

УДК 59.08:591.139:599.536

**КОСТЬ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ АЗОВКИ (*PHOCOENA PHOCOENA*  
*RELICTA* ABEL, 1905) КАК РЕГИСТРИРУЮЩАЯ СТРУКТУРА**

*Гольдин П. Е.*

**Введение**

Свойства костной ткани как регистрирующей структуры используются при исследовании биологии многих видов млекопитающих. Прежде всего регистрирующие структуры позволяют определить индивидуальный возраст особей благодаря формированию ростовых слоев годичной природы [1; 2]. В этом смысле периостальная зона компактного вещества костей нижней челюсти (мандибулы) считается одной из универсальных и перспективных для изучения структур в скелете. Исследования нижней челюсти зубатых китов как регистрирующей структуры проводятся с 1960-го года. Опубликованы работы по кашалоту *Physeter catodon* Linnaeus, 1758 [3; 4; 5], обыкновенному дельфину *Delphinus delphis* Linnaeus, 1758 [2; 6; 7; 8], белухе *Delphinapteras leucas* (Pallas, 1776) [9], нарвалу *Monodon monoceros* Linnaeus, 1758 [10], морской свинье *Phocoena phocoena* (Linnaeus, 1758) [11; 12]. Однако при сравнении количественных показателей слоистости дентина – регистрирующей структуры, на сегодняшний день повсеместно используемой в исследованиях зубатых китов, и костей нижней челюсти обнаружилось несоответствие. Так, С. Е. Клейненберг и Г. А. Клевезаль [6], а позже Клевезаль [2] показали, что у обыкновенного дельфина число линий склеивания (ЛС) и соответственно ростовых слоев (РС) в мандибуле приблизительно в два раза меньше количества комплексов ростовых слоев (КРС) в дентине. В то же время В. де Буффрениль (V. de Buffrenil) и А. Колле (A. Collet) [8] указывают для этого вида, что число ЛС в мандибуле равно числу КРС в дентине до 10 лет, а затем превышает его. В отношении морской свиньи де Буффрениль [11] отметил, что число ЛС в кости равно числу КРС в дентине до 7 лет, а затем формирование слоев в дентине прекращается и, таким образом, именно по слоям в мандибуле можно определить возраст животного. П. Уоттс (P. Watts) и Д. Гаскин (D. Gaskin) [12], напротив, делают вывод, что ЛС в мандибуле зачастую раздваиваются, их общее число приблизительно вдвое превышает число КРС в дентине, и слои в мандибуле непригодны для определения возраста. Это мнение закрепилось в науке, и в течение последних десяти лет изучение ростовых слоев в мандибуле зубатых китов не велось.

Цель данной работы – изучить характер отложения ростовых слоев в нижней челюсти подвида морской свиньи – азовки (*Phocoena phocoena relicta* Abel, 1905) и оценить перспективы использования этой регистрирующей структуры в практике зоологических исследований.

### Материал и методы

Исследованы кости нижней челюсти 27 азовок, найденных мертвыми на крымском побережье Азовского моря в 2000 – 2002 годах. Возраст особей определяли по количеству комплексов ростовых слоев (КРС) в дентине по срезам, окрашенным гематоксилином Эрлиха или Майера [2; 13; 14]. В выборке присутствовали особи возрастом 0 – 12 лет. Образцы кости, взятые в задней части зубного ряда (рис. 1; участок 1) или в челюстной ветви (рис. 1; участок 2), декальцинировали в 5% - й азотной кислоте и делали на санном микротоме с замораживающим столиком поперечные срезы толщиной 40 мкм. У 9 особей возрастом 1; 2; 3; 3,5; 4; 6; 7; 8; 9 лет поперечными линиями на кости отмечали сегменты длиной 1 см, декальцинировали кость целиком и делали поперечные срезы в каждом сегменте – аналогично эксперименту с одним животным, проведенному де Буффренилем [11]. Срезы окрашивали гематоксилином Эрлиха или Майера и заключали в глицерин.

Помимо этого, у 64 особей были взяты 5 промеров нижней челюсти (см. подписи к рис. 1). В случаях наличия обеих костей мандибулы при расчете использовались средние значения промеров.

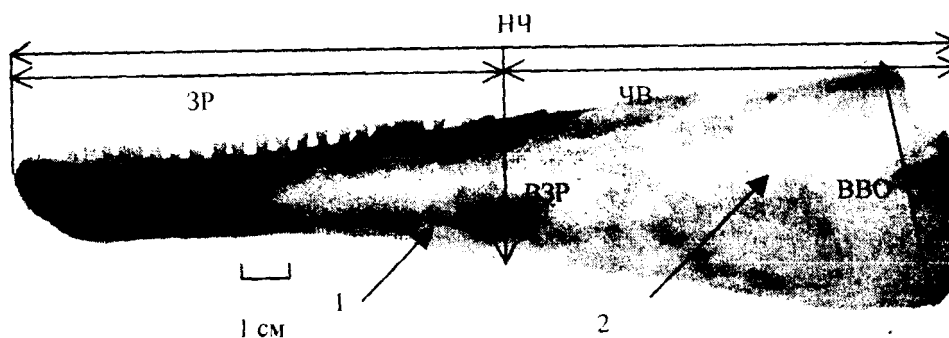


Рис. 1. Кость нижней челюсти азовки (левая).

1 – участок, исследованный де Буффренилем и Уоттсом и Гаскином;

2 – участок, предлагаемый автором для использования при определении возраста.  
 Промеры: НЧ – длина нижней челюсти, ЗР – длина зубного ряда, ЧВ – длина челюстной ветви, ВВО – высота челюстной ветви в районе венечного отростка (максимальное значение), ВЗР – высота нижней челюсти в конце зубного ряда.

### Результаты и их обсуждение

Линейные размеры нижней челюсти азовки и ее частей характеризуются отрицательной аллометрией. Коэффициенты аллометрии ( $b$  в уравнении  $y=a*x^b$ ) всех измеренных показателей по отношению к общей длине тела меньше 1 и составляют 0,62 – 0,81, в том числе общая длина мандибулы – 0,66.

Периостальная зона хорошо выражена на всех участках нижней челюсти, на которых развивается компактное вещество. Ширина периостальной зоны значительно увеличивается с возрастом за счет образования новых ростовых слоев (рис. 2): в возрасте 1 года она не превышает 150 – 200 мкм, а у животных возрастом 9 – 12 лет достигает 350 – 500 мкм в начале челюстной ветви. Ширина периостальной зоны варьирует на протяжении кости – она постепенно нарастает от переднего конца зубного ряда и достигает максимальной величины к концу зубного ряда и в начале челюстной ветви, а затем несколько снижается. При этом в нижней части мандибулы периостальная зона шире, чем в верхней, на 10 – 50%. Эта разница особенно явно проявляется у старых животных. Плотная ткань в периостальной зоне начинает откладываться уже на самых ранних этапах постэмбрионального периода, и у сеголетков в конце лета ширина слоя плотной ткани превышает 50 мкм.

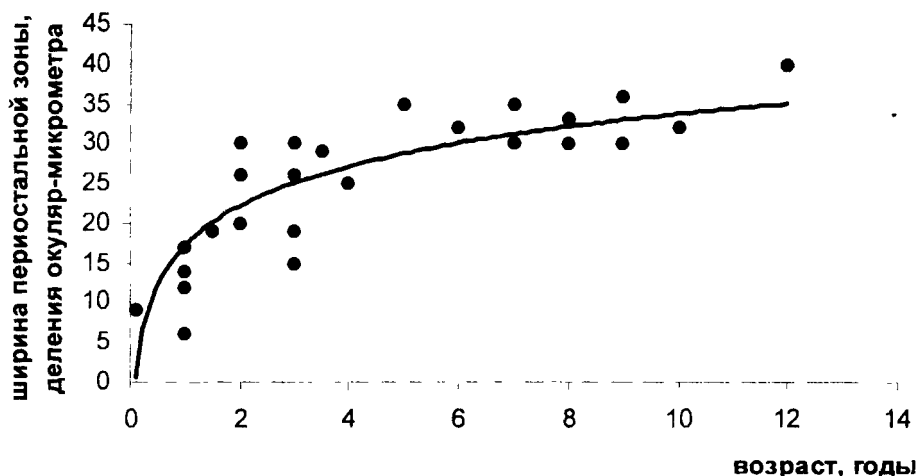


Рис. 2. Зависимость максимальной ширины периостальной зоны мандибулы от возраста азовок.

Ростовые слои, разделенные линиями склеивания, обнаружены в периостальной зоне во всех участках нижней челюсти, кроме первых 1 – 2 см от начала зубного ряда (последнее связано со слабым развитием компакты на этом участке). Линии склеивания контрастные, интенсивно окрашенные, их толщина достигает 3 – 5 мкм. Ростовые слои хорошо видны и в язычной, и в щечной стенке челюсти, однако в передней части

и в середине зубного ряда периостальная зона шире, слои более контрастны в язычной стенке, а в конце зубного ряда и начале челюстной ветви – в щечной.

Число сформированных ростовых слоев за некоторыми исключениями соответствует числу КРС в дентине (рис. 3). Первая линия склеивания становится различима сравнительно поздно, на втором году жизни. У годовиков, погибших в июне и июле, у которых в дентине уже был сформирован основной элемент, линий склеивания в мандибуле не было найдено. Первая ЛС была обнаружена у животного возрастом чуть более 1 года, погибшего в конце сентября. У особей возрастом два года уже полностью сформированы два ростовых слоя шириной около 80 – 150 мкм. У особей возрастом три года могут быть видны два или три ростовых слоя; у двух особей ростовых слоев обнаружить не удалось, а периостальная зона была представлена плотным бесструктурным веществом. Возможно, ростовые слои у этих особей были очень слабо контрастны – подобное явление известно и у других видов [2], а мы наблюдали его и в *bulla tumpurani* азовки [15]. У более старых особей число ростовых слоев в кости было равно числу КРС в дентине за исключением участков, подвергшихся резорбции.

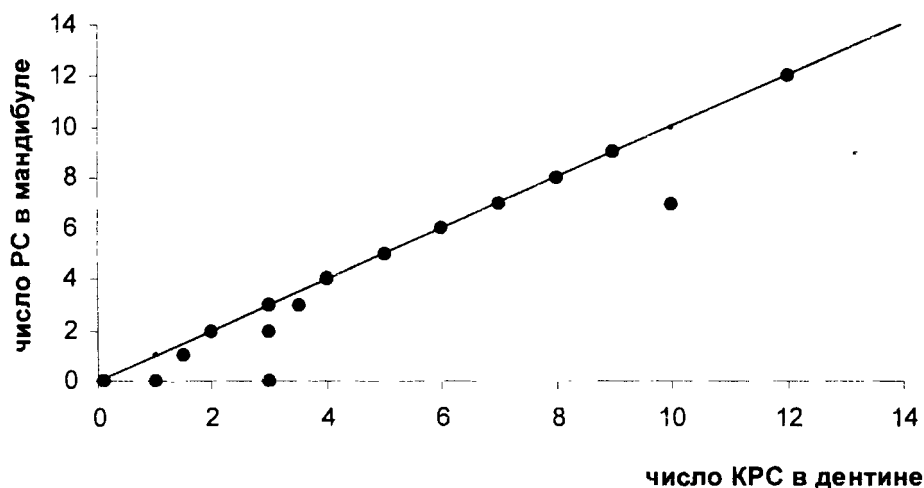
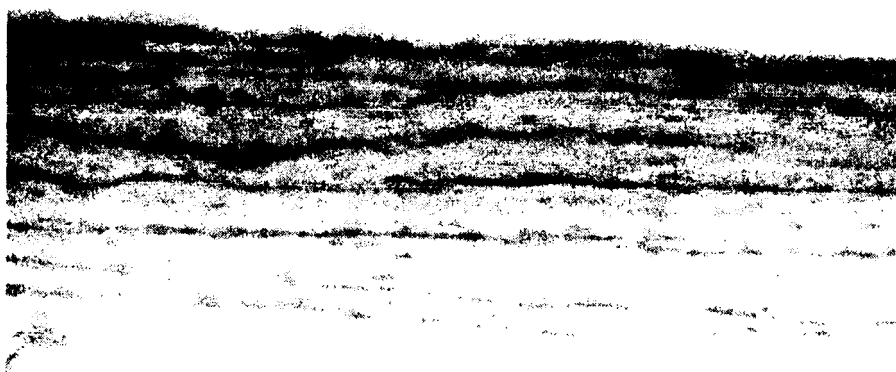


Рис. 3. Соотношение числа ростовых слоев в дентине и мандибуле.

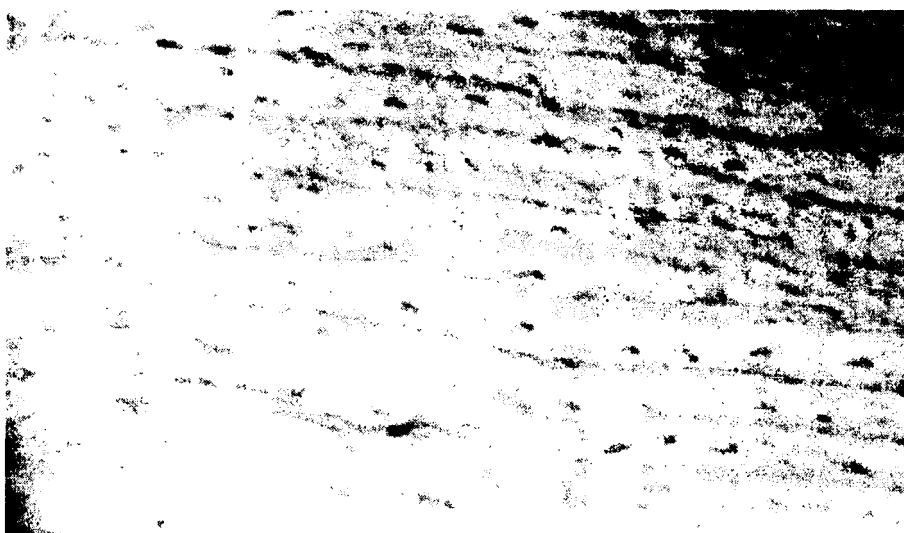
Ростовой слой имеет сложную структуру (рис. 4). У всех особей в ростовом слое наблюдаются двойные линии склеивания, как и у *Delphinus delphis* [2, с. 179]. Это хорошо заметно в широких первых слоях, где расстояние между линиями одного ростового слоя в несколько раз меньше, чем между линиями разных ростовых слоев. Двойные линии могут формироваться во всех или некоторых ростовых слоях данной особи. У одного животного возрастом 6 лет двойные ЛС были видны в первом, третьем

и четвертом слоях. У другого животного возрастом 9 лет двойные ЛС были найдены в первых шести ростовых слоях.

Ростовые слои с двойными линиями склеивания на различных участках челюсти могут выглядеть по-разному. Две ЛС одного ростового слоя могут сходиться в одну линию. В работе Уоттса и Гаскина [12] это явление названо “разветвлением” (bifurcation), хотя точнее было бы говорить о “слиянии”. Иногда на протяжении



*Рис. 4. Ростовые слои в челюстной ветви мандибулы 9-летней азовки (показаны начиная с четвертого). Видны двойные линии склеивания и “слияние” линий в одном из слоев. Увеличение 26х.*



*Рис. 5. Ростовые слои в конце зубного ряда мандибулы 7-летней азовки (фрагмент). Увеличение 56х.*

поперечного среза эти линии то “сливаются”, то “разветвляются” по несколько раз.

В некоторых случаях две ЛС разветвляются на пучок более тонких линий. При этом “слияние” двойных линий чаще наблюдается в челюстной ветви и в верхней части челюсти. Поэтому у одного и того же животного в челюстной ветви может наблюдаться меньше ЛС, чем в области зубного ряда, но число и ширина ростовых слоев при этом будут те же. В нижней части челюсти в конце зубного ряда, напротив, число видимых ЛС в одном ростовом слое – не менее двух, расстояния между всеми ЛС оказываются приблизительно равными, и часто становится невозможным определить границы ростовых слоев. Общее число ЛС у взрослых животных при этом оказывается весьма большим, и оно не менее чем вдвое превышает число КРС в дентине (рис. 5). Именно с подобными участками в нижней части челюсти в конце зубного ряда работало большинство исследователей морских млекопитающих, в том числе де Буффрениль [11] и Уоттс и Гаскин [12].

“Слияние” двойных линий склеивания наблюдалось у всех особей, за исключением одной, в первых двух ростовых слоях на разных участках челюсти. Двойная ЛС практически всегда сохранялась в третьем и четвертом слоях.

Таким образом, следует говорить о формировании комплексов ростовых слоев (КРС) в периостальной зоне нижней челюсти, аналогичных КРС в дентине и имеющих годовичную природу. КРС может быть выражен одной или несколькими линиями склеивания.

Ширина ростовых слоев, образующихся в разные годы жизни, закономерно снижается с возрастом, как и в дентине китообразных (рис. 6). Первые два КРС значительно шире последующих, причем ширина второго слоя не меньше, а иногда и несколько больше первого.

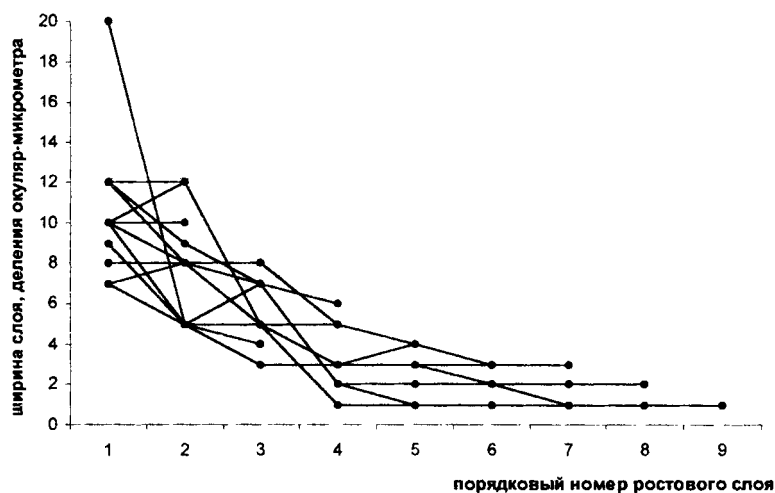


Рис. 6. Изменение ширины ростовых слоев в мандибуле с возрастом.

Резорбция первых слоев выражена слабо, обычно затрагивает не более двух КРС и проявляется только на отдельных участках – в частности, в верхней части челюсти в конце зубного ряда. Ее следы хорошо заметны, поскольку первые два ростовых слоя отличаются большой шириной. Иногда резорбция проявляется на небольших участках и в периферических слоях (рис. 7). В одном случае у 7-летнего животного была зафиксирована резорбция трех периферических ростовых слоев непосредственно за концом зубного ряда, причем на других участках этого же среза резорбции не было.

У особей возрастом более 4 лет в челюстной ветви и в конце зубного ряда видны узкие ростовые слои в эндостальной зоне (см. тж. [12]). Как правило, их меньше, чем КРС в периостальной зоне и в дентине. В нескольких случаях было отмечено образование двойных ЛС в этих ростовых слоях. Ширина эндостальной зоны не превышает 150 мкм.

Таким образом, число комплексов ростовых слоев в периостальной зоне мандибулы у азовки (и, вероятно, у обыкновенной морской свиньи в целом), как правило, равно числу КРС в дентине. Случаи отклонений от этого равенства вследствие малого возраста или резорбции обычно легко выявляются. Это равенство принципиально отличает азовку от обыкновенного дельфина из Черного моря, у которого число КРС в мандибуле, вероятно, меньше, чем в дентине [2]. Благодаря этому становится возможным определение возраста азовки по ростовым слоям кости. Однако эта задача не сводится к простому подсчету линий склеивания, а требует выявления границ КРС. Для этого необходимо найти участок челюсти, в котором КРС пространственно разграничены, число их элементов сведено к минимуму, и при этом образование периферических слоев продолжается в течение всей жизни особи.

Исходя из описания ростовых слоев, можно заключить, что этим критериям в наибольшей степени удовлетворяет челюстная ветвь. При этом целесообразно



Рис. 7. Резорбция в периферической части периостальной зоны. Увеличение 26х.

использовать ее среднюю часть, в которой толщина кости максимальна (участок 2 на рис. 1).

При определении возраста азовки желательнее получать максимальное число срезов, чтобы учесть возможные последствия резорбции и различия в четкости слоев на разных участках. Для приготовления препаратов следует по возможности брать всю заднюю половину мандибулы и производить поперечные срезы через всю челюсть. При такой процедуре метод становится более трудоемким, но его надежность увеличивается. Определение возраста по слоям в дентине, несомненно, остается более простым и точным методом, однако использование мандибулы может служить при этом важным и вполне достоверным дополнительным критерием, а при исследовании неполных останков – и основным методом работы.

### **Выводы**

1. Ростовые слои образуются во всей нижней челюсти азовки, за исключением начала зубного ряда. Число сформированных ростовых слоев у животных возрастом более 1 года в общем соответствует числу ростовых слоев в дентине, то есть числу прожитых лет. Ростовый слой имеет сложную структуру, включающую одну или несколько линий склеивания. Характерно образование двойных линий склеивания. Таким образом, в течение одного года образуется комплекс ростовых слоев.

2. Для определения возраста особей наиболее целесообразно использовать челюстную ветвь. В этой части челюсти легче всего разграничить ростовые слои. Вероятно, расхождения во мнениях относительно перспектив определения возраста по слоям в мандибуле вызваны тем, что большинство исследователей работало с участком в конце зубного ряда, на котором интерпретация ростовых слоев весьма сложна.

3. Использование ростовых слоев мандибулы для определения возраста – метод, который допустимо применять в качестве дополнительного наряду с анализом дентина.

Автор выражает глубокую благодарность Г. А. Клевезаль (ИБР РАН, Москва) за методические консультации и рекомендации, Д. В. Маркову за помощь в полевых экскурсиях, С. А. Канищеву за организацию фотосъемки, М. В. Юрахно (ТНУ, Симферополь) за замечания к рукописи. Данная работа была частично поддержана стипендией Президента Украины для аспирантов вузов и грантом Общества морской маммалогии.

### **Список литературы**

1. Клевезаль Г. А., Клейненберг С. Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. – М.: Наука, 1967. – 142 с.
2. Клевезаль Г. А. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. – М.: Наука, 1988. – 288 с.



3. Laws R. M. Laminated structure of bones from some marine mammals // Nature (London). – 1960. – 187. – P. 338 – 339.
4. Nishiwaki M., Ohsumi S., Kasuya T. Age characteristics in the sperm whale mandible // Norsk. Hvalfangst.-Tid. – 1961. – 12. – P. 449 – 507.
5. Берзин А. А. Кашалот. – М.: Пищевая промышленность, 1971. – 367 с.
6. Клейненберг С. Е., Клевезаль Г. А. К методике определения возраста зубатых китообразных // Доклады АН СССР. – 1962. – Т. 145. – №2. – С. 460 – 462.
7. Gurevich V. S., Stewart B. S., Cornell L. H. The use of tetracycline in age determination of common dolphins, *Delphinus delphis* / Age determination of toothed whales and sirenians. Report of the International Whaling Commission (Special issue 3). – Cambridge: IWC, 1980. – P. 165 – 169.
8. de Buffrenil V., Collet A. Données méthodologiques sur l'emploi de la technique squelettochronologique chez le Dauphin commun (*Delphinus delphis* L.) // Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Paris. – 1983. – V. 5. – P. 269 – 285.
9. Brodie P. F. Mandibular layering in *Delphinapteras leucas* and age determination // Nature (London). – 1969. – 231. – P. 956 – 958.
10. Hay K. A. Age determination of the narwhal, *Monodon monoceros* L. / Age determination of toothed whales and sirenians. Report of the International Whaling Commission (Special issue 3). – Cambridge: IWC, 1980. – P. 119 – 132.
11. de Buffrenil V. Données préliminaires sur la presence de lignes d'arrêt de croissance périostiques dans la mandibule du marsouin commun, *Phocoena phocoena* (L.), et leur utilization comme indicateur de l'âge // Can. J. Zool. – 1982. – 60. – P. 2557 – 2567.
12. Watts P., Gaskin D. E. A comparison for the age determination techniques for the harbour porpoise // Can. J. Zool. – 1989. – 67. – P. 1832 – 1836.
13. Perrin W.F., Myrick A.C., Jr., eds. Growth of Odontocetes and Sirenians: problems in age determination. Report of the workshop / Age determination of toothed whales and sirenians. Report of the International Whaling Commission (Special issue 3). – Cambridge: IWC, 1980. – P. 1 – 50.
14. Bjørge A., Hohn A.A., Kvam T., Lockyer C., Schweder T., Aarefjord H. Report of the harbour porpoise age determination workshop, Oslo, 21-23 May 1990 / Biology of the phocoenids. Report of the International Whaling Commission (Special issue 16). – Cambridge: IWC, 1995. – P. 467 – 484.
15. Гольдин П. Е. Регистрирующие структуры bulla tympani морской свиньи *Phocoena phocoena relicta* Abel, 1905 (Cetacea, Phocoenidae) // Ученые записки ТНУ. Сер. Биология. – 2001. – Т. 14 (53). – №2. – С. 36 – 40.

Поступила в редакцию 5.03.2003 г.