохранении относительного постоянства угла дуги, тогда как рост нижних резцов был связан с обоими показателями, но, главным образом, с увеличением угла дуги резца при незначительном увеличении радиуса (табл. 1).

Таблица 1. Параметры роста резцов сеголеток (средняя \pm стандартное отклонение)

Показатели	Группа и период отлова			Значимость различий t_{st} между 1 и 3
	1 11.–20.06 ($n = 9$)*	2 03–11.07 ($n = 6$)*	3 27.07–28.08 ($n = 7$)*	
Среднее число дней от 1 июня	16.3	38.2	72.4	
Кондилобазальная длина, мм	42.8 \pm 1.31	44.4 \pm 1.20 ($n = 2$)	48.3 \pm 1.25	8.5, $p < 0.001$
Длина резца, мм:				
– верхнего	18.1 \pm 0.97	20.4 \pm 1.80	21.6 \pm 1.09	6.8, $p < 0.001$
– нижнего	26.7 \pm 0.16	26.7 \pm 1.90	29.5 \pm 1.72	4.9, $p < 0.001$
– отношение верхний/нижний	0.68 \pm 0.024	0.76 \pm 0.07	0.74 \pm 0.059	2.8, $p < 0.05$
Общее число приростов резца:				
– верхнего	37.7 \pm 2.44	42.3 \pm 4.72	54.5 \pm 3.20	11.9, $p < 0.001$
– нижнего	41.7 \pm 4.30	45.8 \pm 2.64	59.4 \pm 3.87	8.5, $p < 0.001$
– отношение верхний/нижний	0.91 \pm 0.068	0.92 \pm 0.079	0.92 \pm 0.050	0.33, $p > 0.05$
Средняя ширина прироста резца, мм:				
– верхнего	0.48 \pm 0.028 ($n = 8$)	0.48 \pm 0.023	0.37 \pm 0.017 ($n = 6$)	8.5, $p < 0.001$
– нижнего	0.64 \pm 0.058 ($n = 9$)	0.58 \pm 0.025	0.46 \pm 0.033 ($n = 5$)	6.3, $p < 0.001$
– отношение верхний/нижний	0.75 \pm 0.060 ($n = 8$)	0.84 \pm 0.073	0.81 \pm 0.064 ($n = 5$)	1.7, $p > 0.05$
Радиус дуги резца, мм:				
– верхнего	7.2 \pm 0.38	7.8 \pm 0.50	8.6 \pm 0.38	7.3, $p < 0.001$
– нижнего	14.9 \pm 0.41	14.7 \pm 0.71	15.0 \pm 0.26	0.6, $p > 0.05$
– отношение верхний/нижний	0.48 \pm 0.030	0.53 \pm 0.035	0.57 \pm 0.031	5.9, $p < 0.001$
Угол дуги резца, °:				
– верхнего	144 \pm 2.8	152 \pm 10.3	146 \pm 7.8	0.7, $p > 0.05$
– нижний	103 \pm 5.6	105 \pm 6.4	112 \pm 5.2	3.3, $p < 0.01$

Примечание. * Во всех случаях, кроме тех, когда иное число указано в соответствующей графе, число исследованных особей было меньше при измерении кондилобазальной длины (некоторые черепа были разрушены) и при измерении ширины приростов (из-за нечеткости границ приростов у некоторых экземпляров).

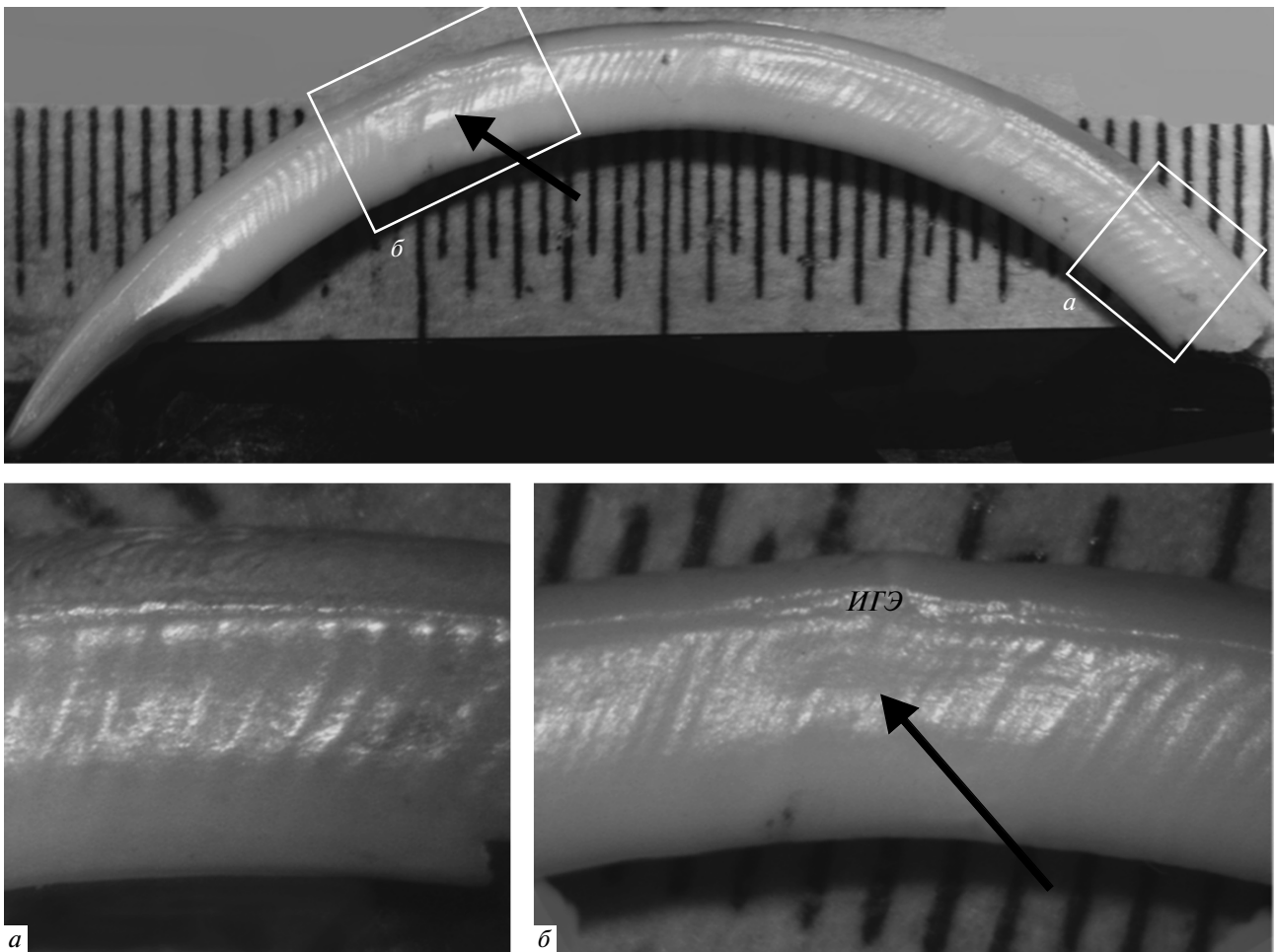
Общее число приростов и верхнего, и нижнего резцов с возрастом увеличивалось в 1.5 раза. Во всех группах число приростов в нижнем резце было несколько больше, чем в верхнем, различия статистически значимы для первой и третьей групп ($t = 2.4$ и 2.6 соответственно, $p < 0.05$) и незначимы для второй группы ($t = 1.6$; $p > 0.05$). Отношение числа приростов верхнего резца к числу приростов нижнего менялось мало и статистически незначимо.

Ширина приростов с возрастом уменьшалась и в верхнем, и в нижнем резцах, различия между самыми молодыми и старшими статистически значимы. Это уменьшение в нижних резцах было больше, чем в верхних, и в абсолютном, и в относительном выражении. Ширина приростов в третьей группе по сравнению с первой уменьшилась на 23% в верхних резцах и на 28% – в нижних; в первой группе в нижних резцах была на 25% больше, чем в верхних, в третьей группе – на 20%. Соотношение средней ширины приростов верхнего и нижнего резцов от младшей группы к старшей несколько менялось, но различия были статистически незначимы.

В первой (младшей) группе отношение средней ширины приростов верхнего резца к таковой нижнего было значимо отличным от соотношения длины резцов ($t = 3.2$, $p < 0.01$), в двух старших группах эти отношения значимо не различались (и во второй, и в третьей $t = 1.9$, $p > 0.05$). Это свидетельствует о том, что рост верхних и нижних резцов, вероятно, непропорциональный в начале постнатального онтогенеза при отсутствии интенсивного стачивания, у сеголеток старших возрастных групп становится пропорциональным.

Перезимовавшие. У большинства перезимовавших особей на поверхности резцов кроме регулярных приростов видна зона спячки – специфическое изменение характера приростов и границы эмали (Клевезаль, Лобков, 2008; рисунок).

Соотношение общего числа приростов верхнего и нижнего резцов (если имелась зона спячки, то число приростов определяли как сумму приростов до и после нее) варьировало в более широких пределах, чем у сеголеток, – от 0.57 до 1.07. Для проведения



Нижний резец перезимовавшего суслика: *а* — суточные приросты, *б* — зона спячки (→). *ИГЭ* — изменение границы эмали.

анализа по этому признаку мы разделили выборку перезимовавших на три группы:

1) число приростов в верхнем и нижнем резцах одной особи примерно одинаково (с учетом ошибки измерения); сюда были включены особи с отношением 0.91–1.07;

2) число приростов в нижнем резце несколько больше, группа переходная; особи с отношением 0.79–0.86;

3) в нижнем резце приростов существенно больше; особи с отношением 0.57–0.76.

Выделенные группы не различались ни по соотношению самцов и самок, ни по возрастному составу, ни по размерам особей. Каждая из них включала особей, имевших и не имевших зону спячки в одном или в обоих резцах, что связано со временем, прошедшем после пробуждения.

Выделенные группы перезимовавших были сходны между собой по длине резцов, а по соотношению длины верхнего и нижнего резцов также сходны и со старшей группой сеголеток. По ряду

других показателей роста резцов группы отличались друг от друга, причем наиболее существенно — по параметрам роста нижних резцов и в меньшей степени — по параметрам роста верхних (табл. 2).

Общее число приростов в верхних резцах в группе 3 было лишь немного меньше, чем в группе 1, в нижних же резцах в группе 3 оно было существенно больше. В соответствии с тем, что общая длина резцов в группах была одинакова, менялась средняя ширина приростов: в верхних резцах в группе 3 она было немного больше, чем в группе 1, а в нижних резцах существенно меньше (табл. 2). За счет этих разнонаправленных изменений и возникли различия в соотношении числа приростов верхних и нижних резцов. В группе 1 соотношение ширины приростов верхнего и нижнего резцов соответствовало соотношению длины резцов, в группе 3 оно было существенно больше. В группе 3 средние величины ширины приростов верхнего и нижнего резцов были практически равными, соотношение в среднем чуть больше 1 (табл. 2). Средняя ширина была рассчитана для всего зуба. Если же рассматривать только часть

Таблица 2. Параметры роста резцов перезимовавших особей (средняя \pm стандартное отклонение)

Показатели	Группа (см. в тексте)			Значимость различий t_{st} между 1 и 3
	1, $n = 9$	2, $n = 9$	3, $n = 13$	
Кондилобазальная длина, мм	49.6 \pm 0.79	49.3 \pm 1.25	49.7 \pm 1.35	0.2, $p > 0.05$
Длина резца, мм:				
– верхнего	22.9 \pm 0.84	22.4 \pm 1.15	22.5 \pm 1.03	0.96 } 0.91 } $p > 0.05$ 0.67 }
– нижнего	31.7 \pm 1.97	31.7 \pm 1.21	31.0 \pm 1.60	
– отношение верхний/нижний	0.72 \pm 0.04	0.70 \pm 0.02	0.73 \pm 0.03	
Общее число приростов резца:				
– верхнего	66.8 \pm 11.2	66.6 \pm 7.6	8.1 \pm 7.3	2.2, $p < 0.05$
– нижнего	67.1 \pm 10.1	80.7 \pm 8.7	85.3 \pm 9.6	4.3, $p < 0.001$
– отношение верхний/нижний	0.99 \pm 0.04	0.83 \pm 0.02	0.68 \pm 0.05	–
Ширина прироста резца, мм:				
– верхнего	0.35 \pm 0.05	0.34 \pm 0.03	0.39 \pm 0.05	1.8, $p > 0.05$
– нижнего	0.48 \pm 0.06	0.40 \pm 0.04	0.37 \pm 0.04	5.2 } 10.6 } $p < 0.001$
– отношение верхний/нижний	0.73 \pm 0.04	0.85 \pm 0.03	1.07 \pm 0.09	
Радиус дуги резца, мм:				
– верхнего	9.0 \pm 0.44	8.8 \pm 0.36	8.7 \pm 0.38	1.7, $p > 0.05$
– нижнего	15.8 \pm 0.82	15.6 \pm 0.59	15.2 \pm 0.68	1.9, $p > 0.05$
– отношение верхний/нижний	0.57 \pm 0.03	0.56 \pm 0.03	0.57 \pm 0.02	0
Угол дуги резца, °:				
– верхнего	146 \pm 5.9	146 \pm 6.0	148 \pm 4.5	1.1, $p > 0.05$
– нижнего	115 \pm 7.6	116 \pm 4.4	117 \pm 4.2	0.8, $p > 0.05$

Таблица 3. Некоторые параметры особей, имевших в резцах зону спячки (ЗС)

Показатель	Группа (см. табл. 2)		
	1 – равное соотношение ($n = 6$)	2 – промежуточное соотношение ($n = 6$)	3 – неравное соотношение ($n = 7$)
ЗС в обоих резцах ($n = 19$)			
Соотношение числа приростов, сформированных после ЗС в верхнем и нижнем резцах	0.99 \pm 0.02	0.97 \pm 0.04	1.1 \pm 0.06
Соотношение долей верхнего и нижнего резцов до ЗС	1.00 \pm 0.15	0.46 \pm 0.17	0.26 \pm 0.21
Время, прошедшее после пробуждения, сут*	45.5 \pm 8.2	57.6 \pm 13.3	55.3 \pm 8.9
ЗС только в нижнем резце ($n = 7$)			
Время, прошедшее после пробуждения, сут*			60.6 \pm 8.1

Примечание. * Определенное по числу приростов, сформированных после зоны спячки с учетом числа суточных слоев на срезах (см.: Клевезаль, Лобков, 2008).

резца, сформированную после зоны спячки, то отношение ширины приростов верхнего резца к таковой нижнего доходило до 1.3–1.5, т.е. скорость роста верхнего и нижнего резцов была либо равной, либо скорость верхнего была больше.

В выборке перезимовавших сусликов у одних особей зона спячки была видна как в верхнем, так и в нижнем резцах ($n = 19$), у других – только в нижнем резце ($n = 7$), у третьих не видна ни в одном рез-

це ($n = 5$). Лишь треть особей с зонами спячки в обоих резцах имела примерно равное общее число приростов, у остальных в нижнем резце число приростов было больше. При этом соотношение числа приростов, сформированных после зоны спячки в верхнем и нижнем резцах, у всех особей было сходным, а различие определялось участком, сформированным до зоны спячки (табл. 3). Доли верхнего и нижнего резцов от апикальной вершины зуба до

зоны спячки были примерно равными у особей с равным общим числом приростов в верхних и нижних резцах (отношение долей близко к 1), а в группах с неравным общим числом приростов доля нижнего резца была существенно больше. Отношение долей в группе с равным числом приростов значительно от такового в группах с неравным и с промежуточным числом ($t = 7.38$ и 5.83 соответственно, $p < 0.001$).

Среди особей с зоной спячки только в нижнем резце три были с промежуточным, четыре — с неравным и ни одной с равным числом приростов в верхнем и нижнем резцах. Из пяти особей, у которых не было зоны спячки ни в верхнем, ни в нижнем резцах, две были с промежуточным и три — с равным соотношением числа приростов верхнего и нижнего резцов.

У особей с зоной спячки в обоих резцах время, прошедшее после выхода их из спячки, было заметно (хотя статистически и незначимо) больше в группах 2 и 3 (неравное число приростов) по сравнению с группой 1 (равное число приростов). Оно было еще больше у особей с зоной спячки только в нижнем резце (табл. 3). Этот параметр нельзя было определить у особей без зоны спячки, но, поскольку оба резца полностью обновились, можно утверждать, что суслики были отловлены более чем через 60 сут после пробуждения.

Радиус дуги обоих резцов был сходным в трех группах и не отличался от такового у старших сеголеток. То же можно сказать и про угол дуги верхнего резца. Угол дуги нижнего резца демонстрировал тенденцию увеличения от сеголеток старшей группы и от группы 1 до группы 3 перезимовавших.

ОБСУЖДЕНИЕ

Суточную природу формирования приростов в резцах исследованных нами сусликов можно считать доказанной (Клевезаль, Лобков, 2008). Следовательно, ширина прироста — это скорость роста резца в сутки, а общее число приростов в зубе — время полного обновления резца (в сутках).

Из данных, полученных при исследовании резцов лабораторных и некоторых диких грызунов (Shadle et al., 1944; Weinreb et al., 1967; Smith, Warsawsky, 1973, 1976; Klevezal et al., 1990), следует, что в норме:

1) верхние резцы короче нижних; например, у крыс длина резцов — постоянная величина для особей одного веса, пола и линии, и нижние резцы на 25% длиннее верхних;

2) время полного обновления резцов (общее число суточных приростов) верхнего и нижнего резцов одинаково и с возрастом (от молодых к взрослым) увеличивается;

3) скорость роста (в нашем случае — ширина суточных приростов) с возрастом уменьшается; ско-

рость роста нижних резцов всегда больше, чем в верхних; отношение скоростей близко к отношению длины резцов, и рост верхних и нижних резцов можно назвать пропорциональным.

Результаты нашего исследования резцов сеголеток сусликов показали, что в целом полученные оценки параметров роста удовлетворяют всем этим положениям. Отношение длины верхних резцов к длине нижних у сеголеток в среднем было 0.74 (хотя с возрастом и увеличивалось). Число приростов в верхнем и нижнем резцах одной особи было сходным, с возрастом оно увеличивалось. Ширина приростов (скорость роста) с возрастом уменьшалась.

У большинства перезимовавших особей в нижних резцах число приростов было больше, чем в верхних, а средняя их ширина либо равнялась ширине приростов верхних резцов, либо была незначительно (непропорционально различиям длины резцов) больше. Таким образом, не у всех, но у большинства перезимовавших сусликов соотношение скоростей роста верхнего и нижнего резцов не соответствовало соотношению их длины, т.е. рост был непропорциональным. Примечательно, что эта непропорциональность определялась существенными изменениями скорости роста (ширины суточных приростов) и времени полного обновления (общего числа приростов) нижних резцов и лишь небольшими изменениями этих параметров верхних резцов.

При пропорциональном росте верхнего и нижнего резцов доли их длины от метки времени (любой, нанесенной на поверхность обоих резцов в одно и то же фиксированное время) до вершины зуба должны быть сходны, а их отношение близко к единице. В качестве такой метки можно использовать зону спячки. В эксперименте было показано, что у сусликов в период спячки происходит одновременная задержка роста как верхних, так и нижних резцов (Sarnat, Hook, 1942), что и выражается в образовании зоны спячки на поверхности резцов. Эта зона сохраняется до тех пор, пока не будет сточена в процессе обновления резца. У длиннохвостого суслика этот период в среднем составляет около двух месяцев, хотя отмечена большая индивидуальная изменчивость (Клевезаль, Лобков, 2008).

Используя как метку времени зону спячки, мы установили, что:

1) у всех особей с зоной спячки в обоих резцах, независимо от степени пропорциональности роста резцов, в верхнем и нижнем резцах после зоны спячки формировалось одинаковое число суточных приростов;

2) доли верхнего и нижнего резцов, сохранившиеся до зоны спячки, были одинаковы только у особей с пропорциональным ростом; у особей с непропорциональным ростом резцов эта доля в нижнем резце была существенно больше, чем в верхнем.

Последнее может указывать либо на более быстрые, по сравнению с нормой, стачивание и рост

верхнего резца, либо на более медленные – нижнего. Поскольку и время полного обновления (общее число приростов), и средняя скорость роста (ширина суточных приростов) верхних резцов у особей с непропорциональным ростом лишь немного отличались от таковых с пропорциональным ростом, а эти же параметры нижних резцов различались существенно, более вероятен второй вариант.

Факторам, определяющим рост резцов, посвящены многочисленные исследования, проведенные в основном на лабораторных грызунах. Неоднократно было показано, что рост (прорезание) и стачивание – это процессы, компенсирующие друг друга; прорезание – главный процесс, а стачивание его компенсирует, сохраняя нужную длину резца (Weinreb et al., 1967). Однако есть данные и о непосредственном влиянии стачивания на скорость роста резцов. Если механическим способом предотвратить стачивание резца, скорость его роста значительно увеличивается и вновь уменьшается при возобновлении стачивания (Michaeli, Weinreb, 1968; Berkovitz, Thomas, 1969; Michaeli et al., 1974; Berkovitz, Faulkes, 2001). При этом скорость прорезания резцов определяется суммой длин верхнего и нижнего резцов и зависит в первую очередь от стачивания резцов друг о друга (Burn-Murdoch, 1999). На рост резцов влияет и характер корма, поскольку его твердость сказывается на интенсивности стачивания. Было показано, что на мягком корме резцы прорезались медленнее, а на твердом и абразивном – быстрее (Taylor, Butcher, 1951; Ness, 1964; Burn-Murdoch, 1993).

В целом у сеголеток сусликов наблюдался пропорциональный рост верхних и нижних резцов, хотя отмечена некоторая тенденция к более медленному стачиванию нижних. Она выражалась в том, что уменьшение скорости роста с возрастом в нижних резцах было несколько большим, чем в верхних, и что общее число приростов в нижних резцах было несколько больше, чем в верхних (последнее, однако, может быть связано с систематической ошибкой подсчета³).

Пропорциональный рост наблюдался у перезимовавших сусликов в первые месяц-полтора после пробуждения. У отловленных позже, у тех из них, которые имели в резцах зону спячки, рост был в той или иной степени непропорциональным. В среднем эта непропорциональность увеличивалась с увеличением времени, прошедшего после пробуждения. Пропорциональность восстанавливалась у части особей, отловленных столь поздно, что зона спячки была сточена в обоих резцах.

Обнаруженная нами непропорциональность проявлялась как в различиях времени полного обновления верхнего и нижнего резцов (общего числа

суточных приростов), так и в нетипичном соотношении суточной скорости их роста (ширины суточных приростов) при типичном соотношении длины резцов. У части исследованных нами сусликов скорость роста нижних резцов была либо равна, либо ниже скорости верхних. Есть литературные данные по скорости роста верхних и нижних резцов у лабораторных крыс в норме (не в эксперименте), и у некоторых диких грызунов (Shadle et al., 1936, 1938, 1944, 1945; Miller, 1958; Ness, 1964; Weinreb et al., 1967; Michaeli, Weinreb, 1968; Burn-Murdoch, 1999; Zuri et al., 1999). По всем этим данным, более длинные нижние резцы растут быстрее верхних. Мы не обнаружили в литературе не только примеров того, что нижние резцы росли медленнее верхних, но и примеров одинаковой скорости роста верхних и нижних резцов. (Единственное исключение – это данные Радке и Пильца (Radtke, Pilz, 1982), согласно которым у морской свинки скорости роста верхних и нижних резцов примерно равны. Эти данные, однако, требуют проверки. Они основаны на небольшом материале и длительность наблюдения не указана. Проведенные ранее на большом материале длительные исследования роста резцов того же вида (Shadle et al., 1938) показали иное: скорость роста нижних резцов была на 20% выше скорости роста верхних.)

Суслики, резцы которых мы исследовали, просыпались в конце марта – апреле, период пробуждения был растянут, самцы просыпались раньше самок (Клевезаль, Лобков, 2008). Перезимовавшие особи с пропорциональным ростом резцов были отловлены в мае – начале июня, с непропорциональным – в июне. У трех из пяти особей, у которых все резцы после спячки сменились полностью и зоны спячки не было, рост был пропорциональным. Четыре из этих пяти были отловлены в июле, один, с пропорциональным ростом, – в начале июня.

По-видимому, непропорциональный рост резцов начинается спустя какое-то время после пробуждения и связан с неравноценным стачиванием верхних и нижних резцов. Возможно, позже, со временем, возобновляется пропорциональный рост. Небольшой объем исследованного материала и большая индивидуальная изменчивость по срокам пробуждения и по исследованным параметрам не дают возможности сделать обоснованный вывод о причинах обнаруженной непропорциональности. Можно предположить, что причиной является сезонное изменение состава пищи. Сезонные изменения кормовой базы, связанные с временными изменениями растительности, описаны для длиннохвостых сусликов из разных частей ареала (Бадмаев, 2007). Кроме того, какое-то время после пробуждения суслики могут питаться прошлогодними запасами. Если это так, то выявленная большая индивидуальная изменчивость показателей роста резцов может объясняться индивидуальными различиями как предпочтения кормов, так и величины прошлогодних запасов.

³ Такая возможность была выявлена при исследовании приростов верхних и нижних резцов мышей рода *Apodemus* (Клевезаль, 2010).

Мы не считаем это объяснение единственно возможным. Необходимы широкие исследования роста резцов грызунов в природных популяциях, прежде чем удастся выяснить причину обнаруженного непропорционального роста. Наличие суточных приростов на наружной поверхности резцов открывает новые возможности для такого рода исследований.

Полученные данные демонстрируют, как в природе неравноценное стачивание верхнего и нижнего резцов, появляющееся в какой-то период жизни особи, компенсируется изменением скоростей роста для сохранения неизменного соотношения общей длины верхнего и нижнего резцов.

Авторы признательны М.В. Мине и Э.М. Смирной за ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бадмаев Б.Б. Длиннохвостый суслик в условиях Западно-го Забайкалья. Новосибирск: Наука, 2007. 107 с.
- Клевезаль Г.А. Динамика роста резцов и суточные приросты на их поверхности у трех видов мелких грызунов // Зоол. журн. 2010. Т. 89. Вып. 3. С. 360–370.
- Клевезаль Г.А., Лобков В.А. Суточные приросты и “зона спячки” на поверхности резцов сусликов рода *Spermophilus* // Там же. 2008. Т. 87. Вып. 12. С. 1495–1503.
- Berkovitz B.K.B., Faulkes C.G. Eruption rates of the mandibular incisors of naked mole-rats (*Heterocephalus glaber*) // J. Zool. (L.) 2001. V. 255. P. 461–466.
- Berkovitz B.K.B., Thomas N.R. Unimpeded eruption in the root-resected lower incisor of the rat with a preliminary note on root transection // Arch. Oral. Biol. 1969. V. 14. P. 771–780.
- Burn-Murdoch R.A. The effect of the consistency of the diet on eruption rates and lengths of incisor teeth in rats // Ibid. 1993. V. 38. P. 699–706.
- Burn-Murdoch R.A. The length and eruption rates of incisor teeth in rats after one or more of them had been unimpeded // Eur. J. Orthodontics. 1999. V. 21. P. 49–56.
- Goodwin H.T., Ryckman E.M. Lower incisors of prairie dogs (*Cynomys*) as biorecorders of hibernation and season of death // J. Mammal. 2006. V. 87. P. 1002–1012.
- Goodwin H.T., Michener G.R., Gonzalez D. et al. Hibernation is recorded in lower incisors of recent and fossil ground squirrels (*Spermophilus*) // Ibid. 2005. V. 86. P. 323–332.
- Klevezal G.A., Pucek M., Sukhovskaja L.I. Incisor growth in voles // Acta Theriol. 1990. V. 35. P. 331–344.
- Law K.T., Lee C.K., King N.M. et al. The relationship between eruption and length of mandibular incisors in young rats // Med. Sci. Monit. 2003. V. 9. P. 47–53.
- Michaeli Y., Weinreb M.M. Role of attrition in the physiology of the rat incisor. III. Prevention of attrition and occlusal contact in the non articulating incisor // J. Dent. Res. 1968. V. 47. P. 633–640.
- Michaeli Y., Weinreb M.M., Zajicek G. Role of attrition and occlusal contact in the physiology of the rat incisor. VIII. Tooth length and occlusal plane as regulating factors of eruption and attrition rates // Ibid. 1974. V. 53. P. 1215–1218.
- Miller R.S. Rate of incisor growth in the mountain pocket gopher // J. Mammal. 1958. V. 39. P. 380–385.
- Ness A.R. Movement and forces in tooth eruption // Adv. Oral. Biol. 1964. V. 1. P. 33–75.
- Radtke G., Pilz M.E. Untersuchungen zum Nagezanwachstum von Laboratoriumssaugern // Stomatol. DDR. 1982. Bd. 32. S. 206–211.
- Rinaldi C. A new technique for assessing the incremental growth of rodent incisors // Proc. 10th International Symposium on Dental Morphology. Berlin: “M” Marketing-Services, 1995. P. 190–194.
- Rinaldi C. A record of hibernation in the incisor teeth of recent and fossil marmots (*Marmota flaviventris*) // Proc. 11th International Symposium on Dental Morphology. Oulu, Finland: Oulu Univ. Press, 1999. P. 112–119.
- Sarnat B.G., Hook W.E. Effect of hibernation on tooth development // Anat. Rec. 1942. V. 83. P. 471–491.
- Shadle A.R., Wagner L.G., Jacobs T. The extrusive growth and attrition of the incisors in albino and hybrid *Rattus norvegicus* (Erxleben) // Ibid. 1936. V. 64. P. 321–325.
- Shadle A.R., Valvo N.I., Eckhart K.M. The extrusive growth and attrition of the incisor teeth of *Cavia cobaya* // Ibid. 1938. V. 71. P. 497–502.
- Shadle A.R., Ploss W.R., Marks E.M. The extrusive growth and attrition of the incisor teeth of *Erethizon dorsatum* // Ibid. 1944. V. 90. P. 337–341.
- Shadle A.R., Bolton W., Garona B. et al. The extrusive growth and attrition of the incisors in *Cynomys L. ludovicianus* (Ord) // Ibid. 1945. V. 93. P. 349–353.
- Smith C.E., Warshawsky H. Radiographic determination of the length of maxillary and mandibular incisors in rats // J. Dent. Res. 1973. V. 52. P. 1234–1237.
- Smith C.E., Warshawsky H. Movement of entire cell population during renewal of the rat incisor as shown by radiography after labeling with ³H-thymidine. The concept of a continuously differentiating cross-sectional segment // Am. J. Anat. 1976. V. 145. P. 225–260.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. San Francisco: W.H. Freeman & Co., 1981. 859 p.
- Taylor A.C., Butcher E.O. The regulation of eruption rate in the incisor teeth of the white rat // J. Exp. Zool. 1951. V. 117. P. 165–188.
- Wang X.-P., Suomalainen M., Thesleff I. Regulation of the continuous growth of the mouse incisor by epithelial-mesenchymal interactions // Eur. Cells Mater. 2007. V. 14. Suppl. 2. P. 21.
- Weinreb M.M., Assif D., Michaeli Y. Role of attrition in the physiology of the rat incisor. I. The relative value of different components of attrition and their effect on eruption // J. Dent. Res. 1967. V. 46. P. 527–531.
- Wise G.E., Frazier-Bowers S., D’Souza R.N. Cellular, molecular, and genetic determinants of tooth eruption // Crit. Rev. Oral. Biol. Med. 2002. V. 13. P. 323–335.
- Zuri I., Kaffe I., Dayan D. et al. Incisor adaptation to fossorial life in the blind mole rat, *Spalax ehrenbergi* // J. Mammal. 1999. V. 80. P. 734–741.

Disproportionate Eruption of Maxillary and Mandibular Incisors in The Long-Tailed Ground Squirrel

G. A. Klevezal^a and E. G. Potapova^b

^a *Kol'tsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences,
26 ul. Vavilova, Moscow, 119334 Russia
e-mail: klevezal@bk.ru*

^b *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
33 Leninskiy prospekt, Moscow, 119071 Russia
e-mail: lena-potapova@yandex.ru*

Abstract—The surface of the maxillary and mandibular incisors of *Spermophilus undulatus* long-tailed ground squirrels, including those born in the current year and those that have hibernated (trapped one month or later after hibernation) is studied. The presence of daily growth on the incisors' surface allows the evaluation of their eruption rate; a specific change in the character of the incisors' eruption corresponds to winter hibernation (hibernation zone), which serves as the time mark. Correlation between the eruption rates of the maxillary and mandibular incisors typical for rodents is found in yearlings and some animals after hibernation. The eruption rate of the mandibular incisors is higher than the eruption rate of the maxillary incisors and can be taken as proportional to their length. In individuals that have hibernated and show proportional eruption of the incisors, the proportion of the total length of the incisor formed before and after hibernation is equal for the maxillary and mandibular incisors. In the individuals that have hibernated and show the correlation of the total length of the maxillary and mandibular incisors typical for rodents, the eruption rate of the mandibular incisor is equal to or less than the eruption rate of the maxillary incisor and the proportion of the incisor formed before hibernation is greater in the mandibular incisor than in the maxillary. This disproportionate pattern of incisor eruption is not typical for rodents and is a result of unequal grinding of the maxillary and mandibular incisors, which ultimately results in the normal ratio of the total length of the maxillary and mandibular incisors.

Key words: *Spermophilus undulatus*, eruption of incisors