

В. Демешкант¹, Е. Сливинская²

¹Университет естественных наук

г. Вроцлав, 51630 Польша

e-mail: vitalii.demeshkant@upwr.edu.pl

²Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины

ул. Б. Хмельницкого, 15, м. Киев, 01030 Украина

e-mail: horsecez@gmail.com

<https://doi.org/10.53904/1682-2374/2019-21/39>

ОСОБЕННОСТИ ЭМАЛИ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ЛОШАДИ ПРЖЕВАЛЬСКОГО *EQUUS FERRUS PRZEWALSKII* POLJAKOV, 1881 ЧЕРНОБЫЛЬСКОЙ ЗОНЫ КАК ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ

Лошадь Пржевальского, Чернобыль, ультраструктура эмали зубов

ОСОБЛИВОСТІ ЕМАЛІ КОРІННИХ ЗУБІВ КОНЕЙ ПРЖЕВАЛЬСЬКОГО *EQUUS FERRUS PRZEWALSKII* POLJAKOV, 1881 ЧОРНОБИЛЬСЬКОЇ ЗОНИ ЯК ФУНКЦІОНАЛЬНОЇ СТРУКТУРИ. В. Демешкант, К. Слівінська. – В роботі представлені результати вивчення ультраструктури емали корінних зубів коней Пржевальського в Чернобыльській зоні. Вперше охарактеризовані особливості її шаруватої структури як основи виділених типів емали у відповідності до їх функціональності. Відмічена присутність найбільш складної і твердої HSB-uniserial структури, що може бути пов'язано з характером живлення тварин.

ОСОБЕННОСТИ ЭМАЛИ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ЛОШАДИ ПРЖЕВАЛЬСКОГО *EQUUS FERRUS PRZEWALSKII* POLJAKOV, 1881 ЧЕРНОБЫЛЬСКОЙ ЗОНЫ КАК ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ. В. Демешкант, Е. Сливинская. – В работе представлены результаты изучения ультраструктуры эмали коренных зубов лошади Пржевальского в Чернобыльской зоне. Впервые охарактеризованы особенности ее слоистой структуры как основы выделенных типов эмали в соответствии с их функциональностью. Отмечено присутствие наиболее сложной и твердой HSB-uniserial структуры, что может быть связано с характером питания животных.

FEATURES OF THE ENAMEL OF MOLAR TEETH IN PRZEWALSKI'S HORSES *EQUUS FERRUS PRZEWALSKII* POLJAKOV, 1881 OF CHERNOBYL EXCLUSION ZONE AS A FUNCTIONAL STRUCTURE. V. Demeshkant, K. Slivinska. – The results of the study of the ultrastructure of the enamel of the molar teeth in Przewalski's horses in the Chornobyl zone were presented. For the first time, the features of its layered structure as the basis of the selected types of enamel in accordance with their functionality are characterized. The presence of the most complex and solid HSB-uniserial structure is observed, which may be related to the nature of the feeding of animals.

Вступлення

Со времени открытия и описания в горах Средней Азии нового для науки вида *Equus ferrus przewalskii* Poljakov, 1881 прошло 140 лет. Однако вопросы, связанные с таксономическим статусом, родственными и филогенетическими отношениями, местом в систематике данного вида Equidae и другие остаются предметом научных дискуссий (Ishida et al., 1995; Orlando et al., 2013; Sarkissian et al., 2015). Интродукция лошади Пржевальского с юга Украины в Полесье в сравнительно недавнее время сопровождалась изменением экологических условий существования вида, следовательно, несколько иными поведенческими и пищевыми адаптациями, существенно не затрагивая корреляционно связанные между собой морфологические признаки. При этом основы эволюционной и функциональной морфологии Владимира Ковалевского всегда были и остаются приоритетом в проведении таких исследований и экспериментов (Кузьмина, 1997; Deng Tao, 2006; Pasicka et al., 2014). На сегодня активно продолжается изучение лошади Пржевальского, включая исследования морфологии, физиологии, биологии, палеонтологии, молекулярной генетики и др. Особый интерес в перспективе представляет вольная популяция данного вида в Зоне отчуждения и безусловного (обязательного) отселения

Чернобыльской атомной электростанции (далее Чернобыльская зона), в частности познание адаптационно-морфологических аспектов и экосистемной значимости нового вида в функционировании и эволюции возрождающихся биоценозов. Лошади Пржевальского в Чернобыльскую зону были завезены из Биосферного заповедника "Аскания-Нова" в 1998 и 1999 годах (28 особей). С этого времени часть из них (2 жеребца, 15 кобыл) стали основателями свободноживущей популяции в условиях Полесья. Животные хорошо приспособились к свободному обитанию, успешно размножаются, имеют хорошее физическое состояние, несмотря на достаточно высокие показатели зараженности желудочно-кишечными паразитами (Slivinska, Dvojnos, Borowskiy, 2007; Slivinska, Yasynetska, Klich, 2017). По результатам последних опубликованных учетов зарегистрировано около 130 особей, сформировавших отдельные табуны. До настоящего времени собраны научно обоснованные данные об адаптации вида, по освоению территории, поведению, воспроизводительной способности, влиянию на биоценозы и состояние паразитологической ситуации (Слівінська, 2004; Zvegintsova, Zharkikh, Yasynetska, 2008; Zharkikh, Yasynetska, Zvegintsova, 2009; Дерябина, 2013; Ясинецкая, Звегинцова, 2013; Ясинецкая, 2014, 2017).

Для решения поставленных задач авторами, наряду с традиционными, в качестве дополнительного метода внутривидовой характеристики был апробирован и такой показатель как ультраструктура эмали зубов. Известно, что структура эмали находится в тесной взаимосвязи с функцией, следовательно, и с условиями среды обитания и характером питания. Структура эмали эволюционировала параллельно с функцией и изменениями морфологии зубов, она подвергалась модификациям в онто- и филогенезе на фоне динамики климатических и экологических событий. Этот признак в ряде случаев дополнительно использовался в целях уточнения таксономии и систематики преимущественно мелких млекопитающих, установления родственных отношений между различными таксонами и построения филогенетических схем (Koenigswald, Sander, 1992, 1997).

Материал и методы исследований

Основное внимание в настоящем исследовании уделено ультраструктуре эмали предкоренных и коренных зубов, полученных от павших трех лошадей Пржевальского. Использована общепринятая методика изучения ультраструктуры эмали зубов, детально описанная в работе Wigharda von Koenigswalda (Koenigswald, 1980). Изучались преимущественно поперечные срезы эмали различных конидов коренных зубов (6 экз.). Исследования проводились в лабораториях остеологии и электронной микроскопии университета естественных наук во Вроцлаве (Польша) с применением электронного микроскопа LEO 435 VP фирмы LEO (Zeiss+Leica). Полученные данные эксперимента в форме компьютерных фотографий были детально проанализированы, описаны и представлены как результаты в настоящей работе. В работе использована известная типологизация эмали и обозначения основных ее структур (Kilic, Dixon, Kempson, 1997; Koenigswald, 1980).

Результаты и их обсуждение

Исследованиями многих авторов второй половины XX столетия установлено, что эмаль зубов имеет сложную слоистую ультраструктуру. Основу ее составляет сравнительно примитивный радиальный слой, а более прогрессивные – тангенциальный и ламеллярный – слои видоспецифичны и часто представлены изменчивыми типами (лемминговая эмаль, нерегулярная эмаль, модификации эмали HSB, PLEX и др.) (Koenigswald, Sander, 1997; Koenigswald, 1980; Rabiniak, Rekovets, Nowakowski, 2017). Структура каждого слоя состоит из кристаллических (hydroxapatit) призм, уложенных в различный способ на непризматической матрице IPM, которая также имеет мелко кристаллическую структуру. Особенности взаимного расположения призм и матрицы IPM свидетельствуют об уровнях эволюционной продвинутости слоев и эмали, о характере адаптаций и роли эмали как единой функциональной структуры. Это поз-

волило охарактеризовать структуру эмали у различных таксонов в тесной взаимосвязи с функцией зубов и обосновать ее значимость как морфологического признака (Rabiniak, Rekovets, Nowakowski, 2017). Кроме того, полученные данные послужили основанием типологизации структуры эмали у млекопитающих – три слоя (Koenigswald, 1980) и, в частности, у лошадей сем. Equidae – три типа радиальной эмали (Kilic, Dixon, Kempson, 1997).

Ультраструктура эмали является результатом адаптациогенеза зубов, направленного на совершенствование механизма перетирания растительной пищи в условиях устойчивой тенденции к аридизации климата в позднем кайнозое. Морфогенез эмали был направлен в сторону появления в эволюции все более сложной структуры – ламеллярной эмали или HSB multiserial с корреляционными изменениями, такими как гипсодонтность, появление цемента, развитие траков. Такое усложнение структуры зубов не всегда соответствует функциональной морфологии, как, например, у представителей трибы Lagurini (Rodentia), однако структура эмали всегда является видоспецифичным признаком. Она имеет, как и другие признаки, таксономические и эволюционные характеристики (Nowakowski et al., 2018).

Нашими исследованиями установлено, что ультраструктура эмали на поперечных срезах (шлифах) зубов и их слагающих структур конидов – однотипная, состоит из радиального слоя. Не отмечены отличия в структуре эмали коренных и предкоренных зубов, а эмаль резцов несколько отличается. В постэмбриогенезе постоянных зубов эмаль также существенно не отличается. То есть для лошади Пржевальского свойственна важная характеристика структуры эмали – ее относительная стабильность и незначительная индивидуальная изменчивость. Вероятно, это может быть свойственно также и другим видам лошадиных.

Установлено, что у вида *Equus przewalskii* эмаль коренных зубов структурально дифференцирована и состоит только из радиального слоя – R, который включает призматическую матрицу – IPM линейной или ячеистой структуры и кристаллические призмы – PE. Взаимное расположение кристаллов матрицы и призм послужило критерием для выделения трех (I, II, III) типов радиальной эмали у лошадей (Kilic, Dixon, Kempson, 1997).

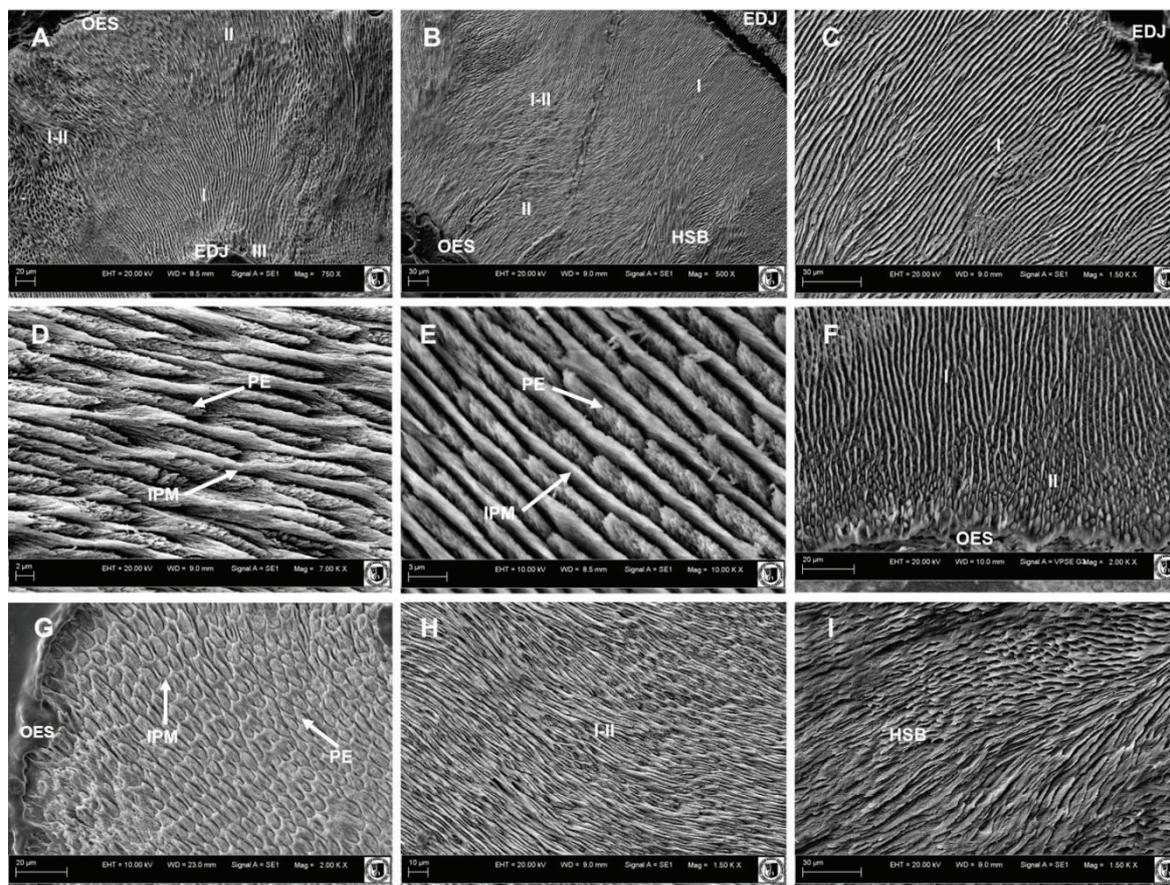
В редких случаях коренные зубы имеют весьма специфичный тип эмали – HSB (Hunter-Schreger-Band) вариации uniserial (Koenigswald, 2004), характерный для эмали резцов лошадей. Тип эмали HSB имеет волнообразный, а чаще сплетённый (decussation) характер укладки призм и IPM. Структурально он близко ламеллярной эмали млекопитающих (отсутствующей у лошадей), а эволюционно образован от более примитивного типа радиальной эмали, свойственного палеогеновым представителям отряда (Kilic, Dixon, Kempson, 1997). Слой HSB грубый и механически твердый, размещен в различных местах слоя эмали, а его структура изменчива – регулярна и не регулярна (Rabiniak, Rekovets, Nowakowski, 2017). У лошадиных такой тип свойственен эмали резцов.

Для радиальной эмали поперечного сечения зубов (параллельно их жевательной поверхности) почти по всему периметру эмали прослеживается три типа ее структуры. Возле границы EDJ всегда расположен первый (I) тип, занимающий до 30% общей толщины слоя эмали (рис. А, В, С, F). Для него характерно заметное развитие матрицы IPM линейчатой структуры и такое же развитие рядов призм, уложенных в продолговатые (рис. E) или линзовидные (рис. D) пучки. При этом структуры матрицы IPM расположены или прямолинейно (параллельно) от границы EDJ в сторону границы OES, или имеют дендрит подобные разветвления (рис. С, F).

Возле границы OES расположен второй (II) тип радиальной эмали с почти редуцированными структурами IPM и преобладанием пучков призм (рис. В, G). Он занимает до 40% общей толщины слоя эмали и хорошо развит в синклинальных петлях эмалевого слоя по периметру зуба или на эмали конидов (внутренняя часть жевательной поверхности зуба), составляя до 100% ее толщины.

В середине слоя эмали есть переходный (между первым и вторым – I–II) тип структуры эмали, имеющий волнообразный характер укладки призм и IPM (рис. А, В, H). Матрица IPM этого слоя, как правило, слабо развита, имеет форму вытянутых ячеек, заполненных призмами,

наклоненными в сторону OES. Пучки призм всегда линзовидной формы, но иногда подковоподобные, как у эмали второго типа (рис. G, H).



Ультраструктура эмали зубов P4 верхний (A, B, C, D, H, I) и P4 нижний (E, F, G) у лошадей Пржевальского с Чернобыльской зоны. I, II, III – типы радиальной эмали; I–II – переходной слой эмали; PE – призмы эмали; IPM – интерпризматическая матрица; HSB – эмаль типа HSB-uniserial; EDJ – граница: эмаль-дентин; OES – граница: эмаль-цемент.

Третий (III) тип эмали развит сравнительно слабо и всегда возле границы EDJ или OES, занимает он не более 10% общей толщины эмали и представлен спорадически и не регулярно по периметру эмали зуба (рис. A). Для этого типа свойственно сильное развитие матрицы IPM с выступающими в ней пучками округлых призм. Границы между описанными типами радиальной эмали всегда не четкие, размытые, плавно изменяющиеся, а иногда и вообще слабо видны.

Совсем отлична от предыдущих и очень редко выступающая на коренных зубах вида эмаль типа HSB – uniserial (рис. B, I). Она свойственна для резцов лошадей (Kilic, Dixon, Kempson, 1997) и не характерна для моляров и премоляров. Имеет характер сплетенных структур призм и матрицы IPM, размещенных поочередными полосами, и является наиболее твердой.

Сравнение эмали верхних и нижних коренных зубов вида не дало каких-либо существенных отличительных результатов ее ультраструктуры. Однако на верхних зубах призмы уложены в линзоподобные пачки, а на нижних – в удлиненные ленточные структуры. Описанная структура эмали у лошади Пржевальского отвечает основным характеристикам такой структуры радиальной эмали коренных зубов у Equidae, но отличается наличием переходного

(I–II) слоя волнообразной структуры, слабым присутствием эмали третьего типа (III), а также спорадическим появлением эмали типа HSB на коренных зубах.

Линейное размещение эмалевых структур (призм и матрицы IPM) в слое эмали всегда почти перпендикулярно к границам EDJ и OES, а сами призмы всегда наклонены в сторону OES (рис. G) и угол наклона увеличивается при приближении к этой границе. В этом и в самой структуре эмали следует рассматривать ее функциональность – более эффективное пережевывание растительной пищи в условиях дикой природы и противостояние к быстрому стиранию эмали. Последнее связано с появлением структур ламеллярной эмали (HSB-uniserial), несколько волнообразным IPM и тенденцией к ее редукции (II тип), а также плотным уложением призм в пучках. Так можно очертить основные тенденции в эволюции эмали этого вида, а также при ее изучении в перспективе у других морфологически близких форм (тарпан, коник польский, лошади времени их одомашнивания и др.).

Выводы

Эколого-адаптационные характеристики лошади Пржевальского в Чернобыльской зоне весьма положительны, что свидетельствует об оптимальных условиях обитания данного вида на Полесье. Наиболее функциональные органы – зубы и их эмаль – отражают оптимальность этих характеристик, что подтверждено проведенными исследованиями.

- Дерябина Т. Г. Лошадь Пржевальского (*Equus przewalskii* Poljakov): результаты наблюдений за инвазивным видом. *Экосистемы и радиация: аспекты существования и развития* : сб. науч. тр., посв. 25-летию Полесского государственного радиационно-экологического заповедника / под общ. ред. Ю. И. Бондаря. Минск : БОРБИЦ РНИУП "Институт радиологии", 2013. С. 301–308.
- Кузьмина И. Е. Лошади Северной Евразии от плиоцена до современности. *Тр. Зоол. ин-та РАН*. 1997. Т. 273. 223 с.
- Слівінська К. А. Кінь Пржевальського (*Equus przewalskii* Poljakov, 1881) в умовах Чорнобильської зони відчуження (еколого-паразитичний аналіз) : автореф. дис... канд. біол. наук : 03.33.08 / НАН України; Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена. Київ, 2004. 20 с.
- Ясинецкая Н. И., Звегинцова Н. С. Структура и современное состояние популяции лошади Пржевальского в зоне ЧАЭС. *Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова"*. 2013. Т. 15. С. 203–211.
- Ясинецкая Н. И. Результаты интродукции лошади Пржевальского в Украине : 15 лет в зоне Чернобыльской АЭС. *Млекопитающие Северной Евразии: жизнь в северных широтах* : мат-лы Междунар. научн. конф. (6–10 апреля 2014 г., Сургут). Сургут : ИЦ СурГУ, 2014. С. 267.
- Deng Tao. The Fossils of the Przewalski's horse and the climatic variations of the Late Pleistocene in China. *Eguids in Time and Space* / eds. Marian Mashkour. Oxford : Oxbow Books, 2006. P. 12–19.
- Zharkikh T. L., Yasynetska N. I., Zvegintsova N. S. Ten years of development of the Przewalski horse population in the Chernobyl Exclusion Zone. *Equus*. 2009. P. 139–156.
- Zvegintsova N. S., Zharkikh T. L., Yasynetska N. I. Dynamics of Infection with Strongylidae of the Przewalski Horse *Equus przewalskii* Population in the Chernobyl Exclusion Zone. *Vestnik zoologii*. 2008. Vol. 42, № 5. P. 455–460.
- Ishida, N., Oyunsuren, T., Mashima, S., Mukoyama, H., Saitou, N. Mitochondrial DNA sequences of various species of the genus *Equus* with special reference to the phylogenetic relationship between *Przewalskii's* wild horse and domestic horse. *J. Mol. Evol.* 1995. Vol. 41. P. 180–188.
- Koenigswald W. von. Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). *Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges.* 1980, B. 539. P. 1–129.
- Koenigswald W. von, Fejfar O., Tchernov E. Revision einigen alt – und mittelpleistozaner Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem ostlichen Mittelmeergebiet (Ubeidiya, Jerusalem und Kalymnos – Xi). *N. Jb. Geol. Palaont. Abh.* 1992. Vol. 184. N 1. P. 1–23.
- Koenigswald W., Sander M. Glossary of terms used for enamel microstructures. *Tooth enamel microstructure* / eds. W. v. Koenigswald, P. M. Sander. Balkema, Rotterdam, 1997. P. 267–280.
- Koenigswald W. The three basic types of schmelzmuster in fossil and extant rodent molars and their distribution among rodent clades. *Palaeontographica Abteilung A*. 2004. P. 95–132.

- Kilic S., Dixon P., Kempson S. A light microscopic and ultrastructural examination of calcified dental tissues of horses: 2. Ultrastructural enamel findings. *Equine Veterinary Journal*. 1997. Vol. 29 (3). P. 198–205.
- Nowakowski D., Rekovets L., Kovalchuk O., Pawlin E., Demeshkant V. Enamel ultrastructure of molars in *Anomalomys gaillardi* and some spalacid taxa (Rodentia, Mammalia). *Palaeontologia Electronica*. 2018. 21.2.18A. P. 1–5.
- Orlando, L., Ginolhac, A., Zhang, G., Froese, D., Albrechtsen, A., Stiller, M., Schubert, M., Cappellini, E., Petersen, B., Moltke, I. et al. Recalibrating Equus evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse. *Nature*. 2013. Vol. 499. P. 74–78.
- Pasicka E., Chroszcz A., Tarnawski K., Janeczek M. Characteristics of Maxillary Cheek Teeth in Horses *Equus przewalski* F. caballus (Linnaeus, 1758) from Early Medieval Excavations in Poland. *Global Veterinaria*. 2014. Vol. 12 (3). P. 336–344.
- Rabiniak E., Rekovets L., Nowakowski D. Dental enamel ultrastructure in *Ochotona* and *Prolagus* (Mammalia: Lagomorpha: Ochotonidae) from three late Miocene localities in Ukraine. *Palaeontologia Electronica*. 2017. 20.3.46A. P. 1–12.
- Sarkissian C., Ermini L., Schubert M., Yang M., Librado P. et al. Evolutionary Genomics and Conservation of the Endangered Przewalski's Horse. *Current biology*. 2015. Vol. 25, Issue 19. P. 2577–2583.
- Slivinska K., Dvojnok G., Borowskiy A. The role of the Przewalski horse in the renaturalization of the Chernobyl Exclusion Zone, Ukraine. The Future for Working Equines / eds. R. A. Pearson, C. J. Muir, M. Farrow. *The Fifth International Colloquium on Working Equines*. Proceedings. 2007. P. 296–299.
- Slivinska K., Yasynetska N., Klich D. Przewalski's Wild Horses and Their 18th Years Management in the Chernobyl Exclusion Zone, Ukraine. *Proceeding of the International Symposium Ecology*. (May, 11–13, 2017. Kayseri, Turkey : Ercyes Univer., 2017). P. 90–98.

Рекомендує до друку
Н.І. Ясинецька