

Биологический факультет Московского государственного
университета имени М.В. Ломоносова
Институт проблем экологии и эволюции
имени А.Н. Северцова РАН
Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН
Звенигородская биологическая станция имени С.Н. Скадовского
Биологического факультета МГУ

**Эволюционная и функциональная
морфология позвоночных**
**Evolutionary and Functional Morphology
of Vertebrates**



Материалы Всероссийской конференции и школы для
молодых ученых памяти Феликса Яновича Дзержинского

Materials of the Conference and Workshop dedicated
to Felix Yanovich Dzerzhinsky

Звенигородская биологическая станция МГУ,
28 сентября – 2 октября 2017 г.

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2017

УДК 597/599+567/569+59.002

ББК 28.66

Э15

Эволюционная и функциональная морфология позвоночных. Материалы Всероссийской конференции и школы для молодых ученых памяти Феликса Яновича Дзержинского. Москва: Т-во научных изданий КМК. 2017. 303 с., ил., портрет.

Редакторы: А.Б. Поповкина, Е.Г. Потапова, Н.В. Крюкова.

Сборник материалов Всероссийской конференции и школы «Эволюционная и функциональная морфология позвоночных» посвящен памяти Феликса Яновича Дзержинского (1937–2015) — заслуженного профессора Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, выдающегося морфолога, эволюциониста и преподавателя. Сборник включает 47 статей, посвященных актуальным проблемам современной морфологии позвоночных животных: морфологии, биомеханике и эволюции костно-мышечной системы; функциональной морфологии кожных покровов и их производных; сравнительной анатомии и эволюции внутренних органов; эволюционной морфологии нервной системы и органов чувств; эволюционной эмбриологии, эволюции онтогенезов и морфогенетических механизмов; эволюционной палеонтологии позвоночных. Сборник содержит как статьи, подготовленные по результатам оригинальных научных исследований, так и аннотации лекций по морфологии. Они будут интересны не только профессионалам, но и учащимся вузов.

Evolutionary and Functional Morphology of Vertebrates. Materials of the Conference and Workshop dedicated to Felix Yanovich Dzerzhinsky. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2017. 303 p., il., portrait.

Editors: A.B. Popovkina, E.G. Potapova, N.V. Kryukova.

Transactions of the scientific conference “Evolutionary and Functional Morphology of Vertebrates” dedicated to Felix Yanovich Dzerzhinsky (1937–2015), honored Professor of Lomonosov Moscow State University, eminent morphologist, evolutionist, and teacher. Forty-seven research papers and abstracts of academic lectures are focused on current problems of modern morphology of vertebrates: morphology, biomechanics, and evolution of the muscle-bone system; functional morphology of the integument and its derivatives; comparative anatomy and evolution of the inner organs (viscera); evolutionary morphology of the nervous system and sensory organs; evolutionary embryology; evolution of ontogenetic and morphogenetic mechanisms; and evolutionary paleontology of vertebrates. The collection of papers is of interest for both professionals and students.

*Публикация осуществлена при финансовой поддержке Российского
Фонда Фундаментальных Исследований, грант № 17-04-20494 Г*

*With financial support by Russian Foundation for Basic Research,
grant No. 17-04-20494 Г*

© Товарищество научных изданий
КМК, издание, 2017

ISBN 978-5-9500829-0-0

© Коллектив авторов, 2017

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Корзун Л.П., Калякин М.В., Герасимов К.Б.</i> Феликс Янович Дзержинский — Ученый и Учитель	9
Список публикаций Ф.Я. Дзержинского	12
<i>Авилова К.В.</i> Пространственная организация и строение концевого органа клюва птиц отряда гусеобразных (Anseriformes, Aves) <i>Avilova K.V.</i> The spatial organization and structure of the bill tip organ in waterfowl (Anseriformes, Aves)	21
<i>Агаджанян А.К., Попова Ю.В., Сычёва В.Б., Орлов В.Н.</i> Структура жевательной поверхности коренных зубов плиоценовой <i>Dryomys</i> sp. и современных лесных сонь, <i>Dryomys nitedula</i> (Pallas, 1779), бассейна Дона <i>Agadjanyan A.K., Popova Yu.V., Sycheva V.B., Orlov V.N.</i> The dental pattern of the Pliocene dormice <i>Dryomys</i> sp. and recent <i>Dryomys</i> <i>nitedula</i> (Pallas, 1779) from the Don River basin	27
<i>Бибиков Н.Г., Иорданская С.К.</i> Предполагаемые морфологические особенности нейронов новизны слухового центра среднего мозга лягушки <i>Bibikov N.G., Iordanskaia S.K.</i> Possible morphological features of novelty units in the midbrain auditory nuclei of the frog	32
<i>Буланов В.В.</i> Морфология зубной системы сеймуриаморфных амфибий (Tetrapoda, Anthracosauria) средней-поздней перми Восточной Европы <i>Bulanov V.V.</i> The morphology of dental system of middle-late Permian seymouriamorph amphibians (Tetrapoda, Anthracosauria) of Eastern Europe	38
<i>Васильева А.Б.</i> Особенности развития и морфологические адаптации личинок тропических лягушек (Amphibia: Anura) в связи с оофагией <i>Vassilieva A.B.</i> Developmental features and morphological adaptations of oophagous larvae in tropical frogs (Amphibia: Anura)	44
<i>Вершинин В.Л.</i> Сравнительный анализ спектров морфологических аномалий сеголеток четырех видов лягушек (Ranidae) <i>Vershinin V.L.</i> Comparative analysis of the variety of morphological anomalies in juveniles of four frog species (Ranidae)	52
<i>Виноградов А.А.</i> Попытка определения пола бескрылой гагарки (<i>Alca impennis</i> L.) по абрису клюва <i>Vinogradov A.A.</i> An attempt of sexing the Great Auk (<i>Alca impennis</i> L.) by the outline of the beak	56

<i>Волкова Н.В.</i> Морфологическая дифференциация славковых птиц Палеарктики (Passeriformes: Sylvioidea) на примере строения ротового аппарата и задних конечностей <i>Volkova N.V.</i> Morphological differentiation of the mouth apparatus and hindlimb in the Palearctic warblers (Passeriformes: Sylvioidea)	63
<i>Гаврилов В.В.</i> Связь полетных характеристик куликов, гнездящихся на Новой Земле, с дальностью их миграции <i>Gavrilov V.V.</i> The relationship between flight characteristics of waders nesting on Novaya Zemlya Island and distance of their migration	70
<i>Гаврилов В.М., Голубева Т.Б.</i> Различия в строении эритроцитов у птиц и млекопитающих: причины и эволюционные следствия <i>Gavrilov V.M., Golubeva T.B.</i> Differences in the structure of erythrocytes in birds and mammals: causes and evolutionary effects	78
<i>Голубев В.К.</i> Пермотриасовый этап эволюции хронизухий (Amphibia, Chroniosuchia) <i>Golubev V.K.</i> Permian-Triassic stage of evolution of chroniosuchian amphibians	87
<i>Голубева Т.Б.</i> Эволюционные и экологические закономерности развития сенсорных систем позвоночных <i>Golubeva T.B.</i> Evolutionary and ecological regularities of development of sensory systems in vertebrates	90
<i>Грицышина Е.Е., Грицышин В.А.</i> Модульное строение шеи птиц с противоположной кинематической специализацией <i>Gritsyshina E.E., Gritsyshin V.A.</i> Modular structure of the neck in birds with opposite kinematic specializations	98
<i>Громова Е.С., Махотин В.В.</i> Морфофункциональные свойства висцерального аппарата серебряной араваны <i>Osteoglossum bicirrhosum</i> (Osteoglossidae) и семги <i>Salmo salar</i> (Salmonidae) <i>Gromova E.S., Makhotin V.V.</i> Morphofunctional properties of the visceral apparatus of the Silver Arawana <i>Osteoglossum bicirrhosum</i> (Osteoglossidae) and Atlantic Salmon <i>Salmo salar</i> (Salmonidae)	102
<i>Девитчина Г.В.</i> Морфологические доказательства взаимодействия вкусовой системы с обонятельной и зрительной у рыб <i>Devitsina G.V.</i> Morphological evidences for interaction of taste system with olfactory and vision systems in fishes	107
<i>Евсеева С.С., Ярцев В.В.</i> Гистологическая характеристика кожи самцов сибирского улозуба <i>Salamandrella keyserlingii</i> (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) в водную и наземную фазы сезонного цикла <i>Evseeva S.S., Yartsev V.V.</i> Histological characteristics of skin in aquatic- and terrestrial-phase males of the Siberian Salamander <i>Salamandrella keyserlingii</i> (Amphibia: Caudata, Hynobiidae)	111

<i>Зеленков Н.В.</i> Было ли фильтрационное питание у древнейших гусеобразных Presbyornithidae? <i>Zelenkov N.V.</i> Were Presbyornithidae, the oldest Anseriforms, filter-feeders?	115
<i>Зиновьев А.В.</i> Функциональная морфология задних конечностей птиц — ключ к пониманию локомоции вымерших видов <i>Zinoviev A.V.</i> Functional morphology of avian hind limbs — a key to understanding of the locomotion of extinct species	124
<i>Зубкова Е.Н.</i> Особенности строения и функционирования подъязычного аппарата кричащих воробьиных птиц Старого Света <i>Zubkova E.N.</i> Hyoid apparatus of the Old World suboscines. Structural features and functioning	131
<i>Зуева Л.В., Голубева Т.Б., Корнеева Е.В., Инюшин М.Ю., Хмелинский И., Макаров В.И.</i> Наноструктурное и теоретическое обоснование квантового механизма проведения световой энергии в сетчатке мухоловки-пеструшки — дальнего мигранта <i>Zueva L.V., Golubeva T.B., Korneeva E.V., Inyushin M.Ju., Khmelinskii I., Makarov V.I.</i> Nanostructural and theoretical substantiation of quantum mechanism of light energy transmission through the retina of distant migrant (Pied Flycatcher)	139
<i>Ивлев Ю.Ф.</i> Как работают адгезивы гекконов: биология, физика, техническое моделирование <i>Ivlev Yu.F.</i> How gecko adhesives work: Biology, physics, technological prototyping	144
<i>Калякин М.В.</i> Морфо-функциональные особенности ротового аппарата и экология птиц <i>Kalyakin M.V.</i> Morpho-functional features of jaw apparatus and bird ecology	150
<i>Капитанова Д.В., Шкиль Ф.Н.</i> Фенотипическая пластичность осевого скелета костистых рыб в условиях гипо- и гипертиреозидизма <i>Kapitanova D.V., Shkil F.N.</i> Phenotypic plasticity of teleost axial skeleton under hypo- and hyperthyroid conditions	158
<i>Корнеева Е.В., Тиунова А.А., Александров Л.И., Голубева Т.Б.</i> Созревание нейронов Wulst и активация высших зрительных центров у птенцов мухоловки-пеструшки при пищевом поведении <i>Korneeva E.V., Tiunova A.A., Aleksandrov L.I., Golubeva T.B.</i> Morphogenesis of Wulst neurons and activation of visual telencephalic centers in pied flycatcher nestlings during feeding behavior	162

<i>Лавров А.В., Власенко А.Н.</i> Особенности посткраниального скелета крупных креодонтов (Creodonta, Mammalia) и их место в биотах палеогена	
<i>Lavrov A.V., Vlasenko A.N.</i> Peculiarities of postcranial skeleton in large creodonts (Creodonta, Mammalia) and their place in Paleogene biotas	169
<i>Лавров А.В., Тарасенко К.К.</i> Морфологические адаптации посткраниального скелета хищных млекопитающих к обитанию в водной среде	
<i>Lavrov A.V., Tarasenko K.K.</i> Morphological adaptations of postcranial skeleton of carnivorous mammals to aquatic environment	173
<i>Лебедева Н.В.</i> Морфо-физиологическая изменчивость эритроцитов и билатеральных структур птиц как индикатор состояния популяций	
<i>Lebedeva N.V.</i> Morpho-physiological variability of erythrocytes and bilateral structures of birds as an indicator of the status of populations	178
<i>Лопатин А.В.</i> Происхождение и ранние этапы эволюции млекопитающих: современное состояние проблемы	
<i>Lopatin A.V.</i> The origin and early evolution of mammals: current state of the problem	182
<i>Лучкина О.С.</i> К вопросу о структуре и разнообразии адгезионной поверхности гекконов	
<i>Luchkina O.S.</i> On structure and diversity of the gecko adhesive pads	190
<i>Ляпков С.М., Фоминых А.С.</i> Внутрипопуляционная изменчивость длительности водной фазы жизненного цикла озерной лягушки <i>Pelophylax ridibundus</i> (Anura, Amphibia) и размеров головастиков и метаморфов	
<i>Lyapkov S.M., Fominykh A.S.</i> Within-population variation in duration of aquatic phase of the life cycle of <i>Pelophylax ridibundus</i> (Anura, Amphibia) and in the body size of tadpoles and metamorphs	192
<i>Медников Д.Н.</i> <i>Tulerpeton curtum</i> : новая реконструкция древних лап	
<i>Mednikov D.N.</i> <i>Tulerpeton curtum</i> : New reconstruction of ancient limbs	200
<i>Медников Д.Н.</i> От тиктаалика до тулерпетона: возникновение пятипалой конечности	
<i>Mednikov D.N.</i> From <i>Tiktaalik</i> to <i>Tulerpeton</i> : The origin of the pentadactyl limb	209
<i>Медников Д.Н.</i> От змея из Грира до дракона ольма: краткая история пятипалых конечностей	
<i>Mednikov D.N.</i> From Greer's serpent to Olm: Short history of pentadactyl limbs	215

<i>Митропольский М.Г., Митропольский О.В.</i> Морфометрическая характеристика плечевых костей отдельных видов птиц в различных популяциях <i>Mitropolskiy M.G., Mitropol'skii O.V.</i> Morphometric characteristics of the humerus of some bird species in various populations	221
<i>Морковин Б.И.</i> Особенности эволюционных преобразований на рубеже перми и триаса на основе анализа изменчивости у капитозавроморфных лабиринтодонтов (Amphibia: Temnospondyli) Восточно-Европейской платформы <i>Morkovin B.I.</i> Peculiarities of evolutionary transformations on Permian-Triassic boundary based on analysis of variation in capitosauromorphic labyrinthodonts (Amphibia: Temnospondyli) of the East-European platform	227
<i>Пономаренко Д.С.</i> Трасологический анализ следов роющих движений на стенках нор грызунов <i>Ponomarenko D.S.</i> Interpretation of incisor and claw mark morphology on the walls of rodent burrows	234
<i>Потанова Е.Г.</i> Специфика и направления морфо-функциональной специализации челюстного аппарата Anomaluridae (Rodentia, Mammalia) <i>Potanova E.G.</i> Specificity and pathways of morpho-functional specialization of the jaw apparatus in Anomaluridae (Rodentia, Mammalia)	240
<i>Прилепская Н.Е.</i> Определение индивидуального возраста и сезона гибели по регистрирующим структурам зубов современных и ископаемых млекопитающих <i>Prilepskaya N.E.</i> Determination of the individual age and season of death with the use of recording structures of teeth of modern and fossilized mammals	247
<i>Размадзе Д.Т.</i> Конструктивные особенности костно-мышечной системы летательного аппарата попугаев на примере <i>Psittacus erithacus</i> <i>Razmadze D.T.</i> Constructive features of musculoskeletal system of the parrot forelimb, with <i>Psittacus erithacus</i> as an example	256
<i>Сенников А.Г.</i> Об особенностях строения и роли хвоста в субаквальной локомоции у завроптеригий <i>Sennikov A.G.</i> About peculiarities of the structure and role of the tail in subaquaneus locomotion in Sauropterygia	260

<i>Тарасенко К.К.</i> Морфология каменистой кости китообразных: от эоцена к современности	
<i>Tarasenko K.K.</i> Morphology of the petrosal bone of Cetacea: from the Eocene to the Present	267
<i>Тарасенко К.К., Лавров А.В.</i> Преобразования зубной системы китообразных на пути специализации к хищничеству	
<i>Tarasenko K.K., Lavrov A.V.</i> Transformations of dentition in Cetacea on the way of specialization in predation	272
<i>Фадеева Е.О., Бабенко В.Г.</i> Особенности микроструктуры маховых перьев совообразных (Strigiformes)	
<i>Fadeeva E.O., Babenko V.G.</i> Microstructure peculiarities of owl (Strigiformes) primary remiges	277
<i>Федоренко А.Г., Авилова К.В., Лебедева Н.В.</i> Тонкое строение концевой части клюва птиц отряда гусеобразных (Anseriformes, Aves) на примере кряквы (<i>Anas platyrhynchos</i>)	
<i>Fedorenko A.G., Avilova K.V., Lebedeva N.V.</i> The fine structure of the bill tip organ in waterfowl (Anseriformes, Aves) with the Mallard (<i>Anas platyrhynchos</i>) as an example	283
<i>Цессарский А.А.</i> Мнимая плезиоморфия: гетерохронии в развитии черепа Acipenseriformes	
<i>Tsessarsky A.A.</i> Quasiplesiomorphy: on the heterochronies in skull development in Acipenseriformes	289
<i>Шахпаронов В.В.</i> Механизм разделения крови в сердце амфибий	
<i>Shakhparonov V.V.</i> Separation of arterial and venous blood in the amphibian heart	296

Феликс Янович Держинский — Ученый и Учитель

28 августа 2018 года исполнилось 80 лет со дня рождения Феликса Яновича Держинского — заслуженного профессора МГУ имени М.В. Ломоносова, профессора кафедры зоологии позвоночных биологического факультета, научного руководителя лаборатории эволюционной морфологии позвоночных.

С юных лет в Феликсе Яновиче удивительным образом соединились тяга к наблюдению за животными и любовь к механике. Сразу после окончания школы он поступил на биологический факультет МГУ, что решающим образом определило его дальнейшую судьбу.

Уже в студенческие годы проявились исключительно ответственное отношение Ф.Я. Держинского к морфологическим деталям и способность к их функциональной интерпретации. Анатомирование он сравнивал с увлекательным путешествием, а сделанные наблюдения надежно документировал в великолепных выразительных рисунках.

В аспирантуре и по ее окончании Феликсу Яновичу удалось совершенно по-новому подойти к анализу морфофункциональных свойств челюстного аппарата птиц. Используя свой инженерный талант, он пошел значительно дальше коллег, интересовавшихся этим вопросом, и выстроил оригинальную, стройную интегральную концепцию функционирования этого биомеханического узла. Великолепным итогом этого периода и ярким примером методологии и научного почерка Ф.Я. Держинского стала монография «Биомеханика челюстного аппарата птиц» (1972). Это книга без преувеличения оказалась настольной для тех, кто пытается открыть для себя строгие функциональные подходы к изучению не только челюстного аппарата птиц, но и любой опорно-двигательной системы и ищет пути расшифровки содержания событий, сопровождавших адаптивную эволюцию позвоночных.

В становлении научного мировоззрения Феликса Яновича с его первых шагов в науке исключительную роль сыграл один из крупнейших орнитологов нашего времени К.А. Юдин. Константин Алексеевич в середине прошлого века разработал концепцию нового уровня в подходе к филогенетике и систематике, в основу которой был положен комплексный эколого-морфологический метод. Практически и теоретически развивая этот метод, Феликс Янович убедительно показал, что при выявлении морфобиологической специфики конкретных таксонов и реконструкции их филогении как процесса становления и смены адаптаций ответственную роль источника богатой и достоверной информации играет строгий морфофункциональный анализ. Одним из триумфальных примеров реконструкции истории последовательной смены адаптаций служит цикл

работ Ф.Я. Держинского, посвященных куро- и гусеобразным. Разработанный им эволюционный сценарий становления и смены их адаптаций стал надежным фундаментом для филетического сближения этих групп, которые приобрели неогнатность на базе генерализованной палеогнатной стадии строения челюстного аппарата независимо от других современных птиц.

К настоящему времени благодаря исследованиям Феликса Яновича и его учеников с опорой на морфо-функциональный анализ челюстного аппарата получена ценная информация о специфике трофических адаптаций представителей нескольких сотен видов из более чем 50 семейств птиц.

Однако научные интересы Ф.Я. Держинского выходили далеко за изучение челюстного аппарата птиц. Его мнение высоко ценили специалисты практически во всех направлениях сравнительной анатомии и биомеханики. Он был глубоким знатоком проблем наземной локомоции птиц и млекопитающих и, щедро делаясь идеями со своими учениками и коллегами, внес существенный вклад и в эту область. Последние годы Феликса Яновича увлек морфофункциональный анализ ротового аппарата рыб. Незадолго до кончины он закончил статью о кинетизме черепа латимерии. Нет сомнений в том, что высказанные в ней идеи станут зоологической классикой.

Те, кому посчастливилось работать с Ф.Я. Держинским, вряд ли смогут обозначить сколько-нибудь выраженную границу, разделяющую его научное и педагогическое творчество. Он неустанно демонстрировал студентам, аспирантам и коллегам, что морфология в целом и функциональная морфология в частности составляли и составляют глубочайший исторически сложившийся фундамент для становления и развития эволюционного мировоззрения. Эти научные направления подарили и продолжают дарить уникальные знания о строении, функциях и адаптациях животных.

Занятия, которые проводил Феликс Янович, были наполнены оригинальным толкованием даже хорошо известных фактов, полны личных научных озарений. Центральное место в преподавании у Ф.Я. Держинского, наряду с руководством курсовыми и дипломными работами, занимали лекции по сравнительной анатомии и уникальный морфологический большой практикум. Именно на этом практикуме, со становлением которого связаны яркие имена Б.С. Матвеева, А.Н. Дружинина, И.И. Шмальгаузена, В.А. Ракова, Л.В. Ганешиной и Н.Н. Гуртового, а до революции — Я.А. Борзенкова, М.А. Мензбира, П.П. Сушкина и А.Н. Северцова, студенты, в буквальном смысле слова соприкоснувшись с панорамой исторического преобразования организации животных, приобре-

тают настоящее эволюционное мышление, без которого немислимы глубокие зоологические исследования. Здесь они проходят путь от детального изучения объекта до понимания эволюционных преобразований и проникновения в их адаптивное содержание.

Написанные Феликсом Яновичем учебники и учебные пособия стали заметным событием в мире зоологической литературы. Учебник «Сравнительная анатомия позвоночных животных» вышел в двух изданиях — второе увидело свет в серии «Классический университетский учебник». Уникальной стала и фундаментальная серия «Практическая зоотомия позвоночных» (в соавторстве с Н.Н. Гуртовым и Б.С. Матвеевым). Около десяти лет Феликс Янович и профессор Б.Д. Васильев, с привлечением члена-корреспондента РАН В.В. Малахова (глава о полухордовых), работали над учебником по зоологии позвоночных. Наряду с классической частью в нем нашли свое место и самые свежие идеи, впервые вошедшие в университетский учебник.

Каждый, кто оказывался рядом с Феликсом Яновичем, попадал в неповторимую атмосферу, наполненную мудростью и скромностью, доброжелательностью, сопереживанием любым творческим и личным проблемам, искренней радостью за успехи ближнего, самоотверженным желанием помочь, выручить, быть полезным.

Его жизнь была не просто наполнена ежечасной работой. Это было настоящее подвижничество — пример бескорыстного служения науке, кафедре, студентам, друзьям и близким.

Именно поэтому студенты многих поколений присвоили заслуженному профессору МГУ Феликсу Яновичу Дзержинскому самое высокое и почетное звание — **Учитель**.

Л.П. Корзун, М.В. Калякин, К.Б. Герасимов

Список публикаций Ф.Я. Держинского

Список работ Феликса Яновича на начало сентября 2017 г. включает 109 названий. Мы не имели возможности проверить правильность всех имеющихся ссылок; вполне возможно, что список пока не полон — вероятность что-то пропустить при его составлении была достаточно велика... Будем очень благодарны за замечания и дополнения. Просим вас направлять их составителю данного списка М.В. Калякину (kalyakin@zmmu.msu.ru).

- Агаджанян А.К., Афанасьева Г.А., Банников А.Ф., Барсков И.С., Большакова Л.Н., Вискова Л.А., Вишневецкая В.С., Воробьева Э.И., Держинский Ф.Я., Дмитриева Е.Л., Ивахненко М.Ф., Красилов В.А., Кузьмина Я.М., Курочкин Е.Н., Леонова Т.Б., Лопатин А.В., Новиков И.В., Новицкая Л.И., Пономаренко А.Г., Расницын А.П., Розанов А.Ю. 2006. К юбилею Леонида Петровича Татарина // Палеонтологический журнал. № 6. С. 3–6.
- Бадикова А.А., Держинский Ф.Я. 2014. Функциональная морфология и адаптации челюстного аппарата тупиков и топорков (Fraterculini, Alcidae, Charadriiformes) // Зоологический журнал. Т. 93. № 10. С. 1210–1221.
- Бадикова А.А., Держинский Ф.Я., Потапова Е.Г. 2014. Функциональная морфология челюстного аппарата обыкновенного чистика (*Cephus grylle*), толстоклювой (*Uria lomvia*) и тонкоклювой кайр (*Uria aalge*) // Зоологический журнал. Т. 93. № 12. С. 1433–1444.
- Бианки В.В., Держинский Ф.Я., Гринцевичене Т.И. 2009. Некоторые морфологические особенности голея (*Viscephala clangula*) как источник его адаптивных свойств // Зоологический журнал. Т. 88. № 8. С. 968–974.
- Бианки В.В., Держинский Ф.Я., Гринцевичене Т.И. 2013. Некоторые морфофункциональные особенности ротового аппарата лутка (*Mergellus albellus*), связанные с его трофическими адаптациями // Зоологический журнал. Т. 92. № 5. С. 577–583.
- Герасимов К.Б., Держинский Ф.Я. 2010. Функциональная морфология челюстного аппарата дятлов // Материалы XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Тезисы докладов (Оренбург, 30 апреля – 6 мая 2010 г.). Оренбург: изд-во Оренбургского гос. пед. ун-та. С. 100.
- Громова Е.С., Герасимов К.Б., Держинский Ф.Я. 2014. Сходство строения мускулов, участвующих в кормежке лососевых и аравановых рыб, в сравнении с сельдевыми и окуневыми // Поведение рыб. Материалы докладов V Всероссийской конференции. 8–9 ноября 2014 г., Борок, Россия. Кострома: Костромской печатный дом. С. 48–53.
- Громова Е.С., Держинский Ф.Я., Махотин В.В. 2017. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата серебряной араваны *Osteoglossum bicirrhosum* (Osteoglossidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 57. № 4. С. 379–392.
- Гуртовой Н.Н., Держинский Ф.Я. 1992. Практическая зоотомия позвоночных. Птицы. Млекопитающие. Учебное пособие для биологических специальностей вузов. М.: Высшая школа. 414 с.

- Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я. 1976. Практическая зоотомия позвоночных (низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы). Учебное пособие для биологических специальностей университетов. М.: Высшая школа. 351 с.
- Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я. 1978. Практическая зоотомия позвоночных. Земноводные. Пресмыкающиеся. Учебное пособие для биологических специальностей вузов. М.: Высшая школа. 408 с.
- Дзержинский Ф.Я., Юдин К.А. 1979. О гомологии челюстных мускулов у гаттерии и птиц // Орнитология. Вып. 14. С. 14–34.
- Дзержинский Ф.Я. 1962. Особенности строения черепа императорского пингвина (*Aptenodytes forsteri* Gray) и длинноклювой кайры (*Uria aalge* Pont) // Биологические науки. Научные доклады высшей школы. № 2. С. 44–48.
- Дзержинский Ф.Я., 1964. Вопросы динамики челюстного аппарата птиц // МГУ им. М.В. Ломоносова, Биолого-почвенный факультет. Первая годовичная научная отчетная конференция, 9–12 марта 1964 г. Рефераты докладов. М.: изд-во Моск. ун-та. С. 129–130.
- Дзержинский Ф.Я. 1964. Участие чешуйчатой кости в образовании внутренней поверхности свода черепа птиц. (К вопросу о значении знания морфогенетических процессов для понимания эволюции черепа) // Зоологический журнал. Т. 43. № 11. С. 1669–1778.
- Дзержинский Ф.Я. 1966. Некоторые вопросы биомеханики челюстного аппарата птиц // Зоологический журнал. Т. 45. № 9. С. 1436–1446.
- Дзержинский Ф.Я. 1968. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц // Дисс. ... канд. биол. наук. М. 265 с.
- Дзержинский Ф.Я. 1971. Челюстной аппарат птиц // Итоги науки. Зоология позвоночных – 1969. Серия Биологическая. М.: ВИНТИ. С. 16–59.
- Дзержинский Ф.Я. 1972. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М.: изд-во Моск. ун-та. 154 с.
- Дзержинский Ф.Я. 1973. Некоторые механические особенности пространственной структуры челюстного аппарата птиц // Проблемы бионики. М.: Наука. С. 493–498.
- Дзержинский Ф.Я. 1974. К функциональной морфологии челюстного аппарата глухаря // Орнитология. Вып. 11. С. 54–68.
- Дзержинский Ф.Я. 1974. О значении биомеханического анализа в реконструкции филогении птиц (на примере куриных) // Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции. Москва, 1–5 февраля 1974 г. М.: изд-во Моск. ун-та. Ч. 1. С. 21–25.
- Дзержинский Ф.Я. 1977. О значении биомеханического анализа в реконструкции филогении птиц // Адаптивные особенности эволюции птиц. М.: Наука. С. 53–60.
- Дзержинский Ф.Я. 1979. Изучение функциональных свойств механизма при помощи графического анализа (на примере челюстного аппарата птиц) // Материалы I Всесоюзного семинара «Локомоция животных и биомеханика опорно-двигательного аппарата». Киев: Наукова думка. С. 128–132.
- Дзержинский Ф.Я. 1979. Использование данных о функциональных свойствах конструкции при изучении филогении морфобиологическим методом // Состояние и перспективы развития морфологии. Материалы Всесоюзного совещания. М.: Наука. С. 52.

- Дзержинский Ф.Я.* 1980. Адаптивные преобразования челюстного аппарата в эволюции куриных // Морфологические аспекты эволюции. М.: Наука. С. 148–158.
- Дзержинский Ф.Я.* 1981. Морфофункциональные связи: их структура и пути изучения (на примере опорно-двигательной системы) // Современные проблемы эволюционной морфологии животных. Тезисы докладов международного симпозиума. М.: Наука. С. 30–31.
- Дзержинский Ф.Я.* 1982. Адаптивные черты в строении челюстного аппарата некоторых гусеобразных птиц и вероятные пути эволюции отряда // Зоологический журнал. Т. 62. № 7. С. 1030–1041.
- Дзержинский Ф.Я.* 1982. Биологическая интерпретация морфологии черепа птиц // XVIII Международный орнитологический конгресс, Москва, 1982. Тезисы докладов и стендовых сообщений. М.: Наука. С. 148.
- Дзержинский Ф.Я.* 1982. Некоторые пути функционального анализа в морфобиологической филогенетике // Проблемы развития морфологии животных. М. С. 121–128.
- Дзержинский Ф.Я.* 1983. Челюстной аппарат *Eudromia elegans*. К вопросу о морфологической специфике челюстного аппарата палеогнат // Труды Зоологического ин-та АН СССР. Т. 116. С. 12–23.
- Дзержинский Ф.Я.* 1986. Об адаптациях челюстного аппарата в семействе ибисовых // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тезисы докладов I съезда ВОО и IX ВОК 16–20 декабря 1986 г. Л. Ч. I. С. 199–200.
- Дзержинский Ф.Я.* 1988. Задачи эколого-морфологического изучения журавлей // Журавли Палеарктики. Сборник научных трудов. Владивосток. С. 88–93.
- Дзержинский Ф.Я.* 1988. Монофилетична ли неогнатность у птиц? // Проблемы макроэволюции. М.: Наука. С. 70.
- Дзержинский Ф.Я.* 1989. Рецензия на книгу: Hildebrandt M. Analysis of vertebrate structure. 3rd ed. New York, Wiley. 1988. 708 p. // Новые книги за рубежом. Т. 100. Сер. В. № 11. С. 30–32.
- Дзержинский Ф.Я.* 1989. Рецензия на книгу: Klima M. The early development of the shoulder girdle and the sternum in marsupialia. Berlin, Springer. 1988. 100 p. // Новые книги за рубежом. Сер. В. Т. 100. № 9. С. 23–25.
- Дзержинский Ф.Я.* 1990. Выявление специфики характера питания и морфо-биологических особенностей птиц // Советско-Вьетнамский Тропический центр. Отчет (рукопись). Хошимин. С. 144–201.
- Дзержинский Ф.Я.* 1990. О некоторых морфофункциональных свойствах хорды ланцетника // Одесская областная научная конференция, посвященная 150-летию А.О. Ковалевского. 10–12 мая 1990 г. Тезисы докладов. Одесса. С. 11–13.
- Дзержинский Ф.Я.* 1991. Адаптации челюстного аппарата аистовых // Материалы 10-й Всесоюзной орнитологической конференции, Витебск, 17–22 сентября 1991 г. Минск: Наука и техника. Ч. II. С. 194–196.
- Дзержинский Ф.Я.* 1991. О морфофункциональных индикаторах трофических адаптаций птиц // Материалы 10-й Всесоюзной орнитологической конференции, Витебск, 17–22 сентября 1991 г. Минск: Наука и техника. Ч. I. С. 20–21.

- Дзержинский Ф.Я.* 1993. Адаптации челюстного аппарата птиц в приложении к вопросам филогении класса. Дисс. ... докт. биол. наук. М.: МГУ. 533 с.
- Дзержинский Ф.Я.* 1994. Особенности трофической адаптации хохлатого аргуса *Rheinartia ocellata* из южного Вьетнама в свете морфологии челюстного аппарата // Биология, экология, биотехнология и почвоведение. Программа «Университеты России». М.: изд-во Моск. ун-та. С. 92–105.
- Дзержинский Ф.Я.* 1997. Морфология челюстного аппарата и трофические адаптации птиц (о морфологических подходах к изучению экологии птиц) // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. Т. 102. Вып. 5. С. 5–12.
- Дзержинский Ф.Я.* 1997. Рецензия на книгу: И.А. Богданович. Аппарат наземной локомоции тетеревиных и других курообразных. Морфоэкологическая характеристика // Вестник зоологии. Отдельный выпуск. Т. 31. № 5–6. С. 107–108.
- Дзержинский Ф.Я.* 1998. Сравнительная анатомия позвоночных животных. М.: изд-во Моск. ун-та – «Че-Ро». 208 с.
- Дзержинский Ф.Я.* 1999. О путях морфо-экологического изучения позвоночных животных // Материалы IV научной конференции Беломорской биологической станции, 11–12 августа 1999 г. М. С. 18–19.
- Дзержинский Ф.Я.* 2001. Сравнительная и функциональная морфология челюстного аппарата причерноморских цаплевых (Ardeidae, Aves) // Геоэкологические и биоэкологические проблемы Северного Причерноморья. Материалы международной научно-практической конференции, 28–30 марта 2001 г. Тирасполь. С. 84–85.
- Дзержинский Ф.Я.* 2001. Филогенетические связи гусеобразных птиц в свете адаптаций, выявляемых на основе морфологических данных челюстного аппарата // Проблемы эволюционной и экологической морфологии. Школа-семинар (Москва, 15–16 мая 2001 г.). М.: Наука. С. 30–31.
- Дзержинский Ф.Я.* 2003. Рецензия на сборник “Major events in early vertebrate evolution. Paleontology, phylogeny, genetics and development”. Ahlberg P.E., Taylor & Francis. 2001 // Палеонтологический журнал. Т. 61. № 5. С. 103–106.
- Дзержинский Ф.Я.* 2004. Учет численности птиц. Методические указания для проведения летней учебной практики студентов I и II курсов биологического факультета МГУ // Руководство по летней учебной практике студентов-биологов на Звенигородской биостанции им. С.Н. Скадовского. М.: изд-во Моск. ун-та. С. 251–269.
- Дзержинский Ф.Я.* 2005. Сравнительная анатомия позвоночных животных. 2-е издание. М.: Аспект-Пресс. 304 с.
- Дзержинский Ф.Я.* 2008. О проблеме соотношения экто- и эндосоматических органов // Журнал общей биологии. Т. 69. № 2. С. 152–157.
- Дзержинский Ф.Я.* 2009. Выявление адаптивности и реконструкция процесса адаптации // Конференция, посвященная 125-летию со дня рождения академика И.И. Шмальгаузена. 23–24 апреля 2009 г. М.: Наука. С. 13–15.
- Дзержинский Ф.Я.* 2010. Выявление адаптивности и реконструкция процесса адаптации // Известия РАН. Серия биологическая. № 2. С. 196–205.
- Дзержинский Ф.Я.* 2013. Памяти Евгения Николаевича Курочкина // Труды Мензбировского орнитологического общества: Памяти Евгения Николаевича Курочкина. Т. 2. Махачкала: АЛЕФ Махачкала. С. 15–17.

- Дзержинский Ф.Я.* 2013. Трофические адаптации птиц семейства цаплевых (Aves, Ciconiiformes, Ardeidae) в свете морфологии челюстного аппарата // Проблемы эволюции птиц: систематика, морфология, экология и поведение. Материалы международной конференции памяти Е.Н. Курочкина. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 78–80.
- Дзержинский Ф.Я.* 2015. Морфо-функциональные индикаторы как опора при составлении обновленных характеристик видов и таксонов птиц // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии. II. Доклады. Алматы. С. 165–180.
- Дзержинский Ф.Я., Белокурова И.Н.* 1972. К сравнительной анатомии челюстной мускулатуры птиц. Челюстные мышцы глухаря (*Tetrao urogallus*) // Зоологический журнал. Т. 51. № 4. С. 555–564.
- Дзержинский Ф.Я., Васильев Б.Д., Малахов В.В.* 2013. Зоология позвоночных. М.: Академия. 464 с.
- Дзержинский Ф.Я., Герасимов К.Б.* 2006. Рецензия на книгу Новицкой Л.И., Воробьевой Э.И., Каратаюте-Талимаа В.Н., Мярсс Т.И., Афанасьевой О.Б., Крупиной Н.И. «Бесчелюстные и древние рыбы. Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов» // Вопросы ихтиологии. Т. 46. № 3. С. 426–430.
- Дзержинский Ф.Я., Гринцевичене Т.И.* 2001. О возможных филогенетических связях гусеобразных птиц // Проблемы изучения и охраны гусеобразных птиц Восточной Европы и Северной Азии. I совещание Рабочей группы по гусям и лебедям Восточной Европы и Северной Азии. Тезисы докладов. М. С. 25–27.
- Дзержинский Ф.Я., Гринцевичене Т.И.* 2002. О возможных филогенетических связях гусеобразных птиц // Казарка. Т. 8. С. 19–39.
- Дзержинский Ф.Я., Гринцевичене Т.И.* 2002. Функциональная морфология челюстного аппарата гоголя *Vincerphala clangula* как отражение его трофической адаптации // Труды Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова. Т. 8. С. 78–89.
- Дзержинский Ф.Я., Есилевская М.А.* 1986. Морфо-функциональные особенности челюстного аппарата полевого жаворонка (*Alauda arvensis*) // Зоологический журнал. Т. 55. Вып. 8. С. 1218–1227.
- Дзержинский Ф.Я., Калякин М.В., Корзун Л.П.* 1992. Опыт морфофункционального скрининга при изучении трофических адаптаций птиц тропического леса // Тропцентр-91. Тезисы докладов и материалы исследований сотрудников Российско-Вьетнамского Тропического центра к первой научной конференции. Москва-Ханой-Хошимин-Нячанг. Ч. 1. С. 44–47.
- Дзержинский Ф.Я., Корзун Л.П.* 1977. К вопросу об эволюции и родственных связях пингвинов // VII Всесоюзная орнитологическая конференция, Черкасска, 27–30 сентября 1977 г. Тезисы докладов. Киев: Наукова думка. Ч. 1. С. 6–8.
- Дзержинский Ф.Я., Корзун Л.П.* 1977. К морфологии аппарата захватывания пищи у пингвинов // Адаптации пингвинов и их эволюционное значение. М.: Наука. С. 5–54.
- Дзержинский Ф.Я., Корзун Л.П.* 1981. К вопросу об эволюции и родственных связях пингвинов // Орнитология. Вып. 16. С. 123–129.

- Дзержинский Ф.Я., Корзун Л.П.* 2004. Современные подходы к интерпретации данных морфологии как путь для получения новых сведений по экологии и эволюции позвоночных (на примере птиц) // Эволюционная морфология от К. Гегенбауэра до современности. Хоссфельд У., Олссон Л., Брайдбах О., Левит Г. С. (ред.). СПб.: Fineday-Press & Urban Fischer Verlag. С. 269–294.
- Дзержинский Ф.Я., Кривонос Г.А.* 1983. Естественная гибель наземных позвоночных животных как источник материала для научных исследований // Зоологический журнал. Т. 62. Вып. 6. С. 892–896.
- Дзержинский Ф.Я., Кузьменко С.В.* 2010. Отражение трофических адаптаций в строении челюстного аппарата совообразных (Aves: Strigiformes) // Орнитология в Северной Евразии. Материалы XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Тезисы докладов (Оренбург, 30 апреля – 6 мая 2010 г.). Оренбург: изд-во Оренбургского гос. пед. ун-та. С. 119.
- Дзержинский Ф.Я., Ладыгин А.В.* 2004. Морфофункциональные различия челюстного аппарата соколиных (Falconiformes, Falconidae) и ястребиных (Accipitridae) как источник материалов по их филогении // Зоологический журнал. Т. 83. № 8. С. 98–994.
- Дзержинский Ф.Я., Мотавадж А.* 1989. Морфо-функциональные особенности челюстной мускулатуры некоторых вороновых птиц // Зоологический журнал. Т. 68. Вып. 5. С. 105–114.
- Дзержинский Ф.Я., Некрасов Б.В., Юдина И.К.* 2000. Жизнь и деятельность Константина Алексеевича Юдина (1912–1980) // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск. № 120. С. 3–30.
- Дзержинский Ф.Я., Потапова Е.Г.* 1974. Система сухожильных образований как объект сравнительной миологии челюстного аппарата птиц // Зоологический журнал. Т. 53. № 9. С. 1341–1351.
- Дзержинский Ф.Я., Раутиан А.С.* 2012. Академик Л.П. Татаринов (1926–2011) // Журнал общей биологии. Т. 73. № 6. С. 471–475.
- Зеленков Н.В., Дзержинский Ф.Я.* 2006. Задняя конечность и лазание по вертикальным стволам у дятлов // Зоологический журнал. Т. 85. № 3. С. 395–410.
- Зиновьев А.В., Дзержинский Ф.Я.* 2000. Некоторые общие вопросы биомеханики задней конечности птиц // Бюллетень МОИП. Отд. биол. Т. 105. Вып. 5. С. 10–17.
- Калякин М.В., Дзержинский Ф.Я.* 1997. Некоторые аспекты трофических адаптаций бьюльбюлей (Passeriformes, Pycnonotidae) в свете функциональной морфологии челюстного аппарата // Зоологический журнал. Т. 76. Вып. 7. С. 836–844.
- Карху А.А., Дзержинский Ф.Я.* 1985. Строение ротового аппарата джека (*Chlamydotis undulata*) // Зоологический журнал. Т. 64. № 12. С. 1849–1862.
- Корзун Л.П., Дзержинский Ф.Я.* 1975. Некоторые морфофункциональные особенности челюстного аппарата гагар // Зоологический журнал. Т. 54. № 3. С. 392–403.
- Корзун Л.П., Дзержинский Ф.Я.* 2000. Что делает зоолог-морфолог в тропическом лесу? // Природа. № 2. С. 57–64.
- Корзун Л.П., Дзержинский Ф.Я.* 2001. Функциональный путь интерпретации морфологических данных как средство их всестороннего использования в

- зоологических исследованиях // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция). Казань: Матбугат Йорты. С. 97–117.
- Корзун Л.П., Дзержинский Ф.Я., Васильев Б.Д., Бёме И.Р., Огурцов С.В. 2004. Программы спецкурсов. Биологический факультет. Специализация – Зоология позвоночных. М.: Ойкос. 63 с.
- Корзун Л.П., Дзержинский Ф.Я., Васильев Б.Д., Бёме И.Р., Огурцов С.В. 2008. Программы лекционных и практических курсов. Биологический факультет. Специализация – Зоология позвоночных (в двух частях). М.: СТПринт. 97 с.
- Корзун Л.П., Дзержинский Ф.Я., Эрар Хр., Гаск Ж.-П. 2014. Уникальная трофическая адаптация куликов. Специфические морфофункциональные особенности челюстного аппарата зобатых бегунков (Thiposogidae) // Зоологический журнал. Т. 93. № 10. С. 1199–1209.
- Корзун Л.П., Калякин М.В., Дзержинский Ф.Я. 2003. Некоторые перспективные направления использования результатов морфо-функционального анализа челюстного аппарата тропических лесных птиц // Исследования наземных экосистем Вьетнама. М.-Ханой. С. 102–104.
- Куулар У.Ш., Дзержинский Ф.Я. 2001. Некоторые морфофункциональные особенности челюстного аппарата лысухи (*Fulica atra*) // Геоэкологические и биоэкологические проблемы Северного Причерноморья. Материалы международной научно-практической конференции, 28–30 марта 2001 г. Тирасполь. С. 150.
- Ладыгин А.В., Дзержинский Ф.Я. 2001. Морфо-экологическое своеобразие челюстного аппарата соколиных (Falconidae) подтверждает версию независимого происхождения семейства // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция). Республика Татарстан (29 января – 3 февраля 2001 г.). Казань: Магариф. С. 357–358.
- Розанов А.Ю., Рожнов С.В., Лопатин А.В., Агаджанян А.К., Алифанов В.Р., Банников А.Ф., Барсков И.С., Вислобокова И.А., Воробьёва Э.И., Голубев В.К., Губин Ю.М., Дзержинский Ф.Я., Дмитриева Е.Л., Ивахненко М.Ф., Карху А.А., Лебедев О.А., Леонова Т.Б., Мащенко Е.Н., Новиков И.В., Новицкая Л.И., Пархаев П.Ю., Пономаренко А.Г., Расницын А.П., Раутиан А.С., Соколов Б.С., Сенников А.Г., Соловьёв А.Н., Суханов В.Б., Сычевская Е.К., Туманова Т.А., Федонкин М.А., Шишкин М.А. 2012. Академик Леонид Петрович Татарин (1926–2011) // Палеонтологический журнал. № 3. С. 106–108.
- Розанов А.Ю., Рожнов С.В., Лопатин А.В., Агаджанян А.К., Алифанов В.Р., Афанасьева Г.А., Афанасьева О.Б., Банников А.Ф., Барсков И.С., Вискова Л.А., Вислобокова И.А., Воробьёва Э.И., Голубев В.К., Губин Ю.М., Дзержинский Ф.Я., Дмитриева Е.Л., Зеленков Н.В., Ивахненко М.Ф., Карху А.А., Леонова Т.Б., Мащенко Е.Н., Новиков И.В., Новицкая Л.И., Пономаренко А.Г., Расницын А.П., Раутиан А.С., Сенников А.Г., Соловьёв А.Н., Суханов В.Б., Сычевская Е.К., Терещенко В.С., Туманова Т.А., Федонкин М.А., Шишкин М.А. 2012. Евгений Николаевич Курочкин (1940–2011) // Палеонтологический журнал. № 5. С. 106–108.

- Симакина Т.В., Дзержинский Ф.Я. 1974. Некоторые черты морфобиологической специфики челюстного аппарата пингвинов // Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции. Москва, 1–5 февраля 1974 г. М.: изд-во Моск. ун-та. Ч. 1. С. 81–82.
- Трунов В.Л., Корзун Л.П., Дзержинский Ф.Я. 1996. Морфофункциональные особенности трофической адаптации бородастиков (*Megalaima*, *Capitonidae*) // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. Т. 101. Вып. 5. С. 39–49.
- Трут Л.Н., Дзержинский Ф.Я., Никольский В.С. 1991. Компонентный анализ кра-ниологических признаков серебристо-черных лисиц (*Vulpes fulvus* Desm.) и их изменений, возникающих при domestикации // Генетика. Т. 27. № 8. С. 1440–1450.
- Трут Л.Н., Дзержинский Ф.Я., Никольский В.С. 1991. Внутричерепная аллометрия и краниологические изменения при domestикации серебристо-черных лисиц // Генетика. Т. 27. № 9. С. 1605–1612.
- Dzerzhinsky F.J. 1978. A graphical approach to the avian skull biomechanics // XVII International Ornithological Congress, Berlin (West), Germany, 4–11 June 1978. Abstracts — poster present. P. 15.
- Dzerzhinsky F.J. 1986. Some structural correlates of active upper jaw protraction in birds // XIX International Ornithological Congress, Ottawa, Canada, 22–26.06. 1986. Abstracts. No. 507.
- Dzerzhinsky F.J. 1995. Evidence for common ancestry of the Galliformes and Anseriformes // CFS Courier Forschungsinstitut Senckenberg. Bd. 181. S. 325–336.
- Dzerzhinsky F.Y. 1999. Implications of the Cranial Morphology of Paleognaths for Avian Evolution // Smithsonian Contributions to Paleobiology. Vol. 89. P. 267–274.
- Dzerzhinsky F. Ya. 2017. The mystery of the two-unit skull of the Sarcopterygii: a trap for functional morphologists // Journal of Zoology. Vol. 301. No. 2. P. 85–101.
- Dzerzhinsky F.Ya., Gerasimov K.B. 2006. Review of book of L.I. Novitskaya, E.I. Vorob'eva, V.N. Karatayute-Talimaa, T.I. Myarss, O.B. Afanas'eva, and N.I. Krupina "Agnatha and Ancient Fish. Fossil Vertebrates of Russia and Adjacent Countries. G. for Paleontologists, Biologists, and Geologists" // Journal of Ichthyology. Vol. 46. No. 4. P. 347–350.
- Gerasimov K.B., Dzerzhinsky F.Y. 1998. Functional morphology of woodpeckers' jaw apparatus // Ostrich. Vol. 69. No. 3–4. P. 388.
- Gerasimov K.B., Dzerzhinsky F.Y. 2002. On the protraction-stop mechanisms in woodpeckers // 23rd International Ornithological Congress (IOC). Abstracts Volume. Beijing, China, August 11–17, 2002. Beijing, China. P. 325.
- Gromova E.S., Dzerzhinsky F.J., Makhotin V.V. 2017. Morphofunctional features of visceral apparatus of silver arawana *Osteoglossum bicirrhosum* (Osteoglossidae) // Journal of Ichthyology. Vol. 57. No. 4. P. 495–508.
- Korzoun L.P., Érard Ch., Gasc J.-P., Dzerzhinsky F.J. 2003. Les adaptations de l'hoazin (*Opisthocomus hoazin*) à la folivorie. Caractéristiques morphologiques and particularités fonctionnelles des appareils du bec et hyoïdien // Comptes Rendus – Biologies. Vol. 326. P. 75–94.
- Korzoun L.P., Erard Ch., Gasc J.-P., Dzerzhinsky F.J. 2003. Biomechanical features of the bill and jaw apparatus of cuckoos, turacos and the hoazin in relation to food acquisition and processing // Ostrich. Vol. 74. No. 1–2. P. 48–57.

- Korzun L.P., Erard Ch., Gasc J.-P., Dzerzhinsky F.J.* 2004. Le bec des oiseaux ou quand l'anatomiste et l'écologiste ont besoin l'un de l'autre // *Alauda*. Vol. 72. No. 4. P. 259–280.
- Korzun L.P., Erard Ch., Gasc J.-P., Dzerzhinsky F.J.* 2008. Bill and hyoid apparatus of pigeons (Columbidae) and sandgrouse (Pteroclididae): A common adaptation to vegetarian feeding? // *Comptes Rendus – Biologies*. Vol. 331. No. 1. P. 64–87.
- Korzun L.P., Erard Ch., Gasc J.-P., Dzerzhinsky F.J.* 2009. Adaptation of seed-eating birds (Aves, Charadriiformes, Thinocoridae) to browsing: a study of their bill and hyoid apparatus // *Zoosystema*. Vol. 31. No. 2. P. 347–368.
- Lopatin A.V., Dzerzhinsky F.Ya., Shishkin M.A., Zelenkov N.V., Vorobyeva E.I., Sukhanov V.B.* 2013. Academician Leonid Petrovich Tatarinov (1926–2011) // *Russian Journal of Herpetology*. Vol. 20. No. 2. P. 163–164.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И СТРОЕНИЕ КОНЦЕВОГО ОРГАНА КЛЮВА ПТИЦ ОТРЯДА ГУСЕОБРАЗНЫХ (ANSERIFORMES, AVES)

К.В. Авилова

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

THE SPATIAL ORGANIZATION AND STRUCTURE OF THE BILL TIP ORGAN IN WATERFOWL (ANSERIFORMES, AVES)

K.V. Avilova

*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
e-mail: wildlife@inbox.ru*

Настоящая работа является развитием представлений о морфо-экологической специфике видов и их естественных групп. Последнее заключается в понимании сущности того морфологического своеобразие и определяемых им уникальных экологических свойств, которые позволили виду завоевать и сохранять за собой принадлежащее ему место в природных экосистемах (Дзержинский, Корзун, 2004).

Современные исследования подтверждают функциональные связи строения черепа и челюстного аппарата семейства Anatidae с пищедобывательным поведением (Дзержинский, 1982; Бианки и др., 2009, 2013; Li, Clarke, 2016). Однако вопрос о том, соответствуют ли пространственная организация и строение концевой органа клюва образу жизни и способу пищедобывания в разных группах гусеобразных, до сих пор практически не обсуждался. Мы проанализировали число и размещение механочувствительных единиц кончика клюва у 327 особей 35 видов методом сканирующей электронной микроскопии и строение органа у 152 особей 11 видов гусеобразных методом световой микроскопии.

У всех исследованных видов птиц выявлено два типа тактильных эпителиальных образований: сенсиллярные («сосочки», рис. 1) и асенсиллярные («лунки», рис. 2). Их число и плотность значительно различаются в подклювье и надклювье всех исследованных групп птиц. У речных уток число образований в нижней челюсти достигает 280, а в верхней — 35–40. Плотность размещения сосочков подклювья наибольшая у речных уток, особенно у чирков (до 25 на 1 мм²), и наименьшая — у морских уток, особенно у крохалей (2–4 на 1 мм²). Отношение числа сосочков подклювья к числу лунок надклювья значительно различается у фильтраторов и нефилтрующих видов ($Z = 6,46, p < 0,01$), а также у речных уток и

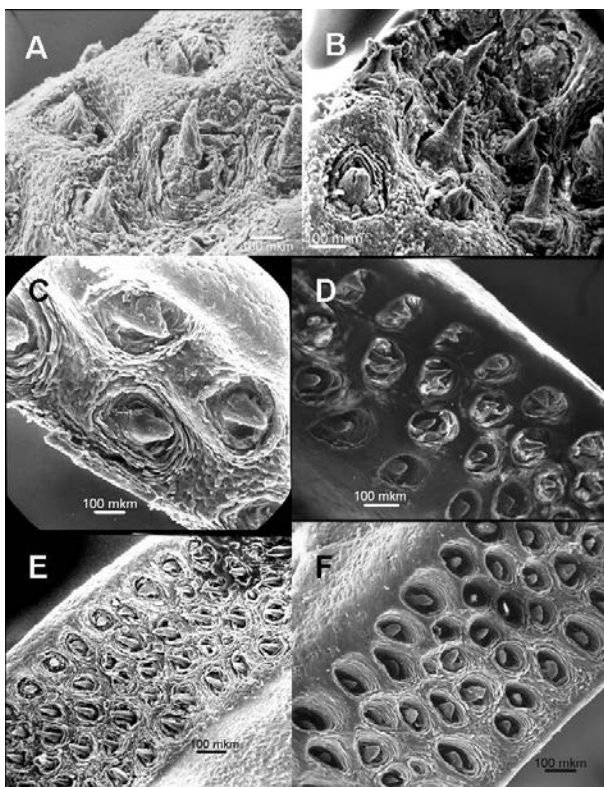


Рис. 1. Сенсиллярные механорецепторные комплексы подклювья гусеобразных.

Растительноядные: А — белолобый гусь *Anser albifrons*; В — серый гусь *Anser anser*.

Преследователи: С — морянка *Clangula hyemalis*; D — луток *Mergellus albellus*.

Фильтраторы: Е — шилохвость *Anas acuta*; F — чирок-свиистунок *Anas crecca*.

всех прочих видов ($Z = 6,53$, $p < 0,01$). Плотность сосочков подклювья положительно связана с отношением числа сосочков подклювья к числу лунок надклювья ($r = 0,55$; $p < 0,01$; $n = 322$). Чем плотнее упакованы сосочки на кончике нижней челюсти, тем меньше осязательных структур на кончике верхней. Это указывает на большую тактильную чувствительность кончика подклювья по сравнению с надклювьем, что сильнее выражено в группе фильтраторов по сравнению с птицами прочих экологических групп.

Каждый роговой сосочек концевого органа подклювья представляет собой подвижный эпидермальный чехол, одевающий погруженную в глу-

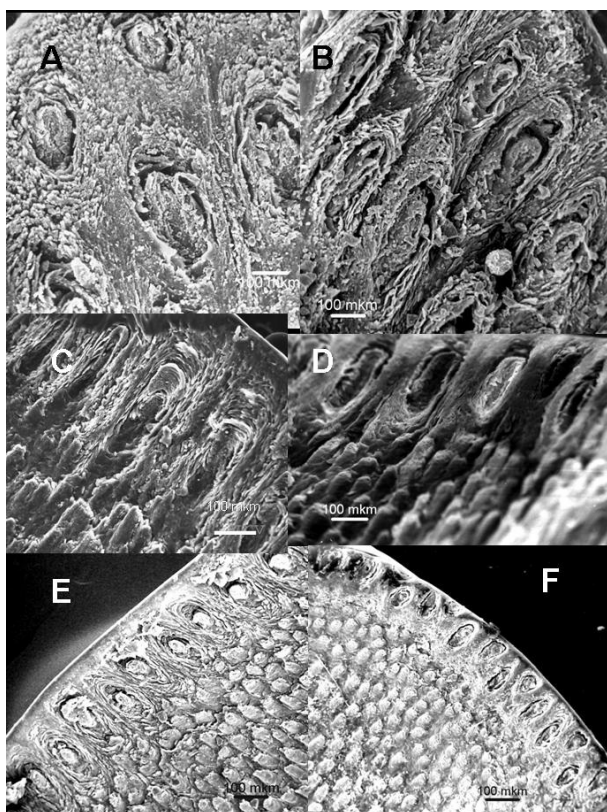


Рис. 2. Асенсиллярные механорецепторные комплексы надклювья гусеобразных.

Растительноядные: А — белолобый гусь *Anser albifrons*; В — серый гусь *Anser anser*.

Преследователи: С — морянка *Clangula hyemalis*; D — луток *Mergellus albellus*.

Фильтраторы: Е — шилохвость *Anas acuta*; F — чирок-свистунок *Anas crecca*.

бину ноготка трубчатую сердцевину из рыхлой соединительной ткани, ближе к основанию которой расположены механочувствительные нервные окончания, тельца Гербста, а ближе к кончику — тельца Грандри (рис. 3).

Длина соединительнотканых трубочек, вмещающих нервные окончания, коррелирует с их диаметром в пределах группы фильтраторов, речных и нырковых уток ($r = 0,50, p < 0,05, n = 248$). У травоядных видов (пеганка) и преследователей (луток) корреляции не выявлено. Длина трубочек значимо больше у видов-фильтраторов, речных и нырковых уток, чем у остальных ($Z = 3,41, p < 0,01$). Различий в диаметре не установлено.

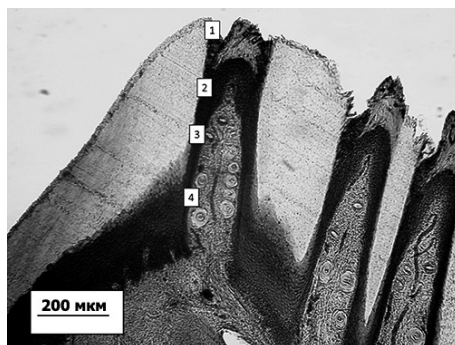


Рис. 3. Продольный срез концевой органа подклювья кряквы.
1 — роговой колпачок; 2 — соединительнотканная трубочка; 3 — тельца Гербста; 4 — тельца Грандри.

Число телец Гербста и Грандри в каждой соединительнотканной трубочке определяет относительную чувствительность клюва к разным типам механических стимулов. Первые реагируют на вибрации, вторые — на изменение скорости механического стимула (Gottschaldt, 1985). Телец Гербста значительно больше у фильтраторов, чем у прочих видов ($Z = 4,45$, $p < 0,01$), а телец Грандри у фильтраторов, наоборот, меньше, чем у прочих ($Z = -2,10$, $p = 0,03$). По диаметру тельца Грандри значительно мельче у фильтраторов, чем у прочих видов ($Z = -7,15$, $p < 0,01$). Для телец Гербста значимых различий не установлено. Тельца Грандри очень изменчивы по структуре. Число клеток в них часто превышает две, а иногда они образуют целые гроздья.

У различных групп гусеобразных различают три главных способа пищедобывания. Это сощипывание наземной или водной растительности (гуси, лебеди, земляные гуси); преследование или сбор добычи под водой (морские утки, в том числе крохали); процеживание поверхностных (речные утки, земляные утки) или глубоких (нырковые утки) слоев воды и ила (Goodman, Fisher, 1962; Tome, Wrubleski, 1988; Lisney et al., 2013; Li, Clarke, 2016).

Исследованные виды разделяются по комбинации числа тактильных образований на кончиках нижней и верхней челюстей в соответствии с предпочитаемым способом кормодобывания на «пастбищных» растительноядных, ныряющих преследователей и фильтраторов. У «пастбищных» видов орган содержит многочисленные тактильные образования и довольно симметрично развит в подклювье и надклювье. У видов, активно преследующих добычу под водой, тактильные образования немногочисленны, в нижней части их больше, чем в верхней, по сравнению с расти-

тельноядными. У поверхностных и подводных фильтраторов наблюдается высокая плотность размещения рецепторных формирований в подклювье, а их число в надклювье до 10 раз меньше, чем в подклювье. Размер наружных тактильных образований коррелирует с массой тела птиц в каждой из групп с различной пищедобывательной специализацией.

Способы кормодобывания отражаются и на анатомическом строении концевой органа. Соединительнотканые трубочки, вмещающие механорецепторные нервные окончания, значительно длиннее у видов-фильтраторов, чем у травоядных и видов, преследующих добычу под водой. Число телец Гранди у фильтраторов меньше, чем у остальных, как и их размер и изменчивость.

Таким образом, способы кормодобывания накладывают отпечаток на строение концевой органа, в том числе на такие параметры, как плотность размещения рецепторных образований подклювья, соотношение их числа в подклювье и надклювье, размеры тактильных соединительнотканых трубочек, количество и размеры механорецепторных нервных окончаний.

Несмотря на внешнее морфологическое однообразие, пространственная организация эпителиальных тактильных структур и анатомия концевой органа клюва семейства Anatidae коррелируют с пищедобывательной специализацией и образом жизни исследованных групп видов.

Список литературы

- Бианки В.В., Держинский Ф.Я., Гринцевичене Т.И. 2009. Некоторые морфологические особенности гоголя (*Vicuphala clangula*) как источник его адаптивных свойств // Зоологический журнал. Т. 88. № 8. С. 968–974.
- Бианки В.В., Держинский Ф.Я., Гринцевичене Т.И. 2013. Некоторые морфофункциональные особенности ротового аппарата лутка (*Mergellus albellus*), связанные с его трофическими адаптациями // Зоологический журнал. Т. 92. № 5. С. 577–583.
- Держинский Ф.Я. 1982. Адаптивные черты в строении челюстного аппарата некоторых гусеобразных птиц и вероятные пути эволюции отряда // Зоологический журнал. Т. 62. № 7. С. 1030–1041.
- Держинский Ф.Я., Корзун Л.П. 2004. Современные подходы к интерпретации данных морфологии как путь для получения новых сведений по экологии и эволюции позвоночных (на примере птиц) // У. Хоссфельд, Л. Олссон, О. Брайдбах, Г.С. Левит (ред.). Эволюционная морфология от К. Гегенбауэра до современности. СПб.: Fineday-Press & Urban Fischer Verlag. С. 269–294.
- Goodman D.C., Fisher H. 1962. Functional morphology of the feeding apparatus in waterfowl, Aves: Anatidae. Carbondale: Southern Illinois Univ. Press. 258 p.
- Gottschaldt K.-M. 1985. Structure and function of avian somatosensory receptors // A.S. King, J. McLelland (eds.). Form and function in birds. Vol. 3. L.: Academic Press. P. 375–461.

- Li Z., Clarke J.* 2016. The craniolingual morphology of waterfowl and its relationship with feeding mode revealed through contrast-enhanced X-ray computed tomography and 2-D morphometrics // *Journal of Evolutionary Biology*. Vol. 43. No. 1. P. 12–25.
- Lisney T.J., Stecyk K., Kolominsky J., Schmidt B.K., Corfield J.R., Iwaniuk A.N., Wylie D.R.* 2013. Ecomorphology of eye shape and retinal topography in waterfowl (Aves: Anseriformes: Anatidae) with different foraging modes // *Journal of Comparative Physiology*. Vol. 199. No. 5. P. 385–402.
- Tome M.W., Wrubleski D.A.* 1988. Underwater foraging behavior of canvasbacks, lesser scaups, and ruddy ducks // *Condor*. Vol. 90. P. 168–172.

**СТРУКТУРА ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ
КОРЕННЫХ ЗУБОВ ПЛИОЦЕНОВОЙ *DRYOMYS* SP.
И СОВРЕМЕННЫХ ЛЕСНЫХ СОНЬ, *DRYOMYS*
NITEDULA (PALLAS, 1779), БАССЕЙНА ДОНА
А.К. Агаджанян¹, Ю.В. Попова², В.Б. Сычёва²,
В.Н. Орлов²**

¹ Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия; ² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

**THE DENTAL PATTERN OF THE PLIOCENE
DORMICE *DRYOMYS* SP. AND RECENT *DRYOMYS*
NITEDULA (PALLAS, 1779) FROM THE DON RIVER
BASIN**

**A.K. Agadjanyan¹, Yu.V. Popova², V.B. Sycheva²,
V.N. Orlov²**

¹ Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia; ² A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
e-mail: aagadj@paleo.ru

Ископаемые остатки сонь рода *Dryomys* единичны и известны преимущественно из плейстоцена и голоцена. Самые ранние находки рода *Dryomys* относят к среднему миоцену Северной Африки (Jaeger, 1975), а в Европе — к позднему миоцену (Franzen, Storch, 1975; Daams, 1981). Несомненно сходство *Dryomys* и *Microdryomys* De Bruijn, 1966 из олигоцена – миоцена Европы (Daams, 1981), также вероятно их близкое родство (Daams, De Bruijn, 1995). Остатки *Dryomys*, сходной с современной *D. nitedula*, известны из плейстоценовых местонахождений в Польше (Daoud, 1993), но в плейстоценовых местонахождениях Украины этот род не отмечен (Стадник, 2010). В позднеледниковье (17–12,4 тыс. лет назад) современная *D. nitedula* известна в комплексе млекопитающих перигляциальной тундростепи Восточной Европы (Маркова, Пузаченко, 2008) и в раннем голоцене Южной Европы (Косинцев, 2008).

Ранее были описаны коренные зубы крупной плиоценовой сони *Dryomys* sp. из местонахождения Коротояк-2 по Среднему Дону (Агаджанян, 2009). В настоящем сообщении мы приводим результаты сравнения сони из Коротояк-2 с современной *D. nitedula* бассейна Дона.

Материал и методы

Dryomys sp.: средний плиоцен, MN 16а, ранний акчагыл, Коротояк-2, Средний Дон (Агаджанян, 2009). Материал: M² — 2 экз. (ПИН 4929/1; 2), M₂ — 1 экз. (ПИН 4929/3).

Dryomys nitedula rec.: 23 экз. из бассейна Среднего Дона (колл. ЗМ МГУ).

Длину и ширину снашивающейся поверхности коренных зубов измеряли под сканирующим микроскопом Keyence 1000VHX. Номенклатура структур жевательной поверхности зубов приведена по Daams (1981) (рис. 1).

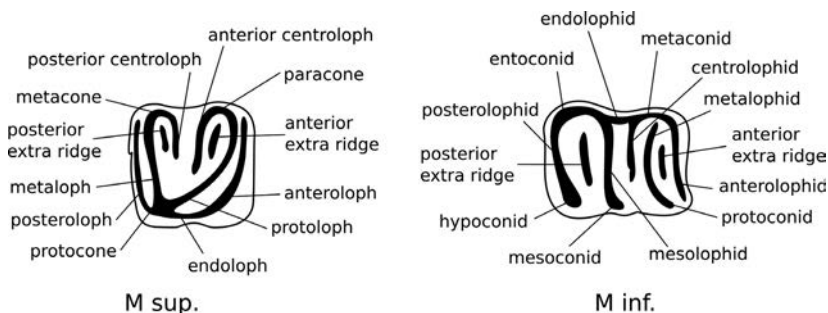


Рис. 1. Номенклатура структур коренных зубов Myoxidae (по Daams, 1981).

Результаты

Dryomys sp., Коротояк-2. Жевательная поверхность верхних зубов слабо вогнута. Коронка зубов в плане имеет форму, близкую к квадрату. Корни обломаны.

На жевательной поверхности M² имеются четыре основных поперечных гребня, (anteroloph, protoloph, metaloph, posteroloph) и один дополнительный, передний центролоф (anterior centroloph). На медиальной стороне коронки все основные гребни соединяются между собой, а на латеральной заканчиваются обособленными буграми, самый крупный из них — метаконус (metacone). Передний центролоф в своей латеральной части соединяется с параконусом (parascone) и протолофом (protoloph).

На жевательной поверхности M₂ также имеются четыре основных гребня (anterolophid, metalophid, mesolophid, posterolophid) и один дополнительный (centrolophid). Металофид полностью сливается с антеролофидом на латеральном крае коронки, но не соприкасается с метаконидом (metaconid). Центролофид полностью слит своей медиальной частью с гребнем мезоконида (mesoconid); латерально он простирается менее чем на половину ширины коронки.






морфотипы M ²		F	G	H	J	K
регион	n					
*Малый Кавказ	26	--	--	22	3	1
Бассейн Дона	23	6	15	2	--	--

Рис. 2. Морфотипы коренного зуба M² *Dryomys nitedula*

* по: Daams, 1981.

***Dryomys nitedula* rec.** Выделяют 5 морфотипов M² в порядке усложнения: F, G, H, J и K (Daams, 1981) (рис. 2). Морфотип F характеризуется наличием четырех основных поперечных гребней: anteroloph, protoloph, metaloph, posteroloph; заметен также дополнительный гребень, передний централоф и эндолоф (endoloph). Морфотип G отличается добавлением еще одного короткого дополнительного гребня, заднего централофа (posterior centroloph); морфотип H — появлением дополнительного гребня в тригоне, обычно между протолофом и передним централофом. Морфотип J отличается наличием двух дополнительных гребней в тригоне, а морфотип K — наличием двух дополнительных гребней, одного между протолофом и передним централофом и другого — вне тригона в передней долилке. У лесных сонь бассейна Дона чаще встречается морфотип G (более чем у половины особей) и морфотип F — у четверти особей. Примерно в такой же пропорции встречаются морфотипы G и F и в небольшой выборке из Восточных Альп (Австрия), а на Балканах и Малом Кавказе (Турция) чаще встречается более усложненный морфотип H, причем морфотипы G и F вообще не отмечены Daams (1981) (рис. 2).

Выделяют три морфотипа нижнего коренного M₂ лесной сони, в порядке усложнения 1, 2 и 3 (Daams, 1981). Морфотип 1 имеет пять основных гребней: anterolophid, metalophid, centrolophid, mesolophid и posterolophid. Морфотип 2 характеризуется присутствием дополнительного posterior extra гребня, а морфотип 3 также и anterior extra гребня. Усложнение верхних и нижних коренных происходит синхронно, и среди рассмотренных черепов лесной сони Русской равнины половину особей можно отнести к 1 и 2 типам, в то время как на Балканах и в Закавказье эти типы зубов единичны.

Размеры второго моляра плиоценовой сони из Коротояк-2 и современных лесных сонь из бассейна Дона приведены в таблице 1. Плиоценовая соня из Коротояк-2 достоверно крупнее не только современных *D. nitedula* из того же региона, но и всех современных и ископаемых форм этого вида (Daams, 1981; Daoud, 1993).

Таблица 1. Размеры M² сонь рода *Dryomys*.

Вид	Длина M ² (мм)			Ширина M ² (мм)		
	N	Lim	M ± SD	N	Lim	M ± SD
<i>Dryomys</i> sp., Коротояк-2	2	1,45; 1,50	–	2	1,70; 1,90	–
<i>Dryomys nitedula</i> , бассейн Дона	23	1,04– 1,38	1,21 ± 0,08	23	1,19– 1,53	1,37 ± 0,09

Обсуждение

На принадлежность плиоценовой сони из Коротояк-2 к роду *Dryomys* указывает сплошной цингулярный валик по всему внутреннему краю коронки коренных, характерный и для современных *Dryomys* (слияние антеролофа на медиальной стороне M² с другими гребнями и слияние антеролофида с метаконидом на M₂). Исследованные верхний и нижний второй коренной плиоценовой сони можно отнести к типу F и типу 1, соответственно, современных *D. nitedula*. Следовательно, особенности структуры жевательной поверхности коренных зубов этой сони вполне укладываются в пределы изменчивости структур современной *D. nitedula*. Можно отметить также значительную географическую изменчивость структуры коренных зубов на огромном ареале *D. nitedula* и сходство описанной плиоценовой сони с лесными сонями Восточной Европы. Морфологические структуры р. *Dryomys* крайне консервативны. Даже структура зубов африканских *Dryomys* среднего миоцена, первоначально описанных как новый род *Afrodryomys* (Jaeger, 1975), также укладывается в пределы изменчивости структур современной *Dryomys nitedula* Daams (1981).

Значительно сходство коренных зубов большого олигоцен-миоценового рода *Microdryomys* и современных *Dryomys* (Daams, 1981). Даамс отмечает ряд различий коренных зубов этих родов, но подчеркивает, что находки единичных зубов достаточно трудно идентифицировать, а серийный ископаемый материал отсутствует. Среди признаков коренных зубов *Microdryomys* Даамс, например, отмечает меньшие размеры, чем у *Dryomys*, и примерно равную длину и ширину коронки коренных зубов (Daams, 1981). По этим признакам плиоценовая соня из Коротояк-2 относится к *Dryomys*. Крупные размеры коренных зубов плиоценовой сони из Коротояк-2 служат единственным надежным диагностическим признаком (табл. 1). Зубы этой сони достоверно крупнее всех известных форм рода *Dryomys* и видов рода *Microdryomys*. Вероятнее всего, эта форма принадлежит хорошо обособленному самостоятельному таксону видового ранга.

Консервативностью морфологических структур рода *Dryomys* объясняются большие молекулярные различия криптических форм лесных сонь Русской равнины и Западного Кавказа, которых относили к одному под-

виду *D. n. tanaiticus* Ogn. et Turov, (1935). Генетическая дистанция между ними по гену *cytb* оказалась равной $9,3 \pm 1,3\%$ (ТЗР), в то время как между родами *Dryomys* и *Eliomis* эта дистанция равна $20,0 \pm 2,7\%$ (ТЗР) (Григорьева и др., 2014).

Список литературы

- Агаджанян А.К. 2009. Мелкие млекопитающие плиоцен – плейстоцена Русской равнины // Труды Палеонтологического института РАН. Т. 289. М.: Наука. 676 с.
- Григорьева О.О., Балакирев А.Е., Сычева В.Б., Стахеев В.В., Кривоногов Д.М., Андрейчев А.В., Опарин М.Л., Орлов В.Н. 2014. Митохондриальная филогенетика и таксономия лесной сони *Dryomys nitedula* (Pallas, 1778) (Gliridae, Rodentia) Западного Кавказа с описанием нового подвида *D. n. heptneri* subsp. nov. // Охрана биоты в государственном природном заповеднике Утриш. Научные труды. Т. 3. Майкоп: ООО «Полиграф-ЮГ». С. 332–344.
- Косинцев П.А. 2008. Комплексы млекопитающих раннего голоцена (пребореал-бореал) (Preboreal-Boreal – PB-BO) (< 10,2 – = 8,0 тыс. л. н.) // А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен (ред.). Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 233–258.
- Маркова А.К., Пузаченко А.Ю. 2008. Комплексы млекопитающих максимальной стадии последнего оледенения (Last Glacial Maximum – LGM) (= 24 – = 17 тыс. л. н.) // А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен (ред.). Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 91–116.
- Маркова А.К., Пузаченко А.Ю. 2008. Комплексы млекопитающих позднеледникового (Late Glacial transition – LGT) (< 17 – = 12,4 тыс. л. н.) // А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен (ред.). Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 117–160.
- Стадник О. 2010. Соневи (Gliridae, Rodentia, Mammalia) Плейстоцену України // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. В. 53. Р. 127–132
- Daams R. 1981. The dental pattern of the dormice *Dryomys*, *Myomimus*, *Microdyromys* and *Peridyronzys* // C.W. Drooger (ed.). Utrecht Micropaleontological Bulletins. Special Publication 3. Netherlands: Loonzetterij Abe, Hoogeveen. P. 1–115.
- Daams R., De Bruijn H. 1995. A classification of the Gliridae (Mammalia) on the basis of dental morphology // *Hystrix* (N.S.) Vol. 6. No. 1–2. P. 3–50.
- Daoud A. 1993. Evolution of Gliridae (Mammalia, Rodentia) in Pliocene and Quaternary of Poland // *Acta Zoologica Cracoviensia*. Vol. 36. No. 2. P. 199–231.
- Franzen L., Storch G. 1975. Die unterpliozäne (turoalische) Wirbeltierfauna von Dorn-Dürkheim, Rheinhessen, SW-Deutschland. I. Entdeckung, Geologie, Mammalia: Carnivora, Proboscidea, Rodentia – Grabungsergebnisse 1972–1973. Senckenbergiana Lethaea. Vol. 56. No. 4–5. P. 233–303.
- Jaeger J.J. 1977. Rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocène de Beni-Mellal // *Palaeo-vertebrata*. Vol. 8. No. 1. P. 1–166.

**ПРЕДПОЛАГАЕМЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ НЕЙРОНОВ НОВИЗНЫ
СЛУХОВОГО ЦЕНТРА СРЕДНЕГО МОЗГА ЛЯГУШКИ**

Н.Г. Бибииков, С.К. Иорданская

*АО «Акустический институт имени акад. Н.Н. Андреева», Москва,
Россия*

**POSSIBLE MORPHOLOGICAL FEATURES OF
NOVELTY UNITS IN THE MIDBRAIN AUDITORY
NUCLEI OF THE FROG**

N.G. Bibikov, S.K. Iordanskaia

*N.N. Andreyev Acoustics Institute, Moscow, Russia
e-mail: nbibikov1@yandex.ru*

Основное слуховое образование среднего мозга бесхвостых амфибий, называемое «полукружный торус», расположено непосредственно под оптическим тектумом и отделено от него оптическим желудочком. В ряде публикаций описывались цитоморфология клеток торуса (Potter, 1965; Бибииков, Сорока, 1979; Feng, 1983; Luksch, Walkowiak, 1998) и структура его связей с нижележащими и вышележащими отделами слухового пути (Rubinson, Skiles, 1975; Жарская и др., 1981; Wilczynski, 1981; Бибииков и др., 1986; Feng, 1986a, b; Feng, Lin, 1991; Luksch, Walkowiak, 1998). Это образование имеет много морфологических и физиологических особенностей, делающих его похожим на задние холмы млекопитающих. В частности, торус получает многочисленные афферентные входы из слуховых отделов продолговатого мозга, главные из которых — дорсальное медуллярное ядро (контралатерально) и ядро верхней оливы (билатерально). Кроме того, полукружный торус получает ипсилатеральные входы от ядра боковой петли, локализация которого не определена точно, хотя, судя по нашим данным (Bibikov, 1996, 2003), оно расположено вентролатерально от истмального ядра в районе моста (рис. 1а). Заметим, что выраженных прямых связей полукружного торуса с ядром истми описано не было.

Сам полукружный торус подразделяется на несколько ядер, наиболее крупными из которых являются основное, ламинарное и крупноклеточное (рис. 2б). Основное ядро, расположенное в центре торуса — главный реципиент афферентных волокон. Ламинарное ядро, лежащее дорсолатерально от основного и граничащее с оптическим желудочком, в основном содержит мелкие и средние по величине нейроны, посылающие аксоны как в таламус, так и в нижележащие структуры моста. Крупнокле-

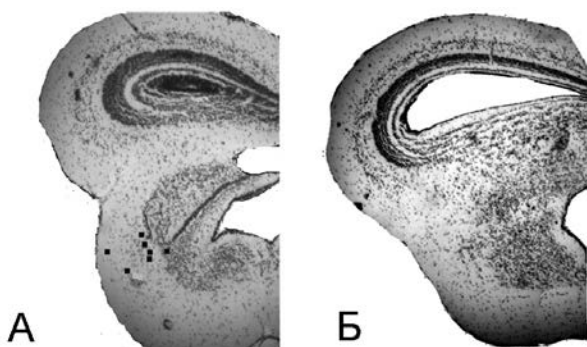


Рис. 1. Поперечные срезы среднего мозга озерной лягушки на уровне каудальной (*а*) и центральной (*б*) частей полукружного турса. На рис. 1а обозначены места расположения клеток, ретроградно окрашенных после введения пероксидазы из хрена в ипсилатеральный полукружный турс (предположительное ядро боковой петли).

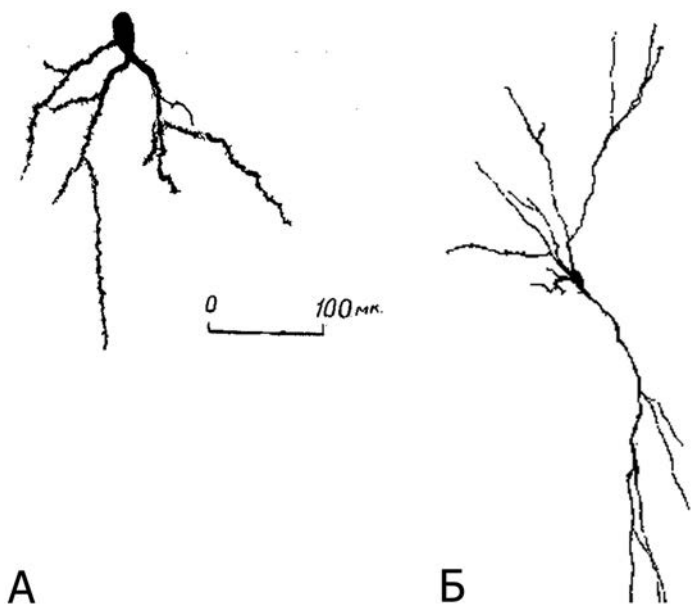


Рис. 2. Характерные типы нейронов полукружного турса: *а* — клетка основного ядра с многочисленными дендритными шипиками; *б* — клетка крупноклеточного ядра с весьма обширным дендритным деревом, базальные дендриты которой получают входы от нейронов с разными характеристическими частотами. Некоторые из апикальных дендритов контактируют с глубокими слоями латеральной части оптического тектума.

точное ядро, отличающееся существенно меньшей плотностью клеточных элементов (рис. 2б), локализовано непосредственно латерально от основного и содержит клетки, разнообразные по своим размерам, строению и физиологическим характеристикам. Аfferентная иннервация нейронов этого ядра осуществляется главным образом из основного ядра турса. Большинство нейронов крупноклеточного ядра посылает аксоны в вышележащие отделы головного мозга, в частности, в таламические ядра. Ламинарное и крупноклеточное ядра турса получают также эfferентные входы из таламических ядер, а возможно, и непосредственно от ядер переднего мозга.

В наших экспериментах объектами исследования служили озерная и травяная лягушки. Работа проводилась в соответствии с требуемыми правилами гуманного обращения с животными. Строение клеток отдельных структур полукружного турса исследовали разными методами, включая окраску по Гольджи и цитохимическое окрашивание пероксидазой из хрена. Анализ материалов, окрашенных методом Гольджи, позволил выделить две группы клеток со сравнительно хорошо развитым дендритным ветвлением, которые могли рассматриваться как специализированные.

Нейроны первой группы были локализованы главным образом в каудальной части основного ядра полукружного турса. Их главное отличие от остальных клеток этого ядра состояло в существовании многочисленных шипиков на развитом, хотя и пространственно ограниченном дендритном древе (рис. 2а). Есть основания полагать, что именно клетки с большим числом дендритных шипиков могут осуществлять операции, связанные с пластичностью и запоминанием временной структуры поступающего сигнала (Grigor'ev, Vibikov, 2010).

Другая группа явно специализированных нейронов была расположена в крупноклеточном ядре. Эти клетки характеризовались весьма обширным дендритным древом (рис. 2б). Сравнительно толстые дендриты имели приблизительно одинаковую грубую структуру и часто были направлены в разные стороны. При попытках трехмерной локализации дендритного ветвления этих нейронов (см. Бибиков и др., 2002) было замечено, что кроме его значительной протяженности во фронтальной плоскости, некоторые из дендритов имели значительную длину и в каудо-ростральном направлении. Более того, в некоторых случаях при анализе препаратов, окрашенных по Гольджи, было замечено, что их апикальные дендриты, огибая с латеральной стороны оптический желудочек, достигают средних слоев *tectum opticum*.

Наряду с морфологическим исследованием крупноклеточного ядра полукружного турса мы проводили и электрофизиологическую регист-

рацию внеклеточной активности одиночных нейронов. Именно в этой зоне нами были описаны клетки, характеризуемые как нейроны «новизны» (Бибиков, 1977). Пороги этих нейронов слабо зависели от частоты воздействующего сигнала иногда во всем диапазоне слышимости объекта. При воздействии стандартных тональных отрезков длительностью 0,2 с и уровнем 20 дБ над порогом ответ этих клеток характеризовался сильным привыканием. Даже при интервалах между сигналами в 2–5 с ответ, который при первом предъявлении был вполне эффективным, полностью прекращался к 4–5-му предъявлению. Однако при изменении частоты сигнала реакция возникала вновь. При этом число импульсов в реакции на этот «новый» стимул увеличивалось при возрастании частотного интервала между сигналом, вызвавшим привыкание, и новым стимулом. Эти нейроны также обычно отвечали пачкой импульсов на выключение (или включение) света в экспериментальной камере.

Анализ всех физиологических свойств указанных клеток, регистрируемых в зоне расположения крупноклеточного ядра торуса, позволяет со значительной долей уверенности сопоставить с ними тип крупных нейронов этого ядра, морфология которых была описана выше. Длинные дендриты, направленные обычно в нескольких направлениях и нередко пронизывающие весь торус, соответствуют слабой частотной избирательности реакции этих клеток. Ответ на зрительные раздражители соответствует связи некоторых апикальных дендритов с оптическим тектумом. Сам эффект восстановления реакции при смене частоты можно объяснить тем, что собственно привыкание осуществляется не в теле клетки, а в одном из крупных дендритов. Естественно предположить, что разные дендриты получают входы от нейронов, имеющих различные характеристические частоты. В этом случае сигнал изменившейся частоты проходит по новому дендриту, который еще не заторможен, что и вызывает появление в теле нейрона усиленного синаптического потенциала и, соответственно, генерацию потенциала действия. Качественно такой модели соответствует и монотонное возрастание ответа при увеличении частотного интервала между кондиционирующим и тестовым сигналами.

Нельзя не отметить, что в последние годы исследование физиологических эффектов, связанных с реакциями на «новизну» поступающих стимулов, выросло в весьма обширную область нейронауки. В англоязычной литературе это явление получило название «stimulus-specific adaptation». Обращает на себя внимание тот факт, что у млекопитающих, как и у амфибий, наиболее периферическим участком слухового пути, где оно было описано, является гомолог полукружного торуса амфибий — задние холмы четверохолмия (Perez-Gonzalez et al., 2005). Хотя в указанной работе отмечается, что подобные клетки были обнаружены во всех

отделах этого ядра, из приведенных данных можно заключить, что предпочтительная локализация таких клеток соответствует латеральным частям задних холмов. Однако прямого соответствия характерной морфологии какой-либо группы нейронов задних холмов млекопитающих с присущим им свойством новизны до сих пор обнаружено не было.

Сравнительно недавно методом магниторезонансной томографии усиление реакции на сигналы с измененным спектром было отмечено и в задних буграх четверохолмия человека (Cacciaglia et al., 2015). Таким образом, есть все основания полагать, что эффект реакции на новизну в слуховой системе присущ всем позвоночным животным и начинает проявляться именно в нейронах слухового центра среднего мозга. Имеются ли морфологические корреляты клеток новизны со свойством *stimulus-specific adaptation*, описанные нами для полукружного торуса амфибий, у других позвоночных, могут показать только будущие исследования. Написание работы поддержано грантом РФФИ № 16-04-01066.

Список литературы

- Бибиков Н.Г. 1977. Нейроны новизны в слуховой системе лягушки // Журнал высшей нервной деятельности. Т. 27. Вып. 5. С. 1091–1098.
- Бибиков Н.Г., Сорока С.К. 1979. Строение нейронов слухового центра среднего мозга лягушки // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 15. Вып. 6. С. 608–616.
- Бибиков Н.Г., Иорданская С.К., Жарская В.Д. 1986. Эфферентные нейроны слухового центра среднего мозга лягушки *Rana ridibunda* // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 22. Вып. 4. С. 460–465.
- Бибиков Н.Г., Дымов А.Б., Панютин А.Д., Патин К.И., Иорданская С.К. 2002. Программа для трехмерного представления нейрональной структуры отдельных ядер головного мозга // Компьютерное и математическое моделирование в естественных и технических науках. Материалы Всероссийской научной интернет-конференции. Вып. 18. С. 16.
- Жарская В.Д., Бибиков Н.Г., Сорока С.К. 1981. Связи слухового центра среднего мозга травяной лягушки // Аксонный транспорт веществ в системах мозга. Киев: Наукова думка. С. 110–116.
- Bibikov N.G. 2003. Auditory responses in the isthmal region of the frog // Brain, Behavior and Evolution. Vol. 62. No. 3. P. 169.
- Bibikov N.G. 1996. Audio-visual bimodal cells in torus semicircularis of the frog demonstrate a novelty behavior // Visiomotor coordination: Amphibians, models, and comparative studies. Sedona, Arizona. P. 53–54.
- Cacciaglia R., Escera C., Slabu L., Sanjuan A., Ventura-Campos N., Ávila C. 2015. Involvement of the human midbrain and thalamus in auditory deviance detection // Neuropsychologia. Vol. 68. P. 51–58.
- Feng A.S. 1983. Morphology of neurons in the torus semicircularis of the northern leopard frog, *Rana pipiens pipiens* // Journal of Morphology. Vol. 175. P. 253–269.

- Feng A.S.* 1986a. Afferent and efferent innervation patterns of the cochlear nucleus dorsal medullary nucleus of the leopard frog // *Brain Research*. Vol. 367. P. 183–191.
- Feng A.S.* 1986b. Afferent and efferent innervation patterns of the superior olivary nucleus of the leopard frog // *Brain Research*. Vol. 364. P. 167–171.
- Feng A.S., Lin W.Y.* 1991. Differential innervation patterns of three divisions of frog auditory midbrain torus semicircularis // *Journal of Comparative Neurology*. Vol. 306. P. 613–630.
- Grigor'ev D.Yu., Bibikov N.G.* 2010. Model of a neuron trained to extract periodicity // *Acoustical Physics*. Vol. 56. No. 5. P. 720–728.
- Luksch H., Walkowiak W.* 1998. Morphology and axonal projection patterns of auditory neurons in the midbrain of the painted frog, *Discoglossus pictus* // *Hearing Research*. Vol. 122. P. 1–17.
- Pérez-González D., Malmierca M.S., Covey E.* 2005. Novelty detector neurons in the mammalian auditory midbrain // *European Journal of Neuroscience*. Vol. 22. P. 2879–2885.
- Potter H.D.* 1965. Mesencephalic auditory region of the bullfrog // *Journal of Neurophysiology*. Vol. 28. P. 1132–1154.
- Rubinson K., Skiles M.P.* 1975. Efferent projections of the superior olivary nucleus in the frog *Rana catesbeiana* // *Brain, Behavior and Evolution*. Vol. 12. P. 151–160.
- Wilczynski W.* 1981. Afferents to the midbrain auditory center in the bullfrog *Rana catesbeiana* // *Journal of Comparative Neurology*. Vol. 198. P. 421–433.

**МОРФОЛОГИЯ ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ
СЕЙМУРИАМОРФНЫХ АМФИБИЙ (TETRAPODA,
ANTHRACOSAURIA) СРЕДНЕЙ-ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ
ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ**

В.В. Буланов

Палеонтологический институт РАН, Москва, Россия

**THE MORPHOLOGY OF DENTAL SYSTEM
OF MIDDLE-LATE PERMIAN SEYMOURIAMORPH
AMPHIBIANS (TETRAPODA, ANTHRACOSAURIA)
OF EASTERN EUROPE**

V.V. Bulanov

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences,

Moscow, Russia

e-mail: bulanov@paleo.ru

Seymouriamorpha — небольшой (11 родов) и сравнительно хорошо изученный отряд позднепалеозойских земноводных, ареал которого ограничен территорией Лавразии. Примерно половина известных видов сеймуриаморф описана из средней-верхней перми Восточной Европы. В отличие от большинства ископаемых земноводных, почти для всех представителей группы с различной полнотой реконструируются онтогенетические ряды (в том числе ларвальная стадия), что позиционирует ее как выгодный объект для анализа морфо-функциональных трансформаций в индивидуальном развитии и филогенезе.

Одной из примечательных особенностей, выделяющих отряд среди известного многообразия современных и ископаемых амфибий, является динамичное и разноплановое усложнение зубной системы. Основные черты ее организации унаследованы от эмболомеров карбона: помимо челюстных костей зубы присутствуют на костях короноидной серии и всех элементах небного комплекса. Основания зубов сохраняют складчатость; коронки, как правило, орнаментированы гребешками различной формы и в различной степени наклонены внутрь ротовой полости. Апоморфиями в строении зубной системы выступают сокращение количества маргинальных зубов (связанное с укорочением роstralного отдела черепа), озубление парасфеноида, уменьшение размеров небных «клыковых пар» (и, в ряде случаев, их последующая трансформация в специализированные зубные ряды), переход к различным формам гетеродонтии.

В качестве близкой к исходному для сеймуриаморф морфотипу можно рассматривать зубную систему раннепермских *Utegeniidae* (*Utegenia shpinari*), которая характеризуется сравнительно большим набором челюстных зубов (около 30 в *maxillare*, 4–6 в *praemaxillare* и около 40 в *dentale*), снабженных монокуспидными, удлинено-коническими коронками. Зубы рострального отдела черепа дифференцированы по размеру: часть зубов в предчелюстной и переднем отделе верхнечелюстной костей увеличены, что меняет профиль рабочей линии зубного ряда и механику прикуса. Данная черта является отклонением от предкового состояния и не характерна ни для эмболомеров, ни для близких к сеймуриаморфам *Gephyrostegida* (Klembara et al., 2014), имеющих гомодонтный характер маргинального озубления. Один–два зуба, сопоставимых по размеру с челюстными, располагаются у *Utegenia* медиальнее и позади хоаны на *vomer* и *palatinum*, соответственно. Поверхность переднего отдела *parasphenoideum*, небных и квадратных ветвей *pterygoideum* покрыта тесно расположенными рядами мелких «шагреньевых» зубов, радиально расходящимися из центров окостенения. Помимо этого, «шагрень» плотно покрывает все три короноида, *vomer*, и, в меньшей степени, *palatinum* и *ectopterygoideum* (медиально расположенные зубные поля последних структурированы в ряды, продолжающие зубные ряды прилегающей крыловидной кости).

Наблюдающаяся уже в ранней перми дифференцировка *Seymouriamorpha* на крупные филумы связана с реализацией различных экологических стратегий и сопровождалась расхождением морфологических характеристик в строении черепа (в том числе челюстного аппарата), что нашло отражение в номенклатурном делении отряда на надсемейства *Seymourioidea* и *Kotlassioidea* (Bulanov, 2003).

Наиболее сильная специализация зубной системы отмечается внутри эндемичного для Восточной Европы надсемейства *Kotlassioidea*, в котором она протекает на фоне усиления неотенических тенденций: для большинства котлассиоидов реконструируется сохранение в дефинитивном состоянии водного образа жизни при общей ларваизации многих краниальных параметров и слабом развитии (или редукции) структур, востребованных в условиях наземного существования (сохранение ювенильного габитуса черепа, сейсмочувствительной системы, исчезновение слезно-носового протока, недоразвитие структур плечевого пояса и др.). При этом происходит постепенное сокращение количества маргинальных зубов (более чем в два раза по сравнению с *Utegeniidae*), поликуспидизация их коронок и формирование ряда крупных зубов на латеральных элементах неба, огибающего хоану медиально и следующего параллельно челюстному ряду зубов позади нее. Как в филогенезе группы, так и в

онтогенезе ее специализированных представителей приоритетно усложнение формы коронок проявляется в ростральном отделе черепа — в праемахилляре и переднем отделе maxillare.

Начальные стадии этого процесса фиксируются у раннеказанского котлассиоида *Biarmica tchudinovae*, у которого количество максиллярных зубов дефинитивно сокращается до 25, при базальных отделах коронок становятся заметно расширенными, на режущей кромке с каждой стороны от центральной вершинки появляется по паре небольших дополнительных зубцов. На vomer присутствуют не менее пяти выстроенных в правильный ряд крупных зубов с коронками конической формы; аналогичные зубы обнаруживаются в передней части palatinum, где они сгруппированы вдоль контакта с maxillare, но их число не превышает трех (строение ectopterygoideum у *B. tchudinovae* неизвестно).

Значительно более специализированной выглядит зубная система видов рода *Leptoropha*. Так, у типового вида (*L. talonophora*) количество зубов в maxillare сокращается до 22, а число дополнительных зубцов может достигать четырех на каждой стороне от центральной вершинки. Апикальные отделы коронок приобретают сильный лингвальный наклон; при базальных отделах при этом становятся шаровидно вздутыми, а основания зубов удлиняются лабио-лингвально, образуя широкие контрфорсы. Крупные зубы небной поверхности не несут дополнительных зубов, но апикально слегка уплощены и имеют выраженный режущий кант; их организация на небной поверхности у *L. talonophora* в настоящий момент не может быть реконструирована вследствие фрагментарности материала.

У пока не описанных видов *Leptoropha* из терминального уржума и верхнесеверодвинского подъяруса (местонахождения Монастырский овраг-D и Сундырь-1) число боковых зубцов с каждой стороны от вершины зуба может достигать 6–7, причем ближе к основанию коронки они могут выходить на ее лингвальную поверхность, образуя зачаточный цингулюм.

Размерная дифференцировка маргинальных зубов у родов *Leptoropha* и *Biarmica* выражена слабо, однако форма коронок существенно меняется по простиранию зубного ряда. Наиболее сложно устроены коронки премаксиллярных и передних максиллярных зубов; по направлению назад происходит упрощение формы зубов в направлении предкового состояния. Дополнительно, такие параметры, как степень расширения основания коронки, выраженность боковых зубцов и обособленность центральной вершинки специфичны для зубов верхней и нижней челюстей.

В соответствии с наблюдаемым эволюционным сценарием котлассиоидов происходит модификация зубной системы в онтогенезе верхнесе-

веродвинско-вятского рода *Microphon*. У экземпляров *M. exiguus* с длиной черепа 25 мм коронки маргинальных зубов сохраняют монокуспидное строение, но, как правило, имеют слабый плечевидный выступ на обращенном вперед краю режущего канта. В последующих генерациях происходит утолщение при базальной части коронок, трансверзальное удлинение и усиление складчатости оснований зубов, появление дополнительных зубцов, число и размеры которых, однако, сравнительно невелики, вследствие чего режущая кромка приобретает гофрированный характер. Дефинитивно количество зубов в *maxillare* у *M. exiguus* не превышает 18; вид имеет полностью сформированный ряд крупных зубов на небе, протягивающийся параллельно верхнечелюстному от переднего края сошника до аддукторной полости. Коронки маргинальных и крупных небных зубов орнаментированы тонкими гребешками и часто несут следы сильной прижизненной деструкции.

У другого вида *Microphon* — *M. gracilis* — число зубов в *maxillare* уменьшается до 13 при увеличении их числа в *praemaxillare* до 6–8 уже у экземпляров с длиной черепа менее 35 мм. На данной стадии при базальные части коронок заметно вздуты, а хорошо выраженные боковые зубцы (а зачастую и весь апикальный отдел коронок) нивелированы прижизненным стиранием. Характерной особенностью вида является сильное увеличение зубов короноидной серии.

По аналогии с *Microphon* можно заключить, что более ранние котлассиоиды также имели сложный морфогенез зубной системы в индивидуальном развитии и, как следствие, меняли трофические предпочтения по мере увеличения размеров животного. У всех описанных (в том числе позднепермских) видов *Kotlassioidea* с документированной ларвальной стадией фиксируется характерный для предковых групп этап монокуспидного озубления челюстей, что указывает на хищный образ жизни ювенильных особей. Появление симметрично-зазубренных поликуспидных коронок связано с адаптацией к альгофагии. Зубы аналогичного типа распространены у современных и ископаемых рептилий-фитофагов, а также рыб (Fishelson, Delarea, 2014). К облигатным альгофагам среди сеймуриаморф может быть отнесен род *Leptoropha*, причем отсутствие орнаментации коронарной части зуба, а также следов прижизненного стирания свидетельствуют об очень мягком характере трофического ресурса.

Начальные этапы поликуспидизации коронок в эволюции котлассиоидов были инициированы оптимизацией зубной системы хищного типа путем формирования одного-двух плечевидных выступов на режущем канте, назначение которых заключалось во вспомогательном взламывании жестких покровов беспозвоночных. Появление этой адаптации было востребовано на ранних стадиях онтогенеза при дефиците марги-

нальных зубов, добавление которых происходило достаточно медленно ввиду общей неотенизации группы и замедленного становления краниальных структур. Аналогичный сценарий трансформации челюстных зубов при переходе к фитофагии отмечен в некоторых линиях современных *Lacertilia* и подтверждается универсальностью трикуспидных коронок, используемых как хищными (например, *Cyclura macleanyi*), так и преимущественно растительноядными (*Gallotia simonui*) ящерицами (Воробьева, Чугунова, 1995). Таким образом, можно предполагать, что зубы *Biarmica*, демонстрирующие переходное состояние, использовались для питания как животной, так и растительной пищей. Универсализм более поздних представителей надсемейства (*Microphon*), напротив, обеспечивался за счет оптимизации всей зубной системы как комплексной структуры, в которой необходимые при фитофагии настригательные движения обеспечивались специализированными маргинальными зубами ростральной части черепа, а каудально расположенные челюстные зубы (устроенные сравнительно просто) совместно с крупными зубами неба и озублением короноидов образовывали эффективный давящий аппарат для раздавливания тонкоракотинных или сильно хитинизированных объектов (что подтверждается сильным износом коронок).

Эволюция надсемейства *Seymourioidea*, напротив, была связана с освоением наземных экотопов, что привело к сокращению продолжительности ларвальной стадии — сравнительно быстрой утере в онтогенезе черт ларвальной организации и форсированном становлении структур, востребованных при жизни на суше (редукция наружных жабр и сейсмодатированной системы, развитие костного обрамления слезно-носового протока, усиление покровного плечевого пояса, таза и поясов конечностей, быстрое становление структур перитики и связанных с ними элементов дерматокраниума, а также увеличение размеров ушных вырезов, предположительно вмещавших аналог *annulus tympanicus* и др.). В этой линии сеймуриоморф зубная система не претерпевала существенных перестроек, сохраняя параметры предковой организации, соответствующей хищному образу жизни: известные виды сохраняют большое количество челюстных зубов, а крупные зубы латеральных элементов неба образуют специализированных рядов. Размерная дифференцировка зубов варьирует в широком диапазоне и определялась типом приоритетного трофического объекта: так, зубная система видов *Discosauriscus* может рассматриваться как гомодонтная (Klembaga, 1997), но среди дискозаврицид известны формы с очевидной размерной градацией зубов в ростральном отделе черепа (*Ariekanerpeton sigalovi*). Наиболее сильно увеличены передние зубы в верхней челюсти *Seymouria baylorensis*, где они образуют так называемый “caniniform region” (Laurin, 1995), что, види-

мо, связано с охотой на некрупных тетрапод (Bulanov, 2003). Коронки маргинальных зубов *Seymourioidea* остаются монокуспидными на всех стадиях онтогенеза, хотя их форма может варьировать: например, для *Karpinskiosaurus* характерен крючковидный загиб вершинок внутрь ротовой полости, способствующий удержанию подвижной добычи (Bulanov, 2003).

Из сказанного выше следует, что зубная система сеймуриаморф представляет собой многокомпонентную, высоко специализированную и полифункциональную структуру, эволюционная пластичность которой во многом является причиной успешной радиации группы во второй половине перми и обеспечила ей возможность интегрироваться в вакантные секторы трофической структуры аквальных и субаквальных палеосообществ, уйдя от конкурентного давления со стороны господствовавших в пресноводных экосистемах облигатных ихтиофагов (преимущественно *Temnospondyli*).

Работа выполнена в рамках государственной программы повышения конкурентоспособности Казанского (Приволжского) федерального университета среди ведущих мировых научно-образовательных центров и при поддержке грантов РФФИ №№ 17-04-01937, 17-04-00410.

Список литературы

- Воробьева Э.И., Чугунова Е.Ю. 1995. Зубная система ящериц: таксономическое и экологическое разнообразие. М.: Наука. 152 с.
- Bulanov V.V. 2003. Evolution and systematics of seymouriamorph Parareptiles // Paleontological journal. Vol. 37. Suppl. No. 1. P. 1–105.
- Fishelson L., Delarea Y. 2014. Comparison of the oral cavity architecture in surgeonfishes (Acanthuridae, Teleostei), with emphasis on the taste buds and jaw “retention plates” // Environmental Biology of Fishes. Vol. 97. P. 183–185.
- Klembara J. 1997. The cranial anatomy of *Discosauriscus* Kuhn, a seymouriamorph tetrapod from the Lower Permian of the Boskovice Furrow (Czech Republic) // Philosophical Transactions of The Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 352. P. 257–302.
- Klembara J., Clack J.A., Milner A.R., Ruta M. 2014. Cranial anatomy, ontogeny, and relationships of the Late Carboniferous tetrapod *Gephyrostegus bohemicus* Jaekel, 1902 // Journal of Vertebrate Paleontology. Vol. 34. No. 4. P. 774–792.
- Laurin M. 1995. Comparative cranial anatomy of *Seymouria sanjuanensis* (Tetrapoda, Batrachosauria) from the Lower Permian of Utah and New Mexico // PaleoBios. Vol. 16. No. 4. P. 1–8.

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ЛИЧИНОК ТРОПИЧЕСКИХ ЛЯГУШЕК (AMPHIBIA: ANURA) В СВЯЗИ С ООФАГИЕЙ

А.Б. Васильева

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия; Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия; Российско-вьетнамский
тропический научно-исследовательский и технологический центр,
Хошимин, Вьетнам*

DEVELOPMENTAL FEATURES AND MORPHOLOGICAL ADAPTATIONS OF OOPHAGOUS LARVAE IN TROPICAL FROGS (AMPHIBIA: ANURA)

A.B. Vassilieva

*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia; Severtzov Institute
of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia;
Joint Russian-Vietnamese Tropical Center of Science and Technology,
Ho Chi Minh City, Vietnam
e-mail: vassil.anna@gmail.com*

Среди тропических бесхвостых амфибий, отличающихся большим разнообразием репродуктивных стратегий, очень распространено использование для размножения микроводоемов — заполненных водой дупел, пазух листьев, полых стеблей бамбука, а также небольших скальных углублений, нор или ямок в земле (Lannoo et al., 1987; Lehtinen et al., 2004; Wells, 2007). Выведение потомства в таких микроводоемах имеет очевидные преимущества, так как яйца и головастики в них лучше защищены от межвидовой конкуренции и хищничества, чем в открытых водоемах. Тем не менее, при этом вступает в действие другой лимитирующий фактор: недостаток пищи для развивающихся личинок.

Различные виды амфибий, населяющих, в том числе, тропические леса Юго-Восточной Азии, преодолевают это ограничение разными способами. Например, лягушки рода *Theloderma* (Rhacophoridae) откладывают очень небольшое (обычно от 2–3 до 8–10) число яиц в одно дупло, так что развивающимся детритоядным головастикам требуется небольшое количество корма (Orlov et al., 2010). У других видов, например, у *Microhyla borneensis* (Microhylidae) или *Limnectes limborgii* (Dicroglossidae), размножающихся, соответственно, в кувшинчиках непентесов и в ямках с водой, головастики перешли к эндотрофному типу развития:

они выходят из яиц с большим запасом желтка, которого хватает, чтобы завершить метаморфоз, не переходя к активному питанию (Das, Haas, 2010; Rowley, Altig, 2012). Наконец, еще одна стратегия заключается в переходе головастиков к облигатной оофагии — питанию конспецифическими яйцами, что позволяет значительному числу головастиков завершать метаморфоз даже в очень ограниченном микроводоеме.

Оофагия среди личинок тропических бесхвостых амфибий распространена весьма широко, особенно в неотропической области (Lehtinen et al., 2004), однако в Юго-Восточной Азии это явление встречается редко и на сегодняшний день достоверно известно лишь для двух филетически удаленных друг от друга видов, обитающих на территории Вьетнама: *Rhacophorus vampyrus* (Rhacophoridae) и *Microhyla arboricola* (Microhylidae). Оба вида разительно отличаются от родственных форм способом размножения и развития, а также некоторыми признаками ларвальной морфологии (Vassilieva et al., 2013, 2017). В то же время, несмотря на принадлежность к разным филетическим линиям Anura, у обоих видов морфология головастиков имеет некоторые черты конвергентного сходства, связанного с переходом к облигатной оофагии.

Изучение особенностей развития, а также строения ротового и гиобранхиального аппаратов и пищеварительного тракта головастиков-оофагов дает возможность понять, какие адаптации дают возможность личинкам тропических Anura осваивать новые репродуктивные ниши и переходить на принципиально новый тип питания.

Исследования выполнены на основе наблюдений за размножением тропических лягушек в природных экосистемах южного Вьетнама, а также морфологического изучения личинок *R. vampyrus* и *M. arboricola* на разных стадиях развития. В качестве сравнительного материала использованы онтогенетические серии личинок видов рода *Rhacophorus* и *Microhyla*, размножающихся в открытых водоемах. Изучение строения черепа и гиобранхиального аппарата выполнено с использованием стандартной окраски хрящевых структур альцианом синим.

Размножение и развитие. На сегодняшний день *R. vampyrus* — единственный известный вид рода *Rhacophorus* на материковой части Юго-Восточной Азии, размножающийся в заполненных водой дуплах деревьев, где происходит развитие личинок; остальные виды этого рода подвешивают пенные гнезда с кладками яиц к растительности или камням над открытыми водоемами, куда головастики выпадают после вылупления и где продолжают свое развитие до метаморфоза. Сравнительный анализ размеров кладок и яиц лягушек с головастиками-оофагами и лягушек с головастиками, развивающимися в открытых водоемах, показал, что для *R. vampyrus* характерны очень мелкие яйца диаметром около 1,1 мм, что

является минимальным известным размером в пределах рода (для сравнения, диаметр яиц других видов рода *Rhacophorus*, обитающих в южной части Вьетнама, заметно больше: у *R. helenae* он составляет в среднем 2,3 мм, *R. annamensis* — 3,2 мм, *R. calcaneus* — 4,2 мм). В отличие от других видов рода, самки *R. vampyrus* производят два типа кладок: оплодотворенные, заключенные в характерные для *Rhacophorus* пенные гнезда, и неоплодотворенные, заключенные в вязкую слизь; эти трофические кладки самки откладывают в дупла, где развивается их потомство из оплодотворенных кладок (Vassilieva et al., 2013). Предположительно, исключительно малый размер яиц *R. vampyrus* является адаптацией к тому, чтобы даже очень ранние личинки могли питаться ими; ранее показано, что среди неотропических лягушек виды, имеющие головастиков-оофагов, склонны производить яйца меньшего диаметра, чем родственные им виды с типичными всеядными или детритоядными головастиками (Summers et al., 2007).

M. arboricola — также единственный вид рода *Microhyla*, размножающийся в дуплах. Остальные виды этого рода (за исключением *M. borneensis*) размножаются исключительно в открытых водоемах, откладывая большое число (от 400 до 800 и более) мелких яиц (диаметром 0,9–1,2 мм). Как правило, эмбриональный период у этих видов составляет около 1–2 суток, и личинки выходят из яйца мелкими (длина тела 3,5–3,8 мм) на очень ранних стадиях развития (19–21 по таблице Госнера — Gosner, 1960). Напротив, кладки *M. arboricola* включают сравнительно очень небольшое число яиц (от 5 до 37) более крупного размера (диаметр около 1,6–1,8 мм); эмбриональный период у этого вида составляет 6–7 дней, и личинки выходят более крупными (6,6–7,0 мм) и на более продвинутых стадиях развития (25–26) (Vassilieva et al., 2017). Предположительно, такие существенные изменения в репродуктивных параметрах и эмбриогенезе являются адаптацией к размножению в микроводоемах, так как они позволяют сократить период активного питания личинок за счет большего запаса питательных веществ в яйце и увеличения периода эндотрофного питания. Сходная тенденция к укрупнению яиц при одновременном уменьшении размеров кладок и увеличение периода эмбрионального развития наблюдается и у других видов лягушек, размножающихся в дуплах или бамбуковых междоузлиях, независимо от характера питания их головастиков (Noble, 1929; Blommers-Schlösser, 1975).

Ротовой аппарат. Головастики ракофорид, морфология которых изучена на сегодняшний день, обладают в значительной мере генерализованным строением ротового аппарата. Он имеет вид диска, ориентированного rostro-вентрально и обрамленного мягкими папиллами, и вклю-

чает кератиновые элементы, такие как клюв с зазубренным краем и несколько (от 8 до 10) рядов лабиальных зубчиков (рис. 1А). Такой ротовой аппарат приспособлен главным образом для скобления, например, растительности или подводных обрастаний. У головастика *R. vampyrus*, перешедших к оофагии, ротовой аппарат имеет уникальное строение, не известное для каких-либо других видов *Anura*: типичный ротовой диск, клюв и ряды лабиальных зубчиков отсутствуют, кератиновые элементы, которыми вооружен терминальный рот, имеют вид единой зубчатой дуги на верхней губе и двух крупных, загнутых книзу клыкообразных зубцов, сидящих на ростральных выростах видоизмененного инфралабиального хряща (рис. 1Б). Такой ротовой аппарат не позволяет питаться скоблением, однако он хорошо адаптирован к извлечению икринок из вязкой слизи, в которую они заключены при откладке. Гомология кератиновых элементов ротового аппарата *R. vampyrus* неочевидна: можно было бы предположить, что зубчатая дуга на верхней губе соответствует верхнему элементу рогового клюва других головастика ракофорид, однако процесс ее формирования принципиально отличает ее от клюва: если верхняя и нижняя пластины клюва головастика закладываются и последовательно кератинизируются как единые структуры, то зубчатая дуга *R. vampyrus* формируется за счет срастания отдельных кератиновых зубцов, число которых со временем увеличивается (Vassilieva et al., 2013).

Головастики *M. arboricola*, как и всех прочих микрохилид за редчайшим исключением, не имеют характерного ротового диска и каких-либо кератиновых элементов. Тем не менее, структура их ротового аппарата также существенно видоизменилась в соответствии с новыми адаптаци-

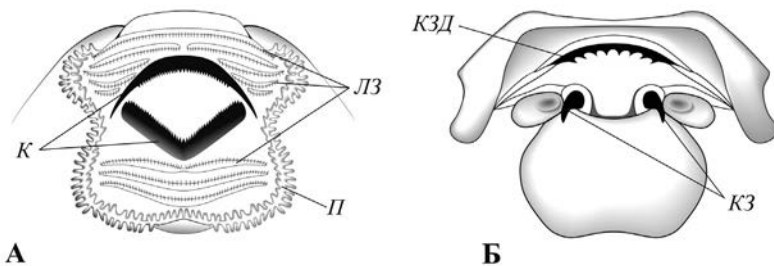


Рис. 1. Строение ротового аппарата головастика рода *Rhacophorus*: А — ротовой аппарат всеядного головастика *Rhacophorus helenae* с генерализованной морфологией; Б — специализированный ротовой аппарат головастика-оофага *Rhacophorus vampyrus*. Условные обозначения: К — клюв; КЗ — клыкообразные зубцы; КЗД — кератиновая зубчатая дуга; ЛЗ — лабиальные зубчики; П — папиллы.

ями. Все остальные изученные головастики рода *Microhyla* питаются в толще воды, фильтруя планктон и мелкие органические частицы, или собирают мелкую пищу с поверхностной пленки. Они имеют небольшое ротовое отверстие, иногда окруженное широкой, обращенной вверх воронкой. Структурную основу их ротового аппарата образуют хрящи: небольшой меккелев хрящ, затем тонкий и деликатный, почти нитевидный инфраростральный хрящ, поддерживающий нижнюю губу, и несущий верхнюю губу супраростральный хрящ, который опирается на рога трабекулы и имеет вид тонкой пластинки (Haas, 2003; Vera Candioti, 2007). Ротовая полость, ее дно и свод у головастиков-фильтраторов обычно обильно снабжены мягкими папиллами (Wassersug, 1980). У *M. arboricola* ротовой аппарат демонстрирует ряд уникальных преобразований: супраростральный хрящ полностью редуцирован, нижняя губа сильно выдается вперед, а поддерживающий ее инфраростральный хрящ заметно крупнее и массивнее, чем у других видов *Microhyla*, с хорошо дифференцированными отростками для крепления мышц. Папиллы на дне и своде ротовой полости полностью отсутствуют (Vassilieva et al., 2017). Предположительно, редукция супрарострального хряща связана с тем, что он ограничивает размеры ротового отверстия сверху, что становится невыгодным при питании крупными яйцами; усиление нижней челюсти связано с необходимостью всасывания, захвата и заглатывания крупного корма, тогда как функциональная значимость мягких папилл при таком способе питания, очевидно, утрачивается.

Пищеварительный тракт. Строение пищеварительного тракта изученных головастиков-оофагов демонстрирует сходные адаптации к питанию обильным, но лишь периодически доступным кормом. Если головастики родов *Rhacophorus* и *Microhyla*, развивающиеся в открытых водоемах, имеют характерный для большинства личинок *Anura* длинный, спирально уложенный кишечник без дифференцированного желудочного отдела, то головастики *R. vampyrus* и *M. arboricola* обладают укороченным кишечником и большим, сильно растяжимым ларвальным желудком, который при наполнении пищей может занимать практически всю полость тела. Таким образом, по строению пищеварительного тракта головастиков-оофаги сходны с хищниками-макрофагами, для которых характерен более короткий кишечник и наличие ларвального желудка (Altig, Kelly, 1974).

Гиобранхиальный аппарат. Гиобранхиальный аппарат личинок *Anura* часто играет двоякую роль в их жизнедеятельности, с одной стороны – как скелетная основа жаберного аппарата, с другой — как фильтрующая структура, принимающая значительное участие в процессе питания головастиков-микрофагов, в особенности микрофильтраторов, таких как головастики большинства микрохилид. У таких головастиков,

питающихся взвешенной в воде органикой, формируется так называемая бранхиальная корзинка — объемная ажурная хрящевая структура, которая образована цератобранхиальными элементами четырех жаберных дуг, соединенными между собой тонкими хрящевыми перемычками с образованием мелкоячеистой сети. У головастиков-оофагов гиобранхиальный аппарат существенно видоизменен по сравнению с родственными видами, личинки которых развиваются в открытых водоемах. В частности, у них заметно редуцирована бранхиальная корзинка: поперечные перемычки на цератобранхиальных элементах отсутствуют, жаберные дуги простые, укороченные, так что весь гиобранхиальный аппарат заметно меньше размером, чем у головастиков с генерализованной морфологией. Более того, у *R. vampyrus* число дуг уменьшилось до трех (рис. 2А), а у *M. arboricola* четвертая пара дуг очень мала по сравнению с остальными (рис. 2Б). Основную функциональную нагрузку в гиобранхиальном аппарате у головастиков-оофагов несут крупные, робустные цератогийальные элементы, к которым крепится мощная мускулатура, обеспечивающая движение ротовых хрящей и дна ротовой полости; предположительно, эти элементы обеспечивают всасывание в ротовую полость икринок, которые приходится извлекать из вязкой слизи. Примечательно, что редукция бранхиальной корзинок является также характерной особенностью головастиков-макрофагов (как правило, хищников), которые не испытывают необходимости в фильтрации мелких объектов (Vera Candiotti, 2007). В своем исследовании африканских лягушек Нобль (Noble, 1929) отмечал, что у головастиков-оофагов *Hoplophryne* тоже наблюдается уменьшение числа жаберных дуг. Таким образом, редукция гиобранхиального аппарата является закономерным следствием перехода к облигатной оофагии.

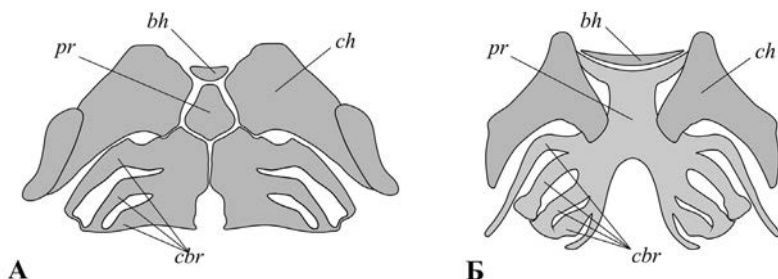


Рис. 2. Строение гиобранхиального аппарата у головастиков-оофагов: А — гиобранхиальный аппарат *Rhacophorus vampyrus*; Б — гиобранхиальный аппарат *Microhyla arboricola*. Условные обозначения: *bh* — basihyale; *cbr* — ceratobranchialia; *ch* — ceratohyale; *pr* — pars reuniens.

Пропорции тела. Характерной особенностью головастиков *R. vampyrus* и *M. arboreicola* является необычно длинный хвост: так, если у представителей рода *Rhacophorus* и *Microhyla*, размножающихся в открытых водоемах, длина хвоста головастиков обычно в 1,5–2,2 раза больше общей длины головы и туловища, то у головастиков-оофагов этот показатель составляет 3,1–3,4. Такое удлинение хвоста характерно для многих видов *Anura*, личинки которых перешли к облигатной оофагии, и причин, объясняющих это явление, рассматривается несколько: например, усиление локомоторной нагрузки на хвост из-за необходимости плавать в более вязкой жидкости (из-за обилия слизи) или возрастающая роль кожного дыхания из-за недостатка кислорода в микроводоемах (Lannoo et al., 1987; Lehtinen et al., 2004). Обе названные причины могут определять характерные пропорции тела головастиков-оофагов; вероятно, гипоксические условия особенно значимы в сочетании с недоразвитием жаберного аппарата.

Комплекс выявленных репродуктивных и морфологических адаптаций у *Anura* с головастиками-оофагами наглядно показывает, как изменение репродуктивных параметров и онтогенеза, а также личиночной морфологии позволяет тропическим лягушкам осваивать новые экологические ниши, а также открывает возможность приобретения новых форм поведения, связанных с родительской заботой.

Благодарности. Автор благодарит В.Л. Трунова за помощь в сборе материала и подготовке иллюстраций, а также коллег по Тропическому центру: Ву Мань, Чан Минь Тьен, Э.А. Галояна, Н.А. Пояркова и А.В. Александрову за совместное участие в полевых исследованиях во Вьетнаме.

Список литературы

- Altig R., Kelly J.P. 1974. Indices of feeding in anuran tadpoles as indicated by gut characteristics // *Herpetologica*. Vol. 30. P. 200–203.
- Blommers-Schlösser R.M.A. 1975. Observations on the larval development of some Malagasy frogs, with notes on their ecology and biology (*Anura*: *Dyscophinae*, *Scaphiophryninae* and *Cophylinae*) // *Beaufortia*. Vol. 24. P. 7–26.
- Das I., Haas A. 2010. New species of *Microhyla* from Sarawak: Old World's smallest frogs crawl out of miniature pitcher plants on Borneo (*Amphibia*: *Anura*: *Microhylidae*) // *Zootaxa*. Vol. 2571. P. 37–52.
- Gosner K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae // *Herpetologica*. Vol. 16. P. 183–190.
- Haas A. 2003. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (*Amphibia*: *Anura*) // *Cladistics*. Vol. 19. P. 23–89.
- Lannoo M.J., Townsend D.S., Wassersug R.J. 1987. Larval life in the leaves: arboreal tadpole types, with special attention to the morphology, ecology, and behavior of the oophagous *Osteopilus brunneus* (*Hylidae*) larvae // *Fieldiana Zoology*. Vol. 38. P. 1–31.

- Lehtinen R.M., Lannoo M.J., Wassersug R.J. 2004. Phytotelm-breeding anurans: past, present and future research // R.M. Lehtinen (ed.). Ecology and Evolution of Phytotelm Breeding Anurans. Ann Arbor, Michigan: University of Michigan. P. 1–9.
- Noble G.K. 1929. The adaptive modifications of the arboreal tadpoles of *Hoplophryne* and the torrent tadpoles of *Staurois* // Bulletin of the American Museum of Natural History. Vol. 58. P. 291–334.
- Orlov N.L., Ryabov S.A., Ananjeva N.B., Evsyunin A.A. 2010. Asian Treefrogs of Genus *Theleoderma* Tschudi, 1838 (Amphibia: Anura: Rhacophoridae: Rhacophorinae). Russian Academy of Sciences, St. Petersburg: Zoological Institute. 52 p.
- Rowley J.J.L., Altig R. 2012. Nidicolous development in *Limnonectes limborgi* (Anura, Dicroglossidae) // Amphibia-Reptilia. Vol. 33. P. 145–149.
- Summers K., Mckee C.S., Heying H., Hall J., Patrick W. 2007. Social and environmental influences on egg size evolution in frogs // Journal of Zoology. V. 271. P. 225–232.
- Vassilieva A.B., Galoyan E.A., Poyarkov N.A. 2013. *Rhacophorus vampyrus* (Anura: Rhacophoridae) reproductive biology: A new type of oophagous tadpole in Asian treefrogs // Journal of Herpetology. Vol. 47. P. 607–614.
- Vassilieva A.B., Trounov V.L., Poyarkov N.A., Galoyan E.A. 2017. The phytotelm tadpoles of *Microhyla arboricola* (Anura: Microhylidae) from Vietnam, with comments on reproductive biology and development // Zootaxa. Vol. 4247. P. 413–428.
- Vera Candioti M.F. 2007. Anatomy of anuran tadpoles from lentic water bodies: systematic relevance and correlation with feeding habits // Zootaxa. Vol. 1600. P. 1–175.
- Wassersug R.J. 1980. Internal oral features of larvae from eight Anuran families: functional, systematic, evolutionary, and ecological considerations // Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History, University of Kansas. Vol. 68. P. 1–146.
- Wells K.D. 2007. The Ecology and Behaviour of Amphibians. Chicago: Chicago University Press. 1148 p.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СПЕКТРОВ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ АНОМАЛИЙ СЕГОЛЕТОК ЧЕТЫРЕХ ВИДОВ ЛЯГУШЕК (RANIDAE)

В.Л. Вершинин

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург,
Россия; Уральский федеральный университет, Екатеринбург, Россия*

COMPARATIVE ANALYSIS OF THE VARIETY OF MORPHOLOGICAL ANOMALIES IN JUVENILES OF FOUR FROG SPECIES (RANIDAE)

V.L. Vershinin

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ekaterinburg, Russia;
Eltsyn Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia
e-mail: vol_de_mar@list.ru*

Фенооблик популяций такой группы как амфибии в значительной мере определяется условиями их местообитаний (Вершинин, 2014). Поскольку морфогенез каждого вида сопровождается определенным спектром девиантных форм (Коваленко, 2003), анализ крайних форм изменчивости филогенетически близких видов, обитающих в сходных эколого-географических условиях, представляет как теоретический, так и практический интерес.

Цель исследования — провести сравнительный анализ спектров морфологических аномалий у сеголеток четырех видов семейства Ranidae, населяющих один регион, для того, чтобы оценить морфогенетический потенциал этих видов в данной природной среде.

Материал собран в период с 1977 по 2016 г. в популяциях лягушек, обитающих в естественных и антропогенных ландшафтах восточного склона Среднего Урала и восточного Зауралья. Варианты морфологических аномалий и частота их встречаемости проанализированы у сеголеток травяной лягушки *Rana temporaria* (4859 экз.), остромордой лягушки *R. arvalis* (17 267 экз.), сибирской лягушки *R. amurensis* (134 экз.) и озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (2054 экз.). Сбор и анализ материала проводили в соответствии с методологией, разрабатываемой К. Henle с соавторами (in litt.), и авторскими подходами (Вершинин, 2015).

Для всех изученных видов совокупно отмечены 24 варианта морфологических отклонений (табл. 1): брахицефалия, микрофтальмия, макрофтальмия, отсутствие век, депигментация радужины, деформации глаз, мандибулярная гипоплазия, отеки, деформации осевого скелета, дефекты оперкулярной камеры, диссипация меланина, пигментные отклоне-

Таблица 1. Встречаемость внешних морфологических аномалий у изученных видов (в % от общего числа животных).

Аномалия	Вид			
	<i>R. arvalis</i>	<i>R. temporaria</i>	<i>R. amurensis</i>	<i>P. ridibundus</i>
Брахицефалия	0,12	0,02	1,49	0
Микрофтальмия	0,01	0	0	0
Макрофтальмия		0	1,49	0
Отсутствие век	0,04	0,02	0	0
Депигментация радужины	1,14	0,08	0	0
Деформации глаза	0,05	0,06	0	0,24
Мандибулярная гипоплазия	0,10	0	0	0
Отеки	0,03	0,08	0	0,29
Осевые деформации	0,12	0,04	0	0,05
Аномалии оперкулярной камеры	0,01	0	0	1,41
Диссипация меланина	0,68	0	0	0
Пигментные отклонения	0,35	0,27	0	2,87
Синдром неподвижных конечностей	0,02	0	0	0,73
Гемимелия	0,03	0,02	0,75	0,05
Брахимелия	0,13	0,08	0	0
Эктромелия	0,24	0,16	3,73	0,19
Таумелия	0,01	0,02	0	0
Полимелия	0,01	0,04	0	0
Эктродактилия	0,38	0,41	4,48	0,44
Синдактилия	0,05	0,04	0,75	
Олигодактилия	0,05	0,06	0	0,05
Схизодактилия	0,03	0,04	0	0,10
Полидактилия	0,03	0	0	
Аномалии внутренних органов	0	0,02	0	0,15

ния, синдром неподвижных конечностей, гемимелия, брахимелия, эктромелия, таумелия, полимелия, эктродактилия, синдактилия, олигодактилия, схизодактилия, полидактилия, отклонения в строении внутренних органов. Некоторые из них, например, мандибулярную гипоплазию и синдром неподвижной конечности можно назвать сублетальными, т.к. их носители вскоре после завершения метаморфоза погибают. Из перечисленных аномалий у остромордой лягушки отмечено 22, у травяной — 17,

у озерной — 13, а у сибирской — 6. Суммарная встречаемость аномалий составила: у сеголеток *R. arvalis* — 3,61% (от общего числа животных), у *R. temporaria* — 1,48%, у *R. amurensis* — 12,7% и у *P. ridibundus* — 6,57%.

Часто встречающимися вариантами у *R. temporaria* являются эктродактилия (27,8% от общего числа аномалий), эктромелия (18,1%) и отклонения в пигментации кожи (11,1%), у *R. arvalis* — депигментация радужины (31,5%), диссипация меланина (18,8%) и эктродактилия (10,6%), у *R. amurensis* — эктродактилия (35,3%), эктромелия (29,4%), макрофтальмия (11,8%) и брахицефалия (11,8%), а у *P. ridibundus* — отклонения в пигментации кожи (43,7%), дефекты оперкулярной камеры (21,5%), синдром неподвижных задних конечностей (11,1%). Уникальными аномалиями для остромордой лягушки можно считать мандибулярную гипоплазию и диссипацию меланина, для сибирской — макрофтальмию, а для озерной — аномалию оперкулярной камеры и синдром неподвижных задних конечностей.

У остромордой лягушки 7 вариантов (26,8% от общего числа аномалий) из перечисленных аномалий формируются по типу гетерохроний, у травяной — 5 (26,4%), у сибирской — 4 (47,1%), а у озерной — 3 (25,2%).

Среди аномалий отмечен ряд вариантов, встречающихся у других видов амфибий в качестве нормы: у *R. arvalis* — 7, *R. temporaria* — 4, *R. amurensis* — 1, *P. ridibundus* — 3.

Оценка выявленных спектров аномалий с помощью индексов био-разнообразия (табл. 2) показала, что эти спектры наиболее разнообразны у остромордой и травяной лягушек, а у озерной и сибирской лягушек при меньшем богатстве спектров в них явно доминируют определенные варианты девиантных форм.

Анализ перекрытия выявленных спектров девиаций по индексу Мориситы (Hurlbert, 1978) показал, что они наиболее сходны у травяной и сибирской лягушек (табл. 3); более чем на 50% перекрывается спектр травяной лягушки с *R. arvalis* и с *P. ridibundus*. Сходство спектров аномалий остромордой лягушки с сибирской и озерной невелико, минимально они перекрываются у *R. amurensis* и *P. ridibundus*.

Таблица 2. Индексы, характеризующие разнообразие спектров девиантных форм.

Вед	Индекс Шеннона	Индекс Маргалефа	Индекс Бергера – Паркера
<i>R. arvalis</i>	2,23	3,26	0,31
<i>R. temporaria</i>	2,35	3,74	0,28
<i>R. amurensis</i>	1,56	1,77	0,35
<i>P. ridibundus</i>	1,74	2,24	0,44

Таблица 3. Перекрытие спектров аномалий по индексу Мориситы.

	<i>R. arvalis</i>	<i>R. temporaria</i>	<i>R. amurensis</i>	<i>P. ridibundus</i>
<i>R. arvalis</i>	–			
<i>R. temporaria</i>	0,51	–		
<i>R. amurensis</i>	0,31	0,71	–	
<i>P. ridibundus</i>	0,26	0,53	0,13	–

На основании полученных данных можно предположить, что при сходстве формообразовательных потенций у рассматриваемых представителей сем. *Rapidae* реализуемые спектры изменчивости, включая и девиантную, определяются экологическими факторами, которые канализируют онтогенез.

Список литературы

- Вершинин В.Л.* 2014. Функциональные особенности популяций амфибий в градиенте урбанизации // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 16. № 5(1). С. 344–348.
- Вершинин В.Л.* 2015. Основы методологии и методы исследования аномалий и патологий амфибий: Учебное пособие. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та. 80 с.
- Коваленко Е.Е.* 2003. Эффект нормы признака и его теоретическое значение // Эволюционная биология: история и теория. СПб.: Политехника-сервис. Вып. 2. С. 66–87.
- Gilbert S.F.* 2001. Ecological Developmental Biology: Developmental Biology Meets the Real World // *Developmental Biology*. Vol. 233. P. 1–12.
- Hurlbert S.H.* 1978. The measurement of niche overlap and some relatives // *Ecology*. Vol. 59. No. 1. P. 67–77.

ПОПЫТКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЛА БЕСКРЫЛОЙ ГАГАРКИ (*ALCA IMPENNIS L.*) ПО АБРИСУ КЛЮВА

А.А. Виноградов

Тверской государственной университет, Тверь, Россия

AN ATTEMPT OF SEXING THE GREAT AUK (*ALCA IMPENNIS L.*) BY THE OUTLINE OF THE BEAK

A.A. Vinogradov

Tver State University, Tver, Russia

e-mail: goodquit@mail.ru

На протяжении ряда лет (с 2012 г.) мы развиваем новый метод бесконтактного дистанционного определения пола мономорфных видов птиц по профильным фотографиям головы и клюва. Суть метода изложена в Зоологическом журнале (Виноградов, 2014а). За все время исследований мы в разной степени детальности проанализировали 681 вид мономорфных и диморфных видов птиц (включая современных, а также вымерших в историческое и доисторическое время), и все они демонстрируют в той или иной степени выраженный половой диморфизм в форме клюва. Всегда удается обнаружить визуально-графические различия формы клюва противоположных полов (Виноградов, Зиновьев, 2012; Виноградов, 2014б, 2016; Zinoviev, Vinogradov, 2014). В ряде случаев можно показать не только статистические, но и абсолютные достоверные различия самцов и самок по некоторым размерным и индексным параметрам морфометрии клюва (Vinogradov, 2012; Виноградов, 2014а, в).

В связи с вышеизложенным мы предприняли попытку выявить половые различия в форме клюва вымершего представителя семейства чистиковых – бескрылой гагарки (*Alca impennis L.*).

К нашему сожалению, оказалось, что из всех 79 тушек и чучел бескрылых гагарок, сохраняющихся в музеях мира, ни один из экземпляров не может считаться достоверно определенным по полу. На сегодня известны 22 птицы, имеющие упоминание об их половой принадлежности в исторических документах. Одна из них уничтожена во время Второй мировой войны — «The MAINZ AUK» (нет фото), ещё одна — «MUSEUM VOCAGE AUK» — сгорела при пожаре в музее Лиссабона в 1978 г. (есть фото). Считаются достоверными указания на половую принадлежность только двух птиц: лондонского взрослого самца в брачном оперении — «BULLOCK'S PAPA WESTRAY AUK» и дублинской молодой неполовозрелой самки — «The IRISH AUK». Но и в том и другом случаях, как впрочем, и для всех остальных 20 птиц, нет указаний на способ опреде-

ления их пола, а например, «CAPTAIN VOUGA'S AUK», изначально указанный как самец, впоследствии по не означенным причинам признается самкой (Fuller, 1999). Эррол Фуллер в своей книге «The Great Auk» (1999) ссылается на мнение Ротшильда (Rothschild, 1907), считавшего признаком женского пола бескрылой гагарки светло-серо-лиловатый оттенок бокового оперения, простирающегося позади крыла до хвоста. Анализ имеющихся в нашем распоряжении фотографий птиц этого вида выявил более или менее явное отсутствие сероватых тонов в оперении на боках 15 музейных образцов бескрылых гагарок.

В связи с этим мы приняли решение не ориентироваться на абрисы птиц с якобы определенной половой принадлежностью.

Мы проанализировали профильные фотографии голов 79 бескрылых гагарок, полученных от хранителей коллекций 53 музеев мира (с 68 экземпляров) и из сети Интернет (для 11 экземпляров).

На первом этапе исследований мы в графическом редакторе Adobe Photoshop CS2 растровыми контурами в прозрачных слоях прорисовывали очертания клюва и головы всех птиц поверх их изображений. Полученные абрисы, при трансформации и вращении с сохранением пропорций, поочередно, по возможности максимально точно совмещали с первым, прорисованным нами в произвольно выбранном размере, базовым абрисом. В качестве реперных зон использовали линию смыкания надклювья и подклювья, границу надклювья и подклювья, границы оперения в области основания клюва у лба и в подбородочной зоне, контуры ноздри, а также (в меньшей степени) положение глаза.

Оказалось, что все вычерченные нами абрисы хорошо разделяются по форме клюва на две выраженные группы. В первую группу попали абрисы с относительно высоким подклювьем, а во вторую — с более высоким надклювьем относительно подклювья. Отметим также, что подобные соотношения высот надклювья и подклювья отмечены нами и для черепов *A. impennis* с клювами, лишенными рамфотеки.

В полученном таким образом пакете абрисов голов бескрылых гагарок, раздельно для двух выявленных нами групп, вычерчивали усредненные абрисы в отдельных прозрачных слоях методом наименьших квадратов (рис. 1).

Сравнения абрисов клювов самцов и самок разнообразных морских птиц, включая ближайших родственников бескрылых гагарок — люрика (*Alle alle* L.) (Виноградов, 2015а) и гагарку (*Alca torda* L.) (Виноградов, 2015б), свидетельствуют, что самцы этой группы видов очень часто имеют более высокое подклювье, чем самки. Таким образом, усредненный абрис для группы бескрылых гагарок с более выраженным подклювьем был принят нами за усредненный образ самца.

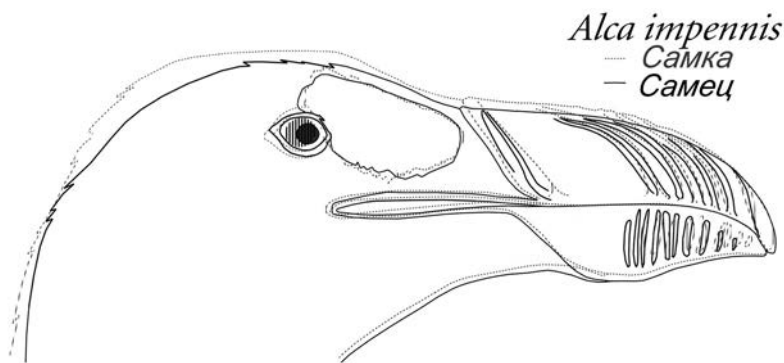


Рис. 1. Совмещенные усредненные абрисы профиля головы и клюва самца и самки бескрылой гагарки *Alca impennis* для визуализации различий.

Графический этап исследования абрисов профилей *A. impennis* позволил идентифицировать 49 самок и 30 самцов, описать типы строения клювов противоположных полов этого вида и выявить основные промеры для последующего математического анализа. Уже на этом этапе стало очевидным, что бескрылые гагарки из Дублина, Бремена, Кардиффа, Отёна, Цинциннати, Бонна и Лилля не соответствуют приписанным им полам. Информация о половой принадлежности остальных 14 бескрылых гагарок, имеющих указание пола в документах, была нами подтверждена.

Для математического анализа мы использовали следующие метрические параметры: c — расстояние от конька до смыкания клюва в его середине; d — расстояние от смыкания клюва до подбородка в середине клюва; C — максимальная высота надклювья; D — максимальная высота подклювья; h — высота клюва в его середине; H_1 — максимальная высота клюва; L — длина проекции клюва от переднего края ноздри до вершины подклювья. Помимо этого, вычисляли следующие индексы: d/c — относительная высота челюстей в середине клюва; D/C — относительная высота челюстей; h/H_1 — индекс сужения клюва; h/L — индекс растянутости клюва относительно его высоты в середине; H_1/L — индекс растянутости клюва относительно его высоты в основании.

Оказалось, что только параметр h не может являться критерием половой дифференциации птиц этого вида. Все остальные метрические параметры и индексы обнаруживают существенные значения статистической достоверности отличий самцов от самок по двухвыборочному тесту для независимых выборок с различными дисперсиями по t-критерию Стьюдента и U-тесту Манна-Уитни.

Математический анализ подтвердил наши предположения о несоответствии действительности указанной половой принадлежности в описаниях птиц из Отёна, Бремена, Дублина, Кардиффа, Цинциннати и Лилля. Основной график, показывающий положения значений самцов и самок по индексам D/C и d/c , представлен на рис. 2. Другие графики зависимостей показывают аналогичное разделение полов по критическим значениям дискриминантных функций по соответствующим размерным параметрам и индексам.

Ниже мы приводим эти функции:

$$y_c - 1,2105x_d = 0,0029,$$

при значениях функции $>0,0029$ — самки, $<0,0029$ — самцы;

$$y_c - 0,625x_D = 1,5525,$$

при значениях функции $>1,5525$ — самки, $<1,5525$ — самцы;

$$y_{h/L} - 3x_{D/C} = -1,46,$$

при значениях функции $>-1,46$ — самки, $<-1,46$ — самцы;

$$y_{H/L} - 3,4x_{D/C} = -1,679,$$

при значениях функции $>-1,679$ — самки, $<-1,679$ — самцы;

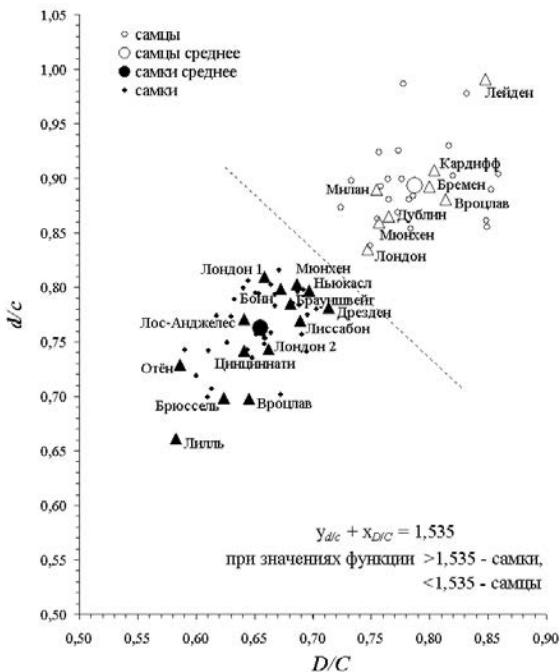


Рис. 2. Положение подтвержденных по полу и переопределенных нами бескрылых гагарок *Alca impennis* на графике зависимости индексов D/C и d/c .

$$y_{h/L} - 5x_{d/c} = -3,425,$$

при значениях функции $>-3,425$ — самки, $<-3,425$ — самцы;

$$y_{H1/L} - 4x_{d/c} = -2,54,$$

при значениях функции $>-2,54$ — самки, $<-2,54$ — самцы.

Нам удалось выявить три признака, которые в своих абсолютных значениях полностью и достоверно разделяют исследуемую выборку бескрылых гагарок по половой принадлежности. Ими оказались параметры C , d/c и D/C . Значения этих параметров не перекрываются и, соответственно, точность разделения самцов и самок по полу составляет 100%.

Представляется интересной возможность определить с помощью нашей методики, какие две бескрылые гагарки были последними жившими на Земле. Исследование Фуллера (Fuller, 1999) показывают, что наиболее вероятными претендентами на эту роль являются лос-анджелесская и брюссельская птицы, но в качестве кандидатов рассматривались также птицы из Бремена, Киля и Ольденбурга. Графический и математический этапы анализа абрисов головы и клюва всех этих птиц показали, что бескрылые гагарки из Брюсселя, Лос-Анджелеса, Киля и Ольденбурга являются самками. Их абрисы хорошо соответствуют основным пропорциям усредненного абриса-образа самки этого вида. Напротив, необоснованно объявленная самкой в XX в. бременская гагарка по всем своим параметрам соответствует самцу (рис. 3).

Томас с соавторами (Thomas et al., 2017) на основании сравнения митохондриальной ДНК, экстрагированной из пищеводов противоположных полов и сердца самки последних *A. impennis*, хранящихся в Музее естественной истории Дании, с геномом из тканей чучел птиц-претендентов, предложенных Фуллером (1999), установили полную идентичность генома пищевода самца с геномом тканей брюссельской гагарки. Установление места хранения чучела одной из последних бескрылых гагарок — это несомненный успех. Однако примененный авторами метод не позволяет напрямую идентифицировать пол, а лишь дает возможность установить соответствие сравниваемых геномов. Так что, по нашему мнению, остается не разрешенным до конца вопрос о половой принадлежности «The BRUSSELS AUK». Косвенными свидетельствами того, что эта птица может быть самкой, являются наличие хорошо выраженной серой бахромы на боках (Rothschild, 1907), размеры и объем влажного препарата сердца самки (оно существенно больше сердца самца, см. фото в статье Thomas et al., 2017) и наши исследования, ошибку в которых мы также не исключаем.

Не может быть исключена и возможность путаницы с этикетками влажных препаратов внутренних органов этих птиц в прошлом.

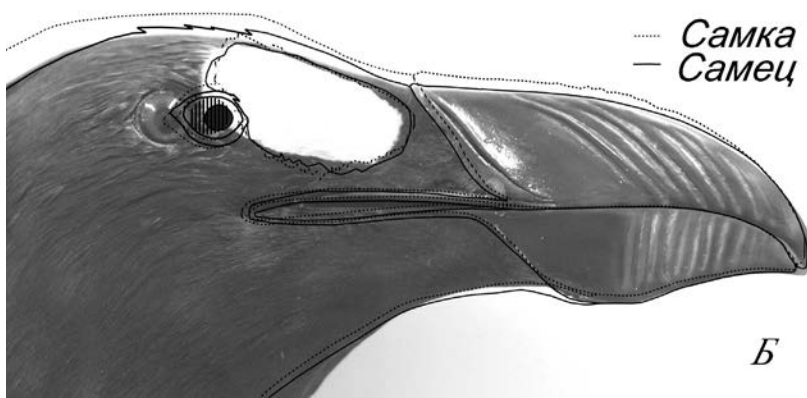
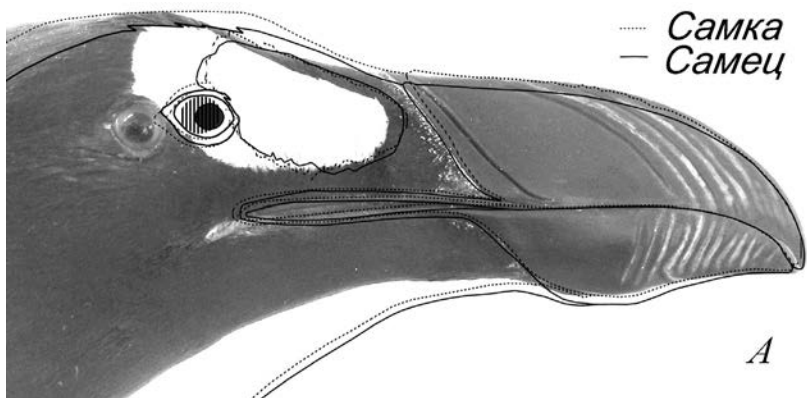


Рис. 3. Совмещенные усредненные абрисы профиля головы и клюва самца и самки поверх фотографий: А — “The BRUSSELS AUK” (photo by Walschaerts T., ©RBINS), Б — “The BREMEN AUK” (photo by Richelmann, ©Übersee-Museum Bremen).

Список литературы

- Виноградов А.А. 2014а. Метод выявления половых различий в строении клюва у мноморфных видов птиц: на примере белокрылой крачки (*Chlidonias leucopterus*: Sternidae) // Зоологический журнал. Т. 93. № 10. С. 1236–1249.
- Виноградов А.А. 2014б. Метод бесконтактного определения пола птиц: возможности и достоинства // Вестник Тверского государственного университета. Серия биология и экология. Т. 4. С. 30–45.
- Виноградов А.А. 2014в. Половые различия в строении клюва птиц на примере белого аиста (*Ciconia ciconia*) // Редкие виды птиц нечерноземного центра России. Материалы V совещания «Распространение и экология редких ви-

- дов птиц Нечернозёмного центра России». М.: Московский государственный педагогический университет. С. 163–170.
- Виноградов А.А. 2015а. Опыт определения пола люриков (*Alle alle* Link) по абрису клюва // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. Т. 3. С. 84–96.
- Виноградов А.А. 2015б. Определение пола гагарки (*Alca torda* L.) по абрису клюва // Орнитологические коллекции: из прошлого в будущее. Тезисы IX Международной конференции хранителей орнитологических коллекций. М.: Государственный Дарвиновский музей. С. 34–35.
- Виноградов А.А. 2016. Определение пола травника (*Tringa totanus* L.: Sterninae) по абрису клюва // Материалы 10-й юбилейной конференции Рабочей группы по куликам Северной Евразии. Иваново-Мелитополь: Ивановский государственный университет. С. 87–94.
- Виноградов А.А., Зиновьев А.В. 2012. Предварительное сообщение об адаптивности половых различий формы клюва у двух видов ястребиных с комментариями по эволюции обратного полового диморфизма у птиц // Хищные птицы в динамической среде третьего тысячелетия: состояние и перспективы. Труды VI Международной конференции по соколообразным и совам Северной Евразии. Криворожский педагогический институт. Кривой Рог: Издатель ФЛ–П. Чернявский Д.А. С. 61–64.
- Fuller E. 1999. The Great Auk. Illustrated. Southborough, Kent. UK: Privately Published. 450 p.
- Rothschild W. 1907. *Alca impennis*. The Great Auk // Extinct birds: An attempt to unite in one volume a short account of those birds which have become extinct in historical times – that is, within the last six or seven hundred years. To which are added a few which still exist, but are on the verge of extinction. London: Hutchinson & Co., Paternoster Row, E.C. P. 153–156.
- Thomas J.E., Carvalho G.R., Haile J., Martin M.D., Castruita J.A.S., Niemann J., Sinding M-H.S., Sandoval-Velasco M., Rawlence N.J., Fuller E., Fjeldså J., Hofreiter M., Stewart J.R., Gilbert M.T.P., Knapp M. 2017. An ‘Aukward’ Tale: A Genetic Approach to Discover the Whereabouts of the Last Great Auks // Genes. Vol. 8 (6): 164. doi:10.3390/genes8060164.
- Vinogradov A.A. 2012. Bill shape helps in non-invasive determination of sex in monomorphic White-winged Tern (*Chlidonias leucopterus*, Sternidae, Aves) // A. Haim. (ed.). Zoology in a changing world. How animals respond to human activities. Proceedings of the XXI International Congress of Zoology. Haifa: University of Haifa. P. 119.
- Zinoviev A.V., Vinogradov A.A. 2014. Morphoecological explanations of sexual differences in bill shape of bowerbirds (Ptilonorhynchidae: Passeriformes) // Ornithological Science. Vol. 13. Suppl. P. 9–24.

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ
СЛАВКОВЫХ ПТИЦ ПАЛЕАРКТИКИ
(PASSERIFORMES: SYLVIOIDEA) НА ПРИМЕРЕ
СТРОЕНИЯ РОТОВОГО АППАРАТА
И ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ**

Н.В. Волкова

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва,
Россия*

**MORPHOLOGICAL DIFFERENTIATION
OF THE MOUTH APPARATUS AND HINDLIMB
IN THE PALEARCTIC WARBLERS
(PASSERIFORMES: SYLVIOIDEA)**

N.V. Volkova

*Borissiak Paleontological institute of RAS, Moscow, Russia
e-mail: nvolkova@paleo.ru*

Славковые птицы в общих чертах очень похожи друг на друга по внешнему виду, предпочитаемым местам обитания, по типу питания и составу рациона. Это скрытные птицы мелких или средних размеров, населяющие густые заросли, они часто встречаются во влажных биотопах, питаются в основном мелкими беспозвоночными (del Hoyo et al., 2006). Именно вследствие этой общей схожести и при отсутствии каких-либо апоморфных признаков славки, камышевки, сверчки, пеночки и некоторые другие подобные им птицы долгое время относились к семейству Sylviidae.

Благодаря развитию молекулярных методов филогенетики, в последние десятилетия стала очевидна сложная структура родственных связей внутри этой группы. В результате роды из привычного семейства Sylviidae были отнесены к нескольким новым семействам: Acrocephalidae, Locustellidae, Phylloscopidae, Sylviidae s.str. и др. (Fregin et al., 2012; Alström et al., 2013), которые оказались не так близки друг другу, как предполагалось раньше; исключение составляют Acrocephalidae и Locustellidae, согласно некоторым исследованиям (Alström et al., 2006; Johansson et al., 2008), они считаются сестринскими, однако в других работах их филогенетическое сближение не получило достаточной статистической поддержки (Fregin et al., 2012).

Данная работа посвящена сравнению морфологических особенностей птиц из четырех перечисленных выше семейств. Семейства Acrocephalidae, Locustellidae, Phylloscopidae и Sylviidae s.str. включают много

видов, обычных в средней полосе Евразии и хорошо изученных, что позволяет воспользоваться литературными данными по их биологии (например, del Hoyo et al., 2006) и уделить внимание именно морфологии. Представители данных семейств интересны тем, что, несмотря на частое сосуществование в одних биотопах или обитание в сходных условиях, избегают конкуренции друг с другом благодаря разным предпочтениям в местах сбора корма и способах его добычи (del Hoyo et al., 2006; Волкова, Батова, 2008; Батова, 2011). В представленной работе проведен сравнительный анализ строения и функционирования ротового аппарата и задних конечностей, поскольку это два основных комплекса, используемых птицами во время кормежки. Лишь единицы из изученных видов специализируются на добыче насекомых в полете, остальные редко поднимаются в воздух во время кормежки, поэтому летательный аппарат в данной работе не рассматривается.

Сверчки (*Locustellidae*, *Locustella*) в основном перемещаются по земле, валежнику, нижним ветвям деревьев и кустарников. Они редко поднимаются в кроны кустов и на вершины трав. При перемещениях сверчки практически не пользуются крыльями, передвигаются размашистыми шагами, при быстром беге их тело вытянуто в горизонтальной плоскости, при неспешной ходьбе птицы часто вытягиваются вверх и обследуют окружающую растительность в поисках пищи (Калякин, 1985). Насекомых обычно склевывают с земли или с ближайших растений, преследуют добычу крайне редко (Волкова, Батова, 2008).

Камышевки (*Acrocephalidae*, *Acrocephalus*) населяют преимущественно травянисто-кустарниковый ярус растительности. Они обычно селятся в зарослях с хорошо выраженными вертикальными опорами, например, в зарослях тростника, рогоза, крапивы. Это очень активные и подвижные птицы; в поисках пищи камышевки часто перелетают снизу одного стебля к верху другого и спускаются вниз, буквально падая вдоль стебля и перехватываясь лапами (Калякин, 1985). Камышевки склевывают добычу, часто сильно вытягиваясь в любом направлении (вверх, вниз, вперед и т.д.), иногда совершают броски и преследуют добычу (Волкова, Батова, 2008).

Пеночки (*Phylloscopidae*, *Phylloscopus*) и славки (*Sylviidae*, *Sylvia*) обычны в кронах деревьев и кустарников (del Hoyo et al., 2006). Птицы из обоих семейств питаются, выискивая и склевывая насекомых внутри кроны. И те и другие перепрыгивают, перепархивают с ветки на ветку. Пеночки наиболее активно среди перечисленных групп птиц используют крылья во время кормежки, они часто совершают короткие стремительные полеты за летающими насекомыми, зависают у тонких веток (Батова, 2011).

Ротовой аппарат был изучен у двух видов сверчков (*L. naevia*, *L. fasciolata*), 7 видов камышевок (*A. melanopogon*, *A. schoenobaenus*, *A. scirpaceus*, *A. dumetorum*, *A. palustris*, *A. arundinaceus*, *A. stentoreus*), 3 видов пеночек (*Ph. sibilatrix*, *Ph. fuscatus*, *Ph. inornatus*) и 4 видов славков (*S. atricapilla*, *S. borin*, *S. nisoria*, *S. communis*). Исследование задней конечности находится на начальных этапах, на данный момент изучены конечности *L. naevia*, *A. melanopogon*, *Ph. fuscatus* и *S. atricapilla*. Все препараты зафиксированы в спирте, получены в Зоологическом музее МГУ.

В целом строение ротового аппарата славковых птиц *sensu lato* весьма однообразно, что во многом обусловлено их общей миниатюризацией. Из-за уменьшения размеров и необходимости разместить относительно крупный мозг и глаза в черепе возникает пространственный конфликт, в результате которого между мозговой капсулой и глазницами остается мало места для расположения жевательной мускулатуры. Очевидно, что именно по этой причине наиболее характерная черта ротового аппарата славковых птиц — малый объем челюстной мускулатуры (Волкова, Калякин, 2014). Помимо малого объема, среди общих черт мускулатуры челюстного аппарата славковых можно также отметить слабую дифференцировку жевательной мускулатуры и преобладание длиноволокнистых мускульных порций, слабо развитый апоневротический каркас.

Подъязычный аппарат состоит из обычного для воробьиных набора скелетных и мускульных элементов, но форма языка и объем мускульных порций сильно варьируют иногда даже внутри рода (Волкова, Калякин, 2014).

Несмотря на внешнее однообразие группы, существуют межродовые различия в строении мышечной системы ротового аппарата, например, в объеме мускульных порций, площади некоторых апоневрозов и количестве их лопастей, существует разница в площади крепления мускулов к элементам скелета и в ориентации их волокон (Волкова, 2011; Волкова, Калякин, 2014). Значимых межвидовых различий отмечено не было.

Наиболее ярким примером разницы в строении мускулатуры ротового аппарата может служить результат сравнения наружного аддуктора нижней челюсти славков и камышевок, которые демонстрируют крайние степени развития обсуждаемого мускула. У сверчков и пеночек в ротовом аппарате присутствуют все порции мышц, характерные для воробьеобразных птиц, а объем наружного аддуктора нижней челюсти занимает промежуточное положение между таковым у славков и камышевок.

У славков наружный аддуктор занимает наибольший объем среди изученных родов, апоневротический каркас аддуктора развит сильнее, а его волокна ориентированы более вертикально и в среднем короче, чем у птиц из других изученных родов, заметно крупнее у славков ростральная

часть глубокой порции наружного аддуктора. Подобное строение и пропорции наружного аддуктора характерны для многих представителей семейства тимелиевых (Timaliidae) (Калякин, 2007, 2011), сестринской группы для Sylviidae (Alström et al., 2013). Еще одно отличие птиц из рода *Sylvia* — слабая и тонкая заглазничная связка, которая отходит от мелкого, часто едва различимого заглазничного отростка. По-видимому, заглазничная связка у большинства представителей рода *Sylvia* имеет рудиментарный характер.

Наружный аддуктор камышевок, в противоположность таковому славок, минимального объема, его апоневротический каркас сильно упрощен, а волокна ориентированы полого, глубокая порция наружного аддуктора располагается только в заглазничном пространстве, не выходя на латеральную поверхность черепа. Общую ослабленность наружного аддуктора, по-видимому, частично компенсируют толстая широкая заглазничная связка и длинный заглазничный отросток, благодаря которому эта связка ориентирована перпендикулярно относительно нижней челюсти. Согласно проведенному морфо-функциональному анализу (Волкова, Калякин, 2014), при опускании нижней челюсти заглазничная связка натягивается и при расслаблении мускула-депрессора нижней челюсти, устроенного у всех изученных видов типичным образом, обеспечивает резкое поднятие нижней челюсти, действуя вместе с дорсальными аддукторами или даже опережая их.

Череп у камышевок наиболее длинный и узкий; возможно, именно из-за ограничений в ширине черепа роstralная часть глубокой порции наружного аддуктора не выходит на его латеральную поверхность. Подобное строение черепа и наружного аддуктора ранее было отмечено у северной бормотушки (*Hippolais caligata*, Волкова, Калякин, 2014), которая также относится к семейству Acrocephalidae. Судя по всему, узость черепа и чрезвычайная ослабленность наружного аддуктора могут служить апоморфным признаком для клады Acrocephalidae.

Соотношение ширины черепа и мощности наружного аддуктора, как у славок, характерно для многих насекомоядных воробьеобразных птиц мелких и средних размеров, в частности, для Timaliidae и мелких представителей Picnonotidae (Калякин, 2002, 2007) и, по-видимому, является плезиоморфным для Sylvioidae. В строении ротового аппарата сверчков и пеночек также не было выявлено апоморфных признаков.

В строении задних конечностей между изученными родами также имеются различия, выраженные в объеме отдельных порций, длине мускульных волокон, площади крепления волокон к костям, площадях отдельных апоневрозов. Для камышевок и славок пока не было отмечено специфических черт в строении мускулатуры задней конечности.

Пеночки отличаются от камышевок и славок более короткими брышками мышц голени, которые занимают примерно половину длины тибioтарсуса, тогда как у славок и камышевок эти же мышцы занимают примерно 2/3 длины кости. Мышцы голени у пеночки заканчиваются мощными сухожилиями, которые примерно в два раза толще, чем у славок и камышевок.

Ярчайшее отличие в строении мускулатуры конечностей сверчков – окостенение конечных сухожилий практически всех мышц голени. Подобная морфологическая особенность вообще встречается у птиц крайне редко — например, у отдельных видов Galliformes (Hudson, 1937), Strigiformes (Hoff, 1961, по Bledsoe et al., 1993) и Gruiformes (Hudson, 1937). Среди воробьеобразных окостенение сухожилий ног, помимо сверчков, отмечено только у кричащих древолазовых птиц Dendrocolaptinae (Bledsoe et al., 1993; Raikow, 1993).

Найти универсальное объяснение окостенения сухожилий мышц голени у столь разных по типу локомоции птиц кажется затруднительным. Несомненно, что окостеневшее сухожилие в значительно меньшей степени подвергается растяжению при сокращении мускула. В случае с Dendrocolaptinae эта особенность строения может быть важна в связи с большой нагрузкой при лазании по вертикальным стволам деревьев (Bledsoe et al., 1993; Raikow, 1993). Возможно, при нахождении древолазовых птиц на вертикальном стволе дерева мышцы их задней конечности подвергаются необычно интенсивной или длительной нагрузке. Если это так, неокостеневшие сухожилия, подвергнутые воздействию длительных и/или интенсивных растягивающих сил, удлинились бы со временем, что снизило бы их эффективность в передаче импульсов от мышечных волокон (Bledsoe et al., 1993).

В случае с бегущими птицами наличие окостеневшего сухожилия — это скорее приспособление к взрывному старту при начале движения, которое основано на тех же принципах, что и у древолазающих. Жесткое сухожилие не растягивается при сокращении мышцы, а значит, позволяет моментально и без значительных потерь энергии передавать импульс от мускула. Сверчки крайне редко используют полет в повседневной жизни, исключая миграции. При опасности или при попытке поймать пролетающее мимо насекомое сверчки не взлетают, а резко ускоряются и убегают или догоняют потенциальную добычу, что, по-видимому, возможно именно благодаря окостенению сухожилий голени. Еще одна адаптация сверчков к бегу — больший, чем у других изученных видов, объем мускулатуры бедра; это также подтверждается в работе М.В. Калякина (1985), где показано, что общая масса ножной мускулатуры больше, чем у камышевок из рода *Acrocephalus* и у толстоклювой камышевки *Phragmaticola*

aedon. Кроме того, у сверчков, как и у пеночек, короткие тела брюшек мышц голени, они занимают лишь половину от длины тибиотарсуса.

Особенности строения мускулатуры задней конечности сверчков несомненно связаны с их специализацией к жизни на земле среди густой растительности и перемещению без использования крыльев. Окостенение конечных сухожилий мышц голени можно считать апоморфным для сверчков *Locustella* признаком.

Ротовой и локомоторный аппараты обеспечивают основное взаимодействие птиц с окружающей средой, в связи с чем они крайне быстро меняются в ходе эволюции. Проведенный анализ показал, что у камышевок *Acrocephalus* наиболее специализированный, предельно упрощенный ротовой аппарат; у сверчков *Locustella* — специализированные, эффективные для бега задние конечности. Для пеночек *Phylloscopus* пока не обнаружено высокой степени специализации ни ротового аппарата, ни задних конечностей — возможно, это связано с тем, что пеночки часто используют полет во время кормления и их специализацию следует искать в строении летательного аппарата. В строении мускулатуры задних конечностей славков *Sylvia* также не было обнаружено специализации, однако усиление мускулатуры их ротового аппарата может свидетельствовать о приспособлении славков к питанию более широким спектром кормов, в том числе к употреблению плодов растений, что также характерно для большинства сестринских славкам Timaliidae (Калякин, 2011).

Интерес к изучению морфологии птиц мне привили М.В. Калякин и Л.П. Корзун, которые руководили моей курсовой и дипломной работами, Ф.Я. Держинский также курировал мое исследование, изучал вместе со мной препараты славковых птиц, предлагал объяснения тех или иных выявленных особенностей. Во время исследования задних конечностей славковых птиц я пользовалась дипломной работой М.В. Калякина (1985), статьей Н.В. Зеленкова и Ф.Я. Держинского по морфологии задней конечности дятлов (2006) и монографией А.В. Зиновьева (2010).

Список литературы

- Батова О.Н. 2011. Выбор кормовых приемов у пеночек (*Phylloscopus*) // Известия РАН. Серия Биологическая. № 3. С. 314–321.
- Волкова Н.В. 2011. Морфологические особенности ротового аппарата некоторых славковых птиц (*Sylviidae*) // Зоологический журнал. Т. 90. № 9. С. 1146–1149.
- Волкова Н.В., Батова О.Н. 2008. Особенности кормового поведения некоторых видов камышевок и сверчков (*Sylviidae*, *Passeriformes*) // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Материалы конференции молодых ученых. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 92–100.

- Волкова Н.В., Калякин М.В. 2014. Строение и функциональный анализ ротового аппарата птиц семейства славковых (Sylviidae) // Зоологический журнал. Т. 93. № 10. С. 1222–1235.
- Зеленков Н.В., Дзержинский Ф.Я. 2006. Задняя конечность и лазание по вертикальным стволам у дятлов // Зоологический журнал. Т. 85. № 3. С. 395–410.
- Зиновьев А.В. 2010. Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции птиц. М.: Товарищество научных изданий КМК. 285 с.
- Калякин М.В. 1985. К эколого-морфологической характеристике сверчков и камышевок Среднего Приамурья. Дипломная работа на кафедре зоологии позвоночных МГУ. 108 с.
- Калякин М.В. 2002. Трофические адаптации и экология бьюльбюлей (Pycnonotidae, Aves) фауны Вьетнама. М.: Изд. МГУ. 256 с.
- Калякин М.В. 2007. О ключевой трофической адаптации птиц семейства тимелиевых (Timaliidae; Passeriformes; AVES) // Доклады Российской Академии наук. Т. 417. № 5. С. 707–709.
- Калякин М.В. 2011. Морфофункциональные особенности ротового аппарата певчих воробьинообразных птиц (Passeriformes) // Зоологический журнал. Т. 90. № 7. С. 811–834.
- Alström P., Ericson P.G.P., Olsson U., Sundberg P. 2006. Phylogeny and classification of the avian superfamily Sylvioidea // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 38. P. 381–397.
- Alström P., Olsson U., Lei F. 2013. A review of the recent advances in the systematics of the avian superfamily Sylvioidea // Chinese Birds. Vol. 4. No. 2. P. 99–131.
- Bledsoe A.H., Raikow R.J., Glasgow A.G. 1993. Evolution and Functional Significance of Tendon Ossification in Woodcreepers (Aves: Passeriformes: Dendrocolaptinae) // Journal of Morphology. Vol. 215. P. 289–300.
- Fregin S., Haase M., Olsson U., Alstrom P. 2012. New insights into family relationships within the avian superfamily Sylvioidea (Passeriformes) based on seven molecular markers // BMC Evolutionary Biology. Vol. 12. P. 157.
- Johansson U.S., Fjeldsa J., Bowie R.C.K. 2008. Phylogenetic relationships within Passerida (Aves: Passeriformes) // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 48. P. 858–876.
- del Hoyo J., Elliot A., Christie D.A. (eds.). 2006. Handbook of the Birds of the World. Vol. 11. Old World Flycatchers to Old World Warblers. Barcelona: Lynx Edicions. 800 p.
- Hudson G.E. 1937. Studies on the Muscles of the Pelvic Appendage in Birds // American Midland Naturalist. Vol. 18. No. 1. P. 1–108.
- Raikow R.J. 1993. Structure and variation in the hindlimb musculature of the woodcreepers (Aves: Passeriformes: Dendrocolaptinae) // Zoological Journal of the Linnean Society. Vol. 107. P. 353–399.

**СВЯЗЬ ПОЛЕТНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК КУЛИКОВ,
ГНЕЗДЯЩИХСЯ НА НОВОЙ ЗЕМЛЕ,
С ДАЛЬНОСТЬЮ ИХ МИГРАЦИИ**

В.В. Гаврилов

*Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского
биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва,
Россия*

**THE RELATIONSHIP BETWEEN FLIGHT
CHARACTERISTICS OF WADERS NESTING
ON NOVAYA ZEMLYA ISLAND AND DISTANCE
OF THEIR MIGRATION**

V.V. Gavrilov

*Zvenigorod Biological Station, Biological Department, Moscow State
University, Moscow, Russia
e-mail: vadimgavrilov@yandex.ru*

Полет птиц, как одна из форм перемещений, требует различных морфологических адаптаций. Существуют многочисленные приложения аэродинамической теории к полету птиц, которые оперируют определенным набором морфологических показателей, описывающих полетные характеристики птиц (Pennycuik, 1969, 1975, 1989; Кокшайский, 1970; Greenewalt, 1975; Tucker, 1973, 1974; Rayner, 1990). Эти характеристики используются для сравнения близкородственных видов и их систематики (например: Штегман, 1962; Якоби, 1966; Гаврилов, 1988а), определения основных адаптаций к полету у всех птиц в целом и отдельных отрядов (Pennycuik, 1969, 1975, 1989; Greenewalt, 1975; Rayner, 1990), для оценки энергетических затрат птиц во время полета (Кокшайский, 1970; Tucker, 1973, 1974; Masman, Klaassen, 1987; Castro, Myers, 1988; Rayner, 1990; Гаврилов, 1988б).

Для куликов характерен быстрый, стремительный и маневренный полет. Среди них есть виды, регулярно совершающие самые дальние миграции. Все это, естественно, привлекало исследователей к изучению полетной морфологии куликов. Однако за исключением специальных работ, посвященных сравнению летных качеств некоторых куликов (Штегман, 1962; Якоби, 1966; Гаврилов 1988а, б; Piersma, Lukema, 1990), большинство других опираются на данные, полученные в конце прошлого века и сведенные в обзорах (например: Greenewalt, 1975).

Настоящая работа представляет измерения основных морфометрических показателей, характеризующих летные качества, у 6 видов совме-

стно обитающих куликов, гнездящихся на Новой Земле, их сравнительный анализ и анализ связи полетных характеристик куликов с дальностью их миграции.

Материал и методы

Исследования проводили в июне – июле 1994 г. на южном острове Новой Земли. Стационар был расположен на северном побережье Пухового Залива (72°40' с. ш., 52°45' в. д.).

Различные морфометрические характеристики крыльев были измерены у 93 особей 6 видов: кулик-воробей (*Calidris minuta*) — 10 самцов, 6 самок; плосконосый плавунчик (*Phalaropus fulicarius*) — 3 самца; чернозобик (*Calidris alpina*) — 11 самцов, 8 самок; галстучник (*Charadrius hiaticula*) — 6 самцов, 2 самки; морской песочник (*Calidris maritima*) 12 самцов, 15 самок; камнешарка (*Arenaria interpres*) — 12 самцов, 8 самок.

Длину крыла измеряли с точностью до 1 мм, прижимая крыло к линейке и выпрямляя его («максимальная длина крыла» по: Виноградова и др., 1976; Гаврилов и др., 2011). Площадь крыльев с точностью до 0,05 см² определяли в двух позициях: 1) крыло максимально выпрямлено и расправлено и 2) крыло в «позиции естественного полета» (Pennycuik, 1989). В обоих случаях крыло прижимали к миллиметровой бумаге и рисовали контур, затем подсчитывали площадь обведенной поверхности. Размах крыльев и длину расправленного крыла измеряли в одной позиции: крылья максимально выпрямлены и плечи перпендикулярны телу птицы. Размах крыльев есть расстояние от вершины самого длинного махового пера одного крыла до вершины другого крыла. Длина расправленного крыла есть расстояние от вершины самого длинного махового пера до тела птицы (Гаврилов, 1988а). Размах крыльев и длину расправленного крыла измеряли линейкой с точностью до 1 мм. Массу тела с точностью до 0,1–0,5 г определяли весами различных типов (преимущественно *Pesola*).

У большинства видов куликов, за исключением галстучника, существует половой диморфизм в различных размерах, поэтому для каждого вида рассчитаны средние размерные характеристики за весь период размножения, отдельно для самцов и самок.

На основе измеренных значений морфологических характеристик крыла были рассчитаны некоторые другие: нагрузка на крылья (WI) рассчитана как m/Al , дисковая нагрузка на крылья (DI) — $m/n(Ss)^2$, средняя хорда крыла (l) — Al/S , удлинение крыла (Ar) — $4(Ss)^2/Al$.

Главным методом сравнения служит аллометрический анализ. При изменении размеров любые измеряемые характеристики животного будут меняться в определенном (зависимом от размеров тела) аллометри-

ческом соотношении. Для установления характера изменения любого изучаемого параметра (y) при изменении размеров (массы тела, m) безразмерная комбинация может быть установлена только из соотношения прироста измеряемого параметра (dy) к приросту массы. Это выражается в виде аллометрического уравнения, имеющего следующий вид: $y = am^b$, где a определяет уровень линии регрессии, а b — ее наклон. Другими словами, b выражает степень приращения измеряемого параметра с увеличением массы тела, а a — масштаб этих изменений. Аллометрическая зависимость является строго характеристичной для определенной выборки. Кроме обеспечения общей модели, аллометрические зависимости позволяют формализовать анализируемый материал и являются основой для сравнения отдельных видов, таксономических или экологических групп (Calder, 1974, 1984; Дольник, 1982; Шмидт-Ниельсен, 1987).

Точные места зимовок популяций куликов, гнездящихся на Новой Земле, не определены, поэтому места зимовок приняты по обобщающим сводкам (Гладков, 1951; Козлова, 1961, 1962; Cramp, Simmons, 1983).

Результаты и обсуждение

В табл. 1 представлены измерения различных размерных характеристик крыльев куликов, гнездящихся на Новой Земле.

Длина крыла (Lw , мм) куликов в зависимости от их массы тела изменяется (m , г) как:

$$Lw = 37,88 m^{0,30}, n = 11, R^2 = 89\%.$$

Уравнение показывает, что существует единый для всех изученных куликов план изменения величины длины крыла с возрастанием их массы тела. Ранее для куликов, гнездящихся на северо-востоке Якутии, было получено сходное уравнение (Гаврилов, 1998а). Это доказывает, что у всех куликов возрастание длины крыла с увеличением массы тела идет по одному и тому же закону. Куликов по этому показателю можно сравнить с другими птицами; мы сравнили их с воробьиными и остальными неворобьиными птицами (Гаврилов, 1998а). Результаты показали, что относительная длина крыла куликов в сравнении с их массой тела больше, чем у воробьиных, и меньше, чем у всех неворобьиных птиц.

После установления общей зависимости аллометрическое уравнение позволяет нормировать исследуемый показатель по массе тела, тем самым сравнивая относительные показатели у птиц разных размеров. Исходя из этого, относительно самые длинные крылья из исследованных видов были у самцов плосконого плавунчика, второе место по этому показателю заняли галстучники. Самые относительно короткие крылья — у морских песочников и куликов-воробьев, причем у самок они более короткие в сравнении с их массой тела, чем у самцов.

Таблица 1. Масса тела, размеры и площадь крыльев у куликов, гнездящихся на Новой Земле.

Вид	Пол*	n	Масса тела, г	Длина крыла, мм	Размах крыльев, мм	Длина расправленного крыла, мм	Площадь расправленного крыла, см ²	Площадь крыла в позиции естественного полета, см ²
<i>Calidris minuta</i>	M	10	24,4 ± 1,3	97,1 ± 1,8	297 ± 5,6	131,3 ± 2,6	50,3 ± 3,0	40,3 ± 2,2
<i>C. minuta</i>	F	6	29,8 ± 2,9	100,2 ± 1,5	307 ± 2,2	135,6 ± 5,3	53,2 ± 0,7	42,6 ± 2,1
<i>Phalaropus fulicarius</i>	M	3	43,7 ± 0,2	134,3 ± 4,2	402,7 ± 5,1	180 ± 6,6	89,1 ± 4,7	71,8 ± 3,8
<i>Calidris alpina</i>	M	11	49,2 ± 3,8	119,2 ± 2,1	363,4 ± 5,2	158,6 ± 5,8	72,6 ± 4,7	58,5 ± 3,0
<i>C. alpina</i>	F	8	56,7 ± 4,3	123,9 ± 1,5	380,3 ± 6,0	164,6 ± 4,6	75,1 ± 6,3	63,3 ± 5,1
<i>Charadrius hiaticula</i>	M	6	57,2 ± 3,5	132,5 ± 1,9	396 ± 7,8	176,5 ± 4,0	82,6 ± 4,5	65,3 ± 3,6
<i>C. hiaticula</i>	F	2	54 ± 5,6	131,5 ± 2,1	401 ± 4,2	180 ± 4,2	85,3 ± 9,2	66,5 ± 10,3
<i>Calidris maritima</i>	M	12	66,7 ± 8,6	131,5 ± 3,1	405,7 ± 28,4	172,9 ± 5,2	89,8 ± 4,6	71,6 ± 4,2
<i>C. maritima</i>	F	15	84,8 ± 8,3	136,7 ± 2,3	414,8 ± 9,3	180,3 ± 4,2	97,4 ± 4,9	77,7 ± 3,2
<i>Arenaria interpres</i>	M	12	108,2 ± 14,4	157 ± 3,0	475,3 ± 9,9	209,3 ± 4,7	116,7 ± 6,3	95,7 ± 6,9
<i>A. interpres</i>	F	8	115,1 ± 10,0	159,3 ± 3,0	487,1 ± 5,4	212,8 ± 6,5	123 ± 10,3	99,8 ± 6,0

Примечание: * М — самец, F — самка.

Длина расправленного крыла (S_s , мм) куликов в зависимости от их массы тела (m , г) изменяется как:

$$S_s = 53,26 m^{0,29}, n = 11, R^2 = 86\%.$$

Уравнение показывает, что существует единый для всех исследованных куликов план изменения длины расправленного крыла с возрастанием их массы тела. Для куликов, гнездящихся на северо-востоке Якутии, было получено сходное уравнение (Гаврилов, 1998а). Показатели степени уравнений для куликов отличаются от таковых для других птиц. Длина расправленного крыла куликов, в сравнении с их массой тела, больше, чем у уток и меньше, чем у трубконосых и воробьиных птиц тех же размеров (Гаврилов, 1998а). По этому показателю самые длинные крылья у самцов плосконого плавунчика, а самые короткие у морских песочников.

Размах крыльев (S , см) куликов в зависимости от их массы тела (m , г) изменяется как:

$$S = 116,14 m^{0,30}, n = 11, R^2 = 91\%.$$

Уравнение показывает, что существует единый для всех исследованных куликов план изменения размаха крыльев с возрастанием их массы тела. Сходное уравнение было получено и для куликов, гнездящихся на северо-востоке Якутии (Гаврилов, 1998а). Показатели степени уравнений для куликов отличается от таковых для других птиц. В целом, относительный размах крыльев у куликов меньше, чем у всех неворобьиных птиц, и несколько больше, чем у воробьиных птиц тех же размеров (Гаврилов, 1998а). Относительно самый большой размах крыльев у самцов плосконого плавунчика. Самый относительно небольшой размах крыльев у морских песочников и куликов-воробьев, причем у самок он меньше, чем у самцов.

Площадь крыльев куликов в двух позициях: 1) крыло в «позиции естественного полета» (A_1 , см²) и 2) крыло максимально выпрямлено и расправлено (A_2 , см²) имеет зависимость от их массы тела (m , г). Соответствующие уравнения имеют следующий вид:

$$A_1 = 6,95 m^{0,56}, n = 11, R^2 = 92\%;$$

$$A_2 = 8,95 m^{0,55}, n = 11, R^2 = 91\%.$$

Показатели степени в двух уравнениях, описывающих зависимость площади крыльев от массы тела куликов, достоверно не различаются ($p > 0,05$). Средняя разница площади крыльев в двух позициях составляет 22%. Ранее для подобного соотношения площади крыльев у куликов получена цифра в 12% (Piersma, Jukema, 1990) и 15% (Гаврилов, 1998а). Показатели степени уравнений для куликов и трубконосых равны, но сильно отличаются от таковых для уток и воробьиных птиц. Вместе с тем площадь крыльев куликов, в сравнении с их массой тела, больше, чем у уток, и меньше, чем у трубконосых и воробьиных птиц тех же размеров (Гаврилов, 1998а).

Относительно самая большая площадь крыльев у самцов плосконого плавунчика, относительно самая маленькая у чернозобиков, куликов-воробьев и морских песочников.

Классическим показателем степени в уравнениях зависимостей линейных размеров от массы является коэффициент $1/3$ (Calder, 1974, 1984; Дольник, 1982; Шмидт-Ниельсен, 1987). Все уравнения, полученные для линейных размеров, характеризующих полетные характеристики куликов, имеют показатели степени, достоверно не отличающиеся от классического ($p > 0,05$). Это показывает, что вышеуказанные характеристики у куликов находятся в строгом соответствии с их массой тела, исходя из физических законов.

Классический показатель степени в уравнениях зависимости площади поверхности от массы тела животных равен $2/3$ (Calder, 1974, 1984; Дольник, 1982; Шмидт-Ниельсен, 1987). В уравнениях зависимости площади крыльев и тела куликов от массы тела показатель степени достоверно отличается от $2/3$ ($p < 0,05$).

В целом по размерным характеристикам крыльев кулики занимают промежуточное положение между воробьиными и всеми неворобьиными птицами; а среди неворобьиных птиц — между утками и трубконосыми. Изменения линейных размеров крыльев куликов с увеличением массы тела происходят по общим для всех птиц законам. Все морфологические характеристики крыльев куликов подчиняются единым для всех птиц законам подобия; и кулики по этим показателям образуют единую группу. План подобия морфометрических характеристик, связанных с полетом, един практически для всех птиц, в том числе и для куликов; внутри него возможны лишь небольшие количественные изменения.

Самые длинные крылья (длина крыла, длина расправленного крыла, размах крыльев) имеет плосконосый плавунчик. Самые короткие крылья у морского песочника. Наибольшая площадь крыльев у плосконого плавунчика, а наименьшая — у морского песочника. За счет этого у морского песочника максимальна нагрузка на крылья.

Согласно сводкам, самые короткие миграционные перемещения у морского песочника. На большей части ареала он склонен к оседлому образу жизни там, где есть участки побережья, свободные ото льда. Гнездящиеся в условиях Крайнего Севера птицы не совершают дальние перелеты, а откочевывают к югу в ближайшие районы (Гладков, 1951; Козлова, 1961, 1962; Cramp, Simmons, 1983).

Таким образом, четко прослеживается следующая закономерность: у куликов с малой дальностью миграции худшие полетные характеристики крыльев.

Список литературы

- Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А. 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М.: Наука. 189 с.
- Гаврилов В.В. 1998а. Морфометрические параметры куликов, гнездящихся на северо-востоке Якутии // Орнитология. Вып. 28. М.: изд-во Московского государственного университета. С. 200–207.
- Гаврилов В.В. 1998б. Возможная формула для оценки энергии машущего полета у куликов // Современная орнитология. М.: Наука. С. 291–300.
- Гаврилов В.В., Гаврилов В.М., Горецкая М.Я., Веселовская Е.О. 2011. Изучение птиц методом отлова, прижизненной обработки и кольцевания // Руководство по летней учебной практике студентов-биологов на Звенигородской биостанции им. С.Н. Скадовского. Учебно-методическое пособие. М.: Изд-во Московского университета. С. 349–373.
- Гладков Н.А. 1951. Отряд кулики // Птицы Советского Союза. Т. 3. М.: Советская наука. С. 3–371.
- Дольник В.Р. 1982. Аллометрия морфологии, функции и энергетики гомойотермных животных и ее физический контроль // Журнал общей биологии. Т. 43. № 4. С. 435–454.
- Козлова Е.В. 1961. Ржанкообразные. Подотряд кулики // Фауна СССР. Птицы. Т. II. Вып. 1. Ч. 2. 501 с.
- Козлова Е.В. 1962. Ржанкообразные. Подотряд кулики // Фауна СССР. Птицы. Т. II. Вып. 1. Ч. 3. 43 с.
- Кокшайский Н.В. 1970. Энергетика полета насекомых и птиц // Журнал общей биологии. Т. 31. № 5. С. 527–549.
- Шмидт-Ниельсен К. 1987. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир. 259 с.
- Штегман Б.К., 1962. Основные направления в развитии летных качеств у куликов // Зоологический журнал. Т. 41. № 4. С. 591–603.
- Якоби В.Э., 1966. Морфо-экологические приспособления к скоростному полету у птиц // Механизмы полета и ориентации птиц. М.: Наука. С. 64–81.
- Calder W.A. 1974. Consequences of body size for avian energetics // R.A. Paynter (ed.). Avian energetics. Cambridge, Mass.: Nuttall Ornithol. Club Publ. No. 15. P. 86–152.
- Calder W.A. 1984. Size, function, and life history. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press. 431 p.
- Castro G., Myers J.P. 1988. A statistical method to estimate the cost of flight in birds // Journal of Field Ornithology. Vol. 59. No. 4. P. 369–380.
- Cramp S., Simmons K.E.L. (eds.). 1983. The birds of the Western Palearctic. Vol. 3. Waders to Gulls. Oxford: Oxford Univ. Press. 932 p.
- Greenewalt C.H. 1975. The flight of birds // Transactions of the American Philosophical Society. Vol. 65. No. 4. P. 1–67.
- Masman D., Klaassen M. 1987. Energy expenditure during free flight in trained and free-living kestrels (*Falco tinnunculus*) // Auk. Vol. 104. P. 603–616.
- Pennyquick C.J. 1969. The mechanics of bird migration // Ibis. Vol. 111. No. 4. P. 525–556.

- Pennyquick C.J.* 1975. Mechanics of flight // D.S. Farner, J.R. King (eds.). Avian biology. N.Y.-L.: Acad. Press. Vol. 5. P. 1–75.
- Pennyquick C.J.* 1989. Bird flight performance. A practical calculation manual. Oxford: Oxford Univ. Press. 153 p.
- Piersma T., Jukema J.* 1990. Budgeting the flight of a long-distance migrant: changes in nutrient reserve levels of bar-tailed godwits at successive spring staging sites // *Ardea*. Vol. 78. No. 1–2. P. 315–337.
- Rayner J.M.V.* 1990. The mechanics of flight and bird migration performance // E. Gwinner (ed.). Bird migration: physiology and ecophysiology. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. P. 283–299.
- Tucker V.A.* 1973. Bird metabolism during flight. Evaluation of a theory // *Journal of Experimental Biology*. Vol. 58. No. 3. P. 689–709.
- Tucker V.A.* 1974. Energetics of natural avian flight // R.A. Paynter (ed.). Avian energetics. Cambridge: Nuttall Ornithological Club. No. 15. P. 298–333.

РАЗЛИЧИЯ В СТРОЕНИИ ЭРИТРОЦИТОВ У ПТИЦ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ: ПРИЧИНЫ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ СЛЕДСТВИЯ

В.М. Гаврилов, Т.Б. Голубева

*Кафедра зоологии позвоночных, Биологический факультет,
Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

DIFFERENCES IN THE STRUCTURE OF ERYTHROCYTES IN BIRDS AND MAMMALS: CAUSES AND EVOLUTIONARY EFFECTS

V.M. Gavrilov, T.B. Golubeva

*Department of Vertebrate Zoology, Biological Faculty, Lomonosov Moscow
State University, Moscow, Russia
e-mail: vmgavrilov@mail.ru; tbgolubeva@list.ru*

Происхождение и пути возникновения эндотермии — проблема, широко обсуждаемая на протяжении многих десятилетий (Северцов, 1925; Bennett, Ruben, 1979; Дольник, 2003, Clarke, Portner, 2010; Гаврилов, 2012 и др.). За время дискуссии были неоднократно предложены почти все мыслимые гипотезы происхождения эндотермии, вопрос остается открытым. Однако всегда было ясно, что в основе своей это проблема биоэнергетическая.

Наиболее привлекательной для нас была гипотеза Беннетта и Рубена (Bennett, Ruben, 1979), предположивших, что ключевое значение эндотермии состоит не столько в поддержании высокой температуры тела, но в усилении аэробного метаболизма и достижении в покое такого уровня метаболизма, который обеспечивает мобильное функционирование базовых систем организма в состоянии покоя. Одновременно происходит увеличение аэробной мощности, что позволяет на порядок увеличить двигательную активность как в отношении ее продолжительности, так и во внешней работе.

Эндотермные животные представлены двумя классами высших позвоночных — птицами и млекопитающими. Обретение в мезозое млекопитающими и птицами эндотермии существенно расширило их поведенческий репертуар и длительность активности. Высокая и относительно постоянная температура внутренней среды дает то преимущество, что скорости химических реакций в организме высоки и могут не зависеть от внешней температуры. Млекопитающие и птицы имеют высокий уровень аэробного метаболизма, который может обеспечивать поведенчес-

кие проявления, невозможные для низших позвоночных. Кроме этого, их эндотермное состояние, высокая и стабильная температура тела дает им возможность избегать замедляющего влияния низких температур на метаболическое обеспечение поведения и уровень метаболизма. Поэтому реактивность эндотермных животных, их локомоторная активность, возможность выполнить определенные действия (полететь, прыгнуть, пробежать) и скорость усвоения пищи, во-первых, выше, чем у пойкилотермных, а во-вторых, постоянна и не зависит от внешних условий. Эндотермия — очень дорогая адаптация, так как для ее обеспечения необходимо потреблять и расходовать энергию. Для обеспечения энергией в первую очередь важно снабжение всех систем организма кислородом, то есть усиление аэробного метаболизма. В этом сообщении мы предполагаем обратить особое внимание на различия в строении эритроцитов млекопитающих и птиц. Вот вопросы, которые мы хотели бы обсудить:

- 1) Почему млекопитающие смогли избавиться от ядер в эритроцитах?
- 2) К чему это привело в эволюционном и экологическом планах?

Эритроциты позвоночных разных классов и отрядов варьируют в размерах на порядки величин (Gulliver, 1875). Помимо важности изменения размеров эритроцитов для диффузии O_2 во время физических нагрузок, уменьшение размеров усиливает функциональные связи между эритроцитами и капиллярными диаметрами (Arieli, Ar, 1981; Snyder, Sheafor, 1999). Маленькие эритроциты, не имеющие к тому же ядра (такие как у млекопитающих), способствуют более коротким диффузионным расстояниям и обеспечивают относительно быструю кинетику поглощения O_2 (Holland, Forster, 1966; Makarov et al., 2015). У птиц ядерные эритроциты меньше, чем у рептилий, и значительно меньше, чем у анамний. Меньшие размеры эритроцитов и большее их количество обеспечивает более быструю кинетику поглощения O_2 . Предполагается, что уменьшение размеров эритроцитов было связано с необходимостью устройства более разветвленной капиллярной системы для эффективной диффузии газов (Snyder, Sheafor, 1999), а также с эволюцией размера генома (Gregory, 2002). При этом сохраняются основные вопросы относительно закономерностей эволюции размера эритроцитов и его палеобиологической значимости. Отсутствие ядра — адаптация эритроцита к его роли. Это позволяет красной кровяной клетке содержать больше гемоглобина и, следовательно, нести больше молекул кислорода. Отсутствие ядра также позволяет эритроциту иметь отличительную двояковогнутую форму, которая способствует диффузии. Из-за этих преимуществ легко понять, почему естественный отбор способствовал исчезновению ядер эритроцитов у млекопитающих. Остается неясным, почему это произошло только у одного класса эндотермов. Птицам с их энергоемким полетом данная

адаптация, казалось бы, еще больше нужна. Но они сохранили ядра в эритроцитах.

Мы предлагаем гипотезу о причинах разного строения красных кровяных клеток птиц и млекопитающих и эволюционных последствиях этих различий. У млекопитающих развитие аэробного метаболизма происходило в триасе, когда содержание кислорода в атмосфере было примерно на 50% ниже, чем в настоящее время (Будыко, 1982; Budyko et al., 1987; Яншин, 1997; Ward, 2006; Summerhayes, 2015). В условиях низкого содержания кислорода млекопитающие, развивавшие аэробный метаболизм, избавились от ядер в эритроцитах, получили двояковогнутую их форму, благодаря чему площадь их поверхности увеличивается, что обеспечивает более эффективный перенос кислорода гемоглобином. Двояковогнутость также служит для увеличения поверхности газообмена и позволяет иметь более тонкие капилляры.

Птицы, вероятно, появились в то время, когда содержание кислорода в атмосфере Земли было сравнимо с современным уровнем. Они произошли от более продвинутых рептилий, не стали избавляться от ядер в эритроцитах, хотя размеры эритроцитов уменьшили. Эритроциты птиц имеют большие по сравнению с млекопитающими размеры и сохранили ядра, как эритроциты всех низших позвоночных. Чем меньше эритроциты и больше их количество, тем тоньше капилляры и эффективнее доставка кислорода и удаление углекислого газа.

И у взрослых птиц, и у млекопитающих эритроциты продуцируются в костном мозге. Когда клетка достигает определенной степени зрелости, у млекопитающих происходит процесс энуклеации, при этом ядро из эритроцитов удаляется. Способ, благодаря которому происходит удаление эритроцита, исследован у мышей и состоит в том, что кольцо актиновых филаментов окружает клетку, а затем сжимается. Сегмент клетки, содержащей ядро, отсекается и проглатывается макрофагом (Ji et al., 2008). Вероятно, у других млекопитающих и человека механизм энуклеации такой же.

У птиц, рептилий и анамний эритроциты двояковыпуклые, овальные. Их ядра активно функционируют на стадии эритробласта, затем по мере формирования эритроцитов теряют активность, но сохраняют способность к реактивации.

Формирование эритроцитов у млекопитающих происходит в костном мозге черепа, ребер и позвоночника, у неполовозрелых еще и в костном мозге эпифизов конечностей. У взрослых полость трубчатых костей заполняется жиром. У подавляющего большинства исследованных взрослых птиц осевой скелет содержит незначительное количество или совсем не содержит костного мозга (Липунова, Скоркина, 2004). Трубчатые кости птиц полые, облегченные, что важно для полета.

Вследствие происхождения во время недостатка кислорода в атмосфере у млекопитающих из всех сенсорных систем наиболее хорошо развито обоняние. Рецепторные органы обоняния — обонятельные нейроны — требуют для своей работы меньше по сравнению со слуховыми и зрительными рецепторами кислородное снабжение.

Зрение птиц превосходит таковое у позвоночных всех других классов. Глаза у птиц огромны по сравнению с предками — рептилиями и значительно крупнее, чем у млекопитающих. Сетчатка — самое энергоемкое образование мозга, а мозг по удельной требовательности к энергообеспечению стоит на первом месте среди всех органов (и занимает третье место по общей энергозатратности после мышечной системы и печени). Процесс обработки сигналов в глазах эндотермных животных требует большого количества метаболической энергии и, таким образом, кислорода (Голубева, 2015). Подача кислорода для сетчатки птиц является сложной задачей: у них более толстая сетчатка и высокие скорости метаболизма, но нет системы сосудов, снабжающей внутреннюю часть сетчатки. И у птиц, и у млекопитающих наружная часть сетчатки питается благодаря пигментному эпителию, прилежащему к хороидальному слою сосудистой оболочки глаза и отделенному от нее мембраной Бруха. Существенно, что иннервация и нейрохимическая организация управлением капилляров хороидального слоя одинакова у птиц и млекопитающих (Reiner et al., 2012).

Млекопитающие с хорошим зрением, в том числе и приматы, имеют васкуляризованную сетчатку — систему кровеносных сосудов, подстилающих сетчатку со стороны внутренней пограничной мембраны. Капилляры этой системы входят во внутренние слои сетчатки, где благодаря астроцитам осуществляется снабжение нейронов кислородом. Васкуляризованная сетчатка млекопитающих всегда более толстая, чем аваскуляризованная, что свидетельствует о худшем зрении при меньшем снабжении сетчатки кислородом.

Сетчатка птиц не имеет внутренней сосудистой системы. Однако у птиц сетчатка толще и состоит из большего числа нейронов, чем у млекопитающих. Птицы сохранили доставшийся им от рептилий гребень — богатое сосудами складчатое образование, вдающееся в стекловидное тело. Гребень снабжает кислородом витреальное тело и внутренние слои сетчатки и удаляет продукты метаболизма. В связи со сложной толстой сетчаткой, большой величиной глаза и отсутствием внутренней капиллярной сети нейроны сетчатки нуждаются в дополнительном кислородном обеспечении. В сетчатке цыпленка обнаружен глобин E, обладающий исключительным сродством к кислороду. Соответствующие глобину E гены были найдены в геномах зебровой амадины и индейки (Blank

et al., 2011). Несомненно, глобин E унаследован от рептилий, поскольку он обнаружен также у черепах (Schwarze et al., 2015). Анализ филогении глобина E и его генной синтении показал еще более древнее его происхождение (Blank et al., 2011). Этот белок есть у латимерии, у млекопитающих его нет. Глобин E принадлежит группе респираторных, или гемабелков, которые присутствуют в мозге и других тканях, где они усиливают приток кислорода. Глобин E обнаружен в наибольшем количестве в пигментном эпителии сетчатки птиц и черепах. Распределение митохондрий в сетчатке соответствует областям повышенного потребления кислорода. В васкуляризированной сетчатке млекопитающих митохондрии сконцентрированы во внутренних сегментах фоторецепторов, плексиморфных слоях и в ганглионарных клетках. В васкуляризированной сетчатке морской свинки и кролика митохондрии в плексиморфном слое отсутствуют. У птиц и черепах митохондрии в основном сосредоточены во внутренних сегментах фоторецепторов, что согласуется с высокой требовательностью к энергоснабжению кислородом этих клеток. Функция глобина E в пигментном эпителии птиц — снабжать кислородом фоторецепторы (Schwarze et al., 2015).

Недавно появилась работа, где авторы, оценивая взаимосвязь между размерами эритроцитов и костной гистометрией, использовали микроструктурные данные, чтобы проследить эволюцию и филогению вымерших четвероногих. Они обнаружили, что микроструктура кости в ископаемых образцах является достоверным показателем размера красных кровяных клеток у тетрапод. Оказалось, что триасовые немлекопитающие — цинодонты — имели утонченные и плотно упакованные сосудистые каналы, идентичные таковым у некоторых млекопитающих. Вероятно, эти каналы служили для перемещения красных кровяных клеток, размеры которых близки к эритроцитам млекопитающих. Меньшие по сравнению с диаметрами каналов рептилий диаметры каналов, вмещавшие эритроциты малого размера, существовали на целых 70 миллионов лет раньше, чем появились млекопитающие. Выводы этой работы предполагают независимое происхождение повышенного метаболизма у птиц и млекопитающих (Huttenlocker, Farmer, 2016).

Еще одна особенность млекопитающих заключается в том, что размер эритроцитов в большинстве отрядов не зависит от размера животных, у всех млекопитающих диаметр эритроцитов — 5–10 мкм. Слабая аллометрическая зависимость размеров эритроцитов от массы тела выявляется только у грызунов и зайцеобразных. Размер эритроцитов птиц, так же как и низших млекопитающих, аллометрически зависит от массы тела (Savage et al., 2007).

Поскольку диаметры капилляров, определяемые размерами эритроцитов, примерно одинаковы у млекопитающих независимо от размеров

тела, разветвленная и тонкая капиллярная сеть возможна у крупных млекопитающих, что обеспечивает им выгоды в снабжении кислородом всех систем организма и, в первую очередь, мозга. Поэтому показатель степени при массе тела в зависимости размера мозга от массы тела приближается к $3/4$ (т.е. размер мозга растет так же, как метаболизм), в то время как у птиц этот показатель ниже (Peters, 1983). Работа мозга связана с большим расходом энергии. У мелких птиц значительно более высокий метаболизм, чем у мелких млекопитающих. У крупных млекопитающих, напротив, метаболизм на единицу массы выше, чем у крупных птиц. Расход энергии на работу мозга, решающего одинаковые задачи, должен быть одинаков. Следствие разных показателей степени в аллометрических зависимостях для размера мозга и метаболизма должно приводить к тому, что у птиц наиболее благоприятный размер для существования ниже, чем у млекопитающих, а крупные млекопитающие имеют преимущества перед мелкими и могут решать более сложные задачи.

Аэробный метаболизм и его следствие — эндотермия на порядок увеличили размер мозга у птиц и млекопитающих по сравнению с низшими позвоночными. Масса мозга у птиц и млекопитающих одинаковой массы тела в первом приближении сходны. Выделяется только род *Homo*. Однако мы полагаем, что именно различия в строении эритроцитов привели к различиям в строении конечного мозга птиц и млекопитающих. Это касается коры полушарий млекопитающих и «ядерного» строения переднего мозга птиц. Заметим, что по последним данным, число нейронов в мозге птиц превышает число нейронов в мозге млекопитающих такого же размера (Olkowicz et al., 2016).

У млекопитающих вследствие малых размеров эритроцитов и отсутствия в них ядра появилась возможность создать между *pia mater* и арахноидом мощный слой кровеносных сосудов, эти сосуды богато снабжают капиллярами кору больших полушарий и мозжечок. Кора распластана тонким слоем по поверхности больших полушарий. В результате лучшего снабжения кислородом нейронов поверхности больших полушарий именно ансамбли поверхностных нейронов стали осуществлять высшие анализаторные функции. При увеличении размеров млекопитающих стало выгодным образовывать складки и борозды коры, что увеличивало поверхность коры, не изменяя значительно толщину. Усиление функционирования нейронов определенных отделов, в свою очередь, стимулировало развитие кровоснабжения. Сложность организации коры, развитие ее слоев, колонок поддерживается распределением микрососудов мозга (Zheng et al., 1991; Paulson et al., 2010).

Таким образом, следствие наличия безъядерных эритроцитов и тонких капилляров при появлении эндотермных млекопитающих в услови-

ях малого содержания кислорода в атмосфере — образование у них коры больших полушарий. Выделение группы эндотермных птиц в период большого содержания кислорода продолжило развитие базовой линии мозга, повторяющей мозг рептилий.

Если следовать той же логике, а именно, что разветвленная и тонкая капиллярная сеть изменила эволюцию млекопитающих, то и живорождение и плацентарность у млекопитающих — следствие безъядерности маленьких двояковогнутых эритроцитов, которые образовались в эпоху с низким содержанием кислорода в атмосфере Земли. Объяснить преимущества прогрессивного живорождения по сравнению с откладкой яиц можно, исходя из тех же посылок содержания кислорода в атмосфере. Яйца птиц с удивительными свойствами скорлупы, пропускающей кислород, позволяли эмбриону птиц развиваться при высоком содержании кислорода в атмосфере. Млекопитающим пришлось строить плаценту, благодаря васкуляризации которой эмбрион получал через сосуды аллантаоиса необходимое количество кислорода. Живорождение было бы невозможно без плаценты.

Образование высоких уровней аэробного метаболизма у птиц и млекопитающих развивалось параллельно среди различных групп рептильных предков. Уровень эндотермии, при котором аэробный метаболизм обеспечивает достаточно продолжительную активность, у птиц и млекопитающих сформировался различно: иное разделение венозной и артериальной систем, ядерные или безъядерные эритроциты, разное строение легких, но при этом одинаковые минимальные метаболические мощности и сходная температура тела, соответствующая условиям среды на Земле.

Эндотермия — это в первую очередь интенсификация аэробного метаболизма и наличие постоянного (базального) уровня, который обеспечивает постоянную готовность к совершению работы и, следовательно, постоянную готовность к активности. Современные эндотермные животные — млекопитающие и птицы — обладают на порядок более высоким метаболизмом в состоянии покоя и при активности, чем современные эктотермные, например, рептилии. Высокий уровень обмена и активности требует развития сенсорных систем и нервной системы, что обеспечивает более сложное поведение.

Именно эндотермия, основанная на аэробном окислении, явилась наиболее значимым ароморфозом, который обеспечил птицам и млекопитающим освоение планеты Земля.

Различия в строении эритроцитов и образование тонких капиллярных сетей изменили дальнейшую эволюцию млекопитающих. Млекопитающие перешли к живорождению (развив плаценту), обрели кору боль-

ших полушарий, что привело к появлению человека. Птицы же продолжают общую линию «амфибии – рептилии – птицы».

Список литературы

- Будыко М.И. 1982. Изменения окружающей среды и смены последовательных фаун. Л.: Гидрометеоздат. 78 с.
- Гаврилов В.М. 2012. Экологические, функциональные и термодинамические предпосылки и следствия возникновения гомойотермии на примере исследования энергетики птиц // Журнал общей биологии. Т. 73. № 2. С. 88–113.
- Голубева Т.Б. 2015. Развитие эффективной терморегуляции и сенсорных систем у птиц в онтогенезе // Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В.Р. Дольника). Материалы международной конференции. М.: КМК. С. 106–112.
- Дольник В.Р. 2003. Происхождение гомойотермии – нерешенная проблема // Журнал общей биологии. Т. 64. № 6. С. 451–462.
- Липунова Е.А., Скоркина М.Ю. 2004. Система красной крови. Сравнительная физиология. Белгород: Изд-во БелГУ. 216 с.
- Северцов А.Н. 1925. Главные направления эволюционного процесса. М.: Изд-во Думова. 362 с.
- Яншин А.Л. 1997. Каким образом меняется состав воздуха? // Вестник РАН. Т. 67. № 2. С. 108–113.
- Arieli R., Ar A. 1981. Blood capillary density in heart and skeletal muscles of the fossorial mole rat // *Physiological Zoology*. Vol. 54. No. 1. P. 22–27.
- Bennett A.F., Ruben J.A. 1979. Endothermy and activity in vertebrates // *Science*. Vol. 206. No. 4419. P. 649–654.
- Blank M., Kiger L., Thielebein A., Gerlach E., Hankeln T., Marden M.C., Burmester T. 2011. Oxygen supply from the bird's eye perspective: globin E is a respiratory protein in the chicken retina // *Journal of Biological Chemistry* Vol. 286. No. 30. P. 26507–26515.
- Budyko M.I., Ronov A.B., Yanshin A.L. 1987. *History of the Earth's Atmosphere*. N.Y.: Springer Verlag. 146 p.
- Clarke A., Portner H.-O. 2010. Temperature, metabolic power and the evolution of endothermy // *Biological Reviews*. Vol. 85. P. 703–727.
- Gregory T.R. 2002. A bird's-eye view of the C-value enigma: genome size, cell size, and metabolic rate in the class Aves // *Evolution*. Vol. 56. No. 1. P. 121–130.
- Gulliver G. 1875. Observations on the sizes and shapes of the red corpuscles of the blood of vertebrates, with drawings of them to a uniform scale, and extended and revised tables of measurements // *Proceedings of the Zoological Society of London*. P. 474–495.
- Holland R.A.B., Forster R.E. 1966. The effect of size of red cells on the kinetics of their oxygen uptake // *Journal of General Physiology*. Vol. 49. P. 727–742.
- Huttenlocker A.K., Farmer C.G. 2016. Bone microvasculature tracks red blood cell size diminution in triassic mammal and dinosaur forerunners // *Current Biology*. Vol. 27. P. 1–7.
- Ji P., Jayapal S.R., Lodish H.F. 2008. Enucleation of cultured mouse fetal erythroblasts requires Rac GTPases and mDia2 // *Nature Cell Biology*. Vol. 10. P. 314–321.

- Makarov V., Zueva L., Sanabria P., Wessinger W.D., Golubeva T., Khmelinskii I., Inyushin M. 2015. On the role of the blood vessel endothelial microvilli in the blood flow in small capillaries // *Journal of Biophysics*. Vol. 2015. [<http://dx.doi.org/10.1155/2015/529746>].
- Olkowicz S., Kocourek M., Luèan R.K., Porteš M., Fitch W.T., Herculano-Houzel S., Nemeè P. 2016. Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. Vol. 113. No. 26. P. 7255–7260 [<http://doi/10.1073/pnas.1517131113>].
- Paulson O.B., Hasselbalch S.G., Rostrup E., Knudsen G.M., Pelligrino D. 2010. Cerebral blood flow response to functional activation // *Journal of Cerebral Blood Flow & Metabolism*. Vol. 30. No. 1. P. 2–14.
- Peters R.H. 1983. *Ecological Implications of Body Size*. Cambridge (United Kingdom): Cambridge University Press. 331 p.
- Reiner A., Fitzgerald M.E.C., Li C. 2012. Neural Control of Ocular Blood Flow // L. Schmetterer, J. Kiel (eds.). *Ocular Blood Flow*. Berlin, Heidelberg: Springer. P. 243–310.
- Savage V.M., Allen A.P., Brown J.H., Gillooly J.F., Herman A.B., Woodruff W.H., West J.B. 2007. Scaling of number, size, and metabolic rate of cells with body size in mammals // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. Vol. 104. No. 11. P. 4718–4723.
- Schwarze K., Singh A., Burmester T. 2015. The full globin repertoire of turtles provides insights into vertebrate globin evolution and function // *Genome Biology and Evolution*. Vol. 7. No. 7. P. 1896–1913.
- Snyder G.K., Sheafor B.A. 1999. Red blood cells: centerpiece in the evolution of the vertebrate circulatory system // *American Zoologist*. Vol. 39. P. 189–198.
- Summerhayes C.P. 2015. *Earth's Climate Evolution*. Wiley-Blackwell. 416 p.
- Ward P.D. 2006. *Out of Thin Air: Dinosaurs, Birds, and Earth's Ancient Atmosphere*. Washington, DC: Joseph Henry Press. 290 p.
- Zheng D., LaMantia A-S., Purves D. 1991. Specialized vascularization of the primate visual cortex // *Journal of Neuroscience*. Vol. 11. No. 8. P. 2622–2629.

ПЕРМОТРИАСОВЫЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИИ ХРОНИОЗУХИЙ (AMPHIBIA, CHRONIOSUCHIA)

В.К. Голубев

*Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН, Москва,
Россия; Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань,
Россия*

PERMIAN-TRIASSIC STAGE OF EVOLUTION OF CHRONIOSUCHIAN AMPHIBIANS

V.K. Golubev

*Borissiak Paleontological Institute of Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia; Kazan Federal University, Kazan, Russia
e-mail: vg@paleo.ru*

Антракозавры — группа рептилиоморфных амфибий — были широко распространены в Европе и Северной Америке в каменноугольное и раннепермское время (Кэрролл, 1992). Они не известны в геологической летописи середины перми, а в конце перми и триасе были представлены лишь одной, реликтовой группой — хрониюзухиями (Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2000; Novikov et al., 2000). Для хрониюзухий характерны хорошо развитые центры позвонков, прирастание невральных дуг к телам позвонков, шарообразной формы интерцентры и спинной панцирь, состоящий из одного ряда поперечно вытянутых, подвижно связанных друг с другом пластин. По особенностям морфологии черепа, позвоночника и панциря хрониюзухий четко делятся на две группы, которые рассматриваются в ранге семейств: Chroniosuchidae и Bystrowianidae (Голубев, 2000). Оба семейства появляются в геологической летописи в конце средней перми, и их история прослеживается до среднего триаса: первые быстровианиды известны в среднепермской диноцефаловой фауне Китая, последние в среднетриасовых фаунах центральной и восточной Европы (Novikov et al., 2000; Witzmann et al., 2008; Witzmann, Schoch, 2017); первые хрониюзухиды появляются в поздней диноцефаловой фауне Восточной Европы (сундырский комплекс) (Буланов, Голубев, 2011; Голубев и др., 2015), а последние известны из среднего триаса Центральной Азии (местонахождение Мадыген в Киргизии) (Schoch et al., 2010). На протяжении всего этого исторического периода отличительные особенности морфологии осевого скелета и панцирных щитков хрониюзухид и быстровианид оставались неизменными, что косвенно может свидетельствовать о независимом формировании спинного панциря у этих групп хрониюзухий. Очевидно, у общих предков хронию-

зухид и быстровианид спинного панциря не было, а некоторое сходство в строении их панцирных щитков является параллелизмом, отражающим близкое родство этих групп.

Первые хронизухии, вероятно, были наземными инвертебратофагами. Быстровианиды продолжали вести образ жизни своих предков, оставаясь членами субдоминантного наземного сообщества тетрапод. Хронизухиды, наоборот, вернулись в водоемы, стали вести крокодилоподобный образ жизни, превратившись в крупных рыбообразных хищников. В водных сообществах Восточной Европы хронизухиды (*Suchonica*) появляются во время северодвинского экологического кризиса, сменив архегозавроидных темноспондилов (Буланов, Голубев, 2011; Arefiev et al., 2015; Golubev, 2015). Здесь они будут доминировать на протяжении всей позднепермской (татарской) эпохи, вплоть до пермотриасового экосистемного кризиса, в результате которого вновь надолго исчезнут из геологической летописи. Позднепермские хронизухиды Восточной Европы представлены несколькими родами и видами (Голубев, 2000), которые последовательно сменяли друг друга, образуя филогенетический ряд: *Chroniosaurus dongusensis* – *Chroniosaurus levis* – *Jarilinus mirabilis* – *Chroniosuchus paradoxus* – *Chroniosuchus licharevi* – *Uralerpeton tverdochlebovi*. По всей видимости, в каждый момент времени на данной территории существовал только один вид хронизухид.

Почти для всех хронизухий, как и для остальных антракозавров (Кэрролл, 1992), характерно подвижное сочленение щеки с крышей черепа. Исключение составляет среднетриасовый хронизухид *Madygenerpeton* из Киргизии. У мадыгенерпетона в черепе исчезают все подвижные зоны, характерные для пермских хронизухид, череп становится консолидированным. По этим и другим особенностям морфологии черепа мадыгенерпетон отличается от пермских хронизухид Восточной Европы и может быть выделен в особое подсемейство *Madygenerpetontinae* в составе семейства *Chroniosuchidae*.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, гранты №№ 16-04-01062, 17-04-01937 и 17-04-00410.

Список литературы

- Буланов В.В., Голубев В.К. 2011. Водный блок сундырского сообщества позднепермских позвоночных Восточной Европы // Пермская система: стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы. Сборник материалов Международной научной конференции, посвященной 170-летию со дня открытия пермской системы (5–9 сентября 2011 г.). Пермь: Пермский гос. ун-т. С. 47–55.
- Голубев В.К. 2000. Пермские и триасовые хронизухии и биостратиграфия верхнетатарских отложений Восточной Европы по тетраподам // Труды Палеонтологического института РАН. М.: Наука. Т. 276. 174 с.

- Голубев В.К., Куркин А.А., Сенников А.Г. 2015. О возрасте сундырского фаунистического комплекса пермских тетрапод Восточно-Европейской платформы // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. Т. 157. Кн. 1. С. 49–58.
- Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М., Каландадзе Н.Н., Новиков И.В., Сенников А.Г., Раутиан А.С. 1997. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы // Труды Палеонтологического института РАН. М.: ГЕОС. Т. 268. 216 с.
- Кэрролл Р. 1992. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т. 1. М.: Мир. 280 с.
- Arefiev M.P., Golubev V.K., Kuleshov V.N., Pokrovsky B.G. 2015. Paleogeographical reorganization of the Moscow Syncline during the Severodvinian (Capitanian-Wuchiapingian) time based on isotopic ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) and paleontological data, Permian Period, East European Platform // Paleontological Journal. Vol. 49. No. 11. P. 1206–1227.
- Golubev V.K. 2015. Dinocephalian stage in the history of the Permian tetrapod fauna of Eastern Europe // Paleontological Journal. Vol. 49. No. 12. P. 1346–1352.
- Novikov I.V., Shishkin M.A., Golubev V.K. 2000. Permian and Triassic anthracosaurs from Eastern Europe // M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin (eds.). The age of dinosaurs in Russia and Mongolia. Cambridge: Cambridge University Press. P. 60–70.
- Schoch R.R., Voigt S., Buchwitz M. 2010. A chroniosuchid from the Triassic of Kyrgyzstan and analysis of chroniosuchian relationships // Zoological Journal of the Linnean Society. Vol. 160. No. 3. P. 515–530.
- Witzmann F., Schoch R.R. 2017. Skull and postcranium of the bystrowianid *Bystrowiella schumanni* from the Middle Triassic of Germany, and the position of chroniosuchians within Tetrapoda // Journal of Systematic Palaeontology. [<https://doi.org/10.1080/14772019.2017.1336579>].
- Witzmann F., Schoch R.R., Maisch M.W. 2008. A relict basal tetrapod from Germany: first evidence of a Triassic chroniosuchian outside Russia // Naturwissenschaften. Vol. 95. Issue 1. P. 67–72.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ ПОЗВОНОЧНЫХ

Т.Б. Голубева

*Кафедра зоологии позвоночных, Биологический факультет,
Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

EVOLUTIONARY AND ECOLOGICAL REGULARITIES OF DEVELOPMENT OF SENSORY SYSTEMS IN VERTEBRATES

T.B. Golubeva

*Department of Vertebrate Zoology, Biological Faculty, Lomonosov Moscow
State University, Moscow, Russia
e-mail: tbgolubeva@list.ru*

Это сообщение посвящено общим закономерностям развития сенсорных систем на ранних стадиях созревания, различиям в развитии раннего сенсорного обеспечения у эндотермных животных и анамний и роли энергетического обеспечения в развитии сенсорных систем у эндотермных птиц и млекопитающих.

Принципы системогенеза, имеющие непосредственное отношение к развитию структуры — это гетерохрония созревания, которая проявляется на всех уровнях данной сенсорной системы, от периферии до высших отделов конечного мозга, и принцип минимального обеспечения, который заключается в том, что сенсорная система начинает функционировать, когда отдельные ее элементы (рецепторные клетки, нейроны) не достигли еще полной зрелости, и сама сенсорная система еще не полностью сформирована, то есть в структурном отношении она совершенно незрелая. Число функционирующих элементов и на периферии, и в центральных отделах в начале работы системы обычно меньше, чем у взрослых.

Гетерохрония созревания сетчатки у рыб убедительно показана еще в работах Е.А. Бабуриной (1972). Гетерохрония проявляется в отношении не только развития определенной области фоторецепторов сетчатки, но и опережающего развития пигментного эпителия данной области, что свидетельствует о требовательности фоторецепторов к энергоснабжению. У всех позвоночных сначала появляется светочувствительность, а потом предметное зрение. В подавляющем большинстве случаев первыми созревают колбочки. У рыб зрение включается в появляющееся первым оборонительное поведение (старт-рефлекс, положительный или отрица-

тельный фототаксис). Области сетчатки, где появляются первые фоторецепторы, различны у разных видов. У миног и сомовых рыб первой созревает ограниченная дорзальная область сетчатки, личинки этих рыб ориентируются по световым контрастам на дне водоема. У пелагофильных карповых, принимающих свет от освещенной поверхности воды, сначала развивается сетчатка на периферии вентрального сектора (Бабурина, 1972). Дорзальная область сетчатки созревает первой и у личинок трески (Valen et al., 2016), тогда как у *Danio rerio*, вида, онтогенез и развитие сенсорных систем которого тщательно исследуется всеми возможными современными методами, сначала формируется слой ганглиозных клеток в вентро-назальном сегменте сетчатки, как и у исследованных Е.А. Бабуриной других карповых. Затем «веерообразно» развитие сетчатки распространяется в назальную, дорзальную, и наконец, темпоральную область. Одновременно в первичной области формирования сетчатки последовательно дифференцируются все ее слои от внутреннего ядерного — ганглиозных клеток — до фоторецепторных (Stenkamp, 2007). Заметим, что порядок созревания нейронов сетчатки не совпадает с порядком появления недифференцированных презумптивных клеток, но одинаков у всех исследованных классов позвоночных. У лосося с его продолжительным ранним онтогенезом развитие сетчатки первоначально идет с центрально-темпоральным градиентом, что может в большей степени свидетельствовать о значительной роли зрения в пищевом поведении личинки, чем о филогенетической первичности такого паттерна развития сетчатки у рыб. Существенная перестройка зрительной системы происходит при метаморфозе у амфибий.

Гетерохрония созревания сетчатки и центральных отделов зрительной системы птиц и млекопитающих продемонстрирована в ряде работ (Hendrickson, 1992; Голубева и др., 2001; Зуева и др., 2003). У млекопитающих с фронтальным положением глаз и у птиц — «не охотников» развитие идет от центральной фовеа в темпоральном направлении или радиально. У птиц с латеральным положением глаз, ловящих добычу с воздуха, первыми дифференцируются фоторецепторы с наружным сегментом и ленточными синапсами в темпоральной ямке, ответственной за бинокулярное зрение, затем в центральной ямке, и далее в области, объединяющей центральный и темпоральный секторы. У *Danio rerio* развитие нейронов в вентрально-назальном сегменте сетчатки идет от периферии к центру, причем из фоторецепторов первыми появляются палочки (Raymond et al., 1995).

Принцип минимального обеспечения проявляется в любых развивающихся органах чувств. Этот принцип виден на приведенных примерах развития сетчатки, проявляется он и в развитии обонятельной и слухо-

вой систем. Небольшая обонятельная ямка у личинок рыб с созревшими обонятельными нейронами и установлением связей их аксонов с клубочками митральных клеток позволяет осуществлять первые реакции на обонятельный стимул. По мере роста ямки преобразуются в розетки со сложным, увеличивающим поверхность и доступность одорантов к обонятельным рецепторам, строением. Похожие по результату процессы наблюдаются у представителей всех классов позвоночных.

В сенсорных системах нейроны второго и третьего порядков, независимо от того, образуют ли эти нейроны ядра центральной нервной системы или находятся в сетчатке, в онтогенезе закладываются раньше, чем формируются рецепторные клетки. Исключение составляет обонятельная система. У трехиглой колюшки рецепторные нейроны оказываются сформированными прежде, чем развиваются митральные клетки в обонятельных луковицах и сами луковицы (Девicina, 2004). Важной находкой при исследовании генной регуляции развития обонятельной системы оказалось обнаружение при развитии обонятельных плакод *Danio rerio* «пионерских нейронов» — ранних специализированных униполярных нейронов с единственным отростком — аксоном, который первым устанавливает связь с гломерулами митральных клеток. Нервные волокна «пионеров» служат проводниками для аксонов обонятельных нейронов, затем нейроны-первопроходцы умирают (Miyasaka et al., 2013). Судя по данным многих авторов, обонятельные рецепторные нейроны дифференцируются раньше, чем формируются гломерулы митральных клеток. Так, на 5-й день после оплодотворения методом экспрессии можно обнаружить более 80% обонятельных рецепторных нейронов от числа таковых у взрослых (Argo et al., 2003), в то время как число гломерул в это время составляет менее 20% от имеющихся у взрослых (Li et al., 2005). Не ясно, соблюдается ли на ранних стадиях развития правило, что терминали аксонов рецепторных клеток, в которых есть одинаковые обонятельные гены, собираются в одной и той же гломеруле. Скорее спектр воспринимаемых запахов в раннем онтогенезе ограничен.

Различия в хронологии развития сенсорных систем у эндотермных животных и ананний. Развитие сенсорных систем в онтогенезе эндотермных животных, птиц и млекопитающих происходит независимо от типа онтогенеза и экологических особенностей в строго определенном порядке: тактильная чувствительность, вестибулярная, проприоцептивная, обоняние, вкус. Последними появляются слух, и затем зрение. Первым эту особенность онтогенетического развития птиц и млекопитающих отметил Готтлиб (Gottlieb, 1971a, b). Он же полагал, что развитие сенсорных систем рептилий происходит в таком же порядке, но до сих пор целенаправленные и достаточно полные исследования развития сенсорных систем у

представителей этого класса отсутствуют. Что же касается анамний, то такого четкого порядка появления чувствительности разных модальностей, как у эндотермных животных, у них нет. Исключением является тактильная чувствительность, появляющаяся у всех позвоночных первой (или одной из первых). Примечательно также, что орган слуха у анамний развивается последним, а у эндотермных животных предпоследним, последним развивается зрение. Созревание органа слуха последним или одним из последних — скорее биофизическая или филогенетическая закономерность развития разных отделов акустико-латеральной системы. Боковая линия начинает функционировать довольно рано. Вестибулярные органы рыб, как правило, созревают позже, чем обоняние и зрение. В порядке появления той или иной чувствительности у анамний прежде всего отчетливо проявляются экологические требования обитания личинки.

Для пойкилотермных животных, температура тела которых близка к температуре среды, существуют оптимальные предпочитаемые температуры для каждой стадии развития. При этом очевидно, что зависимость от кислородного снабжения рецепторных клеток в сенсорных системах не стоит так остро (жабры в водной среде хорошо обеспечивают организм кислородом). У разных видов рыб первыми могут созревать обонятельные рецепторы, и тогда первым появляется обоняние. Если прежде созревают определенные участки сетчатки, тогда первой появляется светочувствительность, обеспечивая оборонительную реакцию на изменение освещенности. Сроки развития обоняния четко определяются экологическими условиями обитания. Это отчетливо видно на примере карповых: у литофильных видов наблюдается относительно ускоренное развитие органов обоняния, у пелагофильных и фитофильных — со средней скоростью, у остракофильных — задержанное. Различие в моменте появления обоняния и в темпах развития обонятельных структур выявляется с ранних ювенильных стадий развития (Pashchenko, Kasumyan, 2017).

Роль становления гомойотермии в развитии слухового эпителия внутреннего уха и фоторецепторов сетчатки у птиц и млекопитающих. Поскольку центральные отделы рано функционирующих сенсорных систем работают у незрелых организмов, как только появляются первые функционирующие рецепторные клетки, очевидно, что для очередности появления сенсорной чувствительности разной модальности у эндотермных животных важна прежде всего требовательность периферических отделов сенсорных систем, рецепторных клеток, к энергетическому обеспечению, то есть к кислородному снабжению и температуре тела. Известно, что самая энергозатратная ткань позвоночных — это центральная нервная система, а в ней — сетчатка. Исходя из вышесказанного, можно утверждать, что самые энергозатратные нейроны — фоторе-

цепторные клетки. Судя по порядку включения органов чувств развивающегося организма, слуховые рецепторные клетки стоят на втором месте. Надо отметить, что зависимость функционирования слуховых волосковых клеток от снабжения кислородом и от температуры тела отчетливо проявляется у птиц. У млекопитающих глубоко дифференцированные вспомогательные структуры Кортиева органа обеспечивают меньшую чувствительность внутренних и особенно наружных волосковых клеток к температуре. За это млекопитающие расплачиваются отсутствием регенерации волосковых клеток при вызванных различными факторами повреждениях. Слуховой эпителий птиц устроен просто, опорные клетки дают возможность регенерации эпителия. Слух у птиц появляется при определенном уровне развития метаболической активности. Решающим моментом в развитии слуха становится момент установления эффективной терморегуляции. После этого рубежа интенсивно растет базальный отдел слухового эпителия, чашевидные клетки принимают характерную для них форму и размеры. В этот же момент установления эффективной терморегуляции появляется предметное зрение, фоторецепторы оказываются созревшими почти по всей сетчатке, за исключением узкой полосы по ее периферии. С этого же момента начинается процесс окончательного структурного созревания центральной ямки, области особенно острого видения. Тогда же в высшем отделе зрения конечного мозга — области *Wulst* появляются многочисленные интернейроны. Дифференцировка интернейронов и в других сенсорных системах совпадает с переходом к дефинитивному функционированию системы.

Начальные этапы формирования слухового эпителия птиц. До 1980-х гг. в представлениях о взаимоотношении между структурой и функцией развивающейся улитки млекопитающих и птиц существовало противоречие, основанное на недоразумении. Утверждалось, что созревание слухового эпителия начинается с базального кончика и постепенно распространяется к апикальному концу. Из физиологии слуха известно, что базальный конец улитки отвечает за восприятие высоких, апикальный — низких частот (это неопровержимо доказано многими работами). При этом и поведенческие, и физиологические данные о развитии слуха свидетельствуют о том, что птицы и млекопитающие сначала слышат низкие частоты. Для разрешения противоречия между гистологическими и физиологическими данными были выдвинуты различные гипотезы. Одна из гипотез, не получившая подтверждения, приписывала решающую роль в установлении взрослого типа восприятия улиткой звуковых частот развитию структур среднего уха. Предполагали, что на ранних стадиях развития слуха базальная часть улитки полностью зрелая и готова воспринимать высокие частоты, но среднее ухо еще не достигло морфологичес-

кой и функциональной зрелости, заполнено мезенхимной тканью и жидкостью, и потому не способно проводить высокие частоты (Saunders et al., 1973). Авторы альтернативных предположений считали, что по мере роста улитки локализация возбуждения в слуховом эпителии изменяется. Созревающая в первую очередь базальная часть слухового эпителия сначала отвечает на низкие и средние частоты, а после развития улитки на всем ее протяжении — на высокие (Rubel, 1978). А.Н. Темчин с соавторами показали, что у взрослых песчанок структуры среднего уха пропускают гораздо более широкий диапазон частот, чем диапазон слуха данного вида, а функциональное созревание улитки внутреннего уха не зависит от состояния структур среднего уха (Rugero, Temchin, 2002; Overstreet et al., 2003). Этот вывод согласуется с тем, что при появлении слуха, во всяком случае у птиц, структуры среднего уха неокостеневшие, полость среднего уха заполнена жидкостью, и среднее ухо вообще вряд ли участвует в проведении звука к улитке (Анисимов, Барсова, 2011). Тем не менее эмбрионы выводковых птиц начинают слышать, пройдя середину инкубационного периода, а птенцовые — с момента вылупления (или накануне вылупления) при закрытых ушных отверстиях и заполненных мезенхимой ушных проходах (Голубева, 2006).

В отношении млекопитающих оказалось, что уже тогда было известно, что развитие Кортиева органа начинается в базальном завитке, но на значительном расстоянии от базального конца улитки. У птиц первая волна дифференцировки волосковых клеток слухового эпителия улитки идет в апикально-базальном направлении. Наши данные показывают, что при этом возникают презумптивные кувшиновидные волосковые клетки, которые у взрослых будут расположены на базилярной мембране и иннервированы преимущественно эфферентными нервными волокнами. Эти волосковые клетки первыми достигают функциональной зрелости, которая отражается в строении их рецепторного отдела определенным соотношением количества и длины стереоцилий, и определяют слуховую чувствительность при ее появлении. Вторая, основная и продолжительная волна дифференцировки идет в обратном — базально-апикальном — направлении, формируя средне-апикальную и затем апикальную части слухового эпителия. Это также кувшиновидные волосковые клетки. В начале дифференцировки волосковых клеток их ориентация (расположение киноцилии относительно пучка стереоцилий) беспорядочна. При появлении электрической активности (микрофонного потенциала) волосковые клетки этой волны оказываются ориентированными на апикальный конец. Со значительной задержкой на нейральном краю слухового эпителия начинает свое движение волна дифференцировки высоких волосковых клеток, которые иннервируются в основном афферентными

нервными окончаниями. Высокие волосковые клетки сразу ориентированы, как у взрослых, к наружному краю слухового эпителия. В это же время кувшиновидные волосковые клетки начинают разворачиваться на 90°, в результате они оказываются ориентированными также к наружному краю эпителия. Процесс идет в апикальном направлении. В базальном отделе градиент дифференцировки сохраняет свое первоначальное направление (к базальному концу улитки), после установления эффективной терморегуляции клетки этой волны дифференцируются в чашевидные волосковые клетки, которые растут особенно долго. Ориентированы чашевидные волосковые клетки сразу к наружному краю эпителия.

Таким образом, развитие сенсорных систем позвоночных подчиняется законам системогенеза и определяется прежде всего экологическими требованиями вида. Эволюционные закономерности выражаются в структурно-морфологическом усложнении периферических и центральных отделов сенсорных систем, что в результате роста потребности в энергетическом снабжении приводит у птиц и млекопитающих к строгому и одинаковому порядку развития анализаторов.

Работа поддержана грантом РГНФ 17-06-00404.

Список литературы

- Анисимов В.Д., Барсова Л.И. 2011. Эмбриональное развитие и функциональная готовность звукопередающей системы слухового анализатора чаек рода *Larus* // Зоологический журнал. Т. 90. № 12. С. 1–10.
- Бабурина Е.А. 1972. Развитие глаз у круглоротых и рыб в связи с экологией. М.: Наука. 146 с.
- Голубева Т.Б. 2006. Сенсорное обеспечение ранней акустической коммуникации выводковых и птенцовых птиц // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии. Труды XII международной орнитологической конференции Северной Евразии. Ставрополь: Изд-во СГУ. С. 600–625.
- Голубева Т.Б., Зуева Л.В., Корнеева Е.В., Хохлова Т.В. 2001. Развитие фоторецепторных клеток сетчатки и нейронов Wulst у птенцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*). Орнитология. Вып. 28. М.: Изд. Московского университета. С. 188–202.
- Девущина Г.В. 2004. Хемосенсорные системы рыб: структурно-функциональная организация. Автореф. ... дис. докт. биол. наук. М.: Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова. 42 с.
- Зуева Л.В., Голубева Т.Б., Керов В., Зувев А.В. 2003. Гетерохронное созревание сетчатки мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 39. № 6. С. 587–592.
- Argo S., Weth F., Korsching S.I. 2003. Analysis of penetrance and expressivity during ontogenesis supports a stochastic choice of zebrafish odorant receptors from predetermined groups of receptor genes // European Journal of Neuroscience. Vol. 17. P. 833–843.

- Gottlieb G. 1971a. Development of Species Identification in Birds. An Inquiry Into the Prenatal Determinants or Perception. Chicago, London: University of Chicago Press. 176 p.
- Gottlieb G. 1971b. Ontogenesis of sensory function in birds and mammals // E. Tobach, L.R. Aronson, E. Shaw (eds.). The Biopsychology of Development. New York: Academic Press. P. 67–128.
- Hendrickson A. 1992. A morphological comparison of foveal development in man and monkey // Eye. Vol. 6. No. 1. P. 136–144.
- Li J., Mack J.A., Souren M., Yaksi E., Higashijima S., Mione M., Fetcho J.R., Friedrich R.W. 2005. Early development of functional spatial maps in the zebrafish olfactory bulb // Journal of Neuroscience. Vol. 25. P. 5784–5795.
- Miyasaka N., Wanner A.A., Li J., Mack-Bucher J., Genoud C., Yoshihara Y., Friedrich R.W. 2013. Functional development of the olfactory system in zebrafish // Mechanisms of Development. Vol. 130. P. 336–346.
- Overstreet III E.H., Richter C.-P., Temchin A.N., Cheatham M.A., Ruggero M.A. 2003. High-Frequency Sensitivity of the Mature Gerbil Cochlea and Its Development // Audiology and Neurotology. Vol. 8. No. 1. P. 19–27.
- Pashchenko N.I., Kasumyan A.O. 2017. Development of the Olfactory Organ in the Ontogeny of Carps (Cyprinidae) // Journal of Ichthyology. Vol. 57. No. 1. P. 136–151.
- Raymond P.A., Barthel L.K., Curran G.A. 1995. Developmental patterning of rod and cone photoreceptors in embryonic zebrafish // J. Comp. Neurol. Vol. 359. No. 4. P. 537–550.
- Rubel E.W. 1978. Ontogeny of structure and function in the vertebrate auditory system // M. Jacobson (ed.). Handbook of Sensory Physiology. V. IX. Development of Sensory Systems. New-York: Springer Verlag. P. 135–237.
- Ruggero M.A., Temchin A.N. 2002. The roles of the external, middle, and inner ears in determining the bandwidth of hearing // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. Vol. 99. No. 20. P. 13206–13210.
- Saunders J.C., Coles R.B., Gates G.R. 1973. The development of auditory evoked responses in the cochlea and cochlear nuclei of the chicks // Brain Research. Vol. 63. No. 1. P. 59–74.
- Stenkamp D.L. 2007. Neurogenesis in the Fish Retina // International Review of Cytology. Vol. 259. P. 173–224.
- Valen R., Eilertsen M., Edvardsen R.B., Furmanek T., Rønnestad I., van der Meer T., Karlsen Ø., Nilsen T., Helvik J.V. 2016. The two-step development of a duplex retina involves distinct events of cone and rod neurogenesis and differentiation // Developmental Biology. Vol. 416. P. 389–401.

МОДУЛЬНОЕ СТРОЕНИЕ ШЕИ ПТИЦ С ПРОТИВОПОЛОЖНОЙ КИНЕМАТИЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИЕЙ

Е.Е. Грицышина, В.А. Грицышин

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

MODULAR STRUCTURE OF THE NECK IN BIRDS WITH OPPOSITE KINEMATIC SPECIALIZATIONS

E.E. Gritsyshina, V.A. Gritsyshin

*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
e-mail: cat2809@yandex.ru*

Позвоночный столб цапель и сов, так же как и других птиц, характеризуется весьма сложной структурой (Гуртовой, Дзержинский, 1992). Особенно интересен с точки зрения морфологии и биомеханики шейный отдел. Птицы используют голову с шеей в качестве основного манипулятора, что накладывает ряд особенностей на строение и подвижность в этом отделе. На основании различной подвижности в пределах шеи традиционно (Johnson, 1984) выделяют три участка: передняя и задняя части характеризуются значительной вентральной подвижностью, средний отдел — дорзальной. Такое сочетание обеспечивает характерный для птиц S-образный изгиб. По мнению Боаса (Boas, 1929), в шее цапель и сов тоже только три отдела. Между тем, более современные исследования (Krings et al., 2014) показывают возможность выделения на основании морфофункционального анализа 6 модульных зон в шее сов. Было показано, что дифференциация шейного отдела на модули связана с таким эволюционно стабильным механизмом, как экспрессия *Hox*-генов (Böhmer et al., 2015). Считается, что в сравнении другими архозаврами, у птиц произошла смена профиля их экспрессии, что обусловило появление дополнительного модуля. Однако шея цапель в таком контексте ранее не была исследована. Целью нашей работы стало сравнение строения шеи у птиц с противоположной кинематической специализацией на примере цапель и сов. Мы решили выяснить, как сопряжены строение и подвижность их позвонков и уточнить характер дифференциации отделов шеи изучаемых птиц.

Морфологию позвонков мы изучали на скелетах рыжей цапли (*Ardea purpurea*) и ушастой совы (*Asio otus*), подвижность шеи исследовали на свежих препаратах серой цапли (*Ardea cinerea*) и серой неясыти (*Strix aluco*).

На основании полученных нами морфометрических характеристик позвонков (длина и ширина позвонка и длины его отростков), а также измерения вентральной, дорзальной и боковой подвижности в суставах мы провели анализ изменения этих характеристик по мере продвижения от головы к туловищу. Мы обнаружили, что в шее цапли можно выделить 7 модулей, в то время как у совы только 4. Под «модулем» мы понимаем участок шеи, характеризующийся отличным от других участков сочетанием строения и межпозвонковой подвижности.

Сначала рассмотрим морфологию шеи цапли. Модули 1 и 2 — это атлант и эпистрофей, соответственно, что характерно для всех птиц. Модуль 3 — участок $C_{III} - C_V$, характеризуется резким повышением вентральной подвижности и снижением дорзальной. У многих птиц, в частности у цапель, в строении шеи выделяется VI позвонок, обладающий морфологическим дуализмом. У цапель он имеет особое кинематическое значение, связанное с переходом от вентральной подвижности (в краниальной части шеи) к дорзальной (в медиальной части). Модуль 5 включает в себя позвонки $C_{VII} - C_{XIII}$. Этот отдел характеризуется постепенным уменьшением длины реберных отростков. Также на этом участке у цапель происходит стабилизация на низком уровне вентральной подвижности при сохранении низкой боковой и постепенное снижение дорзальной подвижности. Модуль 6 представлен только C_{XIV} , хотя его специфичность не сразу бросается в глаза: он находится на границе смены выраженной дорзальной на слабовыраженную вентральную подвижность. Так же как и C_{VI} , он обладает морфологическим дуализмом. Его функциональное значение у птиц очень велико: в онтогенезе он приобретает специфические характеристики поздно, и до этого молодые птицы не могут поддерживать S-образную форму шеи, что наблюдается у пингвинов (Guinard et al. 2010). Модуль 7 — $C_{XV} - C_{XVI}$ характеризуется более выраженной боковой подвижностью, чем вентральной, и практически нулевой дорзальной.

У совы, как и у других птиц, модули 1 и 2 аналогичны таковым у цапли (это атлант и эпистрофей). Модуль 3 простирается от C_{III} до C_{IX} и характеризуется очень высокой дорзальной подвижностью при пониженных боковой и вентральной, а также наибольшей длиной реберных отростков, уже начиная со второго шейного позвонка. Особое строение позвонка C_{VI} совы и присущий ему дуализм незначительно сказываются на дорзо-вентральной и боковой подвижности в этом отделе шеи. Модуль 4 представлен позвонками каудальной части шеи ($C_X - C_{XIII}$) и отличается повышением боковой подвижности при низкой дорзальной и более высокой вентральной в сравнении с предыдущим модулем.

Стоит обратить внимание на то, что модуль 3 в том виде, в котором мы его выделяем у сов, похоже, содержит в себе сильно унифицирован-

ные модули 3–5 (обнаруженные у цапель и других птиц). Образно говоря, их индивидуальность утрачена в пользу главной функции, которую осуществляет вся шея совы — вращение головы. Это может быть обеспечено тем, что специфические для этих отделов *Нох*-гены запускают сходный набор морфогенетических процессов. Если в модуле 4 провести границу между позвонками C_{XI} и C_{XII} , то видно, что первый участок (более краниальный, $C_X - C_{XI}$) по своему положению и роли в поддержании формы шеи сходен с модулем 6 цапель, а во втором участке (более каудальном, $C_{XII} - C_{XIII}$) выраженно увеличивается вентральная подвижность и имеется наибольшая боковая подвижность (больше только в модулях 1 и 2), практически равная таковой у цапли в модуле 7, что согласуется с данными об эмбриональном родстве этих модулей.

Мы выделили по результатам морфо-функционального анализа наиболее важные переходные позвонки в качестве отдельных модулей. С точки зрения генного регулирования они, как кажется, формируются из сомитов с разным профилем экспрессии *Нох*-генов и не являются самостоятельными относительно соседних модулей. Однако их ключевое значение в поддержании формы шеи очевидно. Не исключено, что выполнение этой функции обеспечено регуляторными механизмами, в настоящее время еще не обнаруженными.

Для того чтобы обсудить обнаруженные различия, необходимо обратиться к биологии изученных видов. Для цапли характерны движения шеи, осуществляемые преимущественно в сагиттальной плоскости (гарпунный удар головой при охоте), а сова преимущественно вращает голову относительно туловища. Удар цапли осуществляется благодаря уникальной смене подвижностей в модулях 3, 4 и 5, а также слаженной работе дорзальной и вентральной длинной мускулатуры и при непосредственном участии перекидного (C_{VI}) позвонка (Грицышина и др., 2016). В модулях 1, 2 боковая подвижность шеи совы просто колоссальна в сравнении с цаплей и другими птицами. Это связано с тем, что сове во время охоты с присады часто требуется вертеть головой при поиске добычи. Живая сова может повернуть голову на угол до 270° (Steinbach, Money, 1973; de Kok-Mercado et al., 2013; Krings et al., 2017), а на морфологическом материале показано, что предел поворота составляет 360° (Grytsyshina et al., 2016).

Список литературы

Грицышина Е.Е., Кузнецов А.Н., Панютина А.А. 2016. Механизм гарпунного удара цапли // О.В. Зайцева, А.А. Петров (ред.). Современные проблемы эволюционной морфологии животных. Материалы школы для молодых специалистов и студентов с международным участием «Современные проблемы эво-

- люционной морфологии животных» к 110-летию со дня рождения академика А.В. Иванова (29 сентября – 1 октября 2016 г.). СПб: ЗИН РАН. С. 31–32.
- Гуртовой Н.Н., Дзержинский Ф.Я. 1992. Практическая зоотомия позвоночных. Т. 3. Птицы. Млекопитающие. М.: Высшая школа. 414 с.
- Boas J.E.V. 1929. Biologisch-anatomische Studien über den Hals der Vögel // Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Skrifter. Naturvidenskabelig og Matematisk Afdeling. Serie 9. T. 1. H. 3. S. 101–222.
- Böhmer C., Rauhut O.W.M., Wörheide G. 2015. Correlation between *Hox*-code and vertebral morphology in archosaurs // Proceedings of the Royal Society of London. Ser. B. Vol. 282: 20150077 [<https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0077>].
- de Kok-Mercado F., Habib M., Phelps T., Gregg L., Gailloud P. 2013. Adaptations of the Owl's Cervical and Cephalic Arteries in Relation to Extreme Neck Rotation // Science. Vol. 339. No. 6119. P. 514–514.
- Grytsyshina E.E., Kuznetsov A.N., Panyutina A.A. 2016. Kinematic Constituents of the Extreme Head Turn of *Strix aluco* Estimated by Means of CT-Scanning // Doklady Biological Sciences. Vol. 466. P. 24–27. [Публикация на русском языке: Доклады Российской Академии наук. Т. 466. № 4. С. 496–499].
- Guinard G., Marchand D., Courant F., Gauthier-Clerc M., Le Bohec C. 2010. Morphology, ontogenesis and mechanics of cervical vertebrae in four species of penguins (Aves: Spheniscidae) // Polar Biology. Vol. 33. Issue 6. P. 807–822.
- Johnson R. 1984. The Cranial and Cervical Osteology of the European Oystercatcher *Haematopus ostralegus* L. // Journal of Morphology. Vol. 182. P. 227–244.
- Krings M., Nyakatura J.A., Boumans M.L.L.M., Fischer M.S., Wagner H. 2017. Barn owls maximize head rotations by a combination of yawing and rolling in functionally diverse regions of the neck // Journal of Anatomy. Vol. 231. No. 1. P. 12–22.
- Krings M., Nyakatura J.A., Fischer M.S., Wagner Y. 2014. The Cervical Spine of the American Barn Owl (*Tyto furcata pratincola*): I. Anatomy of the Vertebrae and Regionalization in Their S-Shaped Arrangement // PloS ONE. Vol. 9. No. 3: e91653. [<http://doi.org.10.1371/journal.pone.0091653>].
- Steinbach M.J., Money K.E. 1973. Eye movements of the owl // Vision Research. Vol. 13. No. 4. P. 889–891.

**МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА
ВИСЦЕРАЛЬНОГО АППАРАТА СЕРЕБРЯНОЙ
АРАВАНЫ *OSTEOGLOSSUM BICIRRHOSUM*
(*OSTEOGLOSSIDAE*) И СЕМГИ *SALMO SALAR*
(*SALMONIDAE*)**

Е.С. Громова, В.В. Махотин

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

**MORPHOFUNCTIONAL PROPERTIES OF THE
VISCERAL APPARATUS OF THE SILVER ARAWANA
OSTEOGLOSSUM BICIRRHOSUM
(*OSTEOGLOSSIDAE*) AND ATLANTIC SALMON
SALMO SALAR (*SALMONIDAE*)**

E.S. Gromova, V.V. Makhotin

*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
e-mail: zhenya_s@inbox.ru*

Морфофункциональный анализ позволяет охарактеризовать особенности трофических адаптаций висцерального аппарата различных представителей группы Teleostei. Серебряная аравана *Osteoglossum bicirrhosum* является одним из немногих примитивных видов древней группы араванообразных рыб (*Osteoglossiformes*). Изучение морфологии аппарата питания дает возможность выяснить основу экологической специфичности способа добычи и обработки корма в ротовой полости этой уникальной рыбы. *Osteoglossiformes* захваченную добычу обрабатывают в ротовой полости при помощи языка, после чего происходит акт глотания. Санфорд и Лаудер (Sanford, Lauder, 1989) описали механизм оперирования жертвой во рту у индийского спиннопёра *Notopterus chitala*. Участвующие в этом процессе структуры висцерального аппарата они обозначили как “ТВА” (tongue-bite apparatus) — аппарат укуса языком, при помощи которого рыбы выполняют особые внутриротовые движения *glossohyale* — скобление и жевание с открытым ртом, нарушающие целостность пищевого объекта. ТВА, поведение скобления и жевания с открытым ртом имеются и у видов семейства *Salmonidae* (Sanford, Lauder, 1990; Sanford, 2001; Konow, Sanford, 2008a, b; Camp et al., 2009). На основе данных электромиографии, регистрируемой синхронно с видеозаписью процесса питания, авторы предполагают, что в ходе эволюции виды *Osteoglossiformes* и *Salmoniformes* конвергентно приобрели движения скобления и жевания с открытым ртом для внутриротовой обработки

добычи. Однако эти способы питания имеют межвидовые различия (Konow, Sanford, 2008b). Семейство Salmonidae хорошо изучено с точки зрения анализа аспектов поведения и физиологии в онтогенезе, однако некоторые значимые особенности конструкции их висцерального аппарата описаны лишь недавно (Konow, Sanford, 2008a, b; Camp et al., 2009).

Для исследования мускулатуры и соединительнотканых элементов висцеральных аппаратов серебряной араваны и семги изготавливали спиртовые препараты голов по традиционной методике (Ромейс, 1953). Движения ротового аппарата рыб анализировали на свежих препаратах голов. Препараты исследовали при помощи бинокля Carl Zeiss Stemi SV11. Рисунки выполняли на основе цифровых цветных фотографий препаратов (камера Panasonic DMC-FZ8). Фотографии обрабатывали в программе Adobe Photoshop CS2, создавая по ним точные контурные рисунки, которые затем корректировали, сравнивая с исходным объектом.

Морфология висцерального аппарата серебряной араваны свидетельствует об адаптации к быстрому захвату мелкой ускользящей добычи и отсутствии необходимости силового сжатия челюстей. Узкая, длинная пинцетообразная нижняя челюсть этой рыбы приспособлена для большой скорости закрывания рта и имеет относительно низкое механическое преимущество абдукции и аддукции dentale (Westneat, 2004); это согласуется и с наличием воздушного питания, которое происходит в среде, намного менее плотной, чем вода (Lowry et al., 2005). Венечный отросток anguloarticulare практически не развит. Во время ловли добычи серебряная аравана использует укус, а не всасывание, так как не имеет развитой жаберной полости. Одной из функциональных причин примитивного строения ее максиллярного аппарата является адаптация к захвату корма верхним ртом с поверхности воды. В процессе скобления *pr. basipterygoideus* парасфеноида обеспечивают надежную опору для *entopterygoideum*. В ходе этой фазы внутриротовой обработки добычи *glossohyale* давит снизу на вентральную поверхность *entopterygoideum*.

Семга имеет массивную нижнюю челюсть с высоким венечным отростком, приспособленную к силовому укусу и имеющую более высокое механическое преимущество абдукции и аддукции dentale в сравнении с серебряной араваной (Westneat, 2004). Как и вышеупомянутый вид, в процессе захвата добычи семга в основном использует укус, нежели всасывание, поскольку ее оперкулярная полость не слишком хорошо развита: брахиостегальные лучи короткие и расположены тесным рядом, напоминая таковые у ранних палеонисков (*Palaeonisciformes*) (McAllister, 1968).

Представители *Osteoglossiformes* и *Salmoniformes* развили общие морфологические структуры висцерального аппарата, которые, по-видимому, повлияли на возникновение сходства в их способах обработки пищи

в ротовой полости (Konow, Sanford, 2008b). Верхнечелюстная часть *m. adductor mandibulae* серебряной араваны не подразделена на многочисленные порции, как и у семги (Громова, Махотин, 2016), демонстрируя неспециализированное состояние по данному признаку. Расположенные последовательно *maxillare* и *praemaxillare* полностью лишены подвижности и образуют прочную опору для обеспечения укуса *dentale* в процессе приведения нижней челюсти. Для заднего конца *maxillare* серебряной араваны не предусмотрена та минимальная степень подвижности, которая имеется у семги. Во время открывания и закрывания рта каудальный конец *maxillare* не выходит из-под прикрывающего его крупного *infraorbitale* 3+4. У серебряной араваны короткое маленькое *tendo articularis* порции *A2 m. adductor mandibulae* прикрепляется очень близко к челюстному суставу, поэтому миовектор этой порции проходит практически через ось его вращения, делая сокращение *m. adductor mandibulae* малоэффективным (Иорданский, 1990). Следовательно, эта рыба не может развивать большое усилие на переднем конце *dentale* при закрывании рта. В процессе сокращения *m. adductor mandibulae* служил бы лишь фиксатором челюстного сустава, препятствующим разъединению суставных поверхностей *m. sternohyoideus*. Однако в качестве компенсации порция *A2 m. adductor mandibulae* серебряной араваны специфически вертикально ориентирована и имеет экстремально увеличенное плечо своего миовектора, которое подходит к оси нижней челюсти практически под прямым углом, делая всю силу сокращения мускула вращательной; следовательно, этот мускул работает только на аддукцию нижнечелюстного рычага. Кроме того, благодаря наличию *membrana suspensorii* этот мускул получает возможность крепления на костях нейрокраниума. Однако видимая редукция порции *Aw* серебряной араваны свидетельствует о том, что, несмотря на вышеперечисленные приспособления для увеличения эффективности сокращения этого мускула, создаваемая им сила приведения нижней челюсти не столь велика, как у семги (Громова, Махотин, 2016). У последнего вида *tendo articularis* вынесено и оканчивается впереди челюстного сустава, что делает рычаг приведения челюсти семги более эффективным. Роль увеличенной порции *Aw* аддуктора семги заключается в распределении силы порции *A2*, крепящейся на *ar. maxillaris*, на большую поверхность костей нижней челюсти (Иорданский, 1990). Сокращение огромной порции *A2* должно создавать значительную силу, которая через свой апоневроз прилагалась бы к краю венечного отростка и небольшому участку под *tendo articularis*. Решением этой проблемы стало развитие порции *Aw m. adductor mandibulae*. Помимо этого, образование такой крупной порции в нижней челюсти полезно для создания большей силы укуса.

У серебряной араваны, так же как и у семги, *m. adductor mandibulae* и *m. levator arcus palatini* контактируют между собой посредством мощно развитой подвешивающей перепонки суспензориума (*membrana suspensorii*) (Громова, Махотин, 2016; Громова и др., 2017). *Membrana suspensorii* серебряной араваны предстает в виде сухожильного промежутка в составе единого «двухпорционного мускула». У этих двух видов рыб соединительнотканнные волокна двух слоев *membrana suspensorii* одинаковым образом разнонаправлены. Это означает, что передача силы между *m. adductor mandibulae* и *m. levator arcus palatini* у них происходит сходным образом. Благодаря этому возрастает эффективность сокращения аддуктора в процессе схватывания добычи и ее последующей внутриворотовой обработки (скобление). *M. adductor mandibulae* получает прибавку в силе сокращения (через увеличение массы) и в амплитуде, так как получает расширенную поверхность для прикрепления волокон на нейрокраниуме. Отдельные области волокон в сложной перистой мышце могут сокращаться в определенной степени независимо, обеспечивая разные оттенки суммарного эффекта сокращения мышцы как целого (Herring et al., 1979). По-видимому, перед нами пример возникновения конвергентного морфологического сходства у неродственных филогенетических таксонов.

Внутреннее строение *m. levator arcus palatini* у серебряной араваны оказалось сходным с таковым у семги: увеличению силы сокращения этого мускула способствует каркас, образованный многочисленными апоневротическими ребрами. *M. adductor arcus palatini* серебряной араваны и семги имеет примитивное расположение, не образуя дно глазницы. Отведение *dentale* у серебряной араваны путем сокращения *m. levator operculi* и *m. sternohyoideus* обеспечивается при помощи двух одних и тех же связок — *lig. mandibulohyoideum* и *lig. interoperculo-mandibulare superior*. Процесс открывания нижней челюсти регулируется взаимосвязанным (через связки, *interoperculum* и гиод) сокращением двух пространственно удаленных друг от друга мускулов — *m. levator operculi* и *m. sternohyoideus*; за счет наличия такого двойного обеспечения рыба способна тонко регулировать степень абдукции *dentale* и опускания гиоида. Задняя часть гиоидной дуги у семги малоподвижна относительно суспензориума и костей жаберной крышки, основным путем передачи силы сокращения *m. sternohyoideus* на нижнюю челюсть становится *lig. interoperculo-mandibulare*.

В настоящей работе проведено детальное исследование строения некоторых мышц и соединительнотканнных образований аппарата питания серебряной араваны и семги. Мы описываем новые черты сходства в строении мышц висцерального аппарата *Osteoglossidae* и *Salmonidae* (на

примере семги *Salmo salar* (Громова, Махотин, 2016)), которые могут дать основу для подтверждения ранее обнаруженных гомологичных признаков в этапах питания (жевание с открытым ртом и скобление) этих двух примитивных групп рыб.

Список литературы

- Громова Е.С., Махотин В.В. 2016. Функциональная морфология висцерального аппарата семги *Salmo salar* (Salmonidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 410–426.
- Громова Е.С., Держинский Ф.Я., Махотин В.В. 2017. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата серебряной араваны *Osteoglossum bicirrhosum* (Osteoglossidae) // Вопросы ихтиологии. Т. 57. № 4. С. 379–392.
- Иорданский Н.Н. 1990. Эволюция комплексных адаптаций: челюстной аппарат амфибий и рептилий. М.: Наука. 308 с.
- Ромейс Б. 1953. Микроскопическая техника. М.: Изд. иностр. лит-ры. 718 с.
- Camp A.L., Konow N., Sanford C.J. 2009. Functional morphology and biomechanics of the tongue-bite apparatus in salmonid and osteoglossomorph fishes // Journal of Anatomy. Vol. 214. No. 5. P. 717–728.
- Herring S.W., Grimm A.F., Grimm B.R. 1979. Functional heterogeneity in a multipinnate muscle // American Journal of Anatomy. Vol. 154. No. 4. P. 563–576.
- Konow N., Sanford C.P.J. 2008a. Is a convergently derived muscle-activity pattern driving novel raking behaviours in teleost fishes? // Journal of Experimental Biology. Vol. 211. No. 6. P. 989–999.
- Konow N., Sanford C.P.J. 2008b. Biomechanics of a convergently derived prey-processing mechanism in fishes: evidence from comparative tongue bite apparatus morphology and raking kinematics // Journal of Experimental Biology. Vol. 211. No. 21. P. 3378–3391.
- Lowry D., Wintzer A.P., Matott M.P., Whitenack L.B., Huber D.R., Dean M., Motta P.J. 2005. Aerial and aquatic feeding in the silver arawana, *Osteoglossum bicirrhosum* // Environmental Biology of Fishes. Vol. 73. No. 4. P. 453–462.
- McAllister D.E. 1968. The evolution of branchiostegals and associated opercular, gular and hyoid bones, and classification of Teleostome fishes, living and fossil // National Museum of Canada. Bulletin No. 221. Biological series. No. 77. P. 1–239.
- Sanford C.P.J. 2001. Kinematic analysis of a novel feeding mechanism in the brook trout *Salvelinus fontinalis* (Teleostei: Salmonidae): behavioral modulation of a functional novelty // Journal of Experimental Biology. Vol. 204. No. 22. P. 3905–3916.
- Sanford C.P.J., Lauder G.V. 1989. Functional morphology of the “tongue-bite” in the osteoglossomorph fish *Notopterus* // Journal of Morphology. Vol. 202. No. 3. P. 379–408.
- Sanford C.P.J., Lauder G.V. 1990. Kinematics of the tonguebite apparatus in osteoglossomorph fishes // Journal of Experimental Biology. Vol. 154. No. 1. P. 137–162.
- Westneat M.W. 2004. Evolution of levers and linkages in the feeding mechanisms of fishes // Integrative and Comparative Biology. Vol. 44. No. 5. P. 378–389.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ВКУСОВОЙ СИСТЕМЫ С ОБОНЯТЕЛЬНОЙ И ЗРИТЕЛЬНОЙ У РЫБ

Г.В. Девицина

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

MORPHOLOGICAL EVIDENCES FOR INTERACTION OF TASTE SYSTEM WITH OLFACATORY AND VISION SYSTEMS IN FISHES

G.V. Devitsina

*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
e-mail: gdevicyna@mail.ru*

Поведение позвоночных животных, в том числе и рыб, формируется на полисенсорной основе, что предполагает существование взаимодействия различных сенсорных систем (Мантейфель, 1980). В сенсорном обеспечении рыб как обитателей водной среды особенно важную роль играют системы химической рецепции (Павлов, Касумян, 1990). Рыбы обладают тремя хемосенсорными системами: обонятельной, системой общего химического чувства и вкусовой, включающей, в свою очередь, две подсистемы — наружную и интраоральную.

За счет развитого взаимодействия хемосенсорных систем у рыб сформирован интегрированный хемосенсорный комплекс. Выключение одного элемента из этого комплекса приводит к адаптивной активации других (Девицина и др., 2010). Так, у рыб бентофагов из семейств осетровые (Acipenseridae) и карповые (Cyprinidae) через несколько месяцев после полной аносмии в наружных покровах головы появлялись эпителиальные выросты, усыпанные крупными вкусовыми почками. Одновременно у аносмированных рыб повышалась чувствительность наружных вкусовых рецепторов к химическим пищевым сигналам. В то же время во внутриротовой вкусовой системе подобные изменения не наблюдались (Касумян, Марусов, 2007). Вопрос о существовании и формах проявления взаимодействия вкусовой системы с сенсорными системами дистантного действия — обонятельной и зрительной — у видов рыб, не имеющих наружных вкусовых рецепторов, остается пока открытым.

Анализ результатов работы, выполненной на радужной форели (*Parasalmo mykiss* Wal.), показал, что вкусовой аппарат этого вида в разных отделах орофарингиальной полости по разному реагировал на сенсорную депривацию. Так, после обонятельной депривации наиболее ин-

тенсивные и длительные изменения в структуре вкусового аппарата проявились в челюстном и центральном отделах. Важно отметить, что у рыб сенсорные зоны этих отделов получают иннервацию лицевого нерва, так же как и зоны наружной вкусовой рецепции у других видов (Гуртовой и др., 1976). Вкусовой аппарат фарингиального отдела, который иннервируется ветвями блуждающего и языкоглоточного нервов, не реагировал на обонятельную депривацию (Finger, Morita, 1985). Последнее подтверждается и нашими данными, полученными на карпе, об активации нейронов лицевой доли при отсутствии активации нейронов вагусной доли у рыб в условиях хронической аносмии (Девичина, Марусов, 2007; Девичина и др., 2010). Очевидно, что функциональное значение фарингиального отдела в большей степени связано с формированием реакций пищеварительного тракта и вегетативных реакций. По-видимому, система лицевого нерва у радужной форели, так же как и у других видов рыб, играет ведущую роль в формировании обонятельно-вкусового взаимодействия. Таким образом, можно заключить, что обонятельно-вкусовое межсистемное взаимодействие проявляется у таксономически и экологически различных видов рыб вне зависимости от уровня развития их вкусовой системы.

Вкусовая система форели, так же как и других видов рыб, имеет выраженные связи с ядерными комплексами не только в продолговатом, но и в промежуточном и среднем мозге, которые принимают афференты различных сенсорных систем, в том числе обонятельной и зрительной (Folgueira et al., 2003). Анализ полученных данных показал, что вкусовой аппарат радужной форели может реагировать не только на обонятельную, но и на зрительную депривацию. Как известно, зрительная ориентация играет особенно большую роль в пищевом поведении лососевых рыб (Павлов, Касумян, 1990). Выключение предметного зрения у форели приводило к снижению эффективности поиска пищевых объектов, к изменению характера вкусового тестирования корма в ротовой полости (Касумян, Сидоров, 2012). Можно было ожидать, что нарушение зрительной рецепции у радужной форели приведет к существенным изменениям в ее вкусовой системе. Действительно, в настоящей работе было обнаружено, что у форели после хронической депривации предметного зрения происходили достоверные и длительные изменения в морфологии вкусового рецепторного аппарата и вкусовых центров (рис. 1).

Сравнительный анализ морфологических изменений интраорально-вкусового аппарата форели, возникших в ответ на одновременную обонятельную и зрительную депривацию, показал, что общим свойством таких изменений можно считать значительное усиление вариабельности морфометрических показателей, направленное на расширение спектра сенсорных возможностей. Поскольку вариабельность размеров сенсор-

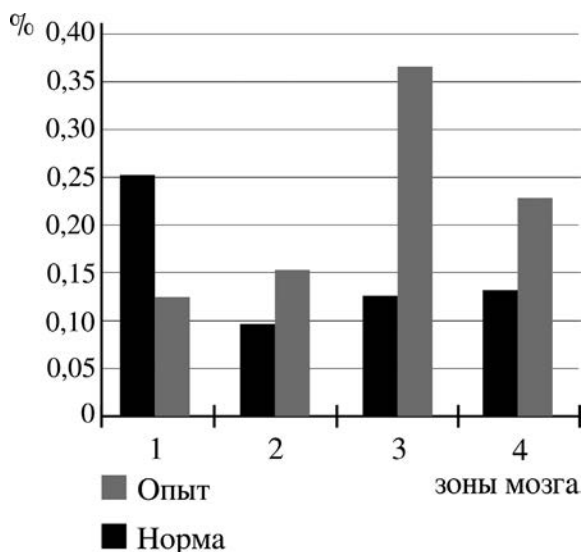


Рис. 1. Изменение величины коэффициента вариации ядерно-соматического индекса нейронов в обонятельных луковицах (1), сенсорном ядре V нерва (2), сенсорном ядре VII нерва (3) и сенсорном ядре X нерва (4) у годовиков карпа (*Cyprinus carpio*).

ного поля вкусовых почек связана с активностью процессов клеточного морфогенеза, можно полагать, что как зрительная, так и обонятельная депривация активизирует эти процессы. Значительная морфологическая изменчивость и активация морфогенеза вкусового рецепторного аппарата у форели после обонятельной и зрительной депривации может рассматриваться, с одной стороны, как отражение адаптивно-компенсаторной реакции вкусовой системы в условиях выключения важнейших каналов дистантной ориентации. Эти изменения не являются реакцией стрессового типа, т.к. они сохраняются длительное время (от 3 до 9 месяцев). С другой стороны, рыбы сем. лососевых (*Salmonidae*) относятся к группе *Neoteleostei*, большинство представителей которой обладают менее развитой хеморецепцией, чем представители эволюционно более древней группы *Architeleostei*. Возможно, что в условиях значительного сенсорного дефицита дистантной информации активируются определенные генетические программы предковых форм. Последнее подтверждается двумя позициями. 1) Наблюдаемые реакции связаны с рецепторным аппаратом, иннервируемым ветвями лицевого нерва, который иннервирует и наружные вкусовые рецепторы у рыб других видов. 2) Наиболее интенсивные изменения отмечены в рецепторном аппарате, расположен-

ном на os. premaxillare, которая значительно менее развита у лососевых, чем у видов из группы Architeleostei.

Вместе с тем, поведенческие эксперименты на форели не выявили изменений вкусовой чувствительности у этих рыб после обонятельной и частичной зрительной депривации (Касумян, Сидоров, 2012). В связи с этим изменения морфометрических показателей можно рассматривать как общую реакцию активации вкусовой системы на сокращение информационного потока в центральную нервную систему. Отметим, что сенсорная депривация как обонятельной, так и зрительной рецепции оказывает определенные воздействия на систему тройничного нерва, ветви которого участвуют в иннервации слизистой выстилки ротовой полости, а также органов обоняния и зрения (рис. 1).

Таким образом, полученные результаты впервые указывают на существование у рыб взаимодействия интраоральной вкусовой подсистемы как с обонятельной, так и со зрительной системой. Межсистемное взаимодействие, проявляющееся на рецепторном уровне во вкусовой системе, свидетельствует о существовании у рыб механизмов активного отбора и анализа сенсорно-специфической информации из окружающей среды, что играет важную роль при запуске и формировании целостных поведенческих реакций в ориентировочно-исследовательском и пищедобывательном поведении.

Список литературы

- Девицина Г.В., Марусов Е.А. 2007. Взаимодействие хемосенсорных систем и пищевое поведение рыб // Успехи современной биологии. Т. 127. № 4. С. 387–395.
- Девицина Г.В., Ружинская Н.Н., Гдовский П.А. 2010. Влияние хронической anosмии на морфофункциональные показатели первичных центров вкусовой системы карпа (*Cyprinus carpio* L.) // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 46. № 4. С. 321–329.
- Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я. 1976. Практическая зоотомия позвоночных (низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы). М.: Высшая школа. 346 с.
- Касумян А.О., Марусов Е.А. 2007. Хеморецепция у хронически anosмированных рыб: феномен компенсаторного развития вкусовой системы // Вопросы ихтиологии. Т. 47. № 5. С. 684–693.
- Касумян А.О., Сидоров С.С. 2012. Влияние длительной anosмии, совмещенной со зрительной депривацией, на вкусовую чувствительность и пищевое поведение радужной форели *Parasalmo* (= *Oncorhynchus*) *mykiss* // Вопросы ихтиологии. Т. 52. № 1. С. 116–126.
- Мантейфель Б.П. 1980. Экология поведения животных. М.: Наука. 220 с.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 1990. Сенсорные основы пищевого поведения рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 3. № 5. С. 720–732.
- Finger T.E., Morita Y. 1985. Two gustatory systems: facial and vagal gustatory nuclei have different brainstem connections // Science. Vol. 227. No. 4688. P. 776–778.
- Folgueira M., Anadon R., Yanez J. 2003. Experimental study of the connections of the gustatory system in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Journal of Comparative Neurology. Vol. 465. No. 4. P. 604–619.

**ГИСТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОЖИ
САМЦОВ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА
SALAMANDRELLA KEYSERLINGII (AMPHIBIA:
CAUDATA, HYNOBIIIDAE) В ВОДНУЮ
И НАЗЕМНУЮ ФАЗЫ СЕЗОННОГО ЦИКЛА**

С.С. Евсеева, В.В. Ярцев

*Национальный исследовательский Томский государственный
университет, Томск, Россия*

**HISTOLOGICAL CHARACTERISTICS OF SKIN
IN AQUATIC- AND TERRESTRIAL-PHASE MALES
OF THE SIBERIAN SALAMANDER *SALAMANDRELLA
KEYSERLINGII* (AMPHIBIA: CAUDATA, HYNOBIIIDAE)**

S.S. Evseeva, V.V. Yartsev

*National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia
e-mail: sofiaewseewa@gmail.com*

Кожа для земноводных является системой связи организма с окружающей средой (Wells, 2007). Она выполняет разнообразные функции, которые отражаются в ее морфологической сложности, а также физиологических и биохимических свойствах ее компонентов.

Среди различных форм изменчивости для земноводных одной из наиболее выраженных является сезонная (Hartel et al., 2007). Она связана с наличием сложного годового цикла у взрослых особей, в ходе которого происходит смена среды обитания. В связи с этим у ряда видов земноводных выделяют водный и наземный морфотипы, обладающие своим комплексом морфологических особенностей.

Одним из примеров таких видов является сибирский углозуб *Salamandrella keyserlingii* — представитель примитивного семейства хвостатых земноводных — углозубых, Hynobiidae. В работах ряда авторов показано, что внешние морфологические изменения углозубых связаны с гистологическими процессами в коже (Aoto, 1950; Nasumi, Iwasawa, 1990; Xiong et al., 2013). Для понимания характера данных изменений у *S. keyserlingii* мы исследовали гистологические особенности кожи половозрелых самцов водной и наземной фаз.

В работе использовано 10 половозрелых самцов сибирского углозуба, отловленных в окрестностях г. Томска (апрель 2014 г.; водный морфотип) и с. Карагай (Томская обл., Бакчарский р-н; август 2005 г.; наземный морфотип). У каждой особи отобраны участки кожи с середины правой стороны хвоста, горлового мешка и середины спины.

Гистологическая обработка проведена классическими методами с заливкой в парафин (Exbrayat, 2013). Срезы толщиной 10 мкм получены на ротационном микротоме RMD-300 (LabPoint, Россия). Всего изготовлено 150 микропрепаратов. Окрашивание проведено по двум методикам: пикрофуксином по Ван-Гизону и модифицированным азаном (Exbrayat, 2013).

Снимки препаратов сделаны с использованием микроскопа Axio Lab A1 с камерой AxioCam ERc 5s и программного обеспечения ZEN 2012 (Zeiss, Германия). Всего изготовлено 64 микрофотоснимка, по которым измерены (мкм²): площадь эпидермиса (ПЭ), компактного слоя дермы (ПКС), гранулярных (ПГЖ) и слизистых желез (ПСЖ), пустот (ПП) и общая площадь исследуемой области (ИО). На основе данных измерений рассчитаны: площадь кориума (ПК = ПИТ – ПЭ), соединительной ткани (ПСТ = ПК – ПГЖ – ПСЖ), рыхлой соединительной ткани (ПРСТ = ПСТ – ПКС) и площадь исследуемой ткани (ПИТ = ИО – ПП). Все абсолютные значения показателей (мкм²) переведены в относительные путем деления абсолютных значений показателя на ПИТ.

Для статистической обработки использовали программу Statistica 7.0 (StatSoft, США). Ряды данных проверены на нормальность распределения критерием Шапиро–Уилка ($p < 0,05$). В зависимости от результатов данного теста далее использованы критерии Стьюдента или Манна–Уитни ($p < 0,05$) для попарных сравнений и однофакторный дисперсионный анализ (One-way ANOVA) или критерий Краскела–Уоллиса для сравнения трех и более выборок ($p < 0,05$).

Установлено, что кожа хвоста неоднородна по своему строению. В ней можно выделить верхний и нижний участки, между которыми выявлены значимые различия по ПЭ, ПК, ПГЖ и ПКС у самцов водной фазы и по всем параметрам — у самцов наземной ($p < 0,05$). Участки кожи хвоста, спины и горлового мешка самцов водного морфотипа различаются по всем параметрам, а самцов наземного — по всем, кроме ПСЖ ($p < 0,05$). При межфазовом сравнении выявлены значимые статистические различия по ПЭ, ПГЖ, КС, ПК, ПСТ, ПРСТ для участков хвоста ($p < 0,05$), ПЭ, ПКС, ПК, ПСТ — для горлового мешка ($p < 0,05$). Значимых межфазовых различий гистологических параметров для кожи спины не выявлено ($p < 0,05$).

Полученные результаты указывают, что у самцов сибирского углозуба сезонная изменчивость в большей степени характерна для кожи хвоста и горлового мешка. Она характеризуется однонаправленными изменениями площади соединительной ткани и компактного слоя кориума, которые больше у самцов водной фазы. Изменения других гистологических параметров различны в зависимости от участка тела. У самцов вод-

ного морфотипа кожа хвоста имеет более мощные слои эпидермиса и рыхлой соединительной ткани по сравнению с особями наземного морфотипа. Для последних, в свою очередь, характерна гипертрофия гранулярных желез хвоста. На участке горлового мешка, напротив, наблюдается иная тенденция: площадь эпидермиса больше в наземную фазу, а компактного слоя — в водную.

Выявленные нами у *S. keyserlingii* гистологические особенности в разные фазы сезонного цикла отмечены и у других углозубых. На примере *Hynobius nigrescens* показано, что под действием пролактина, уровень которого повышается в водную фазу, происходит исчезновение верхнего слоя эпидермиса кожи (Hasumi, Iwasawa, 1992). У сибирского углозуба формирование рогового слоя в наземную фазу, вероятно, приводит к уменьшению мощности эпидермиса хвоста за счет уплотнения верхних слоев эпителиальных клеток. Однако большая мощность эпидермиса в коже горлового мешка самцов наземной фазы при наличии процессов ороговения связана с параллельным увеличением числа слоев клеток эпидермиса. Мы предполагаем, что это может являться адаптацией к большому слушиванию клеток эпидермиса на вентральной стороне тела углозуба в наземную фазу.

Выявленные нами тенденции сезонной изменчивости кожи спины сибирского углозуба отличаются от результатов межвидовых сравнений постоянно водного сычуаньского углозуба *Batrachuperus pinchonii* с китайским углозубом *Hynobius chinensis*, находящимся в воде только в период размножения (Xiong et al., 2013). При сравнении последних двух видов обнаружено, что для *B. pinchonii* характерен больший объем эпидермиса, а для *H. chinensis* — больший объем соединительной ткани, компактного слоя корнума, гранулярных и слизистых желез (Xiong et al., 2013). Общей для кожи спины сибирского углозуба и данных видов является тенденция к увеличению площади гранулярных желез у самцов наземной фазы.

Таким образом, в основе сезонной изменчивости внешних морфологических особенностей самцов сибирского углозуба (формы и размеров горлового мешка и хвоста) лежат процессы ороговения и изменения числа слоев эпидермиса, изменения размеров гранулярных желез, мощности соединительной ткани кожи, вероятно, связанные с поглощением и высвобождением воды из межклеточного вещества.

Работа выполнена в рамках гранта РФФИ № 16-34-01055.

Список литературы

Aoto T. 1950. A remarkable swelling of male skin of a salamander (*Hynotius retardatus* Dunn) in the breeding season // Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University. Zoology. Vol. 10. No. 1. P. 45–53.

- Exbrayat J.M.* 2013. Histochemical and cytochemical methods of visualization // J.M. Exbrayat (ed.) Classical methods of visualization. Boca Raton, London, New York: CRC Press Taylor and Francis Group. P. 3–58.
- Hartel T., Sas I., Pernetta A.P., Geltsch L.K.* 2007. The reproductive dynamics of temperate amphibians: a review // North-Western Journal of Zoology. Vol. 3. No. 2. P. 127–145.
- Hasumi M., Iwasawa H.* 1990. Seasonal changes in body shape and mass in the salamander, *Hynobius nigrescens* // Journal of Herpetology. Vol. 24. No. 2. P. 113–118.
- Hasumi M., Iwasawa H.* 1992. Wandering behavior and cutaneous changes in winter-dormant male salamanders (*Hynobius nigrescens*) // Journal of Herpetology. Vol. 48. No. 3. P. 279–287.
- Wells K.D.* 2007. The ecology and behavior of amphibians. Chicago and London: University of Chicago Press. 1148 p.
- Xiong J., Dai C., Li M., Deng W., Li J.* 2013. Morphological characteristics of the dorsal skin of two hynobiids and their adaptive role in aquatic and terrestrial habitats // Asian Herpetological Research. Vol. 4. No. 1. P. 62–67.

БЫЛО ЛИ ФИЛЬТРАЦИОННОЕ ПИТАНИЕ У ДРЕВНЕЙШИХ ГУСЕОБРАЗНЫХ PRESBYORNITHIDAE?

Н.В. Зеленков

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва,
Россия*

WERE PRESBYORNITHIDAE, THE OLDEST ANSERIFORMS, FILTER-FEEDERS?

N.V. Zelenkov

*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow,
Russia
e-mail: nikita.zelenkov@gmail.com*

В конце 2014 г. Феликс Янович Дзержинский обратился к автору этого сообщения с предложением сделать совместную работу по функциональной морфологии челюстного аппарата древних гусеобразных пресбиорнитид. Феликс Янович отметил: «я, кажется, неплохо разобрался в челюстном аппарате гусеобразных, а у вас наверняка есть доступ к новым материалам по пресбиорнитидам». К великому сожалению, этому совместному исследованию не было суждено даже начаться, и настоящее сообщение представляет предварительные результаты, полученные уже после кончины Феликса Яновича.

Пресбиорнитиды (семейство Presbyornithidae) — вымершие птицы, известные преимущественно из палеоцена и первой половины эоцена обеих Америк и Центральной Азии. Во второй половине эоцена Presbyornithidae уступили место утиным (Anatidae) и впоследствии сохранились только в Австралии, где они дожили (морфологически преобразовавшись) до олигоцена – раннего миоцена (De Pietri et al., 2016). Семейство может иметь еще мезозойское происхождение (Kurochkin et al., 2002; De Pietri et al., 2016) и представляет собой древнейших несомненных гусеобразных. По этой причине изучение экологической специфики и адаптаций пресбиорнитид важно для понимания становления и ранней эволюции современного отряда Anseriformes. Отнесение пресбиорнитид к гусеобразным подтверждается рядом кладистических исследований (Ericson, 1997; Livezey, 1997), а также особенностями строения челюстного аппарата — наличием у них продвинутого типа небно-крыловидного сочленения (наши данные).

В морфологическом аспекте пресбиорнитиды весьма примечательны (см. обзор в: Зеленков, 2015). Кости их конечностей по пропорциям и

структуре напоминают кости конечностей некоторых куликов или фламинго (первоначально разрозненные остатки *Presbyornithidae* были отнесены к этим группам), однако клюв (хорошо известен для *Presbyornis*) устроен по утиному типу и в общих чертах сходен с клювом некоторых примитивных уток, например *Stictonetta* (Olson, Fedducia, 1980). С. Олсон и Э. Федучья (Olson, Fedducia, 1980) приняли фильтрационный тип питания как основной кормодобывающий метод у пресбиорнитид на основании общего сходства строения клюва у них и *Stictonetta*. П. Эриксон (Ericson, 2000) обнаружил следы прикрепления ламелл (пластинок) на клюве пресбиорнисов, а Т. Сидхэм (Stidham, 2001) отметил сходство между пресбиорнисами и современными гусеобразными-фильтраторами в пропорциях клюва по отношению ко всему черепу. Это позволило ему заключить, что *Presbyornis* был адаптирован к фильтрационному питанию. А. Олсен (Olsen, 2017) исследовал зависимость рациона у современных и ископаемых гусеобразных от формы надклювья. Реконструированный им состав кормов пресбиорниса должен был включать значительное число семян и беспозвоночных, но значительно меньшую долю других пищевых объектов. И хотя данный автор обсуждает примитивность фильтрационного питания для гусеобразных (в том числе и в связи с предполагаемой диетой *Presbyornis*), полученные им данные не могут быть использованы для подтверждения этого типа питания у *Presbyornis*, поскольку в этой работе не учитывался размер пищевых частиц: как семена, так и беспозвоночных, можно потреблять либо с помощью фильтрации (мелкие объекты), либо склевывая их (крупные объекты). В еще одном морфометрическом исследовании Ж. Ли и Дж. Кларк (Li, Clarke, 2016) обнаружили, что *Presbyornis* сближается с *Cygnus olor*, *Stictonetta* и *Polysticta* — формами, характеризующимися смешанным типом питания, преимущественно фильтрационным питанием и адаптацией к ловле подводной живности, соответственно. Эти авторы отмечают, что его длинная шея позволяет сравнивать *Presbyornis* с лебедями, которые питаются растительными объектами как с помощью фильтрации, так и подводной пастбы. Таким образом, они предполагают, что *Presbyornis*, так же как и лебеди, мог и фильтровать и собирать подводную растительность. В то же время нужно отметить, что в этой работе использовались всего несколько черепных промеров; большее число промеров подязычного аппарата для *Presbyornis* вообще пока не доступно. Поэтому приходится признать, что основное сходство *Presbyornis* с указанными видами заключается в пропорциях заднего отростка нижней челюсти, для которого в работе Ли и Кларк (2016) использовались несколько промеров.

Таким образом, углубленного морфо-функционального анализа челюстного аппарата пресбиорнитид до сих пор предпринято не было, и

большинство авторов рассматривают *Presbyornis* как довольно близкого в морфофункциональном и экологическом плане тем или иным современным утиным. В то же время недавно было отмечено (Elzanowski, Stidham, 2010; Elzanowski, 2014), что у *Presbyornis* была совершенно иначе, чем у всех современных гусеобразных, устроена квадратная кость, которая была сходна с таковой современных примитивных курообразных, Megarodiidae. Подвижная квадратная кость, связывающая череп со скуловой дугой, нижней челюстью и небным аппаратом, играет ключевую роль в кинетизме челюстного аппарата птиц (Bock, 1964; Дзержинский, 1972), и поэтому ее необычная морфология у *Presbyornis* (в сочетании с клювом утиного типа) требует функциональной интерпретации. Мы изучили изолированные квадратные кости пресбиорнитид из коллекции ПИН РАН (Kurochkin, Dyke, 2010), а также визуальные материалы (3D-модели и фотографии) по североамериканскому *Presbyornis*.

Прежде чем обсуждать строение челюстного аппарата пресбиорниса, нужно кратко остановиться на особенностях его морфологии у уток, специализированных к фильтрационному питанию. Для данной работы имеют значение конструктивные черты, прослеживаемые на скелете (то есть применимые к анализу ископаемых остатков). Важнейшими особенностями строения квадратной кости у современных уток (в сравнении с ближайшими родственниками — курообразными) является вторичная одноголовчатость ушного отростка и каудальное смещение квадратно-скулового сустава относительно мышцелков. Сами мышцелки квадратной кости у уток вытянуты медиолатерально (по сравнению с Galliformes необычно удлинен медиальный мышцелок) и их длинные оси ориентированы косо — краниомедиально. Благодаря такому строению квадратной кости ее мышцелки и квадратно-скуловой сустав фактически оказываются продолжением длинной оси крыловидной кости, что делает небный механизм трехзвенным (Дзержинский, 1972, 1993).

Одноголовчатость ушного отростка квадратной кости у уток достигается за счет того, что медиальная и латеральная головки сильно сближены, и их сочленовные поверхности формируют подобие сферы. В ушной впадине на черепе в соответствии с этим развита сферически-вогнутая сочленовная поверхность со сближенными (но не соприкасающимися) суставными ямками для двух головок. Благодаря такому устройству квадратно-черепного сустава квадратная кость может практически беспрепятственно вращаться вокруг своей длинной оси (см. Zweerts, 1974; Дзержинский, 1982, 1993), что подтверждается современными рентгенографическими исследованиями (Dawson et al., 2011). По-видимому, именно вращение квадратной кости объясняет редукцию квадратно-птеригоидного сочленения: у утиных крыловидная кость теряет дополни-

тельную опору на ушной отросток квадратной кости, характерную для курообразных, и причленяется только к основанию тела этой кости суставом шарнирного типа. При сохранении обширной связи крыловидной кости с квадратной вращение последней было бы сопряжено со значительными деформациями небного аппарата и, таким образом, едва ли было бы возможно.

Трехзвенность небного аппарата, обусловленная морфологией вентральной части квадратной кости, а также фактическая одноголовчатость квадратно-черепного сочленения, позволяющая квадратной кости вращаться, связаны, по мнению Ф.Я. Дзержинского (1993), с тем, что уток скуловая дуга и небная кость фактически оканчиваются в одной точке на надкльвье. Поэтому при протракции (поднятии) верхней челюсти неравномерное изменение длины скуловой дуги и небного аппарата может быть компенсировано только за счет вращения квадратной кости (Дзержинский, 1993). Действительно, недавнее исследование (Dawson et al., 2011) показало, что крыловидный отросток квадратной кости в начальной фазе протракции верхней челюсти движется ростромедиально, однако затем разворачивается наружу и движется ростролатерально. Также нужно отметить, что скуловая дуга уток очень тонкая и гибкая (зачастую на уровне контакта скуловой и квадратно-скуловой костей формируется четко выраженная гибкая зона), поэтому передаваемое ею усилие на верхнюю челюсть в лучшем случае невелико; благодаря своей гибкости она легко может выгибаться наружу, дополняя вращение квадратной кости. Отмеченное выше совмещение мест крепления скуловой дуги и небных костей на верхней челюсти упрощает небный механизм и, по мнению Ф.Я. Дзержинского (1993), направлено на ограничение его внутренних деформаций при высокочастотных движениях при фильтрационном питании. Можно предполагать, что приложение протрагирующих сил в одной точке надкльвья и обусловило дальнейшее ослабление скуловой дуги, по сути, дублирующей усилие, прилагаемое через более мощную небную кость.

Еще одна черта, по-видимому, связанная с фильтрационным питанием — это наличие уникальной для гусеобразных слезно-челюстной связки, идущей косо от слезной кости к задней части нижней челюсти. Эта связка удерживает нижнюю челюсть от продольного смещения каудально при изгнании воды из клюва, когда обе челюсти двигаются вниз и активно работает мускул-протрактор языка (Дзержинский, 1982, 1993). Эта связка у уток фактически является продолжением нисходящего отростка слезной кости, ориентированного вентрокаудально. У не использующего фильтрационное питание *Anseranas* нисходящий отросток также направлен вентрокаудально, но развит очень слабо, что соответствует слабому развитию указанной связки. В отличие от курообразных, у ути-

ных слезная кость сливается с лобными костями, что, по-видимому, связано именно с необходимостью фиксировать нижнюю челюсть для обеспечения поршнеобразных движений языка. Возможно, что с необходимостью укрепления слезной кости связано (по крайней мере, отчасти) также ее общее краниокаудальное удлинение у продвинутых утиных: у речных уток, например, длина слезной кости даже превосходит длину глазницы, в то время как у гусей и курообразных слезная кость в несколько раз короче глазницы. Важное значение слезной кости при фильтрационном питании косвенно подтверждается высокоспециализированным фильтратором *Stictonetta*, для которого характерен необычный механизм фильтрации (Crome, 1985) и уникальным образом преобразованная и очень мощная слезная кость. Срастание слезной кости с крышей черепа, по-видимому, приводит к тому, что эту кость становится возможно использовать в качестве дополнительной опоры для подвижной верхней челюсти — такая опора в виде зубца слезной кости присутствует у утиных и может рассматриваться как адаптация к силовой обработке корма в основании клюва (Дзержинский, 2015). Подобная адаптация у утиных должна считаться вторичной по отношению к адаптации к фильтрационному питанию, обуславливающему необходимость прирастания слезной кости к крыше черепа.

При всасывании воды и работе ретракторов языка нагружается затылочно-челюстная связка, препятствующая краниальному смещению нижней челюсти (Дзержинский, 1993). У уток эта связка начинается необычайно вентрально на параокципитальном отростке, что приводит ее в очень выгодное положение — она ориентирована практически вдоль длинной оси нижней челюсти, то есть по линии передаваемой ею усилия. В целом, именно наличие связок, распяливающих нижнюю челюсть в продольном направлении и таким образом обеспечивающих опору для необычайно мощных мышц языка (Дзержинский, 1982, 1993), можно считать критическим для функционирования фильтрационного питания по утиному типу (когда язык используется как поршень; Zweers et al., 1977).

Переходя к устройству челюстного аппарата пресбиорниса, приходится констатировать, что за исключением общей утиной конфигурации клюва и наличия следов прикрепления ламелл (Ericson, 2000), для этих птиц не были характерны никакие из вышеперечисленных черт, связываемых у современных уток с адаптацией к фильтрационному питанию. Ушной отросток квадратной кости у пресбиорниса двухголовчатый и устроен по «курообразному» типу. Обе головки ушного отростка разнесены по вертикали, что фактически запрещает ротацию квадратной кости вокруг ее длинной оси. Ориентация суставных поверхностей указывает, что квадратная кость могла только качаться краниомедиально, как у курообразных. Квадратно-скуловое сочленение не сдвинуто каудально, но

располагается на уровне латерального мышцелка. Мышцелки ориентированы субпараллельно друг другу. На глазничном отростке квадратной кости имеется след от дополнительного сочленения с крыловидной костью. Места крепления небных и скуловых дуг на верхнечелюстной кости у пресбиорниса разнесены; скуловая дуга заметно более мощная, чем у уток. Все это указывает на четырехзвенный небный аппарат и ограниченную свободу движения квадратной кости, как у курообразных.

Примечательно, что для пресбиорниса не удается реконструировать наличие адаптаций связочного аппарата к удерживанию нижней челюсти относительно продольных смещений. Нисходящий отросток слезной кости у этих птиц тонкий и ориентирован вентрально — по-видимому, он нагружается преимущественно слезно-скуловой связкой. Сама слезная кость маленькая, короткая и не прирастает к лобным костям. Опора подвижной верхней челюсти на слезную кость отсутствует. Вентрально выдвинутый параокципитальный отросток не развит.

Таким образом, челюстной аппарат пресбиорниса в целом (за исключением клюва) устроен по типу курообразных. Отсутствие каудального мышцелка квадратной кости указывает на наличие продольной подвижности квадратной кости относительно нижней челюсти и, как следствие, разобщенного мускульного контроля челюстей, характерного для всех Galloanseres (2-й тип сжимания челюстей; Держинский, 1972, 2015). В то же время не удается проследить комплекса черт, связываемых у современных уток со специализацией к фильтрационному питанию, эффективность которого у современных утиных обеспечивается высокой производительностью насоса, обеспечивающего до 18 циклов в секунду (Zweers, 1974; Zweers et al., 1977). Строение челюстного аппарата позволяет считать пресбиорниса по меньшей мере слабо приспособленным к фильтрации мелких пищевых объектов. Скорее всего, эти птицы и вовсе не были способны к эффективной фильтрации мелких объектов. Пресбиорнису приписывают несколько следовых дорожек (Yang et al., 1995; Ericson, 2000), на которых видно, что птицы перемещались по илу, вертели головой и часто касались клювом субстрата, частично погружая его. П. Эриксон (2000) специально отмечает, что следы от клюва не могут представлять собой результат случайного контакта клюва с илом во время фильтрации воды и предполагает, что основным кормовым объектом были ракообразные, населявшие верхний слой субстрата. Кормовое поведение, реконструируемое по этим следам, совпадает с нашим заключением о невозможности высокочастотной фильтрации у *Presbyornis*.

Наличие ламмелл и расширенного клюва при сохранении примитивного устройства кинетического аппарата являет собой пример мозаичной эволюции внутри одной функциональной единицы и, по-видимому,

отражает эмпирическую эволюционную закономерность, выражающуюся в так называемом «запрете на получение большого количества нозвизны» (Раутиан, 2006). Морфологическая комбинация, наблюдаемая у пресбиорниса, может представлять собой первый этап эволюционного формирования фильтрационного аппарата утиных. Клюв подобного типа, даже при отсутствии специализированного кинетического аппарата, эволюционно выгоден, поскольку увеличивает объем воды в ротовой полости и таким образом позволяет захватывать относительно крупные плавающие объекты, которые затем могут отфильтровываться при закрытии клюва. Коготок на вершине надклювья у *Presbyornis* (Ericson, 2000) мог использоваться для извлечения беспозвоночных из субстрата. Современные гуси не используют ламеллы для фильтрации, и поэтому происхождение этих структур не обязательно должно быть связано с фильтрационным питанием (van der Leeuw et al., 2003). Размер ламелл и частота их размещения не коррелируют с размером фильтруемых пищевых частиц у современных уток (Stome, 1985); более того, подрезка ламелл никак не влияет на эффективность фильтрации у форм с нерасширенными клювами — кряквы и нырка (Kooloos et al., 1989).

Таким образом, изначальная специализация Galloanseres к питанию закрепленными (по-видимому, растительными) объектами (Дзержинский, 1982) при переходе к гусеобразным могла смениться адаптацией к ловле незакрепленных водных кормов. Совершенствование кинетического аппарата в дальнейшем позволило освоить эффективную высокочастотную фильтрацию более мелких объектов, реализуемую у современных утиных. Подобная эволюционная схема допускает постепенное преобразование кинетического аппарата, сопровождающееся переходом на все более мелкие пищевые объекты. Способность питаться кормами наименьших размеров, таким образом, может зависеть исключительно от характера настройки кинетического аппарата — в связи с этим примечательно, что кинематика фильтрационных аппаратов у современных уток чрезвычайно гибка (Kooloos et al., 1989).

Я крайне благодарен Т. Стидхэму (Т. Stidham) и Л. Уитмеру (L. Witmer) за предоставление визуальных материалов по пресбиорнисам, а также К.Б. Герасимову за помощь с литературой и предоставление черепов Anhimidae и Anseranatidae. Исследование поддержано грантом РФФИ № 17-04-01162. Данное сообщение посвящается светлой памяти моего университетского учителя Феликса Яновича Дзержинского.

Список литературы

Дзержинский Ф.Я. 1972. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М.: изд-во Московского университета. 154 с.

- Держинский Ф.Я.* 1982. Адаптивные черты в строении челюстного аппарата некоторых гусеобразных птиц и вероятные пути эволюции отряда // Зоологический журнал. Т. 61. Вып. 7. С. 1030–1041.
- Держинский Ф.Я.* 1993. Адаптации челюстного аппарата птиц в отношении к вопросам филогении класса. Дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ. 533 с.
- Держинский Ф.Я.* 2015. Морфофункциональные индикаторы как опора при составлении обновленных характеристик видов и таксонов птиц // А.Ф. Ковшарь (ред.). XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии. II. Доклады. Алматы: Мензбиринское орнитологическое об-во. С. 165–180.
- Зеленков Н.В.* 2015. Устойчивые морфологические типы и мозаичность в макроэволюции птиц // Журнал общей биологии. Т. 76. № 4. С. 266–279.
- Раутиан А.С.* 2006. Букет законов эволюции // Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. М.: КМК. С. 20–38.
- Bock W.J.* 1964. Kinetics of the avian skull // Journal of Morphology. Vol. 114. No. 1. P. 1–41.
- Crome F.H.J.* 1985. An experimental investigation of filter-feeding on zooplankton by some specialized waterfowl // Australian Journal of Zoology. Vol. 33. P. 849–862.
- Dawson M.M., Metzger K.A., Baier D.B., Brainerd E.L.* 2011. Kinematics of the quadrate bone during feeding in mallard ducks // Journal of Experimental Biology. Vol. 214. No. 12. P. 2036–2046.
- De Pietri V.L., Scofield R.P., Zelenkov N., Boles W.E., Worthy T.H.* 2016. The unexpected survival of an ancient lineage of anseriform birds into the Neogene of Australia: the youngest record of Presbyornithidae // Royal Society Open Science. Vol. 3: 150635. [https://doi.org/10.1098/rsos.150635].
- Elzanowski A.* 2014. More evidence for plesiomorphy of the quadrate in the Eocene anseriform avian genus *Presbyornis* // Acta Palaeontologica Polonica. Vol. 59. No. 4. P. 821–825.
- Elzanowski A., Stidham T.A.* 2010. Morphology of the quadrate in the Eocene anseriform *Presbyornis* and extant galloanserine birds // Journal of Morphology. Vol. 271. No. 3. P. 305–323.
- Ericson P.G.P.* 1997. Systematic relationships of the Palaeogene family Presbyornithidae (Aves: Anseriformes) // Zoological Journal of the Linnean Society. Vol. 121. No. 4. P. 429–483.
- Ericson P.G.P.* 2000. Systematic revision, skeletal anatomy, and paleoecology of the New World early Tertiary Presbyornithidae (Aves: Anseriformes) // PaleoBios. Vol. 20. No. 2. P. 1–23.
- Kooloos J.G.M., Kraaijeveld A.R., Langenbach G.E.J., Zweers G.A.* 1989. Comparative mechanics of filter feeding in *Anas platyrhynchos*, *Anas clypeata* and *Aythya fuligula* (Aves, Anseriformes) // Zoomorphology. Vol. 108. No. 5. P. 269–290.
- Kurochkin E.N., Dyke G.J.* 2010. A large collection of *Presbyornis* (Aves, Anseriformes, Presbyornithidae) from the late Paleocene and early Eocene of Mongolia // Geological Journal. Vol. 45. No. 4. P. 375–387.

- Kurochkin E.N., Dyke G.J., Karhu A.A.* 2002. A New Presbyornithid Bird (Aves, Anseriformes) from the Late Cretaceous of Southern Mongolia // *American Museum Novitates*. No. 3386. P. 1–11.
- Van der Leeuw A.H.J., Kurk K., Snelderwaard P.C., Bout R.G., Berkhoudt H.* 2003. Conflicting demands on the trophic system of Anseriformes and their evolutionary implications // *Animal Biology*. Vol. 53. No. 3. P. 259–301.
- Li Z., Clarke J.A.* 2016. The craniolingual morphology of waterfowl (Aves, Anseriformes) and its relationship with feeding mode revealed through contrast-enhanced X-ray computed tomography and 2D morphometrics // *Evolutionary Biology*. Vol. 43. No. 1. P. 12–25.
- Livezey B.C.* 1997. A phylogenetic analysis of basal Anseriformes, the fossil *Presbyornis*, and the interordinal relationships of waterfowl // *Zoological Journal of the Linnean Society*. Vol. 121. No. 4. P. 361–428.
- Olsen A.M.* 2017. Feeding ecology is the primary driver of beak shape diversification in waterfowl // *Functional Ecology*. [<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12890>]
- Olson S.L., Feduccia A.* 1980. *Presbyornis* and the origin of the Anseriformes (Aves: Charadriomorphae) // *Smithsonian Contributions to Zoology*. No. 323. P. 1–24.
- Stidham T.A.* 2001. The origin and ecological diversification of modern birds: evidence from the extinct wading ducks, Presbyornithidae (Neornithes: Anseriformes). Unpubl. PhD. Thesis. Berkeley: Univ. California. 257 p.
- Yang S.Y., Lockley M.G., Greben R., Erickson B.R., Lim S.K.* 1995. Flamingo and duck-like bird tracks from the Late Cretaceous and Early Tertiary: evidence and implications // *Ichnos*. Vol. 4. No. 1. P. 21–34.
- Zweers G.A.* 1974. Structure, movement and myography of the feeding apparatus of the mallard (*Anas platyrhynchos* L.) // *Netherlands Journal of Zoology*. Vol. 24. No. 4. P. 323–467.
- Zweers G., Gerritsen A.F.C., van Kranenburg-Voogd P.J.* 1977. Mechanics of feeding of the mallard (*Anas platyrhynchos* L.; Aves, Anseriformes). The lingual apparatus and the suction-pressure pump mechanism of straining // *Contributions to Vertebrate Evolution*. Vol. 3. P. 1–109.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ ПТИЦ — КЛЮЧ К ПОНИМАНИЮ ЛОКОМОЦИИ ВЫМЕРШИХ ВИДОВ

А.В. Зиновьев

Тверской государственной университет, Тверь, Россия

FUNCTIONAL MORPHOLOGY OF AVIAN HIND LIMBS — A KEY TO UNDERSTANDING OF THE LOCOMOTION OF EXTINCT SPECIES

A.V. Zinoviev

Tver State University, Tver, Russia

e-mail: nyroca2002@gmail.com

Относительно консервативная морфология современных птиц связана с их ранней адаптацией к полету. Прямо не вовлеченные в полет, задние конечности птиц испытали в процессе эволюции серию преобразований. Сохранив общий план строения предков, двуногих архозавров, задние конечности птиц приобрели новые черты, связанные с краниальным смещением центра тяжести и необходимостью охватывать насест (Зиновьев, 2010). Многие черты в строении задних конечностей, зачастую скрытые под покровами, оказываются информативными для реконструкции эволюции групп в виде цепи последовательных адаптаций (Zinoviev, 2013). Такие черты, как присутствие и степень развития структур, входящих в т.н. мускульную формулу Гаррода (Курочкин, 1965, 1982; Зиновьев, 2007), а также характер взаимодействия конечных сухожилий мускулов — длинных сгибателей пальцев (Зиновьев, 2008а), проливают свет на предковые адаптации и родственные связи современных групп птиц (Zinoviev, 2007, Зиновьев, 2008б). Потенциалом к вскрытию эволюции групп обладает практически каждый узел костно-мускульной системы (Зиновьев, 2003). Сохраняющаяся в ископаемом состоянии костная составляющая таких узлов несет на себе следы крепления мягких тканей, поддающихся восстановлению с той или иной степенью полноты (Zinoviev, 2013). Ниже мы приводим обзор двух случаев, когда анализ костной составляющей костно-мышечных узлов птиц с сопутствующей реконструкцией мягких тканей позволил судить о некоторых нюансах локомоции ископаемых пернатых.

Относящийся к группе морских нелетающих зубатых птиц середины и конца мезозойской эры гесперорнис является объектом многочисленных исследований (список литературы см. в Zinoviev, 2011). Уже Ч. Марш, первым описавший гесперорниса (Marsh, 1872a, b), обратил

внимание на сходство пропорций его скелета с пропорциями скелета гагары. Из этого он справедливо заключил, что гесперорнис был ныряющей птицей, передвигавшейся под водой с помощью задних конечностей и ловившей верткую рыбу длинным клювом, усаженным зубами (Marsh, 1880). Позднее М. Штольпе (Stolpe, 1932, 1935) обратил внимание на то, что межфаланговые суставы задних конечностей гесперорниса позволяли совершать ротационные движения вдоль продольной оси фаланг, как это происходит у поганок. Автор заметил, что пальцы гесперорниса, как и пальцы поганок, скорее всего были оторочены лопастями, а не перепонками, как у гагар. Впоследствии некоторые авторы обратили внимание на хорошее развитие у гесперорниса мышц-ретракторов бедра и разгибателей интертарзального сустава (Dabelow, 1925; Богданович, 2003). Л. Мартин и Дж. Тейт (Martin, Tate, 1976) реконструировали несколько мышц задних конечностей близкого гесперорнису рода *Baptornis*.

Используя работы предшественников, мы в деталях реконструировали мышцы и связки задних конечностей гесперорниса (Zinoviev, 2009–2011, 2015a, b). Выяснилось, что костно-мышечная система задних конечностей гесперорниса несет в себе смесь черт, наблюдаемых у гагар и поганок. Бедренные кости гесперорниса были разведены в стороны шире, чем у гагар и поганок (рис. 1), позволяя более эффективное вынесение дистальной части конечности над телом во время гребка. Мощное развитие ретракторов бедра указывает не столько на его движение в акте гребка, сколько на необходимость фиксирования бедра в момент гребка. Обращает на себя внимание строение интертарзального сустава гесперорниса. Характер костных поверхностей, а также коллатеральных связок и связок, крепивших к костям мениски, указывает на достаточную долю ротационной свободы (пронация-супинация) в этом суставе. Подобное состояние характерно для гагар. В то же время пальцы, отороченные лопастями и способные вращаться относительно продольной оси, — черта поганок. Из этого следует, что, будучи крайне специализированным нырцом, превосходящим в этом гагар и поганок, гесперорнис избрал свой, третий путь движения конечностей под водой, сочетающий элементы подводной локомоции гагар и поганок.

Представители отряда *Dinornithiformes* своими размерам привлекли внимание многочисленных исследователей практически с момента первого упоминания в литературе (Polack, 1838) и первого научного описания (Owen, 1839). Кости тазового пояса и конечностей моа, как сохраняющиеся лучше всего, послужили основным материалом для классификационных построений внутри отряда. В процессе работы над классификациями ряд исследователей описал также мягкие ткани задних конечностей моа, как по мумиям (Coughtrey, 1874a, b), так и по следам на

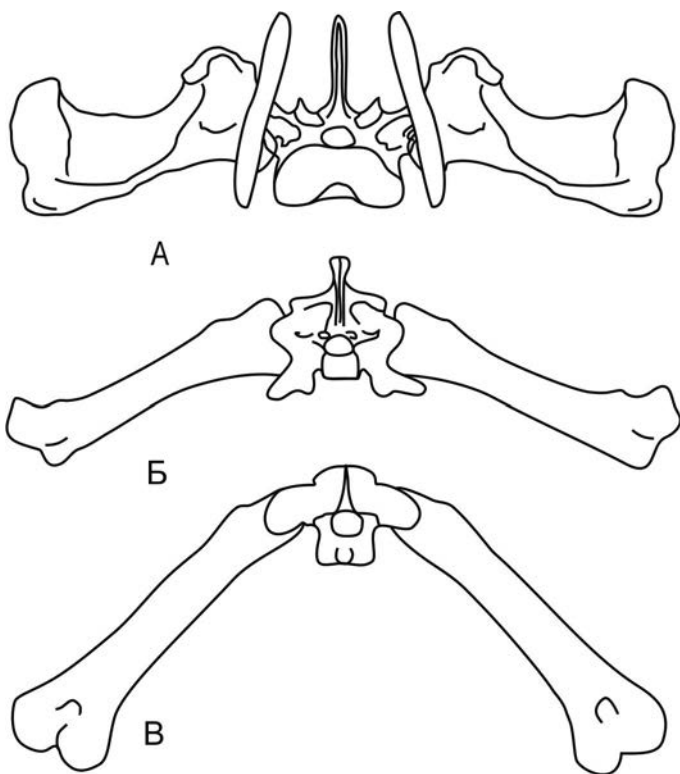


Рис. 1. Вид на таз и бедра спереди (А) гесперорниса, (Б) краснозобой гагары и (В) чомги. Обратите внимание на наивысшее разведение бедер у гесперорниса (по Zinoviev, 2011, с изменениями).

костях (Кооуман, 1985, 1991) Б. Куимэн сделал также выводы морфо-экологического содержания. Наши исследования, в ходе которых мы детально реконструировали мышцы и связки задних конечностей *Dinornis robustus* и *Emeus crassus*, расширили представления о характере использования этими видами задних конечностей.

Как было отмечено другими авторами (Alexander, 1983a, b; Кооуман, 1985, 1991), *Dinornis* был более подвижным, нежели *Emeus*. Это выражается не в наборе мускулов, а скорее в степени их развития. В общем мускулатура задних конечностей исследованных видов напоминает мускулатуру представителей похожего на исходных для древненебных птиц отряда — тинаму (*Tinamiformes*). Мускулатура задних конечностей моа сходна также с мускулатурой географических близких киви, эму и казуа-

ров. Другие представители Ratitae, такие, как нанду и африканский страус, отличаются в этом смысле.

Существуют, однако, черты в морфологии задних конечностей, характерные только для моа. Во-первых, это великолепное развитие у моа *m. iliofemoralis externus* (рис. 2А). Состояние это связано с необходимостью удержания туловища относительно бедра во время опоры на одну ногу. Поскольку таз у моа широк, а вес многих видов достигал больших значений, необходимость хорошо развитого наружного подвздошно-бедренного мускула в данной группе не вызывает сомнений. Другой мускул, *m. iliofemoralis internus*, имеет необычное крепление. Из слабого прона-

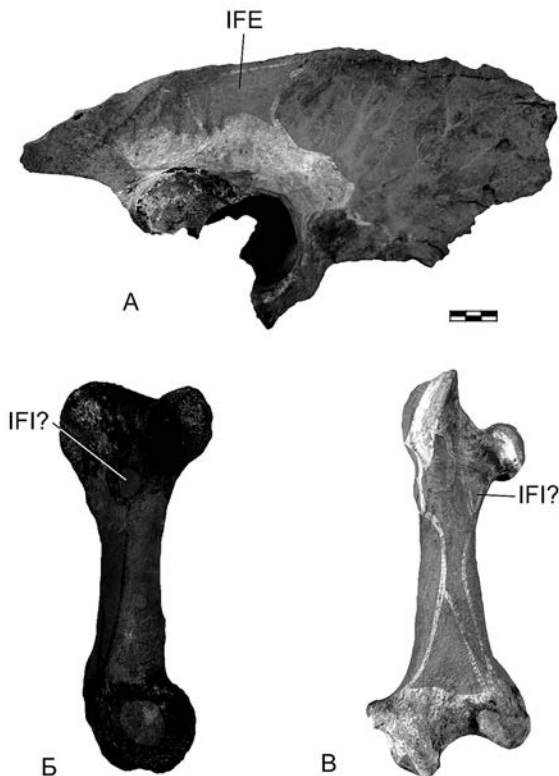


Рис. 2. Фрагмент таза *Emeus crassus* латерально (А). IFE — место отхождения хорошо развитого *m. iliofemoralis externus*. Правые бедренные кости *Dinornis robustus* медиально (Б) и *Emeus crassus* краниально (Б). IFI? — место необычного крепления *m. iliofemoralis internus*. Темными полями показаны места отхождения мышц и связок.

тора бедра внутренний подвздошно-бедренный мускул превратился в его слабый ретрактор (рис. 2Б, В). Причина подобного смещения непонятна; принадлежность следов указанному мускулу должна быть проверена на мумифицированных останках.

Брюшки мышц голени у моа распространялись почти по всей длине тибиотарзуса, что характерно для видов, не делающих ставку на бег. В связи с этим кнемиальные гребни развиты слабо. Интерес вызывает группировка конечных сухожилий сгибателей 2-го пальца под сухожильным чехлом, отдельным от такового для других сгибателей передних пальцев. Это указывает на приоритетное использование этого пальца в определенном роде действиях. Возможно, этот палец принимал основное участие в выскребании ризомов папоротников, которыми питались моа (Owen, 1849; Kirk, 1875; White, 1925; Burrows et al., 1981).

Детальная реконструкция мягких тканей задних конечностей ископаемых птиц служит хорошим подспорьем в выявлении нюансов специализации их локомоторного аппарата. Должным образом проанализированные, признаки специализации способны пролить свет на адаптивную эволюцию вымерших групп.

Список литературы

- Богданович И.А. 2003. Морфологические аспекты филогении *Nesperornithidae* (Ornithurae, Aves) // Вестник зоологии. Т. 37. № 6. С. 65–71.
- Зиновьев А.В. 2003. Начальные общие апоневрозы мышц голени как ключевой объект в миологии задней конечности птиц // Орнитология. Вып. 30. С. 132–135.
- Зиновьев А.В. 2008а. Типы взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц и их возможный генезис // Зоологический журнал. Т. 87. № 2. С. 197–205.
- Зиновьев А.В. 2008б. Уникальная конфигурация конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы дятлообразных (Aves, Piciformes): история изучения, возможный путь приобретения и эволюционное приложение // Зоологический журнал. Т. 87. № 1. С. 75–82.
- Зиновьев А.В. 2010. Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции птиц. М.: Товарищество научных изданий КМК. 285 с.
- Курочкин Е.Н. 1965. Значение и функциональный смысл мускульной формулы Гаррода в систематике птиц // Новости орнитологии. Алма-Ата: Наука. С. 202–204.
- Курочкин Е.Н. 1982. Функциональное содержание и значение в систематике птиц мускульной формулы Гаррода // Зоологический журнал. Т. 61. № 7. С. 1023–1029.
- Alexander R.M. 1983a. Allometry of the leg bones of moas (*Dinornithes*) and other birds // *Journal of Zoology*. Vol. 200. No. 2. P. 215–231.

- Alexander R.M. 1983b. On the massive legs of a Moa (*Pachyornis elephantopus*, Dinornithes) // Journal of Zoology. Vol. 201. P. 363–376.
- Burrows C.J., McCulloch B., Trotter M.M. 1981. The diet of moas based on gizzard contents samples from Pyramid Valley, North Canterbury, and Scaifes Lagoon, Lake Wanaka, Otago // Records of the Canterbury Museum. Vol. 9. No. 6. P. 309–336.
- Coughtrey M. 1874a. Anatomical notes on the Moa's leg found at Knobby Ranges in the Province of Otago // Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand. Vol. 7. P. 269–273.
- Coughtrey M. 1874b. Notes on the anatomy of the moa remains found at Earnsclough Cave, Alexandria // Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand. Vol. 7. P. 141–144.
- Dabelow A. 1925. Die Schwimmpassung der Vögel. Ein Beitrag zur biologischen Anatomie der Fortbewegung // Morphologisches Jahrbuch. Bd. 54. P. 288–321.
- Kirk T. 1875. Extracts from a letter from F. E. Maning, Esq., relative to the extinction of the Moa // Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand. Vol. 8. P. 102–103.
- Kooyman B.P. 1985. Moa and moa hunting: An archaeological analysis of big game hunting in New Zealand. PhD Thesis. Dunedin: University of Otago. 444 p.
- Kooyman B.P. 1991. Implications of bone morphology for moa taxonomy and behavior // Journal of Morphology. Vol. 209. No. 1. P. 53–81.
- Marsh O.C. 1872a. Discovery of a remarkable fossil bird // American Journal of Science. 3rd Series. Vol. 3. No. 13. P. 56–57.
- Marsh O.C. 1872b. Preliminary description of *Hesperornis regalis*, with notices of four other species of Cretaceous birds // American Journal of Science. 3rd Series. Vol. 3. P. 360–365.
- Marsh O.C. 1880. Odontornithes, a monograph on the extinct toothed birds of North America // Report of the United States Geological Exploration of the Fortieth Parallel. Vol. 7. P. 1–201.
- Martin L.D., Tate J.Jr. 1976. The skeleton of *Baptornis advenus* (Aves: Hesperornithiformes) // Smithsonian Contributions to Zoology. Vol. 27. P. 35–66.
- Owen R. 1839. Notice of a fragment of the femur of a gigantic bird of New Zealand // Proceedings of the Zoological Society of London. Vol. 7. P. 169–171.
- Owen R. 1849. On *Dinornis*, an extinct genus of tridactyle struthious birds, with description of portions of the skeleton of five species which formerly existed in New Zealand (Part I) // Transactions of the Zoological Society of London. Vol. 3. No. 3. P. 235–276.
- Polack J.S. 1838. New Zealand: being a narrative of travels and adventures during a residence in that country between the years 1831 and 1837. London: Richard Bentley Publisher in Ordinary to Her Majesty. Vol. 1. 403 p.
- Stolpe M. 1932. Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel // Journal für Ornithologie. Bd. 80. H. 2. S. 161–247.
- Stolpe M. 1935. *Colymbus*, *Hesperornis*, *Podiceps*: ein Vergleich ihrer hinteren Extremität // Journal für Ornithologie. Bd. 83. H. 1. S. 115–128.
- White J. 1925. The moa in the Maori tradition // Journal of the Polynesian Society. Vol. 34. No. 134. P. 170–174.

- Zinoviev A.V. 2007. On the unique deep plantar tendons arrangement in the foot of Piciformes (Aves): Its possible origin and evolutionary implications // Journal of Morphology. Vol. 268. No. 12. P. 1153.
- Zinoviev A.V. 2009. Notes on hindlimb myology and syndesmology of *Hesperornis regalis* (Aves: Hesperornithiformes) // Journal of Vertebrate Paleontology. Vol. 29. No. 3. Suppl. P. 207A.
- Zinoviev A.V. 2011. Notes on the hindlimb myology and syndesmology of the Mesozoic toothed bird *Hesperornis regalis* (Aves: Hesperornithiformes) // Journal of Systematic Palaeontology. Vol. 9. No. 1. P. 65–84.
- Zinoviev A.V. 2013. Hindlimb morphology as one of keys in understanding of avian evolution // S. Dudley, J. Gill, A. Franco, N. Gilbert, D. Peruffo, A. Risey, A. Romans, L. Spurgin (eds.). 9th Conference of the European Ornithologists' Union. University of East Anglia. Norwich: EOU. P. 260.
- Zinoviev A.V. 2015a. Comparative anatomy of the intertarsal joint and its bearing on the locomotion of *Hesperornis regalis* (Hesperornithiformes) and *Emeus crassus* (Dinornithiformes) // G. Martin, A. Marza (eds.). 10th Conference of the European Ornithologists' Union. University of Extremadura. Badajoz: EOU. P. 304.
- Zinoviev A.V. 2015b. Comparative anatomy of the intertarsal joint in extant and fossil birds: Inferences for the locomotion of *Hesperornis regalis* (Hesperornithiformes) and *Emeus crassus* (Dinornithiformes) // Journal of Ornithology. Vol. 156. P. 317–323.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПОДЪЯЗЫЧНОГО АППАРАТА КРИЧАЩИХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ СТАРОГО СВЕТА

Е.Н. Зубкова

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

HYOID APPARATUS OF THE OLD WORLD SUBOSCINES. STRUCTURAL FEATURES AND FUNCTIONING

E.N. Zubkova

*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
e-mail: sivalik@mail.ru*

Несмотря на то, что язык у птиц сравнительно небольшой и имеет довольно простое строение, у многих птиц он выполняет ряд весьма важных функций. Птицы используют его при добывании корма, удержании и предварительной обработке его в ротовой полости. Язык помогает не только переместить корм (особенно мелкий) к глотке, но и протолкнуть его в пищевод, если кормовые объекты крупные. В отдельных группах птиц язык активно участвует в сложных манипуляциях с объектами, например, у зерноядных птиц, попугаев, а также рококлювов. Таким образом, язык, а точнее подъязычный аппарат, вместе с челюстным аппаратом напрямую связан с особенностями кормового поведения и диетой птицы. Исследование строения подъязычного аппарата, сопровождающееся подробным описанием особенностей формы и развития его скелета, мышц, а также покровных и соединительных тканей и других структур, с последующим функциональным анализом всех обнаруженных деталей в совокупности с особенностями челюстного аппарата дает возможность увидеть объект целиком, оценить работу всего ротового аппарата как единого биомеханического узла. В ходе такого анализа выявляются потенциальные возможности ротового аппарата, которые не всегда удается сопоставить с известными особенностями биологии вида (порой весьма скудными), что надо рассматривать не как недостаток, а наоборот, как ценную подсказку для полевого исследователя.

Несмотря на то, что морфологию языка начали изучать еще в XIX веке, большинство исследователей либо вовсе не пытались предложить функциональную интерпретацию обнаруженным особенностям, либо

разбирали работу мышц по отдельности, а не в комплексе со всеми составляющими данного биомеханического узла. Принципы морфофункционального анализа подъязычного аппарата в комплексе с челюстным аппаратом, используемого в данной работе, были разработаны и неоднократно применены Корзуном (Корзун, 1978; Korzun et al., 2008).

Целью данной работы было изучить особенности строения и функционирования подъязычного аппарата кричащих воробьиных птиц Старого Света. Объектами исследования были представители каждого из трех семейств (а также каждого из подсемейств) этой группы — питты (*Pittidae*), филепитты (*Philepittidae*) и рогоклювы (*Eurylaimidae*). В семействе насекомоядных птиц *Pittidae* морфология языка была изучена у *Pitta angolensis*, *P. moluccensis* и *P. soror* (спиртовые экземпляры), а также у *P. sordida* и *P. brachyura* (скелетные экземпляры). Из семейства *Philepittidae* для исследования были доступны спиртовые экземпляры обоих видов из рода *Philepitta* — *P. castanea* и *P. schlegeli*, демонстрирующих смешанную плодово-нектароядную диету. Подъязычный аппарат рогоклювов был изучен как у преимущественно животнойядных видов — спиртовые экземпляры *Eurylaiminae* (*Corydon sumatranus*, *Cymbirhynchus macrorhynchus*, *Eurylaimus javanicus*, *E. ochromalus*, *Psarismomus dalhousiae* и *Serilophus lunatus*) и *Smithornithinae* (*Smithornis capensis* и *S. rufolateralis* — спиртовые экземпляры, *S. sharpie* — скелет языка); так и у преимущественно плодоядных рогоклювов — *Calypptomeninae* (*Calypptomena viridis* — скелет языка и *C. whiteheadi* — спиртовой экземпляр) и у обладающих смешанной диетой *Pseudocalypptomeninae* (спиртовой материал языка *Pseudocalypptomena graueri*).

Подъязычный аппарат кричащих птиц Старого Света в целом устроен по единому плану и относительно хорошо развит. Однако для каждой группы видов был обнаружен ряд специфических особенностей, очевидно, тесно связанных с характеристиками их диет и способов кормежки. Наиболее важная функция языка — установление контакта между небом и пищевой частицей. Ее продвижение по ротовой полости ко входу в пищевод осуществляется за счет продольных движений языка с помощью мускулов протракторов (жаберно-челюстной мускул и обычно чрезвычайно слабый у воробьиных птиц подбородочно-язычный мускул) и ретракторов (трахейно- и щитовидно-подъязычные мускулы, а также шиловидно-подъязычный мускул). Движениям объекта в обратную сторону препятствуют направленные назад эпидермальные зубцы неба и языка.

Подъем языка к небу может осуществляться как пассивным образом, за счет простейших поднимателей (подъязычно-челюстного и серповидно-челюстного мускулов, образующих подвешенный к нижней челюсти мускульный «гамак» и не способных поднять язык над уровнем нижней

челюсти), так и активно за счет механизма левации (Корзун, 1978). Активный подъем языка возможен, если в совокупности с относительно длинными, дугообразно изогнутыми рожками присутствуют хорошо развитые жаберно-челюстной мускул (дифференцированный на порции), шиловидно- и серповидно-подъязычный мускулы. Кроме вертикальных движений, язык способен осуществлять и боковые движения. Они производятся при одностороннем сокращении жаберно-челюстного мускула одновременно с шиловидно-подъязычным мускулом противоположной стороны, которые разворачивают подъязычный аппарат, отводя язык в сторону. Еще одной особенностью подъязычного аппарата является сустав языка, обеспечивающий взаимную подвижность базигигале и энтоглоссума и позволяющий осуществлять сложные манипуляции с объектом. Благодаря этому сочленению птица может ориентировать язык параллельно небу, эта функция тесно связана с механизмом левации языка.

Наиболее типичное для большинства воробьиных птиц строение имеет язык питт, которые по внешнему виду и поведению во многом напоминают дроздов. Язык этих птиц, соответствующий форме клюва, узкий, копьевидный и довольно длинный, у некоторых видов в покое он почти достигает кончика клюва. При этом дорсальная поверхность энтоглоссума, в отличие от насекомоядных певчих воробьиных птиц, покрыта мягким неороговевающим эпителием, что обеспечивает более плотный контакт с объектом при манипуляциях. Вентральная роговая пластинка, типично подстилающая энтоглоссум, выступает сравнительно далеко вперед и, очевидно, может служить «лопаткой» при сборе относительно мелкого корма. Элементы скелета языка представлены узкими костями, образующими длинные рычаги. Энтоглоссум образован парой нешироких длинных пластин (параглоссалий), расположенных почти параллельно друг другу и образующих желоб, в котором лежат передние рожково-язычные мускулы. Передние концы параглоссалий не окостеневают, придавая кончику языка гибкость. У питт очень хорошо развиты все мускулы подъязычного аппарата. Четко дифференцированный жаберно-челюстной мускул обеспечивает работу механизма левации языка. Кроме того, у питт также хорошо развит и «гамак» подъязычно-челюстного мускула, плотным слоем затянувший все пространство между ветвями нижней челюсти. Его каудальное продолжение — широкий веер серповидно-челюстного мускула — имеет два начала. Основная часть мускула отходит от черепа, ростральнее ее лежит более узкая полоса, начинающаяся на нижней челюсти, вместе с шиловидно-подъязычным мускулом.

Ротовой аппарат питт приспособлен к сжиманию объекта кончиком клюва, а также к вытягиванию корма (в частности, дождевых червей) из

субстрата (Lambert, Woodcock, 1996; Зубкова, Корзун, 2006). В процессе поиска корма питты обследуют лесную подстилку, переворачивая листики и схватывая узким клювом как пинцетом притаившихся под ними беспозвоночных животных. При вытягивании червя из почвы птице приходится его несколько раз перехватить; чтобы при этом не выпустить добычу, питта прижимает червя языком к небу, используя механизм левации языка. В период выкармливания птенцов питты зачастую приносят сразу много корма — несколько червей, различных тараканов, жуков и т.д.; чтобы не потерять уже пойманную добычу, питты также прижимают ее к небу, освобождая клюв для схватывания нового объекта. Таким образом, язык питт способен к точным манипуляциям и удержанию добычи в любой точке их сравнительно длинного клюва.

Рогоклювы обладают довольно необычным обликом на фоне воробьиных птиц. Это коренастые малоподвижные кронные птицы с очень объемным широким клювом. Их язык также весьма широк, его дорсальная поверхность, как и у питт, не ороговеает, а толстый слой рыхлой соединительной ткани в языках животноводных видов делает их толстыми и мясистыми. Подобные особенности строения языка среди воробьиных птиц отмечали раньше лишь у зерноядных (Некрасов, 1961), которые при помощи такого чуткого языка ловко управляют с разнообразными семенами, очищая их от кожуры, а также у попугаев, славящихся способностью к тонким манипуляциям с объектом в клюве. Язык плодовых калиптомен имеет более плотную, «сухую» конституцию.

Снизу язык типично подстилает роговая пластинка, которая у некоторых видов заметно выступает вперед перед мясистой частью. Параглоссалии у всех рогоклювов, за исключением *Calypomeninae*, палочковидные, параллельны друг другу и при этом широко расставлены. Их передние концы соединены высокой хрящевой аркой, а между ними лежат толстые брюшки переднего рожково-язычного мускула (зачастую не обнаруживаемого у многих птиц, в том числе воробьиных). Данный мускул, несмотря на тесную связь с конечным сухожилием заднего рожково-язычного мускула, способен работать самостоятельно, опуская вниз передний, гибкий кончик языка и превращая энтоглоссум в упругую дугу. Сравнительно недлинные заднебоковые отростки параглоссалий рогоклювов из этих групп широко разведены в стороны. Параглоссалии в языке калиптомен шире расставлены в районе сустава языка за счет крупных медиальных выростов, но их передние концы (также соединенные хрящевой аркой) сходятся под острым углом, за счет чего энтоглоссум *Calypomena* имеет копьевидную форму (напоминающую расширенный вариант языка питт). Вместе с тем, соединительная ткань, лежащая толстым слоем по бокам от параглоссалий, заметно увеличивает ширину

языка в его средней части, придавая всему языку сложную форму лиры, что делает его похожим на сердцевидные языки других рогоклювов. Средний элемент скелета языка (базигиале) у всех рогоклювов одинаково неширокий и короткий, переходящий в длинный узкий урогиале. Сравнительно длинные изогнутые рожки прижаты сзади к депрессору нижней челюсти.

Набор мышц подъязычного аппарата рогоклювов также типичен для воробьиных птиц. Все они сравнительно хорошо развиты и во многом схожи у разных видов. Поддерживающий заднюю часть языка снизу серповидно-подъязычный мускул у большинства рогоклювов, как и у питт, имеет два начала (однако у калиптомены, одного из видов африканских смиторнисов и псевдокалиптомены, этот мускул начинается только на черепе). В широкой ленте жаберно-челюстного мускула не прослеживается дифференциация на две порции лишь у *Calypptomena*, *Pseudocalypptomena* и *C. sumatranus*. Помимо этого, у указанных видов, а также еще у *P. dalhousiae* особенно хорошо развит задний рожково-язычный мускул. Более широкий веер образует у *Calypptomena* и *C. sumatranus* и рожково-подъязычный мускул, полностью скрывающий у этих птиц длинный урогиале. У остальных видов он лишь накрывает его заднюю часть сравнительно узкой полосой.

Представители Eurylaiminae и Smithornithinae охотятся под пологом леса на относительно крупную добычу (Lambert, Woodcock, 1996), к потреблению которой, как показал наш функциональный анализ, глубоко адаптирован их ротовой аппарат (Зубкова, Корзун, 2006). Перемещать, а также удерживать добычу в клюве птицам помогает их специфически широкий и весьма подвижный язык. С его помощью рогоклювы совершают различные манипуляции с объектом в широком сводчатом клюве, например, располагают его в точках, где наиболее эффективны давящие усилия. Таким образом, птицы могут «жевать» свою добычу, вертя ее языком и разминая то одну ее часть, то другую при помощи расширенных краев челюстей, расположенных в основании клюва. Способный к разнообразным движениям язык, а также свисающие у ряда видов в углах рта края надклювья способствуют удержанию добычи в приоткрытом клюве. Мягкая упругая дорсальная поверхность языка позволяет ему одинаково легко управляться как с крупными объектами, так и с тонким, нитевидным материалом, который рогоклювы используют при строительстве гнезда (Зубкова, 2016). Отметим, что у ракшеобразных, также питающихся крупной добычей, которую они проглатывают сразу целиком, и не строящих сложных плетеных гнезд, язык сильно редуцирован.

Небольшая *Pseudocalypptomena*, обладающая коротким, но таким же широким и объемным клювом, как и описанные выше рогоклювы, пред-

почитает смешанную диету. Эти птицы в равной степени потребляют как небольшие плоды, почки и цветы, так и разнообразных беспозвоночных и мелких позвоночных животных. Они также строят характерные для рожеклювов сложные плетеные гнезда. Со всеми этими разносторонними задачами помогает им справиться их сравнительно крупный, широкий, мягкий и подвижный язык.

Калиптомены (*Calypomeninae*) — единственные среди рожеклювов специализированные плодояды. Спектр потребляемых ими плодов весьма широк: они одинаково легко поедают как совсем маленькие ягоды (около 1 мм в диаметре), так и очень крупные плоды (порой величиной с череп птицы), зачастую твердые или с крупной косточкой внутри (Lambert, Woodcock, 1996). Сравнительно легкий, ажурный череп и клюв калиптомен не приспособлены к серьезным нагрузкам (т.е. они не могут раздавливать или разрезать плоды, как это делают другие фруктояды). Эти птицы в ходе эволюции разработали свою собственную трофическую стратегию. Их ротовой аппарат адаптировался к проглатыванию крупных объектов целиком, для чего сформировались особые механизмы, облегчающие проталкивание крупных плодов между ветвей нижней челюсти (Зубкова, Корзун, 2014). Их крупный, относительно плоский язык во многом этому способствует. Широкое, образованное крепкими костями основание языка соответствует специфически укрепленной части свода ротовой полости. Между этими поверхностями калиптомены могут разминать мягкие плоды. Проглотить крупный плод помогает активная ретракция языка. Для этого птица должна предварительно выдвинуть язык вперед, протолкнув его между плодом и дном ротовой полости (при этом челюсти надежно удерживают плод в клюве), упереть задний, дугообразный край энтоглоссума в плод спереди и потянуть его назад в расширенную глотку. Хорошее развитие соответствующих мышц подъязычного аппарата отвечает необходимым для выполнения этой задачи требованиям.

Представители третьего семейства кричащих воробьиных птиц Старого Света, *Philepitta*, обладают наиболее своеобразным среди данных птиц языком. Передняя половина их очень длинного языка (достигающего конца клюва в спокойном состоянии) свернута в узкую трубочку с кисточкой на конце, что характерно для нектароядных птиц. Эта трубочка образована сильно увеличившимися и завернувшимися вверх краями вентральной роговой пластины. Задняя же половина энтоглоссума, а также тело языка до самого дыхательного отверстия — это широкая выгнутая площадка, прерываемая лишь поперечным рядом эпидермальных зубчиков вдоль заднего края энтоглоссума. Дорсальная поверхность языка, как и у всех кричащих Старого Света, не ороговевшая, однако толстый мягкий слой соединительной ткани здесь отсутствует.

Внутреннее строение подъязычного аппарата филепитт также весьма примечательно. Энтогlossум образуют длинные узкие палочковидные парагlossалии, они широко разведены в стороны в основании языка, освобождая обширное пространство для размещения переднего рожково-язычного мускула. Однако они расположены под углом друг к другу (как в языке у калиптомен), при этом их узкие хрящевые концы лежат параллельно вплотную друг к другу, не срастаясь в единый лист (что характерно для питт). Очень широкие заднебоковые отростки парагlossалий разведены в стороны, как крылья, и приподняты над плоскостью энтогlossума, предоставляя значительную площадь для крепления подъязычного мускула. Совершенно не схож с другими кричащими птицами базигиале филепитт. Этот элемент скелета значительно массивнее и имеет вид необычайно широкого и длинного прямоугольника (при этом парагlossалии и рожки причленяются к его углам), переходящего в длинный узкий урогиале.

Мышцы подъязычного аппарата филепитт представлены в полном наборе и все хорошо развиты. Особое внимание обращают на себя точки крепления серповидно- и шиловидно-подъязычных мускулов, объединившиеся на черепе, плотно прижимающие рожки к черепу. Кроме того, у одного из двух видов (*P. schlegeli*) отмечено чрезвычайно хорошее развитие рожково-подъязычного мускула, который не только образует широкий веер, но имеет дополнительную порцию — более узкую полосу, накладывающуюся на основную часть. Отсутствие дифференциации на порции в жаберно-челюстном мускуле заметно уменьшает возможности филепитт к активному поднятию языка. Однако это компенсирует крупный передний рожково-язычный мускул. Он начинается не только на парагlossалиях, как в других семействах, но и на переднем конце базигиале. Создаваемое этим мускулом усилие выгибает энтогlossум дугой, создавая в нем напряжение, что, вкуче с вентральным упором в дно ротовой полости концом языка, увеличивает подъемную силу, выталкивающую язык к небу.

Согласно известным данным о диете филепитт, эти птицы питаются в основном плодами и ягодами (Lambert, Woodcock, 1996), лишь время от времени потребляя нектар. То есть адаптация к питанию нектаром является примером расширения диеты в связи с недостатком основного корма (плодов) в определенные периоды жизни. Широкое плоское основание подвижного языка, вероятно, приспособлено к разминанию плодов или отделению мякоти от семян перед проглатыванием, для чего у филепитт имеются специфические укрепленные участки свода ротовой полости и особое строение челюстей. Отметим, что даже наличие узкой специализации к потреблению жидкого корма не означает, что птица не

способна питаться другой пищей. Как и другие нектароядные птицы, филепитты в сухой сезон, когда очень мало плодов и цветов, могут переключаться на беспозвоночных животных (как мелких, так и сравнительно крупных), которых они ловят в воздухе, собирают на листьях и ветках или вытаскивают из коры деревьев и растительного опада своим узким изящным клювом.

Список литературы

- Зубкова Е.Н. 2016. Гнездовой материал и строительные приемы у двух видов рогоклювов – *Cymbirhynchus macrorhynchos* и *Corydon sumatranus* (Passeriformes, Eurylaimidae) на юге Вьетнама // Зоологический журнал. Т. 95. № 9. С. 1066–1086.
- Зубкова Е.Н., Корзун Л.П. 2006. Морфофункциональные особенности ротового аппарата азиатских примитивных воробьиных птиц (Eurylaimidae и Pittidae) // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии: Труды XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Ставрополь. С. 648–669.
- Зубкова Е.Н., Корзун Л.П. 2014. Морфофункциональные аспекты пищевой специализации фруктоядного рогоклюва *Calypomena viridis* (Passeriformes, Eurylaimidae), сравнительный анализ // Зоологический журнал. Т. 93. № 6. С. 754–767.
- Корзун Л.П. 1978. Некоторые аспекты биомеханики подъязычного аппарата и его роли в пищевой специализации птиц // Зоологический журнал. Т. 57. № 10. С. 1545–1554.
- Некрасов Б.В. 1961. О некоторых особенностях строения языка и подъязычного аппарата вьюрковых птиц // Морфология и экология позвоночных животных. Труды Зоологического института АН СССР. Т. 39. С. 213–226.
- Korzun L.P., Erard Ch., Gasc J-P., Dzerzhinsky F.J. 2008. Bill and hyoid apparatus of pigeons (Columbidae) and sandgrouse (Pteroclididae): A common adaptation to vegetarian feeding? // Comptes Rendus – Biologies. Vol. 331. No. 1. P. 64–87.
- Lambert F.R., Woodcock M. 1996. Pittas, broadbills and asities. Robertsbridge: Pica Press. 267 p.

**НАНОСТРУКТУРНОЕ И ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ
ОБОСНОВАНИЕ КВАНТОВОГО МЕХАНИЗМА
ПРОВЕДЕНИЯ СВЕТОВОЙ ЭНЕРГИИ В СЕТЧАТКЕ
МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ —
ДАЛЬНЕГО МИГРАНТА**

**Л.В. Зуева^{1,4}, Т.Б. Голубева², Е.В. Корнеева³,
М.Ю. Инюшин⁴, И. Хмелинский⁵, В.И. Макаров⁶**

*¹ Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова
РАН, Санкт-Петербург, Россия; ² Кафедра зоологии позвоночных,
Биологический факультет, Московский государственный университет
имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия; ³ Институт высшей нервной
деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва, Россия;
⁴ Центральный Карибский Университет, Баямон, Пуэрто Рико, США;
⁵ Университет Альгарве, Фаро, Португалия; ⁶ Университет Пуэрто
Рико, Отделение в Рио Педрас, США*

**NANOSTRUCTURAL AND THEORETICAL
SUBSTANTIATION OF QUANTUM MECHANISM
OF LIGHT ENERGY TRANSMISSION THROUGH
THE RETINA OF DISTANT MIGRANT
(PIED FLYCATCHER)**

**L.V. Zueva^{1,4}, T.B. Golubeva², E.V. Korneeva³,
M.Ju. Inyushin⁴, I. Khmelinskii⁵, V.I. Makarov⁶**

*¹ Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, Russian
Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia; ² Department of Vertebrate
Zoology, Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Moscow,
Russia; ³ Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian
Academy of Sciences, Moscow, Russia; ⁴ Universidad Central del Caribe,
Bayamon, Puerto Rico, USA; ⁵ Universidade do Algarve, FCT, DQB and
CIQA, Faro, Portugal; ⁶ University of Puerto Rico, USA
e-mail: lidiazueva@mail.ru; tbgolubeva@list.ru; vmvimakarov@gmail.com*

Зрение в жизни птиц играет ведущую роль. Они используют визуальные ориентиры для контролирования своих движений, что особенно актуально в связи с полетом, при поисках корма, выкармливании птенцов и выборе партнеров, для избегания хищников, ориентации на местности и во многих других жизненно важных ситуациях.

Большинство птиц обладают хорошо развитым дневным цветовым зрением, которое структурно обеспечено максимальным по количеству

набором фоторецепторов — четырьмя типами одиночных колбочек, зрительные пигменты которых позволяют охватить широкий спектральный диапазон от коротковолнового ультрафиолетового до красного излучения, и двойными колбочками с длинноволновой чувствительностью (Coimbra et al., 2015). Для сумеречного и ночного зрения птицы имеют палочки. В большинстве колбочек перед наружными сегментами расположены сферические липидные капли, окрашенные каротиноидами высокой оптической плотности, что еще больше разнообразит набор светоприемников. Капли служат цветными отрезающими светофильтрами и одновременно могут, как линза, фокусировать свет, направленный на основание наружного сегмента фоторецепторной клетки. Кроме того, во внутреннем сегменте колбочек описаны такие светофокусирующие органоиды как эллипсоид, построенный из митохондрий, и параболоид из сети переплетающихся цистерн, заполненных гликогеном.

Конечно, такие оптические концентраторы светового потока должны улучшать проведение света на наружный сегмент фоторецепторной клетки, однако все они имеют существенные коэффициенты преломления, и вызываемое этими структурами отражение, преломление и рассеивание света может быть помехой в получении качественной картинке фоторецепторами. Вспомним также, что сетчатка птиц инвертирована, т.е. в светоискажения вносят свой вклад и структурные элементы нейронов второго порядка.

Более 10 лет назад группой Райхенбаха была предложена гипотеза возможности проведения света к световозбуждаемым мембранам фоторецепторов сетчатки позвоночных по глиальным Мюллеровским клеткам, радиально пронизывающим толщину сетчатки (Reichenbach, Bringmann, 2010). Предполагается, что по Мюллеровским клеткам свет проводится без значительных потерь и искажений, при этом они могут стабилизировать диаметр светового пучка, который на входе в сетчатку попадает на расширенное основание единичной клетки, что дает возможность улучшить качество изображения на сетчатке за счет увеличения чувствительности и усиления контраста. Эта заманчивая гипотеза подтверждена модельными экспериментами с освещением склеральной, внутренней поверхности сетчатки лазерами и демонстрацией получающегося на срезе распределения светящихся пятнышек, соответствующих Мюллеровским клеткам. То есть было показано, что Мюллеровские клетки действительно способны передавать через сетчатку картинку с минимальным искажением и малыми потерями (Franze et al., 2007).

При изучении сетчатки мигрирующей насекомоядной мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes) с помощью электронной просвечивающей микроскопии мы убедились, что в фовеолярной обла-

ти острого зрения длинные тонкие Мюллеровские клетки от подошвы до кончиков микровилл пронизаны параллельно идущими одиночными промежуточными филаментами (Zueva et al., 2016). Разработана теория, приписывающая промежуточным филаментам передачу световой энергии (Makarov et al., 2016). Мюллеровские клетки в сетчатке не всегда направлены прямолинейно, им приходится огибать лежащие на пути нейроны второго порядка. Расположенные в цитоплазме Мюллеровских клеток промежуточные филаменты повторяют каждый изгиб клетки. Мы проследили морфологическую картину непрерывного распределения промежуточных филаментов по всей длине Мюллеровской клетки, начиная от воронкообразно расширенной ножки на уровне внутренней пограничной мембраны до наружной пограничной мембраны и выступающих над ней микровилл. Однако от кончиков микровилл до светочувствительных мембран наружного сегмента колбочки остается значительное расстояние, измеряемое в микронах, а на таком длинном переходе весь эффект прямой передачи световой энергии должен нивелироваться.

Нам удалось показать, что над наружной пограничной мембраной часть микровилл «захватывается» ребрами, которые выступают в межфоторецепторный матрикс из базальной части внутреннего сегмента колбочки. Над наружной пограничной мембраной в цитоплазме внутреннего сегмента колбочки расположены цилиндрические пучки филаментов без окружающей мембраны. На одном поперечном срезе, несколько скошенном относительно пограничной мембраны, можно проследить динамику перехода промежуточных филаментов из микровилл Мюллеровской клетки в колбочку. Два соседних ребра вытягиваются, окружают и отделяют несколько близлежащих микровилл и смыкаются над ними. Происходит передача промежуточных филаментов из микровилл Мюллеровской клетки в цитоплазму колбочки. Эти филаменты объединены в пучки толщиной до 200 нм и не окружены мембраной. Пучки прилегают к наружной плазматической мембране колбочки и распределены вдоль нее равномерно на одинаковом расстоянии друг от друга, благодаря чему обеспечивают прочный каркас находящегося над наружной пограничной мембраной внутреннего сегмента колбочки. Пучки продолжают в цитоплазму наружного сегмента, где от расплетенного пучка периодически отделяются одиночные филаменты. Они касаются дисков, а иногда проникают внутрь пространства между светочувствительными мембранами дисков.

Сделано предположение, что именно эти внутриклеточные структуры могут быть связаны с проведением света к фоторецепторным мембранам, хотя по законам классической оптики волокно диаметром 10 нм не должно проводить свет длиной волны 500 нм.

Мы предлагаем к рассмотрению квантовый механизм передачи световой энергии от внутренней поверхности сетчатки по промежуточным филаментам Мюллеровских клеток до наружной пограничной мембраны, где посредством микровилл они переходят под ребра внутреннего сегмента колбочки и в виде пучков, сначала по внутреннему, а затем по наружному сегментам колбочки доходят до световоспринимающей системы фоторецепторов.

По нашим расчетам, по такой непрерывной проводящей системе, состоящей из промежуточных филаментов, передача световой энергии возможна (Makarov et al., 2016). Предлагаемый нами механизм передачи света через инвертированную сетчатку основывается на явлении квантовой передачи энергии от энергетического донора, возбуждаемого светом, к акцептору (Agranovich et al., 1982). Донор в нашем случае представлен промежуточными филаментами, длинными белковыми структурами диаметром приблизительно 10 нм; они возбуждаются светом на базальном конце (в подошве Мюллеровской клетки). Система акцепторов энергии — это молекулы зрительных пигментов, встроенные в мембраны наружных сегментов фоторецепторов. Основной механизм переноса энергии — контактный квантовый механизм. Посчитано, что эффективность передачи световой энергии такой донорно-акцепторной системой выше, чем 0,8–0,9. Мы рассчитали также параметры констант взаимосвязи для механизма передачи энергии. Для нашего случая насыщение между промежуточным филаментом и хромофором родопсина наступает на расстоянии, равном примерно 18 нанометрам. Такая предельная величина хорошо согласуется с измерениями структур на наших препаратах. Результат представляет весомые не прямые доказательства в пользу нашей теории.

Предлагаемый нами квантовый механизм передачи световой энергии разработан для объяснения высокой зрительной контрастности глаза с инвертированной сетчаткой, его следует рассматривать как дополнительный к оптическому.

Работа Л.В. Зуевой поддержана грантом РФФ № 16-14-10159. Работа Е.В. Корнеевой и Т.Б. Голубевой поддержана грантом РФГФ № 17-06-00404.

Список литературы

- Agranovich V.M., Galanin M.D.* 1982. Electronic excitation energy transfer in condensed matter. Amsterdam, New York: North-Holland Pub. Co. 395 p.
- Coimbra J.P., Collin S.P., Hart N.S.* 2015. Variations in retinal photoreceptor topography and the organization of the rod-free zone reflect behavioral diversity in Australian passerines // *Journal of Comparative Neurology*. Vol. 523. No. 7. P. 1073–1094.

- Franze K., Grosche J., Skatchkov S.N., Schinkinger S., Foja C., Schild D., Ucker-
mann U., Travis K., Reichenbach A., Guck J.* 2007. Muller cells are living optical
fibers in the vertebrate retina // *Proceedings National Academy of Sciences USA*.
Vol. 104. No. 20. P. 8287–8292.
- Makarov V., Zueva L., Golubeva T., Korneeva E., Khmelinskii I., Inyushin M.* 2016.
Quantum mechanism of light transmission by the intermediate filaments in some
specialized optically transparent cells // *Neurophotonics*. Vol. 4. No. 1: 011005.
[<http://dx.doi.org/10.1117/1.NPh.4.1.011005>].
- Reichenbach A., Bringmann A.* 2010. Müller cells in the healthy and diseased retina.
New York: Springer-Verlag. 431 p.
- Zueva L., Golubeva T., Korneeva E., Makarov V., Khmelinskii I., Inyushin M.* 2016.
Foveolar Müller cells of the Pied flycatcher: morphology and distribution of in-
termediate filaments regarding cell transparency // *Microscopy and Microanaly-
sis*. Vol. 22. No. 2. P. 379–386.

КАК РАБОТАЮТ АДГЕЗИВЫ ГЕККОНОВ: БИОЛОГИЯ, ФИЗИКА, ТЕХНИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

Ю.Ф. Ивлев

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва, Россия*

HOW GECKO ADHESIVES WORK: BIOLOGY, PHYSICS, TECHNOLOGICAL PROTOTYPING

Yu.F. Ivlev

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia
e-mail: yuvertb@sevin.ru*

Отсчет истории изучения гекконов с их способностью бегать по вертикальным стенкам или потолку вверх ногами (как, впрочем, и отсчет истории зоологии в целом) следует начинать с «Истории животных» Аристотеля, где эта замечательная способность была не просто упомянута, а описана в контексте приспособлений к древесному образу жизни. Однако подлинная история исследований адгезии у гекконов началась с публикации в Nature в 2000 г. (Autumn et al., 2000). Там впервые было высказано предположение, что микрофибриллярные эпителиальные дериваты на лапках гекконов способны удерживать животных на наклонной поверхности посредством так называемой «сухой адгезии». «Сухой» потому, что для такой адгезии не нужны дополнительные вещества в месте контакта подошвы животного с субстратом, адгезия зависит только от межмолекулярного взаимодействия контактирующих поверхностей и от их структуры в микронном и субмикронном масштабе. Это обстоятельство вместе с довольно большой удельной адгезией (до 10 Н/см², т.е. примерно 1 кгс/см²) и, одновременно, способностью при необходимости легко отцепляться от поверхности, на которой животное крепко держалось, сделали адгезионное покрытие на пальцах гекконов перспективной моделью для создания адгезионных материалов нового типа, которым сразу нашли массу потенциальных применений в промышленности и, что немаловажно, в военном деле.

Широкий интерес к гекконоподобным микрофибриллярным адгезивам был сразу же подогрет соответствующей финансовой поддержкой. В результате за семнадцать лет число работ, так или иначе посвященных данной тематике, в десятки раз превысило число публикаций, появившихся со времен Аристотеля до начала нашего века. Эпоха «бури и на-

тиска» в этой области пришлось на 2007–2013 гг., но материалы нового типа так и не появились. Последовал резкий спад научно-исследовательской активности. Наступающее затишье дает время разобраться, что представляет собой массив данных, полученных на стыке биологии, физики и инженерии за полтора десятка лет изучения адгезии у гекконов (Autumn et al., 2014; Niewiarowski et al., 2016) и есть ли у этого изучения перспективы.

Исследования адгезии у гекконов шло и идет по нескольким направлениям.

Структура и разнообразие фибриллярных адгезивов гекконов, особенности функционирования адгезива с точки зрения всего организма, формирование адгезива в процессе онтогенеза и возникновение в процессе эволюции — все это естественным образом оказалось в фокусе биологических исследований. Адгезив гекконов сформирован массивом микрощетинков, конец которых ветвится, образуя терминальные структуры, так называемые спатулы, их число может достигать 10^9 см⁻². Микрощетинки, костяк которых составляют тяжи фибриллярных белков класса бета-кератинов, являются остатками внутриклеточного скелета отмерших периферических клеток эпидермиса животного (Alibardi et al., 2011). В то время как физико-химический состав и внутренняя структура таких щетинок изучены относительно хорошо, сколько-нибудь убедительное описание механизмов их формирования отсутствует. Между тем, есть определенные основания полагать, что механизмы развития адгезива у ящериц относительно просты как на уровне генетической регуляции этого процесса, так и в плане реализации его терминальных стадий, связанных с отмиранием клеток, когда в окончательном формировании дефинитивных «рабочих» адгезионных структур могут быть задействованы лишь относительно простые физические процессы. Эти механизмы, как показывают недавние палеонтологические находки (Daza et al., 2014), существовали уже по меньшей мере 100 млн. лет назад, и, по-видимому, достаточно универсальны, поскольку адгезионные структуры имеются у разных представителей подотряда Lacertilia (Ruibal, Ernst, 1965). Об универсальности этих механизмов также говорят факты развития у гекконов адгезионных структур не только на подошвенной поверхности лап, но и на других частях тела. Косвенным образом об этом же свидетельствует и многократное возникновение и исчезновение адгезионных структур, о котором можно судить на основе филогенетического анализа, вызвавшего недавно бурную методологическую дискуссию (Gamble et al., 2012, 2017; Harrington et al., 2017). Наконец, отсутствие сколько-нибудь серьезных различий в строении адгезионных щетинок при значительном разнообразии конфигурации скелета и кожных покровов пальцев гекконов также свидетельствует в пользу относительной простоты и универсальности морфогенетических механизмов, лежащих в основе формирования микрофибриллярных адгезивов. Расшифровка этих механизмов сулит не только решение целого ряда эволюционных проблем, связанных с

возникновением, редукцией и исчезновением адгезионных структур, но может дать импульс новым подходам к созданию искусственных геккоподобных адгезивов.

Уточнение физических причин возникновения адгезии у гекконов является вторым магистральным направлением исследований, в ходе которых наличие адгезии исключительно «сухого» типа (то есть основанной исключительно на слабых межмолекулярных взаимодействиях — силах Ван-дер-Ваальса) было сразу же поставлено под сомнение. Альтернативой силам Ван-дер-Ваальса были названы силы поверхностного натяжения, действия которых нельзя исключать не только при контакте лап животного с мокрым субстратом, но и при контактах с сухой поверхностью (Stark et al., 2012, 2013, 2015; Hsu et al., 2012; Peng et al., 2014). Конкурентами силам Ван-дер-Ваальса в обеспечении адгезии гекконов к субстрату могут оказаться и электростатические силы, проявление которых недавно было зафиксировано экспериментально (Izadi et al., 2014). Но, несмотря на различия в физической природе, величины всех этих сил примерно одинаковы. Для того, чтобы разделить две поверхности, которые такие силы удерживают вместе, нужно затратить примерно $0,05 \text{ Дж/м}^2$. Однако при отрыве подошвы геккона от субстрата необходимо затратить в 100 раз больше энергии. Дополнительные затраты необходимы либо для преодоления сил вязкости и упругости, возникающих при деформации подошвенного покрытия гекконов (Jagota, Bennison, 2002), либо для преодоления сил трения, которые могут появляться во время скольжения адгезива в процессе отрыва его от опорной поверхности (Gravish et al., 2008). Эти результаты показали важность для адгезии не только и не столько природы контактных взаимодействий, сколько структуры и физико-химических свойств всего адгезионного покрытия, а также деталей кинематики конечностей как во время контакта с опорной поверхностью, так и в процессе отрыва от нее. Вязко-упругие характеристики адгезионных щетинок и адгезионного покрова в целом оказываются ключевыми для объяснения таких его свойств, как способность к облегченному отрыву от субстрата и способность к самоочистке при контакте с запыленной поверхностью. В значительной степени эти объяснения построены на более или менее правдоподобных гипотезах о поведении микрофибрилл в процессе взаимодействия с субстратом. Настоятельной необходимостью, однако, является разработка методов непосредственного наблюдения этого взаимодействия.

Создание искусственных адгезивов, аналогичных по функциональным свойствам адгезивам гекконов, и применение этих адгезивов в технических устройствах изначально было основано на более или менее точном копировании структуры микрофибриллярного покрытия биологического происхождения и, в меньшей степени, физико-химических свойств его компонентов. Для этого были использованы разнообразные технологии и материалы. Полученные искусственные материалы по ряду показателей вполне сравнимы с их естественными прототипами и даже

превышают их. Наиболее впечатляющие результаты достигнуты по такому параметру, как максимальная величина адгезии, которая может в 10 раз превышать адгезию лап гекконов (Brodoceanu et al., 2016). Однако эти адгезивы вряд ли могут представлять интерес с практической точки зрения, прежде всего потому, что увеличение адгезии к субстрату у таких материалов неизбежно сопровождается увеличением преднагрузки, которая необходима, чтобы обеспечить контакт между субстратом и адгезивом. Безуспешными на данный момент остаются и попытки создать искусственные гекконоподобные адгезивы, устойчивость к загрязнению которых была бы сравнима с устойчивостью естественных прототипов. Отсутствие прогресса в этом направлении обусловлено отсутствием ясного понимания механизмов противопылевой устойчивости и/или самоочистки естественных адгезивов. Развитие теории, объясняющей такую устойчивость, является одним из главных, если не главным вызовом при создании искусственных адгезивов гекконоподобного типа, пригодных к практическому применению. Возможно, однако, что этот вызов можно обойти, если при создании искусственных микрофибриллярных адгезивов перейти от подхода, основанного на «моделировании структуры», к подходу, который можно назвать «моделированием процесса», то есть к моделированию ключевых механизмов развития адгезионных щетинок в клетках тканей. Это моделирование возможно как на базе естественных физико-химических систем, так и на базе собственно биологических тканей. Последний подход, как свидетельствуют, например, попытки расшифровать генетическую основу генерации естественных адгезивов у рептилий (Liu et al., 2015), рассматривается как перспективный.

Разработка технических устройств, использующих гекконоподобные адгезивы для фиксации, захвата и транспортировки различных предметов, неизбежно включает в себя выбор оптимальных соотношений между свойствами самого адгезива, размерами контактных поверхностей, на которых находится адгезив, и нагрузками, которые эти поверхности должны испытывать в процессе эксплуатации устройства. Пути такой оптимизации и ее пределы у живых организмов стали объектом анализа практически с самого начала исследования «сухих» адгезивов естественного происхождения (Arzt et al., 2003). Одним (и самым первым) из результатов такого анализа стал парадокс «сверхнадежности» адгезионного покрытия гекконов, которое способно обеспечить адгезию на порядки больше, чем, как кажется, требуется животному. Убедительного объяснения этого парадокса пока нет. Но не менее парадоксальным является и то обстоятельство, что аналогичный функциональный анализ, позволяющий в результате четко установить технические ограничения для устройств, использующих гекконоподобные адгезивы, до последнего времени отсутствовал. Отсутствием такого анализа можно отчасти объяснить легкость, с которой анонсировались проекты по практическому применению «сухих» адгезивов (Hawkes et al., 2015).

Еще один аспект создания гекконоподобных адгезивов и их практического использования полностью остался в стороне от магистральных направлений в соответствующей области НИОКР, а именно, сопряжение адгезивов естественного происхождения с техническими системами. Адгезив подошвенной поверхности лап гекконов — это мертвая структура, сохраняющая все свои свойства при отделении от поверхности животного (для самого животного эта процедура не является фатальной; снятый с поверхности животного ороговевший эпидермис вместе с адгезивом восстанавливается при очередной линьке). Полученный таким образом образец адгезива может быть использован на контактных поверхностях технических устройств при любых условиях, в которых кератиновая основа естественного адгезива сохраняет свою структурную целостность. Возможности подобного сопряжения были недавно продемонстрированы созданием микроманипулятора, способного захватывать и перемещать мелкие детали с помощью адгезионного покрытия с лап геккона-токи (Jeong et al., 2014). Но для создания таких устройств в масштабах, необходимых для практических приложений, разумеется, необходимо знать механизмы активации и внутриклеточного развития адгезионных структур.

Относительно короткая новейшая история исследований адгезии гекконов тем не менее продемонстрировала массу примеров того, как исключительно прикладные задачи открывают новые неожиданные перспективы для фундаментальных научных поисков.

Список литературы

- Alibardi L., Edward D., Patil L., Bouhenni R., Dhinojwala A., Niewiarowski P.* 2011. Histochemical and ultrastructural analyses of adhesive setae of lizards indicate that they contain lipids in addition to keratins // *Journal of Morphology*. Vol. 272. No. 6. P. 758–768.
- Arzt E., Gorb S., Spolenak R.* 2003. From micro to nano contacts in biological attachment devices // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Vol. 100. No. 19. P. 10603–10606.
- Autumn K., Liang Y.A., Hsieh S.T., Zesch W., Chan W.P., Kenny T.W., Fearing R., Full R.J.* 2000. Adhesive force of a single gecko foot-hair // *Nature*. Vol. 405. P. 681–685.
- Autumn K., Niewiarowski P.H., Puthoff J.B.* 2014. Gecko Adhesion as a Model System for Integrative Biology, Interdisciplinary Science, and Bioinspired Engineering // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. Vol. 45. P. 445–470.
- Brodoceanu D., Bauer C.T., Kroner E., Arzt E., Kraus T.* 2016. Hierarchical bioinspired adhesive surfaces – a review // *Bioinspiration & Biomimetics*. Vol. 11. No. 5: 051001. [<https://doi.org/10.1088/1748-3190/11/5/051001>].
- Daza J.D., Bauer A.M., Snively E.D.* 2014. On the Fossil Record of the Gekkota // *Anatomical Record*. Vol. 297. No. 3. P. 433–462.
- Gamble T., Greenbaum E., Jackman T.R., Russell A.P., Bauer A.M.* 2012. Repeated Origin and Loss of Adhesive Toepads in Geckos // *PLoS ONE*. Vol. 7. No. 6: e39429. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039429>].

- Gamble T., Greenbaum E., Jackman T.R., Russell A.P., Bauer A.M. 2017. Repeated evolution of digital adhesion in geckos: a reply to Harrington and Reeder // *Journal of Evolutionary Biology*. Vol. 30. P. 1429–1436.
- Gravish N., Wilkinson M., Autumn K. 2008. Frictional and elastic energy in gecko adhesive detachment // *Journal of The Royal Society Interface*. Vol. 5. No. 20. P. 339–348.
- Harrington S., Reeder T.W. 2017. Rate heterogeneity across Squamata, misleading ancestral state reconstruction and the importance of proper null model specification // *Journal of Evolutionary Biology*. Vol. 30. P. 313–325.
- Hawkes E.W., Eason E.V., Christensen D.L., Cutkosky M.R. 2015. Human climbing with efficiently scaled gecko-inspired dry adhesives // *Journal of The Royal Society Interface*. Vol. 12. No. 102: 0675. [<https://doi.org/10.1098/rsif.2014.0675>].
- Hsu P.Y., Ge L., Li X., Stark A.Y., Wesdemiotis C., Niewiarowski P.H., Dhinojwala A. 2012. Direct evidence of phospholipids in gecko footprints and spatula–substrate contact interface detected using surface-sensitive spectroscopy // *Journal of The Royal Society Interface*. Vol. 9. No. 69. P. 657–664. [<https://doi.org/10.1098/rsif.2011.0370>].
- Izadi H., Stewart K.M.E., Penlidis A. 2014. Role of contact electrification and electrostatic interactions in gecko adhesion // *Journal of The Royal Society Interface*. Vol. 11. No. 98: 20140371. [<https://doi.org/10.1098/rsif.2014.0371>].
- Jagota A., Bennison S.J. 2002. Mechanics of Adhesion Through a Fibrillar Microstructure // *Integrative and Comparative Biology*. Vol. 42. No. 6. P. 1140–1145.
- Jeong J., Kim J., Song K., Autumn K., Lee J. 2014. Geckoprinting: assembly of microelectronic devices on unconventional surfaces by transfer printing with isolated gecko setal arrays // *Journal of The Royal Society Interface*. Vol. 11. No. 99: 0627. [<https://doi.org/10.1098/rsif.2014.0627>].
- Liu Y., Zhou Q., Wang Y., Luo L., Yang J., Yang L., Liu M., Li Y., Qian T., Zheng Y., Li M., Li J., Gu Y., Han Z., Xu M., Wang Y., Zhu C., Yu B., Yang Y., Ding F., Jiang J., Yang H., Gu X. 2015. Gekko japonicus genome reveals evolution of adhesive toe pads and tail regeneration // *Nature Communications*. Vol. 6: 10033. [<https://doi.org/10.1038/ncomms10033>].
- Niewiarowski P.H., Stark A.Y., Dhinojwala A. 2016. Sticking to the story: outstanding challenges in gecko-inspired adhesives // *Journal of Experimental Biology*. Vol. 219. No. 7. P. 912–919.
- Peng Z., Wang C., Chen S. 2014. Effects of surface wettability on gecko adhesion underwater // *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*. Vol. 122. P. 662–668.
- Ruibal R., Ernst V. 1965. The structure of the digital setae of lizards // *Journal of Morphology*. Vol. 117. No. 3. P. 271–293.
- Stark A.Y., Sullivan T.W., Niewiarowski P.H. 2012. The effect of surface water and wetting on gecko adhesion // *Journal of Experimental Biology*. Vol. 215. No. 17. P. 3080–3086.
- Stark A.Y., Badge I., Wucinich N.A., Sullivan T.W., Niewiarowski P.H., Dhinojwala A. 2013. Surface wettability plays a significant role in gecko adhesion underwater // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Vol. 110. No. 16. P. 6340–6345.
- Stark A.Y., Palecek A.M., Argenbright C.W., Bernard C., Brennan A.B., Niewiarowski P.H., Dhinojwala A. 2015. Gecko Adhesion on Wet and Dry Patterned Substrates // *PLoS ONE*. Vol. 10. No. 12: e0145756. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145756>].

МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РОТОВОГО АППАРАТА И ЭКОЛОГИЯ ПТИЦ

М.В. Калякин

*Научно-исследовательский Зоологический музей, биологический
факультет Московского государственного университета имени
М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

MORPHO-FUNCTIONAL FEATURES OF JAW APPARATUS AND BIRD ECOLOGY

M.V. Kalyakin

*Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University,
Moscow, Russia
e-mail: kalyakin@zmmu.msu.ru*

Доклад, представленный, но, увы, не озвученный Феликсом Яновичем Держинским на орнитологической конференции Северной Евразии в Алматы в августе 2015 г., назывался «Морфофункциональные индикаторы как опора при составлении обновленных характеристик видов и таксонов птиц» (Держинский, 2015). Это последняя, или одна из последних его публикаций на орнитологическую тему, еще раз подчеркивающая биологическое значение данных, «зашифрованных» в строении ротового аппарата птиц. Я постараюсь высказаться на ту же тему, обратившись к нескольким другим ее аспектам и опираясь на собственные исследования экологии (в первую очередь трофики) и морфологии ротового аппарата воробьиных птиц.

Приведенные ниже краткие сентенции уже рассматривались более подробно и под несколько иным углом зрения в ряде наших публикаций; в них же обсуждается объем изученного материала и использованные методы (Держинский и др., 1992; Калякин, Держинский, 1997; Калякин, 2002, 2007, 2011; Калякин, Корзун, 2007; Kalyakin, 2015). Большинство из приводимых ниже суждений хорошо известны представителям «школы Держинского» и могут считаться до некоторой степени банальными, однако повторить их еще раз для нашего обсуждения необходимо.

Уже многократно обсуждалось и подтверждалось положение о том, что изучение функциональной морфологии ротового аппарата воробьиных птиц позволяет выявлять или в значительной степени уточнять их ключевые трофические адаптации. Так, при изучении представителей нескольких семейств певчих и кричащих воробьиных было продемонстрировано значительное разнообразие вариантов как строения, так и определяемого им функционирования ротового аппарата (челюстей, челю-

стной мускулатуры, связок, подъязычного аппарата и языка) этих в целом мелких птиц. Выявленные специфичные для изученных видов и групп видов (родов, семейств) особенности устройства и работы этого биомеханического узла не только соответствовали представлениям о трофических адаптациях этих птиц, если они были ранее хорошо изучены, но и существенно уточняли историю становления этих адаптаций. При этом очевидно, что чем больше родственных видов вовлекалось в анализ, тем выше была его разрешающая способность.

Так, изучение 16 видов бьюль-бюлей (Pycnonotidae) выявило относительно невысокий уровень разнообразия строения их ротового аппарата, обеспечивающего, помимо базальной для воробьиных птиц возможности удержания концом челюстей и последующего проглатывания с участием языка и подъязычного аппарата мелкого корма, также отрывание и проглатывание (без обработки) округлых плодиков (Калякин, 2002). Степень адаптации к поеданию прикрепленного корма различалась у представителей пяти изученных родов и коррелировала с частотой и другими особенностями потребления плодов, членистоногих и нектара. Сравнение с представителями ряда других семейств певчих воробьиных птиц (Держинский, 1997; Калякин, 2011) свидетельствует о том, что бьюль-бюли имеют относительно глубокие, исторически сложившиеся адаптации к потреблению плодов. Эти данные позволяют рассматривать особенности питания, локомоции, биотопической приуроченности, миграций и многих других особенностей биологии бьюль-бюлей на фоне прогрессивного развития адаптаций к частичной (факультативной) фруктоядности и, таким образом, оказываются важной характеристикой биологической специфики и «естественной истории» данного семейства.

Последующее изучение представителей нескольких родов тимелий Timaliidae и сурор Paradoxonidae показало, что эти птицы имеют заметно более вариабельное строение ротового аппарата. Многие тимелии также формально могут быть отнесены к факультативно-фруктоядным птицам, однако применение метода морфо-функционального анализа ротового аппарата позволяет заключить, что в данном случае адаптация к потреблению плодов возникла относительно недавно и отнюдь не у всех представителей семейства, причем ее возникновение произошло уже на фоне значительной дифференциации родов тимелий по степени и форме адаптации к потреблению животного корма (Калякин, 2007). Если некоторые роды (*Malacopteron*, *Pnoepyga*, *Minla*, в меньшей степени *Macronus* и, очевидно, ряд других), будучи строго насекомоядными птицами, обнаруживают наличие адаптаций, связанных со сбором мелких неподвижных и малоподвижных членистоногих с поверхности субстрата (растительность, грунт, камни), то некоторые более крупные виды из родов

Pomatorhinus и *Paradoxornis* sensu lato демонстрируют гипертрофию челюстной мускулатуры (рис. 1) и явные возможности к разрушению субстрата ради добычи находящегося в нем животного корма (часто это личинки и куколки насекомых). Соответственно, наши представления о специфике трофических адаптаций и об их роли в становлении и дивергенции группы, при учете явно горного (гималайского) происхождения этого богатого видами семейства позволяют совершенно по-иному, чем для бьюль-бюлей, интерпретировать роль факультативной фруктоядности в их естественной истории. Можно назвать их сезонно-фруктоядными, поскольку активная эксплуатация такого ресурса, как мякоть плодов, приурочена у них к негнездовому периоду.

Распространяя разработанный Феликсом Яновичем подход к выявлению исторически сложившихся, ключевых для конкретных систематических групп трофических адаптаций, мы существенно обогащаем наши

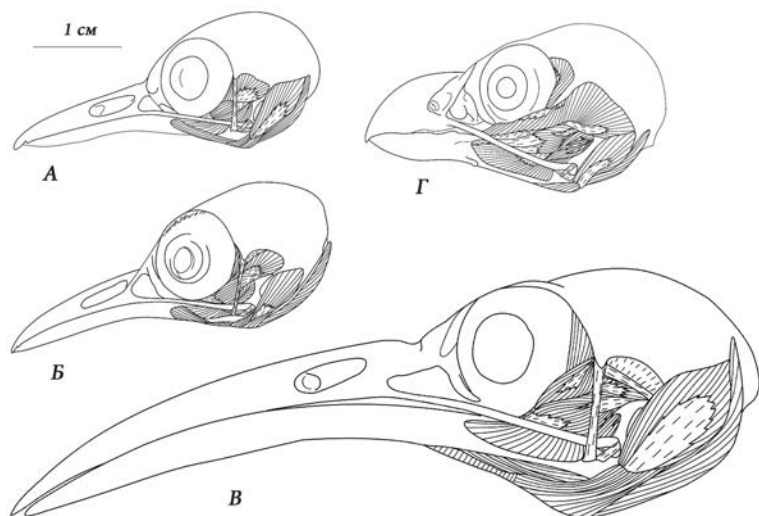


Рис. 1. Разнообразие формы черепа и поверхностных слоев челюстной мускулатуры тимелий (А–В) и сutor (Г), вид сбоку: А — *Malacopteron cinereum*, Б — *Minla strigula*, В — *Pomatorhinus hypoleucos*, Г — *Paradoxornis gularis*. А и Б — мелкие насекомоядные виды, длиноволокнистая челюстная мускулатура без признаков усиления, грацильные скелетные элементы; В и Г — крупный (В) и средних размеров (Г) насекомоядные виды с удлинненными и изогнутыми (В) и укороченными и высокими (Г) челюстями и с гипертрофированной по объему, коротковолокнистой, перистой челюстной мускулатурой.

представления об их биологической специфике. Этот подход в нашей практике оказался весьма эффективным при изучении биологии и экологии тропических лесных воробьиных птиц Юго-Восточной Азии. Состав видов, родов и семейств лесных воробьиных птиц Вьетнама, лежащего в пределах Индо-Малайской зоогеографической области, значительно отличается от такового палеарктической фауны, при этом биология большинства видов была к началу наших исследований (1989 г.) изучена очень слабо. Начав знакомство с экологией этих птиц, мы были вынуждены довольствоваться фрагментарными полевыми наблюдениями за их кормодобыванием и гнездованием, и без применения обсуждаемого здесь морфо-функционального подхода для выявления их трофических адаптаций потребовались бы десятилетия целенаправленных наблюдений. Кроме того, определившись в целом с их рационом, мы были бы лишены возможности судить об истории становления соответствующих адаптаций.

Обратившись к данному подходу при изучении трофики и в целом экологии лесных воробьиных птиц Вьетнама, мы с коллегами смогли существенно дополнить представления о биологической специфике представителей почти 20 семейств певчих (Дзержинский и др., 1992; Калякин, 2011; Kalyakin, 2015) и кричащих (Зубкова, Корзун, 2006) воробьиных птиц Юго-Восточной Азии. Теперь очевидно, что, например, питты (*Pitta*, Pittidae) представляют собой хорошо вооруженных мощной челюстной мускулатурой наземных хищников, способных к силовому разрушению добычи (крабы, наземные раковинные моллюски), к добыче мелких позвоночных и к извлечению корма из почвы (дождевые черви, личинки насекомых) (Зубкова, Корзун, 2006). У мелкой *Yuhina zantholeuca*, ранее относимой к тимелиям, а по последним данным — к виреонам Vireonidae, неожиданно обнаружили морфологические черты, явно указывающие на использование этим кронником силового раскрывания челюстей, погруженных в субстрат (гейпинга), и теперь предстоит попытаться выяснить, в каких ситуациях эта птица его применяет (Дзержинский и др., 1992; Калякин, 2011; Kalyakin, 2015).

В качестве еще одного примера можно отметить различия в глубине адаптации к добыче мелких летающих насекомых у различных мухоловок: райских мухоловок (*Terpsiphone*) и монархов (*Hypothymis azurea*) из монархид (Monarchidae), веерохвостых мухоловок (*Rhipidura*; Rhipiduridae) и настоящих мухоловок (*Niltava grandis*; Muscicapidae). Если виды из двух первых семейств демонстрируют глубокие адаптации (явно выраженный морфологический синдром; Дзержинский, 1997) к ловле мелких подвижных объектов в воздухе, сформировавшиеся на различной морфологической базе, то пока единственный изученный в этом отношении вид из числа настоящих мухоловок, упомянутый выше, заслу-

живает определения «еще не совсем мухоловка». Muscicapidae, как и дроздовых Turdidae, характеризует отсутствие выраженной специфики в строении ротового аппарата, которая указывала бы на выраженную приспособленность к ловле подвижных летающих объектов или вообще на какую-то специфику кормодобывания, кроме простого сбора относительно мелких кормовых объектов, не требующих применения какой-то специальной техники. Впрочем, объектами изучения были очень немногие виды этой обширной группы, поэтому сказанное выше пока лучше расценивать в качестве гипотезы. Симптоматично, что заметные различия в морфологии ротового аппарата выявлены и для представителей трех семейств африканских «мухоловок» (Korzoun et al., 2000).

Совершенно очевидно, что освоение такого ресурса, как летающие насекомые, происходило независимо во многих неродственных семействах. При этом особенности строения ротового аппарата сохраняют во многих случаях черты, специфичные для той или иной систематической группы, как это было выяснено Феликсом Яновичем для личинкоедов Camprephagidae и дронго Dicruridae (Держинский и др., 1992; Калякин, 2011). Более сложная ситуация выявлена при изучении ротового аппарата славковых птиц Sylviidae (Волкова, Калякин, 2014). Его детальное изучение у представителей пяти родов фауны России показало значительную редукцию и упрощение челюстной мускулатуры этих мелких птиц, ключевой трофической адаптацией которых служит сбор мелких членистоногих, не требующий ни адаптаций к охоте «влёт» с быстрым открыванием и захлопыванием челюстей, ни усилий при удержании, отрывании или разрушении добычи. В результате возникают подозрения о том, что изученные роды могут оказаться отнюдь не самыми близкими родственниками, а сходство в устройстве и работе их ротового аппарата, обеспеченное заметным упрощением его конструкции, может «маскировать» различия в строении и функционировании этого биомеханического узла, возможно, существовавшие у предковых форм.

Можно привести еще ряд примеров, свидетельствующих о том, что выявленные при детальном изучении ротового аппарата «методом Держинского» закономерности его функционирования указывают на ключевые трофические адаптации конкретных групп. Последние, в свою очередь, вносят существенный вклад в определение биологической специфики соответствующих видов, родов и семейств воробьиных птиц. Очевидно, что будучи очень «энергозатратными» и, значит, «энергозависимыми» птицами, воробьиные тратят на фуражировку значительную часть бюджета времени. В ходе кормодобывания их ротовой аппарат иногда ежеминутно воспроизводит определенные действия, видимо, оптимальным образом обеспеченные его конструкцией и, конечно же, соответству-

ющим управлением со стороны нервной системы. Мы считаем, что трофические адаптации представляют собой сложный комплекс, в котором, помимо роли «механического» обеспечения со стороны ротового аппарата, весьма важны такие биологические особенности вида, как предпочтительные формы локомоции и связь с субстратами, на которых эти локомоции реализуются, выбор кормовых биотопов и стаций (а опосредованно — также мест и сроков гнездования), участие органов чувств, прежде всего зрения, сложный комплекс поведенческих реакций, управляющих кормовым поведением, специфические формы групповой добычи корма и ряд других адаптаций.

Выявление и описание этого комплекса, по определению специфического для конкретного вида (а иногда, в силу особенностей поведения, варьирующего не только среди образующих его популяций, но и индивидуально), вносят уже очень значительный вклад в выявление и описание биологической специфики конкретного таксона — вида или группы видов того или иного ранга. Значит, мы вправе настаивать на том, что включение в описание видовой биологии отдельных видов или в обсуждение эволюционных траекторий (филогенезов) тех или иных групп ссылок на данные о специфике и истории формирования морфо-функциональных особенностей их ротового аппарата эффективно, полезно и продуктивно с точки зрения выявления их фундаментальных биологических особенностей, а также изучения экологии и эволюции. Возвращаясь к бюль-бюлям, можно вновь отметить наличие у большинства изученных в этом отношении родов различной степени адаптированности к фруктоядности на фоне базовой (очевидно, для всех певчих, а может быть и вообще всех воробьиных) адаптации к потреблению мелкого животного корма — насекомых и пауков (Калякин, 2002). А это значит, что группы строго насекомоядных бюль-бюлей должны обоснованно претендовать на звание наиболее примитивных, или лучше, более близких к анцестральному положению в данном семействе. Такие виды распространены в Африке, что позволяет нам уверенно предполагать африканское происхождение всего семейства, а с учетом данных об их систематике делать вывод о вторичном вселении на этот континент одного или немногих представителей рода *Pycnonotus*, давшего там вторичную радиацию. Напомним, что первоначальной базой для таких, казалось бы, далеких от функциональной морфологии вопросов было изучение особенностей строения ротового аппарата нескольких видов данной группы птиц.

В завершение этого краткого эссе отметим некоторую нелогичность сложившейся на сегодня ситуации. Имеется в виду не только пока очень слабое проникновение в научную литературу только что описанных идей и, как следствие, редкое обращение орнитологов, интересующихся биологией и экологией птиц, к результатам морфологов. Странно и то, что

при изучении воробьиных птиц метод морфо-функционального анализа ротового аппарата пока в большей степени применялся при исследованиях трофических адаптаций птиц Юго-Восточной Азии (Калякин, 2011), чем при исследованиях представителей отечественной фауны. Мы полагаем данными о ключевых трофических адаптациях таких экзотических для России птиц, как нектарницы Nectarinidae, цветоеды Dicaeidae, листовки Chloropseidae или иоры Aegithinidae, а также питты Pittidae и рожеклювы Eurylaimiidae. Но при этом совсем или почти совсем не имеем представления об особенностях строения и функционирования ротового аппарата у ласточек Hirundinidae, трясогузковых Motacillidae, завирушек Prunellidae, корольков Regulidae, синиц Paridae, пищух Certhiidae, поползней Sittidae, воробьев Passeridae, овсянок Emberizidae, крапивников Troglodytidae или свиристелей Bombycillidae... Относительно хорошо изученными в интересующем нас отношении могут считаться жаворонки Alaudidae, врановые Corvidae и скворцы Sturnidae (Дзержинский, 1972, 1997; Дзержинский, Есилевская, 1986; Дзержинский, Мотавадж, 1989), а также вьюрковые, строение ротового аппарата которых изучено настолько детально (Некрасов, 1978), что может быть объектом функционального анализа «методом Дзержинского». Таким образом, для исследователей, готовых овладеть методом морфо-функционального анализа ротового аппарата птиц, открывается широкое поле деятельности. Осуществление таких исследований облегчает наличие уже значительного корпуса публикаций на данную тему, в которых не только подробно разобрана их не самая простая методология, но и содержится база для сравнения ключевых трофических адаптаций пока еще не исследованных в этом отношении видов и групп видов с таковыми у детально изученных групп и видов.

Благодарности

Данная работа, как и другая деятельность автора на поприще изучения строения и функций ротового аппарата воробьиных птиц, а также связанных с ними вопросов их экологии, представляет собой одну сплошную благодарность Феликсу Яновичу Дзержинскому, а также Леониду Петровичу Корзуну, вовлекшему меня в эти исследования. Я также признателен сотруднику Зоологического музея МГУ О.В. Волцит за очень существенную помощь в обработке моих морфологических рисунков.

Список литературы

- Волкова Н.В., Калякин М.В. 2014. Строение и функциональный анализ ротового аппарата птиц семейства славковых (Sylviidae) // Зоологический журнал. Т. 93. № 10. С. 1222–1235.
- Дзержинский Ф.Я. 1972. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М. 155 с.

- Дзержинский Ф.Я. 1997. Морфология челюстного аппарата и трофические адаптации птиц (о морфологических подходах к изучению экологии птиц) // Бюллетень МОИП. Отд. биол. Т. 102. № 5. С. 5–12.
- Дзержинский Ф.Я. 2015. Морфо-функциональные индикаторы как опора при составлении обновленных характеристик видов и таксонов птиц // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии. II. Доклады. Алматы. С. 165–180.
- Дзержинский Ф.Я., Есилевская М.А. 1986. Морфо-функциональные особенности челюстного аппарата полевого жаворонка (*Alauda arvensis*) // Зоологический журнал. Т. 55. № 8. С. 1218–1227.
- Дзержинский Ф.Я., Калякин М.В., Корзун Л.П. 1992. Опыт морфофункционального скрининга при изучение трофических адаптаций птиц тропического леса // Тропцентр-91. Тезисы докладов и материалы исследований сотрудников Российско-Вьетнамского Тропического центра к первой научной конференции. Москва-Ханой-Хошимин-Нячанг. Ч. 1. С. 44–47.
- Дзержинский Ф.Я., Мотавадж А. 1989. Морфо-функциональные особенности челюстной мускулатуры некоторых вороновых птиц // Зоологический журнал. Т. 68. № 5. С. 105–114.
- Зубкова Е.Н., Корзун Л.П. 2006. Морфофункциональные особенности ротового аппарата азиатских примитивных воробьиных птиц (Eurylaimidae и Pittidae) // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии. Труды XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Ставрополь: изд-во СГУ. С. 648–669.
- Калякин М.В. 2002. Трофические адаптации и экология бюль-бюлей (Rusnonotidae, Aves) фауны Вьетнама // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 44. М. 256 с.
- Калякин М.В. 2007. О ключевой трофической адаптации птиц семейства Тимелиевых (Timaliidae; Passeriformes; Aves) // Доклады Российской Академии наук. Т. 417. Вып. 5. С. 617–620.
- Калякин М.В. 2011. Морфо-функциональные особенности ротового аппарата певчих воробьинообразных птиц (Passeriformes) // Зоологический журнал. Т. 90. № 7. С. 811–834.
- Калякин М.В., Дзержинский Ф.Я. 1997. Некоторые аспекты трофических адаптаций бюльбюлей (Passeriformes, Rusnonotidae) в свете функциональной морфологии челюстного аппарата // Зоологический журнал. Т. 76. № 7. С. 836–844.
- Калякин М.В., Корзун Л.П. 2007. О специфике трофической адаптации белошейной веерохвостой мухловки *Rhipidura albicollis* (Rhipiduridae; Passeriformes, Aves) // Бюллетень МОИП. Отд. биол. Т. 112. № 5. С. 9–15.
- Некрасов Б.В. 1978. Морфобиологические особенности челюстного аппарата вьюрковых (Fringillidae), связанные с зерноядностью // Систематика, морфология и биология птиц. Тр. ЗИН АН СССР. Т. 58. Л.: Наука. С. 35–170.
- Kalyakin M.V. 2015. Morpho-functional analysis of the jaw apparatus of Vietnamese Passerine birds (Passeriformes): Inferences on their trophic adaptations, ecology, and systematic position // Journal of Ornithology. Supplement 1. P. 307–315. DOI: 10.1007/s10336-015-1246-x.
- Korzun L.P., Erard Ch., Gasc J.P. 2000. Analyse morphofonctionnelle et adaptations trophiques: le cas de l'appareil du bec des gobe-mouches de l'ancien monde // Comptes rendus de l'Academie des sciences. Serie III, Sciences de la vie. Vol. 323. No. 10. P. 867–876.

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ОСЕВОГО СКЕЛЕТА КОСТИСТЫХ РЫБ В УСЛОВИЯХ ГИПО- И ГИПЕРТИРЕОИДИЗМА

Д.В. Капитанова^{1,2}, Ф.Н. Шкиль^{1,2}

¹ Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва, Россия; ² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

PHENOTYPIC PLASTICITY OF TELEOST AXIAL SKELETON UNDER HYPO- AND HYPERTHYROID CONDITIONS

D.V. Kapitanova^{1,2}, F.N. Shkil^{1,2}

*¹ Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia; ² Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
e-mail: darya-kapitanova@yandex.ru*

Рыбы являются самой разнообразной группой среди позвоночных животных, насчитывающей более 28 000 видов (Nelson, 2006). Скелетные структуры и их комплексы у костистых рыб характеризуются большим морфологическим разнообразием. Число, форма, пропорции, локализация и наличие/отсутствие тех или иных скелетных структур — признаки, традиционно используемые в систематике и филогении рыб (Fink, Fink, 1981; Nelson, 2006).

В осевом скелете костистых рыб значительным фенотипическим разнообразием обладает сложная морфофункциональная структура — каудальный комплекс. В крупной группе пресноводных рыб Otophysi, к которым относятся карпообразные Cypriniformes, сомообразные Siluriformes, харацинообразные Characiformes и гимнотообразные Gymnotiformes, элементы первых четырех позвонков абдоминального отдела позвоночника сформировали уникальное новообразование со специфической функцией передачи и усиления звуковых колебаний от плавательного пузыря к внутреннему уху — Веберов аппарат, также демонстрирующий множество вариантов морфологии. Несмотря на большое количество исследований, посвященных строению, развитию, гомологиям и эволюции этих структур, вопрос о путях и механизмах эволюционных преобразований однотипных сериальных элементов осевого скелета рыб в такие сложные многокомпонентные функциональные системы остается открытым.

С разработкой междисциплинарного подхода эволюционной биологии развития (Evo-Devo) связано представление о ключевой роли онтогенетических изменений в формировании фенотипического разнообразия (Hall, 2003). Благодаря явлению фенотипической пластичности, т.е. способности к формированию различных фенотипов на базе одного генотипа в зависимости от внешних и внутренних условий, в которых развивается организм (West-Eberhard, 2003), изменчивость различных параметров онтогенеза в определенном диапазоне предоставляет обильный материал для естественного отбора, формируя существующее биологическое разнообразие.

Для оценки роли онтогенетических изменений в формировании морфологического разнообразия двух комплексов осевого скелета костистых рыб были проведены эксперименты по изучению влияния искусственно вызванных отклонений от нормального развития на ранних стадиях на дефинитивную морфологию каудального комплекса и Веберова аппарата модельного вида биологии развития — *Danio rerio* (Cyprinidae, Teleostei). Онтогенетические изменения были индуцированы различными уровнями тиреоидных гормонов — основных регуляторов онтогенеза низших позвоночных. Известно, что гипотиреоз замедляет, а гипертиреоз ускоряет многие онтогенетические процессы. Даже незначительные отклонения от предкового паттерна регуляции онтогенеза могут приводить к кардинальным скоординированным изменениям морфологии, физиологии и поведения потомков.

Результаты экспериментов показали значительное увеличение морфологического разнообразия изучаемых структур личинок, выращенных в условиях гипер- и гипотиреоза. В нормальных условиях внутривидовая изменчивость практически всех элементов позвоночника *D. rerio* крайне мала. В условиях гипо- и гипертиреоза количество вариантов строения некоторых элементов Веберова аппарата и каудального комплекса может превосходить существующее морфологическое разнообразие в группе отрядов Otophysi. Ярким примером такого элемента может служить одна из косточек Веберова аппарата — *intercalarium*, видоизмененная невральная дуга второго позвонка. В норме у карповых, включая *D. rerio*, *intercalarium* состоит из трех хорошо развитых отростков. У ископаемых Otophysi (например, *Chanoides macropoma*) отростки значительно гипертрофированы (Gayet, 1986), а у современных рыб этой группы наблюдается эволюционная тенденция к редукции *intercalarium*, вплоть до полной утраты у некоторых сомов (Fink, Fink, 1981). *D. rerio*, выращенные в различных гормональных режимах, продемонстрировали все возможные варианты развития *intercalarium* — от гипертрофии всех отростков до его полного отсутствия.

Также в ходе экспериментов были выявлены существенные различия в фенотипической пластичности отдельных элементов. В частности, такие элементы, как scaphium и боковые отростки второго позвонка в составе Веберова аппарата, а также паргипуралия и первые гипуралии каудального комплекса практически не изменялись под действием гипо- и гипертиреозидизма. Другие, например, intercalarium, tripus и claustrum Веберова аппарата, эпуралия, последняя гипуралия и терминальные центры каудального комплекса демонстрировали различные варианты строения, нетипичные для вида, но встречающиеся в других таксонах костистых рыб, причем доля рыб с нехарактерными для вида признаками в выборках также варьировала от нескольких процентов до почти стопроцентного проявления.

Помимо преобразований существующих элементов, изменения хода онтогенеза в экспериментах вызывали появление экспериментальных атавизмов — элементов, утраченных в ходе эволюции, но появляющихся снова в определенных условиях и способных послужить материалом для новых структур. Примерами таких атавизмов являются супрадорзалии на невральных дугах пятого позвонка и четвертая супраневрاليا, утраченные в группе *Otophysi* (Hoffmann, Britz, 2006) и с высокой частотой встречающиеся в выборках гипотиреозидных *D. rerio* (98 и 26%, соответственно).

Предварительные данные по влиянию различных гормональных режимов на развитие каудального комплекса сомов *Clarias gariepinus* (Clariidae, Siluriformes) выявили большое число различных вариантов слияния гипуралий между собой, что практически не встречалось в экспериментах с *D. rerio*. Примечательно, что в отряде сомообразных различные комбинации слияния гипуралий являются характерным признаком разных таксонов (Arratia, 1983), тогда как в отряде карпообразных такие слияния не встречаются. На данном примере можно видеть, как существующие потенциалы определенных геномов, раскрываемые в ходе экспериментов, реализовывались в ходе эволюции различных систематических групп.

Таким образом, эксперименты показали, что онтогенетические изменения могут способствовать существенному расширению рамок фенотипической пластичности организма, и на основании одного и того же генома изменения регуляции онтогенеза могут приводить к созданию обширного ряда фенотипов.

Список литературы

- Arratia G. 1983. The caudal skeleton of ostariophysan fishes (Teleostei): intraspecific variation in Trichomycteridae (Siluriformes) // Journal of Morphology. Vol. 177. No. 2. P. 213–229.

- Fink S.V., Fink W.L.* 1981. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei) // Zoological Journal of the Linnean Society. Vol. 72. No. 4. P. 297–353.
- Gayet M.* 1986. About ostariophysan fishes: a reply to S.V. Fink, P.H. Greenwood, and W.L. Fink's criticism // Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle Paris. Section C. Vol. 8. P. 393–409.
- Hall B.K.* 2003. Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms // The International Journal of Developmental Biology. Vol. 47. No. 7–8. P. 491–495.
- Hoffmann M., Britz R.* 2006. Ontogeny and homology of the neural complex of otophysan Ostariophysi // Zoological Journal of the Linnean Society. Vol. 147. No. 3. P. 301–330.
- Nelson J.S.* 2006. Fishes of the World. 4th Edition. New Jersey: John Wiley & Sons Inc. 601 p.
- West-Eberhard M.J.* 2003. Developmental plasticity and evolution. Oxford: Oxford University Press. 794 p.

СОЗРЕВАНИЕ НЕЙРОНОВ WULST И АКТИВАЦИЯ ВЫСШИХ ЗРИТЕЛЬНЫХ ЦЕНТРОВ У ПТЕНЦОВ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ ПРИ ПИЩЕВОМ ПОВЕДЕНИИ

**Е.В. Корнеева¹, А.А. Тиунова², Л.И. Александров¹,
Т.Б. Голубева³**

¹ Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва, Россия; ² Научно-исследовательский институт нормальной физиологии им. П.К. Анохина, Москва, Россия; ³ Кафедра зоологии позвоночных, Биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

MORPHOGENESIS OF WULST NEURONS AND ACTIVATION OF VISUAL TELEENCEPHALIC CENTERS IN PIED FLYCATCHER NESTLINGS DURING FEEDING BEHAVIOR

**E.V. Korneeva¹, A.A. Tiunova², L.I. Aleksandrov¹,
T.B. Golubeva³**

*¹ Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Moscow, Russia; ² P.K. Anokhin Institute of Normal Physiology, Moscow, Russia;
³ Department of Vertebrate Zoology, Biological Faculty, Lomonosov
Moscow State University, Moscow, Russia
e-mail: eko.ihna@mail.ru*

Зрительная система птиц имеет две основные восходящие зрительные проекции — тектофугальную и таламофугальную. Большая часть ганглиозных клеток сетчатки проецируется в оптический тектум, который, в свою очередь, проецируется в круглое ядро таламуса, афференты которого идут в *Entopallium* (Karten, Hodos, 1970). Это тектофугальная зрительная проекция, в процессе онтогенетического развития она формируется первой. У птиц с латеральным расположением глаз и развитым бинокулярным зрением, таких как мухоловка-пеструшка, в дорзолатеральный таламус проецируется только темпоральная область сетчатки (Bravo, Pettigrew, 1981; Inzunza et al., 1991), откуда афференты следуют в интерстициальную часть апикального гиперпаллиума области Wulst (Bagnoli, Burkhalter, 1983). Пищедобывательное поведение птиц, охотящихся на активно перемещающуюся добычу, требует большой точности зрительной локации и основано на активности таламофугальной зрительной системы (Martin, Katzir, 1999). Таламофугальный путь обес-

печивает пространственную ориентацию, контроль движений и бинокулярное зрение, в то время как тектофугальный путь вовлечен в панорамное зрение, ответственен за многие формы зрительного поведения, связанные с определением уровня яркости, цвета, различения формы, простыми и сложными движениями (Wylie et al., 2015).

Задача нашей работы состояла в определении состава нейронов и их структурных характеристик, необходимых для полноценного включения Wulst в пищевое поведение птенцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*). Мы также хотели определить, какие структуры высших отделов зрительной системы включены в пищевое поведение на разных стадиях созревания зрения. Для этого мы проследили динамику нейрогенеза Wulst, начиная с самых ранних стадий «дозрительного» периода. У птенцов на разных стадиях развития зрительного анализатора проводили морфометрическое исследование импрегнированных по Гольджи нейронов и соотносили данные с последовательностью формирования у них зрительно направляемого пищевого поведения. Измеряли площадь профильного поля сомы, разветвленность клетки (общее количество свободных окончаний дендритов). Для определения времени включения Wulst и *Entopallium* в пищевое поведение было проведено картирование активности нейронов этих двух высших зрительных центров при реализации пищевого поведения методом иммуногистохимической детекции белка c-Fos у птенцов мухоловки-пеструшки в возрасте 6 и 12 суток. Немедленные ранние гены, такие как c-Fos, экспрессируются в клетках мозга животных в течение нескольких минут после воздействия при обучении, сенсорной стимуляции или при изменениях окружающей среды. После чего кодируемые этими генами транскрипционные факторы изменяют экспрессию поздних генов, вызывая изменения программ деятельности клетки в ходе клеточного цикла и дифференцировки. Детекция c-Fos использовалась во многих работах как метод выявления нервных субстратов различных форм поведения в мозге птиц (Kingsbury et al., 2015; Mayer et al., 2016).

Известно, что зрение у птенцов мухоловки-пеструшки начинает развиваться на 5–6-е сутки после вылупления (Хаяутин, Дмитриева, 1991; Хохлова и др., 2000). Было показано, что до начала функционирования зрения у птенцов в возрасте 1 суток нервные клетки, составляющие Wulst, имеют крайне незрелую структуру, типичную для юных нейронов. Тела клеток были неправильной формы, их размеры значительно варьировали (от 100 до 300 мкм²). Для их дендритов были характерны выраженные признаки незрелости: большое количество варикозностей, почек и конусов роста, различных выростов и филоподий. Особенно заметны эти признаки были у клеток с крупной сомой. У таких клеток утолщенные первичные дендриты часто оканчивались еще более утолщенными булавовидными

почками роста, от которых отходило большое количество тонких, нитевидных, растущих дендритов. Кроме того, многие дендриты отличались резкими изменениями толщины и изгибами на 90 и более градусов. Следует отметить также и то, что у большинства клеток была заметна неодинаковая степень развития разных ветвей дендритов, от начального выбухания до достаточно оформленной ветвящейся дендритной ветви.

При появлении у птенцов на 5–6-е сутки диффузной светочувствительности проявление у них пищевого поведения вызывается кратковременным затемнением, которое возникает, когда взрослая птица пролетает сквозь леток. Изучение срезов мозга птенцов в возрасте 6 суток показало, что помимо недифференцированных нейронов были обнаружены густоветвистые прошипиковые звездчатые нейроны, которые были определены как афферентные нейроны. Для них были характерны тела полигональной формы из-за большого количества густоветвистых дендритов со специфическими неровными контурами (т.е. варикозностями, почками и конусами роста), с большим числом филоподий, часто с утолщенными первичными сегментами. На дендритах встречались шипикоподобные образования, напоминающие шипики без головки (прошипики), однако типичных зрелых шипиков обнаружить не удалось.

У птенцов в возрасте более 8 суток начинается формирование предметного зрения. Пищевое поведение в это время продолжает вызывать перепад освещенности, но движущийся силуэт птицы или его имитация поддерживает и направляет пищевые реакции. Изучение срезов Wulst у птенцов в возрасте 10 суток показало, что общая масса нейронов более продвинута в своем развитии и разнообразна по сравнению с предыдущим возрастом. Большинство клеток обладало достаточно развитым дендритным деревом, позволяющим выделить по особенностям его строения характерные группы клеток. На основании этих особенностей, а также наличия или отсутствия шипиков нам удалось выделить три вида клеток. Шипиковые звездчатые нейроны были отнесены нами к проекционным клеткам. Бесшипиковые мелкие звездчатоподобные нейроны и бесшипиковые ретикулоподобные нейроны были отнесены к интернейронам.

Шипиковые звездчатые нейроны встречались в изучаемом материале наиболее часто (около 70% изученных клеток). Клетки имели довольно крупную сому (209 мкм²) более округлой формы, по сравнению с сомой соответствующих клеток у 6-суточных птенцов. Как и в предыдущем возрасте, от тела более или менее равномерно отходило большое количество длинных (максимальный радиус дендритного поля — 154 мкм) густоветвистых дендритов. Разветвленность дендритов, вычисляемая как отношение числа свободных концов к числу первичных ден-

дритов — 4,1; разветвленность клетки (произведение разветвленности дендритов на число первичных дендритов) — 29,5. Дендриты звездчатых нейронов, иногда несколько извитые, имели более ровные контуры благодаря меньшему числу выростов, варикозностей и почек роста. Дендриты были неравномерно покрыты шипиками, и густота их на разных дендритах была различна. Помимо звездчатых клеток, выделяющихся как вид уже у 6-суточных птенцов, в 10-суточном возрасте появляются два других оформившихся вида нейронов.

Бесшипиковые мелкие звездчатоподобные нейроны также относились к густоветвистым клеткам. В изучаемом материале они встречались сравнительно редко (10%). Небольшие тела клеток (108 мкм^2) этого вида были округлой формы с большим числом тонких, часто извитых и довольно коротких дендритов (максимальный радиус — 91 мкм), причем их разветвленность (3,0) была лишь незначительно меньше по сравнению с шипиковыми клетками птенцов того же возраста. Общая же разветвленность клетки (15,9) была почти в 2 раза ниже по сравнению с теми же клетками.

Бесшипиковые ретикулоподобные нейроны можно было отнести к редковетвистым клеткам. Доля этих нейронов среди импрегнированных клеток была очень незначительна. Всего удалось зарисовать только 5 ретикулоподобных нейронов. Клетки имели средних размеров сомю (135 мкм^2), причем ее формы были разнообразными: округлая, треугольная, серповидная, веретенообразная. Дендриты ретикулоподобных клеток были лучистыми, редковетвящимися, равномерно истончающимися по ходу, шипиков не имели или имели небольшое их количество. Ретикулоподобные нейроны имели наименьшие показатели разветвленности дендритов (2,3) и клетки (11,0) по сравнению с другими видами клеток описываемого возраста.

Птенцы в возрасте 13 суток имеют достаточно зрелое предметное зрение. Птенцы уже запечатлели образ родителей, и пищевое поведение в норме вызывают только прилетевшие взрослые птицы. Исследование срезов Wulst 13-суточных птенцов выявило зрелую, характерную структуру всех импрегнированных клеток. Было выделено 5 видов нейронов, различающихся размерами, способом ветвления дендритов и наличием или отсутствием шипиков. Два вида имели на дендритах значительное количество шипиков и сходство в способе ветвления их дендритов и общем виде клеток. Эти клетки были названы густошипиковыми и среднешипиковыми звездчатыми нейронами и определены как проекционные нейроны. Три другие вида были бесшипиковыми или малошипиковыми: мелкие звездчатоподобные, ретикулоподобные и древовидные нейроны. Эти три вида были определены как интернейроны.

Густошиповые звездчатые нейроны, большие мультиполярные густоветвистые клетки, имели крупные тела округлой формы (257 мкм^2), от которых радиально отходило большое количество длинных (максимальный радиус дендритного поля — 187 мкм), густоветвистых (разветвленность дендритов — $3,9$, разветвленность клетки — $35,6$), извитых дендритов. Дендриты не обнаруживали признаков незрелости (варикозности, почки роста, филоподии и т.п.) и были покрыты большим числом шипиков.

Среднешиповые звездчатые нейроны, небольшие густоветвистые клетки с округлыми телами (141 мкм^2), имели значительно более короткие, по сравнению с густошиповыми клетками, дендриты (максимальный радиус дендритного поля — 122 мкм) с менее густо расположенными на них шипиками. Разветвленность дендритов ($3,1$) незначительно отличалась от соответствующих показателей звездчатых густошиповых нейронов, в то время как общая разветвленность клетки была почти в 2 раза ниже ($17,9$).

Бесшиповые мелкие звездчатоподобные нейроны встречались у птенцов в 13 суток значительно чаще, чем у птенцов в 10 суток (в Wulst 13-суточных птенцов эти клетки составляли приблизительно $1/4$ часть выделяемых клеток). Эти клетки, по сравнению с такими же клетками у птенцов предыдущего возраста, имели более крупные размеры (площадь профильного поля сомы — 128 мкм^2 ; максимальный радиус дендритного поля — 113 мкм). Их дендриты обладали более ровными, гладкими контурами. Шипики, если и встречались на дендритах таких клеток, были единичны.

Бесшиповые ретикулоподобные нейроны, как и в 10 суток, встречались крайне редко. Тела клеток, так же как и в предыдущем возрасте, имели разнообразные формы. По размеру сомы эти клетки практически не отличались от бесшиповых мелких звездчатоподобных и среднешиповых звездчатых нейронов (131 мкм^2), а по длине дендритов были несколько крупнее их (максимальный радиус дендритного поля — 142 мкм). Как и в предыдущем возрасте, бесшиповые ретикулоподобные нейроны имели наиболее редковетвистую дендритную систему, что количественно отражалось в невысоких показателях разветвленности дендритов ($2,0$) и, особенно, разветвленности клетки ($8,0$).

Бесшиповые древовидные нейроны можно было отнести к редкодендритным густоветвистым клеткам. По размеру сомы эти клетки занимали промежуточное положение между крупными густошиповыми звездчатыми и значительно более мелкими клетками, принадлежащими к другим описанным видам (площадь профильного поля сомы — 166 мкм^2). От сомы вытянутой формы отходило 3–5 очень длинных, тон-

ких, сильно извитых густоветвистых дендритов. Показатели максимального радиуса дендритного поля (177 мкм) и разветвленности дендритов (4,0) у бесшиповых древовидных клеток незначительно отличались от соответствующих показателей густошиповых звездчатых клеток, в то время как разветвленность клетки (18,9) лишь немногим превышала разветвленность среднешиповых звездчатых и бесшиповых мелких звездчатоподобных нейронов. Полученные данные свидетельствуют о том, что формирование предметного зрения и включение его в сенсорное обеспечение пищевого поведения коррелирует с появлением в Wulst вставочных бесшиповых нейронов.

Методом иммуногистохимической детекции белка c-Fos на серийных фронтальных срезах мозга картировали активацию высших зрительных центров при зрительно-направляемом пищевом поведении птенцов. У птенцов в возрасте 6 суток пищевое поведение вызывали кратковременными перепадами освещенности, в возрасте 12 суток – движущимся оформленным зрительным стимулом (имитацией клюва прилетевшей с кормом взрослой птицы). Количественный анализ содержания белка c-Fos проводили в высших представительствах таламофугальной (область Wulst) и тектофугальной (*Entopallium*) зрительных проекций. Исследования показали, что у птенцов в возрасте 6 суток в области Wulst вызванная пищевым поведением индукция c-Fos не выявляется. Индукция c-Fos была обнаружена только в вентральной области *Entopallium*, нейроны которой, согласно данным литературы, чувствительны к изменению освещенности.

Иммуногистохимическое картирование зрительных структур 12-суточных птенцов выявило значимое увеличение индукции c-Fos только в высшем представительстве таламофугальной зрительной проекции — области Wulst. В высшем представительстве тектофугальной системы — *Entopallium* и окружающих его областях c-Fos-позитивные нейроны обнаружены не были.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что изменение освещенности начинает вызывать пищевое поведение после появления в Wulst в достаточно оформленном виде проекционных звездчатых нейронов. Однако данные анализа иммуногистохимической детекции белка c-Fos свидетельствуют о том, что эти нейроны в 6-суточном возрасте птенцов еще не могут полноценно интегрироваться в пищевую функциональную систему. На стадии диффузной фоточувствительности наиболее полноценно в пищевое поведение включены нейроны высшего представительства тектофугальной системы *Entopallium*. Полноценное включение Wulst в пищевое поведение становится возможным после дифференцировки в этой области вставочных интернейронов. Именно после их появления

при зрительно направляемом пищевом поведении в Wulst происходит экспрессия раннего гена c-Fos, что свидетельствует о том, что при реализации зрительно-направляемого поведения в это время в Wulst запускаются пластические перестройки нейронов, что, в свою очередь, говорит о возможности зрительного обучения.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 17-06-00404).

Список литературы

- Хаютин С.Н., Дмитриева Л.П. 1991. Организация раннего видоспецифического поведения. М.: Наука. 229 с.
- Хохлова Т.В., Зуева Л.В., Голубева Т.Б. 2000. Стадии развития фоторецепторов сетчатки в постнатальном онтогенезе мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 36. № 4. С. 356–363.
- Bagnoli P., Burkhalter A. 1983. Organization of the afferent projections to the Wulst in the pigeon // Journal of Comparative Neurology. Vol. 214. No. 1. P. 103–113.
- Bravo H., Pettigrew J.D. 1981. The distribution of neurons projecting from the retina and visual cortex to the thalamus and tectum opticum of the barn owl, *Tyto alba*, and the burrowing owl, *Speotyto cunicularia* // Journal of Comparative Neurology. Vol. 199. No. 3. P. 419–441.
- Inzunza O., Bravo H., Smith R.L., Angel M. 1991. Topography and morphology of retinal ganglion cells in Falconiforms: a study on predatory and carrion-eating birds // Anatomical Record. Vol. 229. No. 2. P. 271–277.
- Karten H.J., Hodos W. 1970. Telencephalic projections of the nucleus rotundus in the pigeon (*Columba livia*) // Journal of Comparative Neurology. Vol. 140. No. 1. P. 35–52.
- Kingsbury M.A., Jan N., Klatt J.D., Goodson J.L. 2015. Nesting behavior is associated with VIP expression and VIP-Fos colocalization in a network-wide manner // Hormones and Behavior. Vol. 69. P. 68–81.
- Martin G.R., Katzir G. 1999. Visual fields in short-toed eagles, *Circaetus gallicus* (Accipitridae), and the function of binocularity in birds // Brain, Behavior and Evolution. Vol. 53. No. 2. P. 55–66.
- Mayer U., Rosa-Salva O., Lorenzi E., Vallortigara G. 2016. Social predisposition dependent neuronal activity in the intermediate medial mesopallium of domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*) // Behavioural Brain Research. Vol. 310. P. 93–102.
- Wylie D. R., Gutiérrez-Ibáñez C., Iwaniuk A.N. 2015. Integrating brain, behavior, and phylogeny to understand the evolution of sensory systems in birds // Frontiers in Neuroscience. Vol. 9: 281. [<https://doi.org/10.3389/fnins.2015.00281>].

**ОСОБЕННОСТИ ПОСТКРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА
КРУПНЫХ КРЕОДОНТОВ (CREODONTA,
MAMMALIA) И ИХ МЕСТО
В БИОТАХ ПАЛЕОГЕНА**

А.В. Лавров¹, А.Н. Власенко²

¹ Палентологический институт им. Борисяка, Москва, Россия;

² Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии имени К.И. Скрябина, Москва, Россия

**PECULIARITIES OF POSTCRANIAL SKELETON
IN LARGE CREODONTS (CREODONTA,
MAMMALIA) AND THEIR PLACE
IN PALEOGENE BIOTAS**

A.V. Lavrov¹, A.N. Vlasenko²

¹ Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia; ² K.I. Skryabin Moscow State Academy of Veterinary
Medicine and Biotechnology, Moscow, Russia

e-mail: lavrov_av@inbox.ru

Креодонты — отряд ископаемых хищных млекопитающих, которые считаются сестринской группой к отряду Carnivora. Они обитали в Старом Свете и Северной Америке на протяжении почти всего палеогена: с середины палеоцена до начала миоцена. Многочисленной и морфологически хорошо обособленной группой были гиенодонты (Hyaenodontidae), в которую входили животные как с грацильным, так и с массивным телом, размером от куницы до льва. Они появились в конце среднего эоцена и включали три рода. Род *Neohyaenodon* объединял 6 наиболее крупных и массивно сложенных видов. Проведен анализ полного скелета крупного азиатского представителя *Neohyaenodon* sp. (коллекция ПИН РАН № 3110/578), сопоставимого по размерам с американским *N. megaloides*. В строении скелета всех *Neohyaenodon* обращают на себя внимание непропорционально крупная голова, длинные конечности и относительно короткое туловище.

Особенностью передней конечности является увеличенная ротационная и аддуктивно-абдукционная подвижность в плечевом суставе. Расстояние между большим и малым буграми проксимального эпифиза плечевой кости намного шире, чем у современных хищников, близких по размерному классу. Это позволяет производить значительный поворот плеча в суставе без риска ущемления проксимального сухожилия бицепса (m. biceps brachii). Малый радиус кривизны каудального края сустав-

ной поверхности проксимального эпифиза у *Neohyaenodon* обеспечивает возможность значительной ротации и отведения плечевой кости при полной флексии. При полной флексии и пронации угол отведения плечевой кости от парасагиттальной плоскости может достигать 60° (у волка и гепарда подвижность в плечевом суставе составляет 25–35°, у снежного барса и леопарда она увеличена до 52°). Ротация проксимального луче-локтевого сустава у *Neohyaenodon* намного меньше, чем у кошачьих, волка и медведей. Она составляет всего 10° (как у полосатой гиены).

Лопатка *Neohyaenodon* имеет очень мощную шейку, что свидетельствует о больших нагрузках на переднюю конечность в позиции флексии плечевого сустава. При этом контуры лопатки мало отличаются от контуров лопатки волка и не похожи на контуры лопатки полуводных выдры и калана. Площадь зубчатой шероховатости на медиальной поверхности лопатки для крепления *m. serratus ventralis* слишком мала для курсориального животного. При этом следует учесть огромные размеры головы неогиенодона и, как следствие, функциональную обремененность плечевого пояса.

Функции голеностопного сустава *Neohyaenodon* определены по строению комплекса ладьевидной, пяточной и таранной костей. Особенности медиодистальной поверхности тела астрагала указывают на увеличенную подвижность в суставе между таранной и ладьевидной костями по сравнению с современными псовыми (волк *Canis lupus*). Неглубокий желоб блока астрагала позволяет предположить возможность ротации в голеностопном суставе. Направление оси проксимального блока таранной кости не совпадает с направлением оси пяточного бугра, что свидетельствует об аддукции и пронации стопы при экстензии в голеностопном суставе. Для предотвращения избыточной ротации и вывиха есть ограничители (выступы) на проксимальном окончании блока астрагала. Кроме того, имеется увеличенная фасетка на малой берцовой кости для контакта с поверхностью таранной кости. Увеличена флексорно-экстензорная подвижность между таранной и пяточной костями по сравнению с современными *Canidae*, что не только указывает на необходимость демпфирования пропульсивных нагрузок, но и свидетельствует об отсутствии адаптации к продолжительному бегу. Пяточный бугор длиннее, чем у волка равного размера, что говорит о мощи пропульсивного толчка и хорошо соотносится с большой силой разгибателя коленного сустава (*m. rectus femoris*), а соответственно, и разгибателей заднебедренной группы. Строение задней конечности *Neohyaenodon* адаптировано к мощному толчку и непродолжительному бегу, что свидетельствует об охоте из засады.

В целом можно заключить, что *Neohyaenodon* был адаптирован к жизни в густых тростниковых зарослях, вблизи воды, в зарослях гале-

рейных лесов. Жизнь в густых зарослях или охотой из воды может объясняться его особый тип бинокулярного зрения, подобного бинокулярному зрению моржа (Савельев, Лавров, 2001). Учитывая ряд морфологических особенностей, можно предположить, что *Neohyaenodon* был тесно связан с влажными приречными биотопами и, возможно, вел полуводный образ жизни, занимая экологическую нишу, близкую, как ни странно, к нише современных крокодилов. *Protohyaenodon*, по сравнению с *Neohyaenodon*, имеет большую степень курсориальной специализации. Об этом свидетельствуют строение его тазовой конечности, голеностопного сустава (*Protohyaenodon pervagus*) и общее сложение пропорционально развитого скелета с легким черепом (*P. mustelinus*).

Среди крупных креодонтов есть три рода, для которых известны части скелета, ассоциированные с краниальным материалом: *Apterodon*, *Megistotherium* и *Kerberos*. Недавно в Египте был обнаружен неполный скелет *Apterodon*, строение которого (короткие конечности, морфология суставов таранной и пяточной костей) указывает на адаптации к полуводному образу жизни, т.е. это животное было аналогом крупной выдры. Самый крупный креодонт *Megistotherium* (его череп почти равен по размеру черепу *Andrewsarchus*, *Meshonychia*) имеет непропорционально малые таранную кость, метаподии и плечевую кость (Savage, 1973). Строение таранной кости также указывает на то, что степень его курсориальной специализации была еще меньшей, чем у *Neohyaenodon*. *Kerberos langebadreae* из среднего эоцена Франции (MP16, Бартон) имеет уплощенное по дорсовентральной оси тело пяточной кости (она сильнее уплощена, чем пяточная кость Phocidae), слабовыпуклую катушку таранной кости, мелкий и широкий желобок. Примечателен большой угол между осью катушки таранной кости и ее головкой. Он составляет 45° против 25° у *Neohyaenodon* и 13° у волка. Такой большой угол говорит о значительном латеральном развороте автоподия от сагиттальной оси тела, что не характерно для наземных хищников. Эти анатомические особенности при больших размерах и массе тела животного в 140 кг (Sole et al., 2015) делали его малоподвижным, что исключало его обитание в биотопах открытого типа, где ему было бы трудно добывать пищу.

Особый интерес представляет род *Teratodon*. *T. spekei* в строении премоляров проявляет сходство с современным каланом (*Enhydra lutris*). Вид *T. enigmae* в строении P2–P4 также имеет сильное сходство с ископаемыми сиреновыми (*Pezosiren portelli* и *Prorastomus sirenoides*). Строение зубов *Teratodon* указывает на тип питания, связанный с водными биотопами.

Таким образом, можно заключить, что значительная часть разнообразия крупных креодонтов (*Megistotherium*, *Neohyaenodon*, *Apterodon*,

Kerberos, *Teratodon*) были привязаны к влажным биотопам в долинах рек, включая заросли тугайного типа. *Apterodon*, *Teratodon* и, возможно, *Kerberos* вели полуводный образ жизни, подобно современным выдрам и каланам. В отличие от креодонтов, многочисленные представители *Nimravidae* (*Nimravus*, *Drepanodon*, *Eusmilus*), *Amphicyonidae* и *Hesperocyonidae* обитали в широком спектре биотопов и были господствующей группой хищников на плакорах в условиях лесостепи и степи. Общая аридизация климата на рубеже эоцена – олигоцена и сокращение площади влажных пойменных биотопов были одной из причин быстрого сокращения разнообразия и вымирания креодонтов, тесно связанных с этим типом ландшафтов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 17-29-04461 ОФИ-М; Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга»; Программы Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

Список литературы

- Савельев С.В., Лавров А.В. 2001. Морфофункциональная реконструкция мозга *Neohyaenodon horridus* (Hyaenodontidae, Creodonta) по природному нейрокраниальному отливу // Палеонтологический журнал. № 1. С. 76–84.
- Sole F., Amson E., Borths M., Vidalenc D., Morlo M., Bastl K. 2015. A new large Hyainailourine from the Bartonian of Europe and its bearing on the evolution and ecology of massive Hyaenodonts (Mammalia) // PLoS ONE. Vol. 10. No. 10: e141941. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141941>].
- Savage J.G. 1973. *Megistotherium gigantic* Hyaenodont from Miocene of Gebel Zelten, Libya // Bulletin of the British Museum (Natural History). Vol. 22. No. 7. P. 483–511.

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ
ПОСТКРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА ХИЩНЫХ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ К ОБИТАНИЮ
В ВОДНОЙ СРЕДЕ**

А.В. Лавров¹, К.К. Тарасенко^{1,2}

¹ Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия; ² Палеонтологический музей им. Ю.А. Орлова, Москва, Россия

**MORPHOLOGICAL ADAPTATIONS
OF POSTCRANIAL SKELETON OF CARNIVOROUS
MAMMALS TO AQUATIC ENVIRONMENT**

A.V. Lavrov¹, K.K. Tarasenko^{1,2}

¹ Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences;

² Yu.A. Orlov Paleontological Museum, Moscow, Russia

e-mail: lavrov_av@inbox.ru

В процессе эволюции ряд плотоядных млекопитающих (Carnivora, Creodonta, Mesonychia) вторично адаптируется к водному образу жизни. Преобразования их посткраниального скелета для жизни в водной среде имеют ряд особенностей по сравнению с подобными перестройками скелета у сиреновых (Sirenia) и грызунов (Rodentia). При этом некоторые эволюционные тенденции оказываются общими для всех отрядов. Этой теме посвящено множество публикаций (Thewissen, Fish, 1997; Thewissen, 1998; Berta, Adam, 2001; Koretsky, 2001; Renderberger, 2007; Garrett, Fish, 2014).

Среди современных представителей Carnivora мы можем выделить ряд переходных форм, обладающих различной степенью адаптации к водной среде: выдра (*Lutra*, Mustelidae), калан (*Enhydra*, Mustelidae), сивуч (*Eumetopias*, Otariidae), байкальская нерпа (*Pusa sibirica*, Phocidae). Изучение их посткраниального скелета и мускулатуры позволяет определить основные этапы адаптации к новой среде обитания, которые отражаются в строении локомоторного аппарата. Следует отметить, что значительная часть перечисленных ниже трансформаций скелета, связанная с переходом в водную среду, не является общей для Otariidae, Phocidae и Cetacea.

Адаптации посткраниального скелета млекопитающих к водной среде рассмотрены нами по ряду ключевых элементов, важных для понимания особенностей локомоции этих животных в водной среде. Рассмотрены те элементы в строении скелета, которые отражают кардинальные

изменения мускулатуры, связанные с особенностями локомоции рассмотренных водных и полуводных форм на суше и в воде. Наиболее существенные изменения претерпевают мышцы плечевого и тазового поясов, конечностей и позвоночного столба. Следует отметить, что самый значимый вклад в исследование мускулатуры тюленей внес А. Хауэлл (Howell, 1929).

Установлено, что по мере возрастания специализации к обитанию в водной среде происходят следующие преобразования скелета и мышечной системы:

1. Увеличение размеров пронаторов и супинаторов предплечья (ластоногие).

2. Усиление и специализация сгибателей и разгибателей пальцев грудной и тазовой конечностей и их дифференциация.

3. Усиление отводящих и приводящих мышц плечевой кости.

4. Ограничение подвижности передней конечности в локтевом суставе, что связано с превращением конечности в лапы. При этом основные движения конечности сосредоточены в плечевом суставе и в фалангах (см. пп. 2–3). В меньшей степени иммобилизация локтевого сустава выражена у тюленей, и в наибольшей — у китов (начиная с поздних представителей археоцет: *Basilosauridae*).

5. Мощное развитие мышц шеи (пластыревидной, ромбовидной и трапециевидной мышцы), брахицефального комплекса, включая развитие и дифференциацию *m. omotrasversarius*.

6. В развитии мышц поясничной области для *Otariidae* отмечается дифференциация *m. latissimus dorsi*, а для *Phocidae* — увеличение *m. longissimus dorsi* и *m. quadratus lumborum*.

7. Развитие поверхностной ягодичной мышцы при некоторой редукции остальных мышц ягодичной группы.

8. Развитие мышц, осуществляющих аддукцию и абдукцию бедра, что проявляется в преимущественном развитии седалищных костей и сокращении длины подвздошных. У всех полуводных форм седалищные кости длиннее подвздошных. Эта тенденция усиливается в ряду *Lutra – Maiacetus – Enhydra – Ambulocetus – Mesonyx – Kutchicetus – Eumetopias – Phoca – Basiolozaurus*.

9. Преобразование позвоночного столба, обеспечивающее высокую подвижность поясничного отдела у *Phocidae* (при стабилизации грудного отдела) и развитие подвижности всего позвоночного столба у *Otariidae* (Garrett, Fish, 2014). Увеличение подвижности люмбального отдела позвоночника связано с развитием мускулатуры поясничного отдела (в частности, *m. quadratus lumborum*). Эти изменения связаны со становлением различных типов плавания у *Phocidae* и *Otariidae*.

10. Исчезновение лобкового симфиза у тюленей и археоцет при сохранении его у полуводных форм (таких как выдра и калан из хищных млекопитающих, или, например, у бобра из грызунов: *Castoridae*, *Rodentia*).

11. Развитие области крестца (его удлинение и расширение) характерно для животных, использующих для плавания тазовые конечности и обладающих небольшим хвостом (выдры, калан, тюлени — *Lobodon*). При этом, по сравнению с наземными животными, у них отмечается усиление мышц хвоста, включая *m. intertransversarius dorsalis caudalis*, *m. sacrocaudalis dorsalis lateralis* и *m. sacrocaudalis ventralis lateralis*.

12. У групп с длинным хвостом (*Archaeoceti*) усиливаются мышцы хвоста, ослабевают крестец и таз, т.к. мощный таз и тазовые конечности вступали в антагонизм с мышцами хвоста. Последние (*Archaeoceti*) производили волнообразные движения хвостом в сагиттальной плоскости. В этих движениях была задействована группа мышц *m. sacrocaudalis dorsalis (lateralis и medialis)* и группа *m. sacrocaudalis ventralis*. Антагонизм мышц тазовых конечностей и таза с хвостовыми мышцами объясняется тем, что *m. sacrocaudalis dorsalis lateralis* уходит далеко вперед в поясничную область (до первого поясничного позвонка). При мощном развитии этих мышц движения хвоста тормозились крупными тазовыми конечностями, плотно соединенными с тазом. Редукция тазовых конечностей и таза у древних китообразных позволила увеличить рычаг мышц хвоста, амплитуду движения и снять дополнительную нагрузку с этих мышц.

Таким образом, у вторичноводных млекопитающих были реализованы две альтернативные тенденции развития тазовых конечностей:

– у ластоногих (*Otariidae* и *Phocidae*) процесс шел по пути преобразования тазовых конечностей в плавники (ласты), при небольшом развитии хвоста или его частичной редукции (тип плавания с помощью тазовых конечностей: Thewissen, Fish, 1997);

– у древних китов (*Archaeoceti*) и сиреновых (*Sirenia*) происходило развитие хвоста, как основного локомоторного органа (тип плавания при помощи хвоста: Thewissen, Fish, 1997), что неизбежно связано (в силу биомеханических причин) с редукцией таза и тазовых конечностей.

Среди ископаемых млекопитающих (*Creodonta*, *Archaeoceti*) известно много форм, находящихся на разных стадиях адаптации к водной среде. Рассмотрены эволюционные варианты адаптации скелета у археоцетов: пакицетуса (*Pakicetus*), амбулоцетуса (*Ambulocetus*), кутчицетуса (*Kutchicetus*), зигоризы (*Zygorhiza*), дуродона (*Dorudon*), базилозавра (*Basiolosaurus*).

На эволюционном уровне *Ambulocetus* (*A. natans*, ранний эоцен Пакистана, 50 млн. лет назад) у археоцет еще сохраняется достаточно про-

тяжелый лобковый симфиз. Крошечный лобковый симфиз около 1 см длиной сохранился у *Rhodocetus* (средний эоцен Пакистана, 46 млн. лет назад). Исчезновение лобкового симфиза делает тазовые кости позвоночных по обеспечению локомоторной функции на суше близкими к современным Otariidae.

Обособленное положение среди археоцет занимает кутчицетус (*Kutchicetus*, ранний – средний эоцен, вымер около 42 млн. лет назад). Несмотря на очень тяжелую голову, слабый атланта-эпистрофейный комплекс и крошечные конечности, этот кит мог передвигаться по суше. На это указывают хорошо развитый лобковый симфиз, ассиметричные коленные мышелки бедренной кости, глубокий блок коленной чашечки на бедренной кости и сама форма и крупный размер os patella. Последняя имеет сходство с коленной чашечкой наземных тетрапод, а не тюленей. У нее хорошо выражены латеральная и медиальная фасетки на каудальной поверхности (у тюленей коленная чашечка маленькая, а ее каудальная поверхность плоская).

У *Dorudon* и *Zygorhiza* (представители Basilosauridae, средний – поздний эоцен, 43–34 млн. лет назад) таз сильно редуцирован и не имеет контакта с позвоночным столбом. Их тазовые конечности рудиментарны. Таким образом, в конце среднего эоцена (около 45 млн. лет назад) киты окончательно утратили связь с сушей и стали полностью водными млекопитающими. Из ископаемых китов *Eurhinodelphis* обладает скелетом, близким по строению к скелету современных дельфинов (например, афалины *Tursiops truncatus*). Такой тип скелета представляется одним из вариантов высшей формы адаптаций к водной среде.

Среди креодонтов рассмотрены элементы скелетов *Neohyaenodon*, *Apterodon* и *Kerberos*, которые представляют интерес как формы с полуводными адаптациями. *Apterodon* и *Kerberos* по степени морфологических адаптаций близки к современной выдре (*Lutra lutra*), а полуводные адаптации *Neohyaenodon* не имеют аналогов в современной фауне.

Становление современных водных форм млекопитающих происходило различными путями. Два основных пути их становления связаны с развитием хвоста (Cetacea и Sirenia) или его редукцией (Pinnipedia). Редукция хвоста приводит к развитию пояса задних конечностей. Напротив, увеличение размеров хвоста, связанное с развитием мышц, которые осуществляют его дорсовентральные движения при плавании, приводит к редукции тазовых конечностей. Для начальных стадий эволюции полуводных форм (примерно до уровня специализации посткраниального скелета калана *Enhydra*) характерна общая направленность развития морфологических структур, связанная с переходом к обитанию в новой среде.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 17-29-04461 ОФИ-М; Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга»; Программы Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

Список литературы

- Berta A., Adam P.J.* 2001. Evolutionary biology of pinnipeds // J.M. Mazin, V. de Buffeenil (eds.). Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water. Munchen. Germany: Verlag Dr. Fredrich Pfeil. P. 235–260.
- Garrett J.N., Fish F.E.* 2014. Kinematics of terrestrial locomotion in harbor seals and gray seals: Importance of spinal flexion by amphibious phocids // Marine Mammal Science. Vol. 31. No. 2. P. 459–478.
- Howell A.B.* 1929. Contribution to the comparative anatomy of the eared and earless seals (genera *Zalophua* and *Phoca*) // Proceedings of the United States National Museum. Vol. 73. No. 2736. Art. 15. P. 1–143.
- Koretsky I.A.* 2001. Morphology and systematics of Miocene Phocinae (Mammalia: Carnivora) from Paratethys and the north Atlantic region // Geologica Hungarica. Series palaeontologica. Fasc. 54. Budapest: Geological Institute of Hungary. 109 p.
- Renderberger J.S.* 2007. Anatomical adaptations of aquatic mammals // The Anatomical Record. Vol. 290. P. 507–513.
- Thewissen J.G.M.* (ed.). 1998. The emergence of whales: evolutionary patterns in the origin of Cetacea. Springer. New York. 474 p.
- Thewissen J.G.M., Fish F.E.* 1997. Locomotor evolution in the earliest cetacean: Functional model, modern analogues, and paleontological evidence // Paleobiology. Vol. 23. No. 4. P. 482–490.

МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭРИТРОЦИТОВ И БИЛАТЕРАЛЬНЫХ СТРУКТУР ПТИЦ КАК ИНДИКАТОР СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

Н.В. Лебедева

*Азовский филиал, Мурманский морской биологический институт
Кольского научного центра РАН, Ростов-на-Дону, Россия; Институт
аридных зон Южного научного центра РАН, Ростов-на-Дону, Россия*

MORPHO-PHYSIOLOGICAL VARIABILITY OF ERYTHROCYTES AND BILATERAL STRUCTURES OF BIRDS AS AN INDICATOR OF THE STATUS OF POPULATIONS

N.V. Lebedeva

*Murmansk Marine Biological Institute, Kola Scientific Center, Russian
Academy of Sciences, Rostov on Don, Russia; Institute of Arid Zones,
Southern Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Rostov on Don,
Russia*

e-mail: lebedeva@ssc-ras.ru

Уровень изменчивости признака в популяциях фоновых видов птиц может служить в качестве биоиндикационного показателя в оценке состояния среды обитания. Высокая степень изменчивости тех или иных морфологических или физиологических характеристик в однородных (по полу, возрасту и т.д.) группах особей одного вида в один и тот же временной отрезок может свидетельствовать о существовании некоторых дестабилизирующих факторов в среде обитания. Птицы — традиционные модельные объекты в оценке состояния наземных и морских экосистем (Лебедева, 1999; Lebedeva, 2003).

Приведем примеры использования оценок изменчивости некоторых морфологических признаков птиц в биоиндикации.

В оценке состояния среды может быть использован анализ цитогенетических нарушений у птиц, например, при формировании эритроцитов, которые у птиц, в отличие от млекопитающих, имеют ядра. Микроядра можно обнаружить в клетках любой пролиферирующей ткани, в тканях с низкой митотической активностью. Периферическая кровь как интегральный показатель позволяет судить о физиологическом статусе организма, его состоянии и условиях его существования. Микроядерный тест по своей сути представляет собой оценку доли эритроцитов и лимфоцитов с ядер-

ными нарушениями в периферической крови. Исследовали мазки периферической крови птиц, которые после высушивания окрашивали по Паппенгейму. Клетки анализировали под микроскопом при увеличении 100 с иммерсией. От каждой особи просматривали 2–4 мазка, в каждом по 1000 эритроцитов. Среди них подсчитывали долю клеток с ядерными нарушениями (свободные и связанные микроядра, инвагинации). Ядерные нарушения разной частоты были выявлены в клетках крови 18 видов птиц в Мурманской, Ростовской областях, Республике Калмыкия в разных местообитаниях и в разные годы. Количество микроядер в клетках крови варьировало от 0 до 52 на тысячу клеток крови, составляя в среднем 18 ± 12 (SD) (Лебедева, Абакумова, 2003). Например, у молодых розовых скворцов *Sturnus roseus*, взятых из гнезд перед вылетом, эта величина была в пределах от 0 до 24 ядерных нарушений (рис. 1). Тест показал существенные количественные различия ядерных нарушений у птиц разных местообитаний. Можно высказать гипотезы о причинах повышения частоты встречаемости таких нарушений: загрязнение среды обитания, погодно-климатические факторы, обуславливающие варьирование трофических ресурсов, и др. Иной причиной может быть популяционная нестабильность, связанная с освоением видом новых местообитаний, как у грача *Corvus frugilegus* в степной зоне. Анализ частоты ядерных нарушений в разные годы у одного и того же вида птиц свидетельствует о

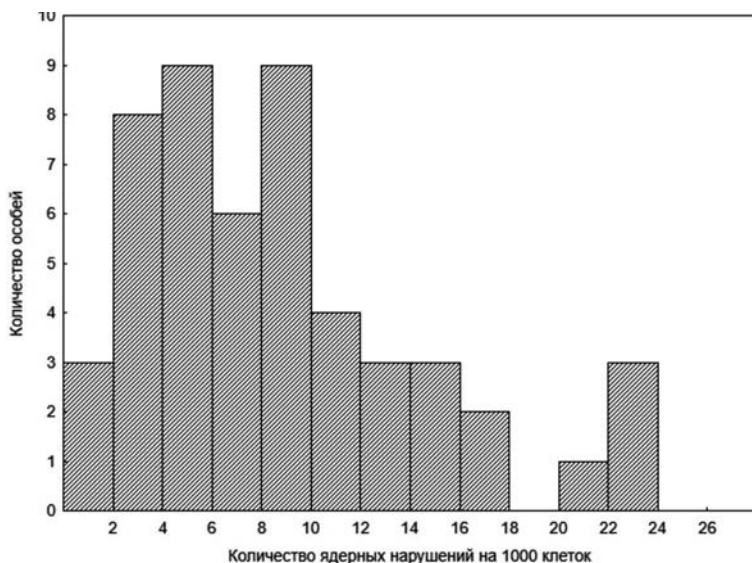


Рис. 1. Распределение ядерных нарушений в популяции розового скворца из окрестностей оз. Маныч-Гудило ($n = 52$).

нестабильности условий обитания, связанных, например, с погодными условиями весны (рис. 2). Таким образом, тест является достаточно чувствительным методом, отражающим как нестабильность условий обитания, так и ответ популяции на факторы разной силы.

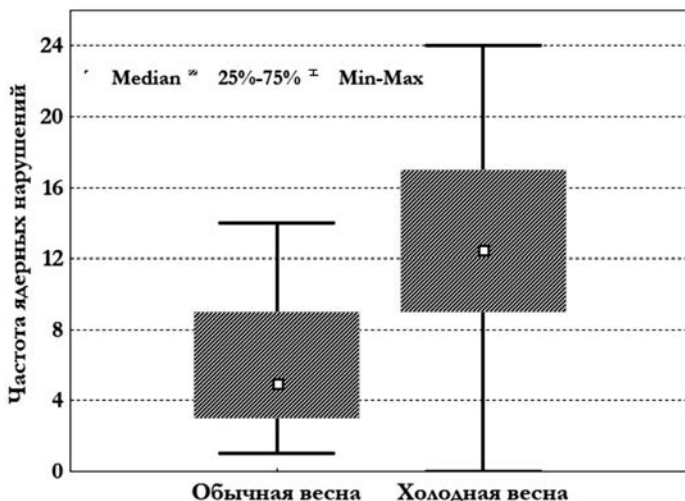


Рис. 2. Распределения количества ядерных нарушений у розовых скворцов из окрестностей оз. Маныч-Гудило в годы с обычной и холодной весной.

В оценке состояния здоровья среды получил развитие метод изучения морфогенетического гомеостаза (стабильности развития), который применялся на многих группах билатерально симметричных организмов, в том числе позвоночных животных. Изменения гомеостаза с морфологической точки зрения могут быть оценены анализом флуктуирующей асимметрии. Флуктуирующая асимметрия – ненаправленные различия между правой и левой сторонами морфологических структур, обладающих в норме билатеральной симметрией (Захаров и др., 2000). В нашем исследовании для оценки уровня флуктуирующей асимметрии применен анализ нарушений симметрии щитков цевки и пальцев у 48 видов птиц.

Показатели флуктуирующей асимметрии мы рассчитывали по следующей формуле:

$$FA = \frac{[(R1 - L1)/(R1 + L1)] + [(R2 - L2)/(R2 + L2)] + [(R3 - L3)/(R3 + L3)] + [(R4 - L4)/(R4 + L4)] + [(RT - LT)/(RT + LT)]}{5}$$

где $R1 \dots R4$ — число щитков на 1–4 пальцах правой лапы; $L1 \dots L4$ — число щитков на 1–4 пальцах левой лапы; RT и LT — число щитков на

правой и левой цевках, соответственно. На варьирование показателя достоверное влияние оказывает местообитание птиц (большой баклан *Phalacrocorax carbo*, грач, серая ворона *Corvus cornix*, домовый воробей *Passer montanus*), сезон размножения (большой баклан, грач), тогда как межвыводковая изменчивость (грач, серая ворона), порядковый номер вылупления птенца были несущественны (грач, серая ворона).

Упомянутые методы при условии строгого отбора особей в выборку обладают надежностью в оценке факторов среды, влияющих на морфофизиологическую изменчивость, и одно из их преимуществ — недеструктивность и простота.

Список литературы

- Лебедева Н.В.* 1999. Экотоксикология и биогеохимия географических популяций птиц. М.: Наука. 199 с.
- Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Чубинишвили А.Т.* 2000. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экологической политики России. 68 с.
- Лебедева Н.В., Абакумова Л.В.* 2003. Комплексная гематологическая оценка состояния популяций морских и околводных птиц // Современные проблемы физиологии и экологии морских животных. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 272–284.
- Lebedeva N.V.* 2003. Birds as objects of bioindication // Modern problems of bioindication and biomonitoring. Proceedings of the XI International Symposium on Bioindicators. Syktyvkar. P. 226–236.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАННИЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

А.В. Лопатин

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва,
Россия; Московский государственный университет имени
М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

THE ORIGIN AND EARLY EVOLUTION OF MAMMALS: CURRENT STATE OF THE PROBLEM

A.V. Lopatin

*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow,
Russia; Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
e-mail: alop@paleo.ru*

Мезозой называют временем господства пресмыкающихся — но именно в мезозое сформировались млекопитающие. Древнейшие находки млекопитающих относятся к карнийскому ярусу верхнего триаса и имеют возраст около 230 миллионов лет. Изучение мезозойских млекопитающих в последние два десятилетия переживает настоящий расцвет — каждый год в мире публикуется несколько серьезных открытий. Эти успехи связаны прежде всего с тем, что с конца 1990-х гг. в распоряжение ученых поступило множество находок цельносkeletalных остатков, в том числе с отпечатками мягкого тела (в основном из Китая, см. обзор: Meng, 2014). Кроме того, интенсифицировались исследования в ранее плохо изученных в этом отношении регионах — Африке, Южной Америке, Южной Азии, Австралии и России. В России находок мезозойских млекопитающих не было известно до 1995 г., когда на раннемеловом динозавровом местонахождении Шестаково 1 в Кемеровской области был найден фрагмент челюсти триконодонта (Maschenko, Lopatin, 1998). В настоящее время в нашей стране открыто более 10 местонахождений мезозойских млекопитающих; наиболее богатый и интересный материал происходит из юрских и нижнемеловых отложений Сибири.

Новые находки не только позволяют по-новому оценивать морфологическое и таксономическое разнообразие и филогенетические связи мезозойских млекопитающих, но и дают возможность их палеобиологического изучения. Исследования последних лет показали, что млекопитающие мезозоя, ранее считавшиеся сплошь мелкими землеройкоподобными животными, в действительности были очень разнообразны морфологически и экологически. Среди них открыты полуводные, подземные,

древесные и даже планирующие формы (Luo, Wible, 2005; Ji et al., 2006; Luo, 2007; Zheng et al., 2013; Zhou et al. 2013; Bi et al., 2014; Luo et al., 2015; Meng et al., 2015; Wible, Burrows, 2016), а также хищные и специализированные растительноядные виды весом около 10 кг (Hu et al., 2005; Krause et al., 2014). Интересно, что планирующие древесные формы уже в юрском периоде сформировались в двух разных группах — среди эутриконоднтов (Meng et al., 2006; Gaetano, Rougier, 2011) и харамийид (Luo et al., 2017; Meng et al., 2017). Можно видеть (рис. 1), что в мезозое млекопитающие освоили все адаптивные зоны современных Mammalia мелкого размерного класса (кроме активного машущего полета).

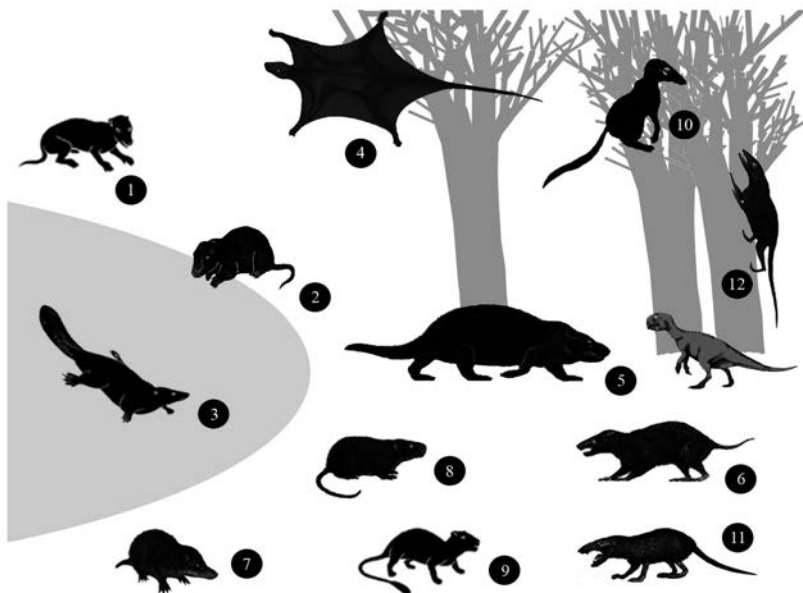


Рис. 1. Адаптивное разнообразие млекопитающих, достигнутое к середине юрского – началу мелового периода.

Обозначения: 1 — наземные насекомоядно-всеядные формы (морганукодонты); 2 — полуводные и наземные насекомоядно-всеядные формы (докодонты); 3 — полуводные рыбообразные формы (докодонты); 4 — древесные планирующие насекомоядные формы (триконодонты, харамийиды); 5 — среднеразмерные хищные и падальядные формы (триконодонты); 6 — мелкие хищные и насекомоядные формы (триконодонты); 7 — роющие подземные насекомоядные формы (триконодонты, докодонты); 8 — примитивные наземные растительноядно-всеядные формы (харамийиды); 9 — наземные и древесные растительноядные формы (харамийиды, мультитуберкуляты); 10 — наземные и древесные лазающие и прыгающие насекомоядные формы (дриолестиды); 11 — наземные насекомоядные формы (амфитерииды); 12 — наземные и древесные лазающие насекомоядные формы (предки сумчатых и плацентарных). Не в масштабе.

Изучение полных скелетов позволило установить также интересную особенность физиологии ранних млекопитающих — наличие ядовитых шпор на задних конечностях, как у современного утконоса. Свидетельства наличия таких шпор (*os calcaris*), служивших для защиты от хищников, обнаружены у мультитуберкулят, триконодентов и симметродонтов (Hurum et al., 2006). Другой пример находки экстраординарной сохранности — катастрофическое захоронение в базальном палеоцене Боливии 35 скелетов сумчатых одного вида разного онтогенетического возраста, демонстрирующее древнейшее свидетельство социального поведения млекопитающих (Ledevze et al., 2011).

В поздней перми и триасе высшие тероморфы — териодонты — постепенно и параллельно приобретали комплекс признаков, характерных для млекопитающих. Этот процесс Л.П. Татаринов (1976) назвал «маммализацией». В результате маммализации многие цинодонты по строению скелета не сильно отличаются от ранних млекопитающих: у них аналогично преобразованы череп и зубы, позвоночный столб и ребра, конечности и их пояса. Наиболее близки к млекопитающим эуцинодонты (Liu, Olsen, 2010), для ветви пробайногнат по строению подглазничного канала реконструировано наличие подвижного ринария и вибрисс (Benoit et al., 2016). Открытые в триасе Южной Америки и Индии бразилодонтиды, имевшие мелкие размеры и насекомоядную специализацию, еще больше сократили морфологический разрыв между цинодонтами и архаичными млекопитающими (Bonaparte et al., 2005; Bonaparte, 2013).

Реперным морфологическим признаком, отделяющим млекопитающих от зверообразных, считается состав челюстного сочленения: у млекопитающих оно образовано зубной и чешуйчатой костями, а у тероморфов и исходно у всех амниот — сочленовной и квадратной. Однако наиболее продвинутые цинодонты и все древнейшие млекопитающие (*Morganucodon*, *Sinoconodon*, *Kuehneotherium*, *Docodonta* и др.) обладали двойным челюстным сочленением — и «маммальным», и «рептилийным» (рис. 2). Костную основу звукопроводящего аппарата составляли постдентальные кости (наряду со стремечком). У продвинутых цинодентов и древнейших млекопитающих постдентальный комплекс костей был сильно уменьшен и грацилизирован. Мелкие постдентальные кости (сочленовная, предсочленовная, угловая) располагались в углубленном желобке в основании венечной части нижней челюсти, позади нижнечелюстного отверстия, а спереди соединялись с длинным меккелевым хрящом. Среди мезозойских млекопитающих постдентальные (а также парадентальные) кости в составе нижней челюсти имели преимущественно поздне триасовые и юрские формы: *Morganucodonta*, *Sinoconodontiformes*, *Docodonta*, *Dinnetheria*, *Kuehneotheria*, *Shuotheridia*, *Henosferida*.

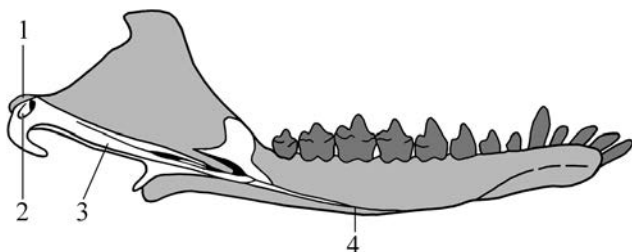


Рис. 2. Схема строения нижней челюсти древнейших млекопитающих. Темно-серым цветом показаны зубы, светло-серым — зубная кость, не закрашены постдентальные и парадентальные кости. Обозначения: 1 — мыщелок зубной кости («маммальное» сочленение); 2 — сочленовная ямка сочленовной кости («рептилийное» сочленение); 3 — постдентальные кости, вложенные в желобок зубной кости; 4 — меккелева борозда.

У более поздних млекопитающих квадратная и сочленовная кости преобразовались в слуховые косточки — соответственно, наковальню и молоточек, а угловая кость стала барабанным кольцом. «Промежуточная» стадия преобразования иллюстрируется онтогенетическими данными, демонстрирующими, что в ходе эмбрионального развития слуховые косточки сначала прилегают к нижней челюсти, а затем отделяются от ее медиальной поверхности, но остаются связанными с ней спереди посредством меккелева хряща (Rowe, 1996). У раннемеловых эутриконодонтов *Yanococonodon* и *Liaococonodon* было обнаружено именно такое промежуточное строение данного комплекса костей (Luo et al., 2007; Meng et al., 2011). На этой стадии слуховые косточки еще оставались довольно крупными, но уже не были вложены в нижнюю челюсть (соответственно, на ней нет вмещающего постдентального желобка) и соединялись с зубной костью спереди через окостенелый меккелев хрящ. Накowальня отделена от черепа и связана с комплексом слуховых косточек, молоточек и барабанная кость имеют характерные отростки. У других раннемеловых млекопитающих (гобиконодонтидных триконодонтов *Gobicoconodon* и *Repenotamus*, чжанхеотерийдных симметродонтов *Zhangheotherium* и *Maotherium*) сходное состояние данного комплекса костей распознается по наличию хорошо развитого окостенелого меккелева хряща (Wang et al., 2001; Ji et al., 2010). Косвенно о развитии среднего уха промежуточного типа можно судить по наличию глубокой длинной меккелевой борозды при отсутствии постдентального желобка. Длинная, но тонкая меккелева борозда развита у эупантотериев и примитивных териевых, включая древнейших плацентарных (Ji et al., 2002). Распространенность «промежуточного» типа строения в разных группах показывает, что эволюцион-

ный переход к «современному» состоянию (слуховые косточки внутри полости среднего уха) происходил неоднократно. Эти преобразования способствовали усилению передаваемого звукового сигнала, увеличивая остроту слуха. Они были сопряжены с развитием неокортекса, обонятельной коры и общей энцефализацией (Rowe, 1996; Rowe et al., 2011).

Можно выделить три основных стадии морфогенеза слуховых косточек млекопитающих. Первая стадия — предковое состояние («вложенное») — слуховые косточки вложены в постдентальный желобок и полностью соединены с нижней челюстью. При этом постдентальные кости были связаны с барабанной перепонкой и выполняли дополнительную функцию звукопроводения. По строению нижнечелюстного сустава на этой стадии различаются две подстадии: в суставе участвуют сочленовная и зубная кости (Morganucodonta); сустав образован только зубной костью (Docodonta, *Kuehneotherium*, *Shuotheridia*, *Henosferida*). Вторая стадия — промежуточное состояние («висячее») — слуховые косточки отделены от нижней челюсти и закреплены на окостеневшем меккелевом хряще (Triconodonta, Symmetrodonta). На этой стадии слуховые косточки (молоточек и наковальня) выполняли только звукопроводящую функцию, но еще не помещались в основании мозговой коробки, а были прикреплены к меккелеву хрящу, связанному краниальным концом с меккелевой бороздой зубной кости. Третья стадия — современное состояние («внутриушное») — слуховые косточки полностью отделены от нижней челюсти и располагаются в полости среднего уха (все современные млекопитающие, включая однопроходных, а также вымершие мультитуберкуляты и спалакотериидные симметродонты). Переход от первой стадии ко второй был связан с дестабилизацией положения постдентального комплекса костей и квадратной кости черепа. Поэтому он требовал сопряженной качественной перестройки соседних структур. Переход от второй стадии к третьей являлся стабилизирующим количественным решением, оптимизирующим положение и функцию слуховых косточек.

Весь комплекс наиболее сходных с Mammalia цинодонтов, древних форм со смешанными признаками цинодонтов и млекопитающих (*Adelobasileus*, *Sinocoelodon*) и древнейших млекопитающих в широком понимании называют «маммалиаморфами» (Rougier et al., 1996). Среди них кроновыми Mammalia именуется лишь продвинутые группы, имеющие современное или промежуточное строение слуховых косточек. Архаичные группы (харамийиды, морганукодонты и докодонты), имеющие предковое «цинодонтовое» строение постдентальных костей, вложенных в желобок нижней челюсти, не включаются в кроновую группу Mammalia, но группируются вместе с ней в кладу Mammaliaformes.

Однако современные данные позволяют иначе оценивать взаимоотношения внутри Mammaliaforma и Mammaliaformes. Так, у древнейше-

го представителя однопроходных, *Teinolophos* из нижнего мела Австралии, определено наличие структур, связанных с крупным меккелевым хрящом, характерным для «промежуточной» стадии эволюции косточек среднего уха (Rich et al., 2016). Вероятно, однопроходные близки по происхождению к юрским *Henosferida*, имевшим постдентальный желобок (Аверьянов, Лопатин, 2014). Это подразумевает независимое возникновение *Monotremata* в пределах *Mammaliaformes*. Мультитуберкуляты уникальны по способу жевания — в отличие от большинства млекопитающих с их боковыми трущими движениями, они использовали заднеаправленные продольные движения, как и растительоядные цинодонты (Gambaryan, Kielan-Jaworowska, 1995). Вероятно, через элеутеродонтиды они филогенетически связаны с харамийидами (Butler, 2000). Последние, видимо, происходят от растительоядных многобугорчатых цинодонтов (в нижнем (!) триасе Южной Африки найдены зубы аллотериевого типа, но однокорневые; см. Abdala et al., 2007), что подразумевает их исключение не только из кроновых *Mammalia*, но и из *Mammaliaformes*. Для *Mammaliaformes* в качестве наиболее близких цинодонтовых предков в настоящее время рассматриваются *Brasilodontidae* (Bonaparte, 2013; Martinelli et al., 2016).

В итоге *Mammalia* можно определить как группу, включающую *Mammaliaformes* и *Allotheria* (*Haramiyida*+*Multituberculata*), их ближайшего общего предка (цинодонтового уровня), а также *Tritylodontidae*, *Brasilodontidae* и *Adelobasileus*. Группа *Mammaliaformes* определяется (см. также Аверьянов, Лопатин, 2011) в объеме подклассов *Apotheria*, *Prototheria*, *Acrotheria* и их ближайшего общего предка. К *Apotheria* относятся базальные млекопитающие с предковым строением постдентального комплекса костей (*Morganucodonta*, *Sinoconodontiformes*, *Docodonta*, *Dinnetheria*, *Shuotheridia*, *Kuehneotheria*, *Henosferida*). Предположительно, от разных ветвей апотериев независимо произошли группы с промежуточным и современным состоянием комплекса слуховых косточек — прототерии (*Monotremata*) и акротерии (*Triconodonta*, *Cladotheria*, *Symmetrodonta*, *Theria*).

Список литературы

- Аверьянов А.О., Лопатин А.В. 2011. Филогения триконодонтов и симметродонтов и происхождение современных млекопитающих // Доклады Академии наук. Т. 436. № 2. С. 276–279.
- Аверьянов А.О., Лопатин А.В. 2014. О филогенетическом положении однопроходных млекопитающих (*Mammalia*, *Monotremata*) // Палеонтологический журнал. № 4. С. 83–104.
- Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 260 с.

- Abdala F., Mocke H., Hancox P.J.* 2007. Lower Triassic postcanine teeth with allotherian-like crowns // *South African Journal of Science*. Vol. 101. No. 5. P. 245–247.
- Benoit J., Manger P.R., Rubidge B.S.* 2016. Palaeoneurological clues to the evolution of defining mammalian soft tissue traits // *Scientific Reports*. No. 6: 25604. [<https://doi.org/10.1038/srep25604>].
- Bi S., Wang Y., Guan J., Sheng X., Meng J.* 2014. Three new Jurassic euharamiyidan species reinforce early divergence of mammals // *Nature*. Vol. 514. No. 7524. P. 579–584.
- Bonaparte J.F., Martinelli A.G., Schultz C.L.* 2005. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the late Triassic of southern Brazil // *Revista Brasileira de Paleontologia*. Vol. 8. No. 1. P. 25–46.
- Bonaparte J.F.* 2013. Evolution of the Brasilodontidae (Cynodontia-Eucynodontia) // *Historical Biology*. Vol. 25. No. 5–6. P. 643–653.
- Butler P.M.* 2000. Review of the early allotherian mammals // *Acta Palaeontologica Polonica*. Vol. 45. No. 4. P. 317–342.
- Gaetano L., Rougier G.W.* 2011. New materials of *Argentoconodon fariatorum* (Mammaliaformes, Triconodontidae) from the Jurassic of Argentina and its bearing on triconodont phylogeny // *Journal of Vertebrate Paleontology*. Vol. 31. No. 4. P. 829–843.
- Gambaryan P.P., Kielan-Jaworowska Z.* 1995. Masticatory musculature of Asian taeniolabidoid multituberculate mammals // *Acta Palaeontologica Polonica*. Vol. 40. No. 1. P. 45–108.
- Hu Y., Meng J., Wang Y., Li Ch.* 2005. Large Mesozoic mammals fed on young dinosaurs // *Nature*. Vol. 433. No. 7022. P. 149–152.
- Hurum J.H., Luo Z.-X., Kielan-Jaworowska Z.* 2006. Were mammals originally venomous? // *Acta Palaeontologica Polonica*. Vol. 51. No. 1. P. 1–11.
- Ji Q., Luo Z.-X., Yuan C.-X., Wible J.R., Zhang J.-P., Georgi J.A.* 2002. Earliest known eutherian mammal // *Nature*. Vol. 416. No. 6883. P. 816–822.
- Ji Q., Luo Z.-X., Yuan Ch.-X., Tabrum A.R.* 2006. A swimming mammaliaform from the Middle Jurassic and ecomorphological diversification of early mammals // *Science*. Vol. 311. No. 5764. P. 1123–1127.
- Ji Q., Luo Z.-X., Zhang X., Yuan C.-X., Xu L.* 2010. Evolutionary development of the middle ear in Mesozoic therian mammals // *Science*. Vol. 326. No. 5950. P. 278–281.
- Krause D.W., Hoffmann S., Wible J.R., Andriamialison H.* 2014. First cranial remains of a gondwanatherian mammal reveal remarkable mosaicism // *Nature*. Vol. 515. No. 7528. P. 512–517.
- Ledeveze S., Muizon C. de, Beck R.M., Caspedes-Paz R.* 2011. Earliest evidence of mammalian social behaviour in the basal Tertiary of Bolivia // *Nature*. Vol. 474. No. 7349. P. 83–86.
- Liu J., Olsen P.* 2010. The phylogenetic relationships of Eucynodontia (Amniota: Synapsida) // *Journal of Mammalian Evolution*. Vol. 17. No. 3. P. 151–176.
- Luo Z.-X.*, 2007. Transformation and diversification in early mammal evolution // *Nature*. Vol. 450. No. 7172. P. 1011–1019.
- Luo Z.-X., Chen P., Li G., Chen M.* 2007. A new eutriconodont mammal and evolutionary development in early mammals // *Nature*. Vol. 446. No. 7133. P. 288–293.
- Luo Z.-X., Meng Q.-J., Ji Q., Liu D., Zhang Y.-G., Neander A.I.* 2015. Evolutionary development in basal mammaliaforms as revealed by a docodontan // *Science*. Vol. 347. No. 6223. P. 760–764.

- Luo Z.-X., Meng Q.-J., Grossnickle D.M., Liu D., Neander A. et al. 2017. New evidence for mammaliaform ear evolution and feeding adaptation in a Jurassic ecosystem // *Nature*. Vol. 548. No. 7667. P. 326–329.
- Luo Z.-X., Wible J.R. 2005. A Late Jurassic digging mammal and early mammalian diversification // *Science*. Vol. 308. No. 5718. P. 103–107.
- Martinelli A.G., Soares M.B., Schwanke C. 2016. Two new cynodonts (Therapsida) from the Middle-Early Late Triassic of Brazil and comments on South American probainognathians // *Plos One*. Vol. 11. No. 10: e0162945. P. 1–43.
- Maschenko E.N., Lopatin A.V. 1998. First record of an Early Cretaceous triconodont mammal in Siberia // *Bulletin de l'Institut Royal des sciences naturelles de Belgique. Sciences de la Terre*. Vol. 68. P. 233–236.
- Meng J. 2014. Mesozoic mammals of China: implications for phylogeny and early evolution of mammals // *National Science Review*. Vol. 1. No. 4. P. 521–542.
- Meng J., Hu Y., Wang Y., Wang X., Li C. 2006. A Mesozoic gliding mammal from northeastern China // *Nature*. Vol. 444. No. 7121. P. 889–893.
- Meng J., Wang Y., Li C. 2011. Transitional mammalian middle ear from a new Cretaceous Jehol eutriconodont // *Nature*. Vol. 472. No. 7342. P. 181–185.
- Meng Q.-J., Ji Q., Zhang Y.-G., Liu D., Grossnickle D.M., Luo Z.-X. 2015. An arboreal docodont from the Jurassic and mammaliaform ecological diversification // *Science*. Vol. 347. No. 6223. P. 764–768.
- Meng Q.-J., Grossnickle D.M., Liu D., Zhang Y.-G., Neander A. et al. 2017. New gliding mammaliaforms from the Jurassic // *Nature*. Vol. 548. No. 7667. P. 291–296.
- Rich T.H., Hopson J.A., Gill P.G., Trusler P., Rogers-Davidson S. et al. 2016. The mandible and dentition of the Early Cretaceous monotreme *Teinolophos trusleri* // *Alcheringa*. Vol. 40. No. 4. P. 475–501.
- Rougier G.W., Wible J.R., Hopson J.A. 1996. Basicranial anatomy of *Priacodon fruitaensis* (Triconodontidae, Mammalia) from the Late Jurassic of Colorado, and a reappraisal of mammaliaform interrelationships // *American Museum Novitates*. No. 3183. P. 1–38.
- Rowe T.B. 1996. Coevolution of the mammalian middle ear and neocortex // *Science*. Vol. 273. No. 5275. P. 651–654.
- Rowe T.B., Macrini T.E., Luo Z.-X. 2011. Fossil evidence on origin of the mammalian brain // *Science*. Vol. 332. No. 6032. P. 955–957.
- Wang Y., Hu Y., Meng J., Li C. 2001. An ossified Meckel's cartilage in two Cretaceous mammals and origin of the mammalian middle ear // *Science*. Vol. 294. No. 5541. P. 354–361.
- Wible J.R., Burrows A.M. 2016. Does the Jurassic Agilodocodon (Mammaliaformes, Docodonta) have any exudativorous dental features? // *Palaeontologia Polonica*. Vol. 67. P. 289–299.
- Zheng X., Bi S., Wang X., Meng J. 2013. A new arboreal haramiyid shows the diversity of crown mammals in the Jurassic period // *Nature*. Vol. 500. No. 7461. P. 199–202.
- Zhou C.-F., Wu S., Martin T., Luo Z.-X. 2013. A Jurassic mammaliaform and the earliest mammalian evolutionary adaptations // *Nature*. Vol. 500. No. 7461. P. 163–167.

К ВОПРОСУ О СТРУКТУРЕ И РАЗНООБРАЗИИ АДГЕЗИОННОЙ ПОВЕРХНОСТИ ГЕККОНОВ

О.С. Лучкина

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва, Россия*

ON STRUCTURE AND DIVERSITY OF THE GECKO ADHESIVE PADS

O.S. Luchkina

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia
e-mail: king10@inbox.ru*

Многие представители инфраотряда Gekkota характеризуются способностью к передвижению по вертикальным поверхностям, включая гладкое стекло. Возможность такого передвижения обеспечивает особое строение эпидермиса вентральной стороны пальцев (у некоторых видов и хвоста), формирующего адгезионную поверхность. Исследована адгезионная поверхность представителей трех семейств гекконов (Gekkonidae, Phyllodactylidae, Diplodactylidae). Проанализированы данные о количестве ламелл и площади адгезионной поверхности в зависимости от размеров тела животных.

Структурной единицей адгезионной поверхности гекконов является щетинка из кератина, которая расщепляется в своей дистальной трети на множество микрощетинков — спатул, благодаря которым гекконы прикрепляются к субстрату. У некоторых видов, например, у *Rhacodactylus trachyrhynchus* и *Bavayia robusta*, на боковой поверхности щетинки есть дополнительные выросты. В целом щетинки у представителей разных видов имеют одинаковую структуру. Различий в структуре щетинок на пальцах и хвосте не обнаружено.

Массивы щетинок расположены на особых участках кожи — ламеллах, которые различаются по форме, количеству и расположению на пальцах гекконов. Так, у *Gekko gecko* ламеллы располагаются на протяжении всего пальца в один ряд; на его проксимальной (*Hemidactylus*) или дистальной (*Assacus*, *Ptyodactylus*) части — в два ряда. На пальце может быть всего одна (*Sphaerodactylus*), две (*Assacus*) или много (*Gekko gecko*, *Ptyodactylus*) ламелл. У изученных видов площадь адгезионной поверхности ожидаемо увеличивается с увеличением размеров животного. Однако увеличение площади может происходить как за счет увеличения размеров самих ламелл, так и за счет увеличения их количества. Второй спо-

соб, по-видимому, можно ожидать у видов с большим количеством ламелл. Например, у *Asaccus platyrhynchus*, у которого всего по две ламеллы на каждом пальце, увеличение адгезионной поверхности осуществляется за счет увеличения размеров самих ламелл, тогда как у *Ptyodactylus oudrii*, *P. guttatus*, *P. ragazzii* просматривается тенденция к увеличению числа ламелл с увеличением размеров тела. У *Gekko gecko*, *Ptyodactylus dhofarensis* корреляция между числом ламелл и размерами животных отсутствует. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что увеличение числа ламелл у более крупных животных наблюдается у видов, у которых площадь адгезионных поверхностей растет с увеличением размеров тела быстрее, чем масса тела в степени $2/3$.

Автор выражает благодарность Ю.Ф. Ивлеву и Р.А. Назарову за всестороннюю помощь в проведении исследования, советы и обсуждение результатов.

**ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
ДЛИТЕЛЬНОСТИ ВОДНОЙ ФАЗЫ ЖИЗНЕННОГО
ЦИКЛА ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ *PELOPHYLAX
RIDIBUNDUS* (ANURA, AMPHIBIA) И РАЗМЕРОВ
ГОЛОВАСТИКОВ И МЕТАМОРФОВ**

С.М. Ляпков¹, А.С. Фоминых²

¹ *Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия;*

² *Российский научно-исследовательский институт комплексного
использования и охраны водных ресурсов, Екатеринбург, Россия*

**WITHIN-POPULATION VARIATION IN DURATION
OF AQUATIC PHASE OF THE LIFE CYCLE
OF *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (ANURA, AMPHIBIA)
AND IN THE BODY SIZE OF TADPOLES
AND METAMORPHS**

S.M. Lyapkov¹, A.S. Fominykh²

¹ *Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia;*

² *Russian Research Institute for Integrated Water Management
and Protection, Ekaterinburg, Russia
e-mail: lyapkov@mail.ru*

Введение

В период с 2003 по 2008 г. авторы изучали многолетнюю динамику генераций популяции озерной лягушки, населяющей подогреваемый водоем-отстойник Нижнетагильского металлургического комбината (далее для краткости — НТМК). Были выделены три когорты особей: ранних (когорта I), средних (II) и поздних (III), которые зимуют на личиночных стадиях и проходят метаморфоз в мае следующего года (Фоминых, Ляпков, 2011). Уточним, что термин «когорта» используется для обозначения группы особей одной генерации со сходными сроками рождения (Ляпков, 2014). Метаморфы когорты I не только раньше выходят на сушу, но и несколько крупнее таковых когорты II, причем обе эти когорты намного мельче метаморфов когорты III. Нами также было показано, что формирование в каждой из генераций многочисленной когорты зимующих головастика — новая адаптация: сильное преимущество в размерах (несмотря на завершение метаморфоза на 8–10 месяцев позднее, чем у когорты I и II) обеспечивает этой когорте высокую постметаморфозную выживаемость и более высокую плодовитость самок. Однако детального исследования динамики роста и развития головастика каждой из трех

когорт не было проведено, и это касается прежде всего различий между когортами I и II, которые не столь сильно различаются сроками завершения метаморфоза. Поэтому первая задача этой работы — исследование личиночного роста и развития, обуславливающих формирование размеров метаморфов когорт I и II, в частности, выяснение того, во всех ли случаях метаморфы когорты I имеют преимущество в размерах перед таковыми когорты II.

Вместе с тем в Свердловской области находится еще несколько подогреваемых водоемов, также заселенных локальными интродуцированными популяциями озерной лягушки (Иванова, 2002; см. обзор в: Фоминых, Ляпков, 2011), но характеризующихся различными режимами поступления теплой воды и максимальными зимними температурами. Для сравнительного с НТМК исследования были выбраны популяции Рефтинского и Верхнетагильского водохранилищ, в которых ранее также была обнаружена зимующая когорта головастика (Иванова, 2017; Фоминых, неопубл. данные). Нашей второй задачей было получение данных по динамике личиночного роста и развития особей из названных популяций. Третьей задачей было подтвердить наличие зимующих головастика в выбранных популяциях и выяснить, насколько часто встречаются особи этой когорты.

Материал и методика

Сборы материала проводили в местообитаниях популяций Рефтинского (далее для краткости — Рефтинск) и Верхнетагильского (далее для краткости — Верхний Тагил) водохранилищ. В качестве контроля была выбрана популяция реки Пышмы, в местообитании которой отсутствуют искусственно «подогреваемые» водоемы. Отловы головастика и метаморфов проводили в течение второй половины лета и в начале осени 2015 г., с 10 июля по 30 сентября, причем головастика, отловленных позднее 8 августа, относили уже ко II когорте. Промежуток времени между взятием выборок головастика I и II когорт — от 3 недель до 1,5 месяцев. Часть материала из Верхнего Тагила была собрана в начале июля 2010 г., всего (в 2010 и 2015 гг.) было отловлено 610 особей. Для выявления особей, относящихся к III когорте, отловы проводили также в начале мая 2015 и 2016 гг. Кроме того, использовали ранее частично опубликованные данные (Фоминых, Ляпков, 2011) по популяции НТМК (всего около 3100 особей). Для фиксации использовали 5%-ный формалин, измерение длины тела проводили с помощью линейки окуляр-микрометра бинокля, причем наиболее крупных особей измеряли с увеличением объектива $\times 0.6$ или штангенциркулем. Стадии развития головастика определяли по таблицам нормального развития (Дабагян, Слепцова, 1975), при первичной обработке материала особей нескольких близких стадий развития объединяли в группы (36–39-я, 40–42-я, 43–44-я, 45–46-я, 47–

49-я, 50–54-я стадии). Для статистической обработки материала использовали однофакторную (фактор — «популяция») или двухфакторную (факторы — «популяция» и «когорта») схемы дисперсионного анализа с фиксированными эффектами.

Результаты и обсуждение

1. Новые датированные случаи зимовки головастика.

Наиболее редко зимующие головастики, завершающие метаморфоз в мае следующего года (т.е. относящиеся к когорте III) встречались в популяции Пышмы (рис. 1А), в местообитании которой, как уже отмечалось, не было никаких искусственно подогреваемых водоемов. Такие головастики были впервые найдены весной 2015 г., затем — весной и осенью 2016 г., т.е. в составе трех последовательных генераций, что позволяет говорить о регулярном формировании такой когорты в популяции Пышмы. Наиболее часто такие головастики встречались в соединен-

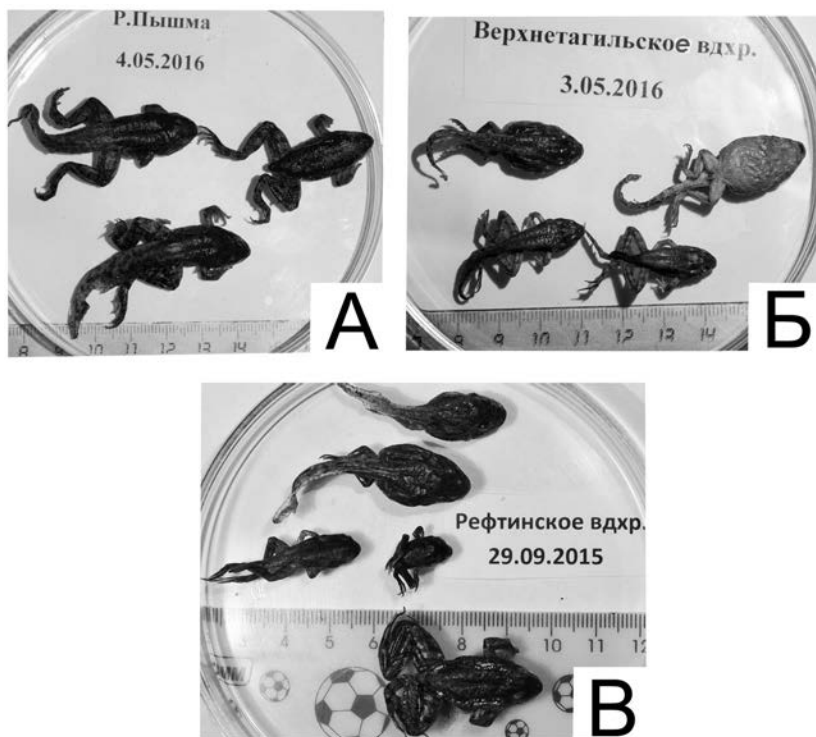


Рис. 1. Головастики и завершающие метаморфоз особи трех популяций. А — Пышма; Б — Верхний Тагил; В — Рефтинск. Указаны даты отловов.

ном с основным руслом реки постоянном полупроточном водоеме, поверхность которого зимой не покрывается полностью льдом. Отметим также, что феномен зимовки головастиков в неподогреваемых водоемах этого региона ранее в литературе не был описан. В популяциях Верхнего Тагила (рис. 1Б) и Рефтинска (рис. 1В) также были найдены зимующие головастики, причем эта когорта встречалась здесь существенно чаще, чем в Пышме. Согласно наблюдениям А.С. Фоминых, такие особи были найдены практически во все годы исследований (раньше 2015 г.). Известно, что в более ранние годы исследований (1997–2014 гг., Иванова, 2017) в популяциях Верхнего Тагила и Рефтинска также были выявлены метаморфы, происходящие из перезимовавших головастиков, однако автор этой публикации, приводя данные по длине тела таких метаморфов, не указывает сроки их отлова и каких-либо других свидетельств того, что такие особи метаморфозируют после зимовки. Изменение частоты встречаемости когорты III хорошо соответствует температурному тренду: минимальное количество теплой воды поступает в местообитание популяции Рефтинска, а максимальное — популяции НТМК, и именно в этой популяции зимняя температура подогреваемой части водоема максимальна (Фоминых, Ляпков, 2011), а зимующие головастики встречаются наиболее часто. Причина в том, что в популяции НТМК сравнительно высокие зимние температуры (не ниже 14 °С) позволяют головастикам быть активными в течении зимы, а в других популяциях, как мы выяснили, этого не происходит.

Следует также отметить, что случаи зимовки головастиков популяции Пышмы представляют собой следствие ограничения развития низкой температурой (при позднем размножении), в отличие от популяций подогреваемых водоемов, в которых эта когорта сравнительно многочисленна и формируется как выигрышный вариант стратегии на увеличение размеров метаморфов. Так, известны случаи ухода в зимовку головастиков озерной лягушки вследствие недостатка тепла в течение личиночного периода, например, массовый уход в зимовку наблюдался у головастиков в сравнительно холодных горных водоемах поблизости от Алма-Аты (Войткевич, 1952; см. обзор в: Фоминых, Ляпков, 2011).

Поскольку популяция Пышмы находится всего в 250 км от северо-восточной границы естественного ареала вида, можно предположить, что зимующие головастики могут быть характерны для естественных популяций этого региона.

2. Динамика роста головастиков и размеры метаморфов: различия между когортами НТМК.

Согласно результатам нашего более раннего исследования, метаморфы когорты I были крупнее таковых когорты II (Фоминых, Ляпков, 2011),

однако после добавления новых данных различия в размерах становятся несущественными, хотя тенденция сохраняется, несмотря на более крупные размеры головастика когорты II (табл. 1 и 2). Отметим также, что в выборках конца лета и начала осени не были найдены сравнительно ранние стадии развития головастика когорты II (табл. 1). Среди поздних стадий преимущество в размерах остается за когортой II, что отражается в виде отсутствия различий в размерах метаморфов (при использовании в анализе объединенной выборки) между этими двумя когортами. Другими словами, «проигрыш» когорты II, выражающийся в сравнительно поздних сроках окончания метаморфоза, может хотя бы в некоторые годы компенсироваться сравнительно более крупными размерами метаморфов.

Таблица 1. Средняя длина тела головастика различных стадий, сравнение между двумя когортами, «ранней» (I) и «средней» (II), и 4 исследованными популяциями Свердловской области.

Стадия развития	Средняя длина тела (мм)				
	36–39	40–42	43–44	45–46	47–49
Пышма I	10,80	14,08	17,21	20,84	23,30
Пышма II				23,16	28,82
Рефтинск I	8,83	<u>13,33</u>	15,04	16,75	20,43
Рефтинск II	9,90	14,40	15,53	16,65	20,18
Верхний Тагил I	10,03	16,03	18,78	20,49	21,79
Верхний Тагил II	9,26	14,70	17,45	18,76	20,20
НТМК I	11,08	13,82	18,80	21,41	24,13
НТМК II				25,00	28,72

Примечание: серой заливкой отмечены случаи достоверных различий между когортами I и II, полужирным шрифтом, подчеркиванием и курсивом — различия между популяциями.

3. Динамика роста головастика и размеры метаморфов: различия между когортами и популяциями.

Выявленные нами различия (на каждой из сравниваемых стадий развития, за исключением наиболее ранних стадий, 36–39) между «ранними» и «поздними» головастиками других популяций (табл. 1 и 2) не всегда соответствуют таковым, выявленным в популяции НТМК. Преимущество в размерах головастика когорты II выявлено еще только в популяции Пышмы, что не вполне понятно, поскольку температурные режимы Пышмы и НТМК сильно различаются. Возможно, причина в том, что в обеих популяциях головастики когорты II характеризуются наиболее длительным развитием до метаморфоза. Сильных различий между этими двумя когортами не наблюдалось в популяции Рефтинска, в то время

Таблица 2. Среднее, минимальное и максимальное значения длины тела метаморфов (мм), сравнение между исследованными популяциями Свердловской области и 3 когортами.

Популяция	Когорта								
	I			II			III		
	X	Min	Max	X	Min	Max	X	Min	Max
Пышма	–	–	–	<u>28,83</u>	24,40	36,10	<u>31,00</u>	28,00	34,30
Рефтинск	24,01	19,20	28,20	20,28	14,70	30,40	<u>26,12</u>	–	–
Верхний Тагил	22,49	19,10	25,40	19,22	14,30	25,00	<u>24,59</u>	22,00	26,40
НТМК	23,74	16,80	29,70	<u>23,50</u>	14,60	31,10	<u>44,36</u>	38,40	57,20

Примечание: полужирным шрифтом, подчеркиванием и курсивом отмечены случаи различий средних значений между популяциями.

как в популяции Верхнего Тагила более крупными были головастики когорты I.

Характер различий размеров метаморфов каждой из 3 когорт (табл. 2) также оказывается сходным при сравнении популяций НТМК и Пышмы: самые крупные особи относятся к когорте III, несмотря на то, что особи этой когорты крайне редки в популяции Пышмы. Качественно такая же закономерность наблюдается в популяциях Верхнего Тагила и Рефтинска, хотя преимущество в размерах метаморфов когорты III лишь незначительно. Согласно данным Ивановой (2017), исследовавшей популяции Верхнего Тагила и Рефтинска в более ранние годы, метаморфы когорты III характеризовались существенно более крупными размерами (соответственно, 34,7 мм и 40,8 мм), более сходными с размерами метаморфов этой когорты популяции НТМК. Вероятно, такой неоднозначный характер различий между когортами головастика и метаморфов обусловлен различиями в температурных режимах между 4 исследованными популяциями. Следует также отметить, что во всех исследованных нами популяциях длина тела метаморфов когорт I и II может характеризоваться как высокими, так и очень низкими значениями (см. столбцы «min» и «max» в табл. 2). Наиболее вероятно, что такие сильные внутрикогортные различия обусловлены высокой неоднородностью условий крупных водоемов, в которых проходит личиночное развитие.

В условиях сравнительно высокой зимней температуры водоемов, обеспе-

чивающей выживание в течение зимовки большому числу головастиков, вряд ли следует ожидать увеличения числа дискретных когорт. По крайней мере, при увеличении зимних температур в подогреваемых водоемах у вида наблюдается сильное удлинение сезона размножения даже на небольшой территории, как в случае НТМК (Фоминых, 2007), вплоть до зимнего размножения и перекрывания «когорт», т.е. одновременного существования в водоеме головастиков нескольких размерных групп даже в течение зимы (Covaciú-Marcov et al., 2003; Sas et al., 2010). На Камчатке у озерной лягушки всего за 30 лет после интродукции сформировалось впечатляющее разнообразие длительности активного сезона и числа «когорт» головастиков, в зависимости от количества поступающей теплой воды и ее годовой динамики (Ляпков, 2014, 2016). При этом исходное количество «особей-основателей» всех камчатских популяций было небольшим, а их генетическое разнообразие — низким (Ляпков и др., 2017). Скорее всего, обсуждаемая дискретность когорт может быть только следствием наличия разрыва во времени существования нерестовых водоемов, в которых проходит развитие формирующихся когорт головастиков (Kuan, Lin, 2011; Kuan, 2016).

Заключение

При исследовании влияния «личиночных» характеристик метаморфов амфибий на приспособленность наиболее общей тенденцией было выявление большего значения размеров метаморфов, в сравнении с длительностью их предметаморфозного развития (обзор см. Altwegg, Reyer, 2003; Earl, Whiteman, 2015). Наши результаты подтверждают предположение, что и у озерной лягушки стратегии личиночного развития направлены преимущественно на более крупные размеры метаморфов, часто «в ущерб» более быстрому развитию. Преимущество более крупных особей среди метаморфов связано скорее всего с тем, что они остаются в водных (или околоводных) местообитаниях, где высока их конкуренция из-за их высокой плотности, и где они могут подвергаться каннибализму со стороны взрослых особей. Исходя из выбора видом такой стратегии, можно также предположить, что случаи зимовки головастиков, при условии наличия подходящих водоемов, встречаются в северной части ареала гораздо чаще, чем об этом известно по литературным данным.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (проекты №№ 16-04-01771 и 15-34-50143). Авторы признательны В.Л. Вершинину за участие в обсуждении результатов исследования.

Список литературы

Войткевич А.А. 1952. О температурной стадии в развитии бесхвостых амфибий // Журнал общей биологии. Т. 13. № 4. С. 286–297.

- Дабаян Н.В., Слепцова Л.А. 1975. Травяная лягушка (*Rana temporaria* L.) // Объекты биологии развития. М.: Наука. С. 442–462.
- Иванова Н.Л. 2002. Озерная лягушка (*Rana ridibunda* Pall.) в водоемах-охлади-телях на Среднем Урале // Экология. № 2. С. 137–141.
- Иванова Н.Л. 2017. Характер и темпы роста озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* Pall., интродуцированной в водоемы Среднего Урала // Известия Академии наук. Серия: Биология. № 4. С. 413–417.
- Ляпков С.М. 2014. Озерная лягушка (*Pelophylax ridibundus*) в термальных водо-емах Камчатки // Зоологический журнал. Т. 93. № 12. С. 1427–1432.
- Ляпков С.М. 2016. Места находок и состояние популяций озерной лягушки на Камчатке // Вестник Тамбовского университета. Серия: естественные и тех-нические науки. Т. 21. № 5. С. 1821–1824.
- Ляпков С.М., Ермаков О.В., Тутов С.В. 2017. Распространение и происхождение двух форм озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* complex (Anura, Ranidae) на Камчатке по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК // Зооло-гический журнал. Т. 96. № 11 (в печати).
- Фоминых А.С. 2007. Размножение озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в г. Ниж-ний Тагил // Биоразнообразии животных в экосистемах. Днепропетровск: Изд-во ДНУ. С. 404–406.
- Фоминых А.С., Ляпков С.М. 2011. Формирование новых особенностей жизнен-ного цикла озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в условиях подогреваемого водоема // Журнал общей биологии. Т. 72. № 6. С. 403–421.
- Altwegg R., Reyer H.-U. 2003. Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs // Evolution. Vol. 57. No. 4. P. 872–882.
- Covaciu-Marcov S.-D., Ghira I., Ardeleanu A., Cogalniceanu D. 2003. Studies on the influence of thermal water from Western Romania upon Amphibians // Biota. Vol. 4. No. 1–2. P. 9–20.
- Earl J.E., Whiteman H.H. 2015. Are Commonly Used Fitness Predictors Accurate? A Meta-analysis of Amphibian Size and Age at Metamorphosis // Copeia. Vol. 103. No. 2. P. 297–309.
- Kuan S.-H. 2016. Metamorphic strategies of the Indian rice frog, *Fejervarya limnocharis*, in response to irrigation regimes // Taiwania. Vol. 61. No. 4. P. 271–278.
- Kuan S.-H., Lin Y.K. 2011. Bigger or faster? Spring and summer tadpole cohorts use different life-history strategies // Journal of Zoology. Vol. 285. No. 3. P. 165–171.
- Sas I., Antal C., Covaciu-Marcov S.D. 2010. Tropics patch in the Holarctic: A new case of wintertime breeding of a *Pelophylax ridibundus* population in North-Western Romania // North-Western Journal of Zoology. Vol. 6. No. 1. P. 128–133.

TULERPETON CURTUM:
НОВАЯ РЕКОНСТРУКЦИЯ ДРЕВНИХ ЛАП

Д.Н. Медников

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва, Россия*

TULERPETON CURTUM:
NEW RECONSTRUCTION OF ANCIENT LIMBS

D.N. Mednikov

*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
e-mail: ranodon@yandex.ru*

Для создания реконструкции лап тулерпетона ключевыми являются два вопроса. Было ли нарушено естественное расположение элементов в конечностях друг относительно друга после смерти животного и, если было, то насколько сильно смещены элементы? Второй вопрос касается степени оссификации автоподия тулерпетона к моменту его смерти. Был ли процесс оссификации полностью завершен или какие-то элементы на момент гибели животного оставались хрящевыми и в силу этого не сохранились на образце? Учитывая эти два вопроса, удобнее начать реконструкцию с задней лапы животного, поскольку она лучше сохранилась.

Большинство составляющих стопу элементов практически не испытывали серьезных смещений после смерти животного, за исключением fibulare и дистально примыкающих к ней костей. По границе intermedium и fibulare лапа сложилась книжкой так, что эти две кости оказались как бы на разных страницах, а не в одной плоскости. Fibulare, к тому же, испытало заметное смещение в дистальном направлении и небольшой поворот против часовой стрелки, в результате чего метатарзалия пятого пальца выскочила из сустава с пятой дисталией и своим проксимальным концом ушла под шестую дисталию. Фаланги пятого пальца образуют собой ровный ряд, межфаланговые соединения не нарушены, боковых смещений фаланг друг относительно друга нет. Можно поэтому предположить, что сам палец остался в своем естественном положении на образце. Он находится от соседнего (четвертого) пальца на таком же примерно расстоянии, как и четвертый от третьего, и пространства для того, чтобы «втиснуть» между четвертым и пятым пальцами еще один, просто нет. Если провести через фаланги пятого пальца ось и продолжить ее проксимально в область мезоподия, она точно пройдет именно через пятую дисталию. То есть сохранившиеся пальцы задней лапы тулерпетона — это 1, 2, 3, 4 и 5-й.

Пятый палец соединяется с fibulare, как и у других постдевонских тетрапод, через небольшой элемент цилиндрической формы — distale 5 (d5). Позади пятой дисталии на fibulare сидит еще один цилиндрический элемент — distale 6 (d6). Этот элемент присутствует не только в конечностях вымерших тетрапод, но и у некоторых рецентных видов углозубов, у которых можно проследить развитие двух связанных с fibulare дисталий в онтогенезе. И d5, и d6 возникают у углозубов из той же постаксиальной (относительно пальцевой дуги) мезенхимы, что и зачатки пальцев. То есть эти небольшие элементы являются по своему эмбриональному происхождению самыми проксимальными членами соответствующих пальцев. А у некоторых древних тетрапод d5 и d6 еще похожи по форме и характеру окостенения на обычные фаланги пальцев. Так, у ихтиостеги на fibulare сидят два нормально развитых пальца, связанных с этой костью посредством двух более коротких, чем последующие фаланги, цилиндрических элементов, обладающих характерными для фаланг опоясывающими перихондральными окостенениями. Поэтому ни у кого из палеонтологов не вызывает сомнений, что эти короткие проксимальные элементы являются именно метатарзалиями, и что пальцы ихтиостеги начинаются прямо от fibulare. У углозубов проксимальные элементы пятого и шестого пальцев приобретают характерную для элементов мезоподия вальковатую форму и теряют кольцевые перихондральные окостенения, а шестой палец теряет и все свои фаланги. Тулерпетон занимает промежуточное положение по устройству d5 и d6: у него эти элементы уже стали очень короткими, но еще не потеряли опоясывающие перихондральные окостенения. Шестой палец тулерпетона, судя по ровному, не обломанному дистальному краю d6, уже утратил все свои фаланги, как и у более поздних тетрапод. Видимо, «мезоподивание» d5 и d6 в эволюции тетрапод произошло потому, что латеральные 5-й и 6-й пальцы сидели слишком проксимально на метаптеригиальной оси конечности (на третьем мезомере) по сравнению с более дистально расположенными медиальными пальцами. Для того, чтобы основания всех пальцев образовали более-менее ровный поперечный ряд, который позволил бы эффективно сгибать дистальную половину лапы, в состав мезоподия вошли проксимальные члены 5-го и 6-го пальцев, постепенно приобретая характерную для остальных элементов мезоподия форму и специфику оссификации. Если сдвинуть fibulare тулерпетона в его естественное положение, чтобы оно четко состыковалось с соседними intermedium и концом fibula, тогда дистальные края d5 и d6 окажутся на одной линии с соответствующими краями других дисталий, и пятый палец не будет выбиваться из ровного поперечного ряда других пальцев. То есть установится картина, типичная для нормальной тетраподной конечности.

У дистолатерального конца фибулы сохранился маленький цилиндрический элемент, который можно обозначить как distale 7 (d7). Он несколько смещен дистально от фибулы, но это смещение, вне сомнения, произошло после смерти животного (как и смещение fibulare). На дистолатеральном краю fibula есть небольшая суставная поверхность, идеально подходящая для d7. Сходную позицию занимает в передней конечности тулерпетона шестой палец. У некоторых палеозойских тетрапод на дистальном конце фибулы есть маленький округлый элемент, по своему расположению точно соответствующий d7 тулерпетона. У взрослых углозубов никогда нет самостоятельного d7, но в соответствующем месте на фибуле из постаксиальной пальцевой мезенхимы образуется небольшой вырост, иногда связанный с телом фибулы перетяжкой. Похоже, что d7 — самый проксимальный член 7-го пальца (его метатарзалия), вошедший в состав мезоподия, так же как проксимальные элементы 5-го и 6-го пальцев. Скорее всего, d7 стопы тулерпетона, в отличие от соответствующего элемента кисти, фаланг не несло, поскольку рядом в породе нет никаких намеков даже на осколки фаланг, при том, что другие пальцы задней лапы хорошо сохранились.

Обращают на себя внимание и некоторые особенности остальных дисталий стопы тулерпетона. Distale 4 — сравнительно крупный элемент, дистальный край которого имеет неровную, ломаную границу. Латеральный край этого элемента, выходящий на границу сгиба конечности, также неровный, бугристый. Эта неровность краев может быть либо следствием частичного посмертного разрушения d4, либо свидетельством его незавершенной оссификации. Лежащее у медиального бока 4-й дисталии distale 3 (d3) имеет неправильную форму и занимает только часть свободного пространства между соседними элементами стопы, не вступая ни с одним из них в тесный контакт. Видимо, этот элемент не завершил свою оссификацию к моменту смерти животного, и хрящ, окружавший при жизни костную сердцевину дисталии, впоследствии разрушился, что вызвало появление не заполненной костью промежутков между соседними элементами. У многих современных тетрапод при оссификации мезоподия первые очаги окостенений возникают в центральной области мезоподидальных элементов. Ядро окостенения постепенно разрастается к поверхности хряща, в конце концов полностью его замещая. Разрастание подчас происходит неравномерно, и формирующаяся кость может иметь неровные бугристые поверхности. Еще одним подтверждением того, что в стопе тулерпетона не закончился процесс оссификации, является полное отсутствие кости в области второй дисталии. У многих вымерших тетрапод дисталии окостеневали после более проксимальных элементов, причем часто первой оссифицировалась 4-я, затем 3-я и после этого 2-я. Тот же порядок оссификации мы обнаруживаем у тулерпетона.

Distale 1 (d1) тулерпетона заметно отличается от других дисталий морфологически и по темпам своей оссификации явно опережает другие элементы пальцевой дуги. D1 — крупный, хорошо окостеневший элемент, по форме похожий на короткую фалангу. Как и фаланги, d1 слегка сужается в своей центральной части, но из-за того что этот элемент короткий, почти квадратный в сечении, его срединный перехват выражен слабо. Как и фаланги, d1 покрыт перихондральным окостенением, опоясывающим его в виде короткой трубки. Сходство с фалангой первой дисталии, по-видимому, далеко не случайно. Оно обусловлено особой природой первого пальца. У тетрапод этот палец отличается от остальных четырех большим морфологическим и молекулярным своеобразием. По особенностям экспрессии некоторых генов он больше похож на элементы мезоподия, чем на обычные пальцы, и возможно, в этом кроется одна из причин заметной (по сравнению с другими пальцами) укороченности его фаланг. В процессе онтогенеза конечностей углозубов первый палец возникает из преаксиального (относительно пальцевой дуги) мезенхимного облака, так же как и та часть *basale commune*, которая служит ему основанием. Остальные пальцы возникают из постаксиальной мезенхимы. Между зачатками первого и второго пальцев многих углозубов имеется более или менее развитый плавничок, вполне сравнимый с дистальным концом рыбьего плавника. Первый и второй пальцы тетрапод можно представить как последние члены преаксиальной и постаксиальной групп лучей, отходящих от метаптеригиальной оси (пальцевой дуги). У кистеперой рыбы тиктаалика последний мезомер оси несет две радиалии, причем дистальный конец лопасти плавника, скорее всего, находился как раз между ними. Эти радиалии тиктаалика вполне сопоставимы с первым и вторым пальцами тетрапод, только сидят они на общем основании — пятом мезомере, а в основании каждого пальца тетрапод находится свой отдельный элемент — дисталия этого пальца. Скорее всего, общее основание первых двух пальцев тетрапод (последний мезомер оси) так и осталось единым (и это вторая дисталия), а в первую дисталию превратился самый проксимальный член первого пальца. Поэтому дисталия первого пальца похожа на фалангу у самых разных вымерших тетрапод — тулерпетона, грирерпетона, протерогиринуса, многих групп синапсид. В ходе эволюции сходство первой дисталии с фалангой может совсем исчезать (например, у многих зауропсидных рептилий), и происходит ее окончательное «омезоподивание». Предположение о том, что d1 — это бывший первый элемент первого пальца, хорошо объясняет заметную разницу в скорости его оссификации по сравнению с другими дисталиями у древнейших пятипалых тетрапод. У примитивных форм d1 еще сохраняет свойственное фалангам перихондральное опоясываю-

щее окостенение, которое развивается намного раньше внутреннего замещающего, и поэтому d1 лидирует по скорости оксификации среди других дисталий.

В отличие от *fibulare*, два других элемента проксимального ряда мезоподия — *intermedium* и *tibiale* — не испытали заметных смещений после смерти животного. Они очень хорошо окостенели. *Tibiale* слегка сужается к своему дистальному концу, плавно закругляясь. Это придает *tibiale* некоторое сходство с когтевой фалангой. Похоже, что дистальнее этой кости больше никаких элементов не было. То есть у тулерпетона, скорее всего, не было элементов прехаллюкса или предпервого пальца стопы.

Комплекс центральных элементов включает у тулерпетона три сохранившихся окостенения и несет явные следы незавершенности процесса оксификации. У дистального конца промежуточного элемента (*intermedium*, i) располагается крупное, хорошо окостеневшее, судя по ровным краям, проксимальное центральное. Оно вполне соответствует по своему положению в мезоподии проксимальному центральному элементу протерогиринуса и грирерпетона и, как у этих форм, может быть обозначено как *centrale 4* (c4). Дистальнее этого элемента располагается еще одна косточка, по своему положению соответствующая *centrale 1* (c1) примитивных тетрапод. Этот элемент, так же как и d3, имеет неправильную форму с бугристыми неровными краями и занимает только часть свободного пространства между соседними костями мезоподия, не вступая ни с одной из этих костей в плотный контакт. Очевидно, что процесс оксификации в c1, так же как и в третьей дисталии, был не завершен к моменту гибели животного. *Intermedium*, c4 и c1 представляют собой элементы второго преаксиального луча, отходящего от второго мезомера оси — фибулы. В развитии углозубов, как показали исследования Шмальгаузена, промежуточная кость и два центральных элемента возникают из одного эмбрионального зачатка. Причем оба центральных элемента имеют сложную природу, и каждый из них образуется из двух сливающихся в одно целое зачатков: более развитого и крупного медиального и мелкого и отстающего в развитии латерального. Латеральные зачатки представляют собой, по Шмальгаузену, остатки третьего преаксиального луча, отходившего от *fibulare*. Его элементы в ходе эволюции попарно слились со вторым и третьим членами второго преаксиального луча. У протерогиринуса и грирерпетона там, где в конечностях углозубов возникают латеральные зачатки центральных, имеются два самостоятельных костных элемента — *centrale 2* (c2) и *centrale 3* (c3). C3 занимает более проксимальное, чем c2 положение и прилегает к латеральному боку c4, а также контактирует с медиальной стороной *fibulare*. То есть c3 — это проксимальный член третьего преаксиального луча, а c2 — дистальный. У ту-

лерпетона в положении третьей централии протерогиринуса и грирерпетона находится сравнительно небольшой, хорошо окостеневший элемент. А там, где должна быть вторая централия, у тулерпетона располагается пустое, ничем не занятое пространство между костями. То есть элемент там был, но не сохранился, скорее всего, из-за того, что оставался еще хрящевым к моменту гибели животного. Таким образом, у тулерпетона, как и у других примитивнейших пятипалых тетрапод, было 4 центральных элемента.

Если теперь сделать «общий портрет» задней лапы тулерпетона, то первое, что бросается в глаза, это то, что она имела только пять нормально развитых пальцев (рис. 1В). Это самая древняя из пятипалых конечностей, найденных до сегодняшнего дня. Устройство предплюсны тулерпетона практически идентично строению этого отдела у древнейших пятипалых тетрапод, конечности которых известны. Полный набор костей мезоподия включал у этого животного не менее 14 элементов, каждый из которых можно точно сопоставить не только с соответствующими элементами конечностей древнейших пятипалых четвероногих, но и с эмбриональными элементами мезоподия современных углозубов. Эти 14 элементов следующие: fibulare, intermedium, tibiale, четыре центральных

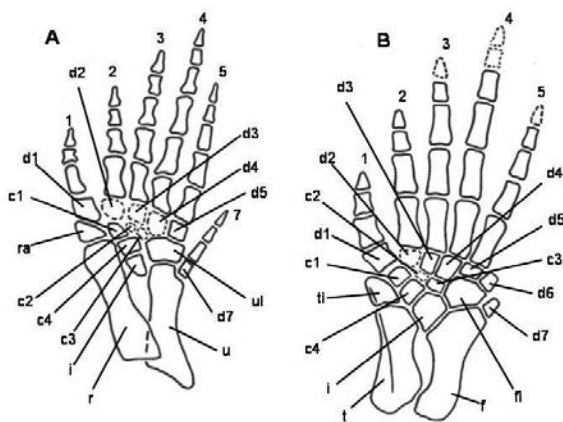


Рис. 1. Реконструкция конечностей *Tulerpeton curtum*.

А — передняя конечность; В — задняя конечность; 1–7 — номера соответствующих пальцев; c1, c2, c3, c4 — centralia 1–4; d1, d2, d3, d4, d5, d6, d7 — carpalia distalia 1–7 на рис. 1А и tarsalia distalia 1–7 на рис. 1В; f — fibula; fi — fibulare; i — intermedium; r — radius; ra — radiale; t — tibia; ti — tibiale; u — ulna; ul — ulnare. Элементы, показанные прерывистой линией, не сохранились на образце.

элемента (*centralia* 1–4), один из которых оставался хрящевым на момент смерти исследуемого экземпляра, а также семь дистальных элементов (*tarsalia distalia* 1–7), один из которых — *distale* 2 — тоже оставался целиком хрящевым. Процесс оксификации полностью не завершился еще, как минимум, в двух элементах: *distale* 3 и *centrale* 1. Таким образом, обнаруженные остатки принадлежат животному, в скелете задней лапы которого окостенение элементов еще не закончилось. Причем среди аутсайдеров оксификации были дисталии и центральные элементы.

Это очень важно иметь в виду, приступая к исследованию передней конечности тулерпетона. У всех без исключения древнейших тетрапод — ихтиостеги, акантостеги, протерогирина, грирерпетона, темноспондилов — элементы предплюсны заметно опережали по срокам оксификации элементы запястья. Последовательность появления окостенений в гомодинамных элементах передних и задних конечностей исследованных на этот счет тетрапод, по крайней мере в общих чертах, была сходной. У многих форм в числе явных аутсайдеров оксификации были дистальные элементы мезоподия. Учитывая все вышесказанное и имея также в виду, что передняя и задняя конечности тулерпетона, без сомнения, принадлежат одному экземпляру, поскольку соединены на образце непрерывными рядами брюшных чешуй, можно предположить, что процесс оксификации элементов в передней конечности этого животного продвинулся заметно меньше, чем в задней. То есть в передней конечности тулерпетона многие элементы могли оставаться полностью хрящевыми и не сохраниться на образце. Причем очень вероятно, что хрящевыми оставались многие дистальные и некоторые центральные элементы запястья.

Передняя конечность тулерпетона подверглась гораздо большей деформации, чем задняя. Автоподий по границе мезоподия и метакарпалий сложился так, что пальцы ушли под конечность и оказались прижаты снизу к мезоподию и зейгоподию. Пальцы вышли из суставов и заметно наклонились своими вершинами вправо относительно продольной оси конечности, некоторые элементы первого и второго пальцев разъединены, а проксимальная часть большого пальца частично разрушена. Как отмечали все предыдущие исследователи, в кисти тулерпетона шесть хорошо развитых пальцев, первые пять из которых по своим фаланговым формулам соответствуют пяти пальцам остальных четвероногих. Шестой палец сидит на дистолатеральном углу локтевой кости, причем на ульне для него имеется ясно выраженная суставная поверхность. Самый проксимальный элемент пальца довольно короткий, цилиндрической формы и похож по габитусу на дисталию. Однако он имеет хорошо развитое перихондральное опоясывающее окостенение, подобное окос-

тенениям настоящих фаланг. По своему размеру, форме и положению он подобен d7 задней конечности, с той разницей, что несет на своем дистальном конце фаланги шестого пальца. То есть шестой палец передней конечности тулерпетона соответствует рудименту седьмого, а не шестого, пальца задней лапы, и поэтому отмечен на реконструкции цифрой 7 (рис. 1А). У дистального края локтевой кости лежит крупный элемент, вполне сопоставимый с *ulnare* (*ul*) других тетрапод. *Ulnare* тулерпетона слегка повернуто по часовой стрелке так, что между ним и концом локтевой кости с медиальной стороны образовался заметный разрыв. К тому же, *ul* немного накренилось своим дистальным концом вниз, как бы следуя за ушедшими на обратную сторону конечности пальцами. Медиально к *ulnare* примыкает элемент треугольной формы, сопоставимый по положению с *intermedium* (*i*). Этот элемент также, по-видимому, смещен со своего естественного положения. Дистальный конец *i* оказался повернут вправо так, что теперь медиальный край этой кости продолжает собой линию медиального края локтевой кости, а не вклинивается, как обычно, в промежуточное пространство между элементами зейгоподия. Поверхность *i* (так же как и *ul*) неровная, покрытая ямками и бугорками, что может говорить о незавершившемся полностью процессе оссификации этих элементов. У дистального конца *i* расположен крупный, хорошо окостеневший прямоугольный элемент, по своему положению соответствующий крупному проксимальному центральному элементу стопы (*c4*). Нормальное положение запястного *c4* заметно нарушено. Его дистальный край резко загнут вниз, так что *c4* находится под заметным углом к *i*, а не в одной плоскости с этой костью. Сильно надвинувшийся на медиальный бок *c4* конец лучевой кости сместил *c4* вправо. Видимо, смещение вправо промежуточной кости тоже спровоцировано лучевой костью. На образце обе кости зейгоподия почти параллельны, но у живого животного, скорее всего, их дистальные концы расходились под острым углом. Это дает возможность разместить *i* и *c4* в их естественном положении, и, в таком случае, небольшой костный элемент, лежащий у дистолатерального края лучевой кости, оказывается точно у дистального края *c4* в положении *c1* задней конечности. Запястное *c1* неправильной формы с бугристой поверхностью, что может свидетельствовать о незавершенной оссификации этого элемента. Рядом с *c1* у дистомедиального угла лучевой кости находится сильно поврежденный элемент, сопоставимый по положению с *radiale* (*r*). Часть этого элемента отколота и, видимо, утеряна. Дистальнее *r* и *c1* находится сравнительно крупный короткий и широкий элемент, от которого дистально отходит первый палец. По своему расположению этот элемент соответствует *d1* стопы. Как и *d1* стопы, он покрыт хорошо развитым слоем перихондральной кости,

и по этому признаку d1 кисти тоже похож на короткую фалангу. Еще одна небольшая косточка, которую исследователи обычно относят к мезоподию, располагается у дистального края ulnare в основании пятого пальца. Она сопоставима с d5 задней конечности, и также покрыта перихондральным опоясывающим окостенением. Латеральный кусок проксимального края этого элемента откололся и лежит сверху на ulnare. Первые элементы (метакарпалии) 2, 3 и 4-го пальцев располагаются в промежутке между d1 и d5 так, что их проксимальные концы находятся на одном уровне с проксимальными концами 1 и 5-й дисталий. Получается, что все они образуют поперечный ряд, однако в задней конечности тулерпетона и в лапах всех известных пятипалых тетрапод метакарпалии всегда располагаются после дисталий, а не в одном ряду с некоторыми из них. Проксимальные края 2, 3 и 4-й метакарпаллий ассиметричны, полулунной формы, что характерно для метакарпальных элементов многих вымерших и современных тетрапод. Благодаря такой форме метакарпалии идеально сочленены с дугообразно изогнутым рядом дисталий. Но в передней лапе тулерпетона проксимальные края метакарпаллий не образуют собой ровной дуги, как у других тетрапод. Эти несоответствия можно объяснить тем, что у данного экземпляра тулерпетона были еще полностью хрящевые, и поэтому не сохранившиеся d2, d3 и d4. Быстрое разрушение хряща после смерти животного привело к сложению лапы по границе мезоподия и метаподия так, что пальцы оказались прижатыми к мезоподию снизу, смещенными проксимально и наклоненными вправо. Если пальцы выпрямить и расположить так, чтобы проксимальные концы их метакарпаллий находились дистальнее d1 и d5, а не на одном уровне с проксимальными краями 1 и 5-й дисталий, тогда метакарпалии выстроятся в ровный дугообразный ряд, столь типичный для тетраподной конечности. Если учесть еще и посмертное смещение лучевой, промежуточной и 4-й центральной костей вправо, то получается, что в центральной области мезоподия было еще свободное пространство, по-видимому, занятое хрящевыми центральными — c2 и c3, которые тоже, как и дисталии, не сохранились на образце. То есть при жизни животного в его запястье было, скорее всего, не менее 13 элементов: ulnare, intermedium, radiale, centralia 1–4, distalia 1–5 и distale 7, несущее нормально развитый палец (шестой по счету, но гомологичный седьмому пальцу задней лапы, отходившему от малой берцовой кости). Но только в восьми элементах успели образоваться окостенения, и поэтому они сохранились на образце. D2, d3, d4, c2 и c3 были еще полностью хрящевыми к моменту смерти животного и на рисунке обозначены пунктирной линией (рис. 1А). Элемента, соответствующего d6 стопы, в кисти нет; на ulnare помещается только d5.

ОТ ТИКТААЛИКА ДО ТУЛЕРПЕТОНА: ВОЗНИКНОВЕНИЕ ПЯТИПАЛОЙ КОНЕЧНОСТИ

Д.Н. Медников

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва, Россия*

FROM TIKTAALIK TO TULERPETON: THE ORIGIN OF THE PENTADACTYL LIMB

D.N. Mednikov

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia
e-mail: ranodon@yandex.ru*

В тетраподной конечности традиционно выделяются три отдела. Первый из них — стилоподий — состоит из единственного элемента, сочленяющегося с поясом конечности и уверенно гомологизируемого с единственным базальным элементом плавников кистеперых рыб. Второй отдел — зейгоподий — состоит из двух элементов, также обычно без проблем гомологизируемых с двумя соответствующими элементами парных плавников рипидистий. А вот самый дистальный отдел пятипалой конечности, состоящий из множества скелетных элементов, — автоподий — трудно сопоставим с обычно малочисленными дистальными костями парных плавников ближайших к тетраподам кистеперых рыб. У этих рыб в плавниках всегда можно выделить центральную (метаптеригиальную) ось, состоящую из нескольких скелетных элементов (мезомеров) и продолжающуюся обычно почти до самого конца мясистой лопасти. От метаптеригиальной оси отходят с одной (унисериальный тип плавника) или двух сторон (бисериальный тип плавника) эндоскелетные плавниковые лучи — радиалии. Поскольку такая ось явилась бы важным репером для проведения детальной гомологизации между лапой четвероногого и плавником кистеперой рыбы, ее поиском в тетраподной конечности занимались многие исследователи. Обнаружение метаптеригиальной оси в пятипалой конечности помогло бы решить вопрос, какой тип плавника — унисериальный или бисериальный — был предковым для тетрапод. В стилоподии и зейгоподии метаптеригиальную ось обычно выделяют без каких-либо затруднений. Но обнаружить гомолог этой оси в автоподии тетраподной конечности оказалось большой проблемой.

В 1986 г. Нил Шубин и Пьер Олберч, опираясь на обширный материал по развитию конечностей различных групп четвероногих, выдвинули гипотезу о том, что продолжением метаптеригиальной оси в автоподии

является поперечный ряд дистальных элементов мезоподия (пальцевая дуга), связанный с более проксимальным членом оси (локтевой, или малой берцовой костью) посредством локтевой кости запястья, или мало-берцовой кости предплюсны. Получалось, что предковым для тетрапод был бисериальный тип плавника с довольно длинной метаптеригиальной осью. Эта ось в процессе формирования тетраподной конечности изогнулась преаксиально так, что постаксиальные радиалии предкового плавника образовали поперечный ряд и стали пальцами. Однако ближайшие к тетраподам кистеперые рыбы, известные к концу XX века, как считалось, обладали строго унисериальными плавниками (то есть были лишены постаксиальных радиалий — предполагаемых предшественников пальцев), а метаптеригиальная ось их плавников была очень короткой (3–4 мезомера). Поэтому палеонтологи критически отнеслись к гипотезе пальцевой дуги и склонились к идее о том, что пальцы и большая часть мезоподия (а то и весь мезоподий) являются новообразованием, появившимся в результате стремительной эволюции при переходе от рыб к тетраподам. Из этого вытекала бессмысленность поисков гомологов большинства элементов автоподия в плавниках кистеперых рыб. Данные, полученные в конце XX века молекулярными биологами при изучении экспрессии гомеобоксных генов в плавниках *Danio rerio* и конечностях цыпленка и мыши, поначалу также способствовали утверждению гипотезы о новообразовании пальцев или даже целого автоподия.

Однако в начале XXI века вышел целый ряд работ по изучению экспрессии НОХ-генов в плавниках базальных лучеперых рыб, эласмобранхий и двоякодышащей рыбы *Neoceratodus*, который дал серьезные основания предполагать, что пальцы тетрапод являются прямыми наследниками радиалий рыб. Также был описан грудной плавник новой, очень близкой к тетраподам, кистеперой рыбы тиктаалика. Плавник оказался бисериальным, а его центральная ось состояла из пяти мезомеров. Перисследование с помощью компьютерной томографии грудного плавника пандерихта — еще одной кистеперой рыбы, близкой к тетраподам — показало значительно более сложное, чем считалось ранее, устройство его дистальной части и бисериальный характер крепления радиалий. Описание грудного плавника девонского целаканта позволило предположить, что бисериальный плавник с умеренно длинной метаптеригиальной осью, скорее всего, является стартовым состоянием для саркоптеригий в целом. Становилось все более и более очевидным, что гипотеза пальцевой дуги как древней метаптеригиальной оси работоспособна и вполне приложима как к рецентному, так и к ископаемому материалу.

У тиктаалика метаптеригиальная ось чуть наклонена преаксиально и несет 5 преаксиальных радиалий, отходящих по одной от каждого мезо-

мера оси. Постаксиальных радиалий, видимо, было четыре: на первом и втором мезомере их нет, от третьего мезомера оси отходят сразу две радиалии и по одной — от четвертого и пятого мезомеров. Грудной плавник тиктаалика во многом похож на заднюю лапу девонского четвероногого ихтиостеги. У этого земноводного конечность можно представить в виде бисериального плавника, центральная ось которого состоит из пяти мезомеров и несет четыре преаксиальных и четыре постаксиальных луча-пальца. В отличие от тиктаалика, пальцы (радиалии) у ихтиостеги сегментированы (состоят из нескольких фаланг каждый) и не несут на своих концах лепидотрихий. Пре- и постаксиальные пальцы ихтиостеги образуют две четко различающиеся по своему строению морфологические группы. Первый преаксиальный палец этого четвероногого очень крупный, поскольку его базальный сегмент вошел в состав зейгоподия и стал большой берцовой костью. Остальные три преаксиальных пальца небольшие, причем, как и преаксиальные радиалии в плавниках кистеперых, они постепенно уменьшаются в размерах от второго к четвертому (от основания к дистальной вершине плавника). Фаланги преаксиальных пальцев короткие, почти квадратные и довольно многочисленные. Самый последний (четвертый) преаксиальный палец очень мал и тонок и находится на пути редукции. Пятого преаксиального пальца, отходящего от пятого мезомера оси, у ихтиостеги, видимо, нет — он полностью исчез. Редукция преаксиальных лучей хорошо согласуется с гипотезой о пальцевой дуге, из которой следует, что изгиб метаптеригиальной оси должен был привести к частичному или полному исчезновению некоторых преаксиальных радиалий. Постаксиальных радиалий-пальцев у ихтиостеги, как и у тиктаалика, четыре. Фаланги постаксиальных пальцев крупные, цилиндрической формы. От третьего мезомера оси задней лапы ихтиостеги — малоберцовой кости предплюсны (*fibulare*) — отходят два пальца, как и у тиктаалика. Две постаксиальные радиалии имеются на третьем мезомере грудных плавников у зауриптеруса, а постаксиальный вырост третьего мезомера эустеноптерона и других остеолепиформов ровно в два раза шире соответствующей преаксиальной радиалии. То есть наличие двух постаксиальных пальцев-радиалий на третьем мезомере, видимо, является первично примитивным признаком тетраподоморфных кистеперых рыб и первых четвероногих, причем у остеолепиформов эти радиалии вторично приросли к мезомеру с образованием постаксиального выроста.

Исходя из строения конечностей ихтиостеги, а также акантостеги, у которой в лапах тоже были пальцы двух разных морфологических типов, можно предположить, что тетраподы в своей эволюции проходили стадию бисериальной (с двумя группами пальцев — преаксиальной и по-

стаксиальной) лапы. Однако многие детали превращения «бисериальный плавник → бисериальная лапа → пятипалая конечность» остаются, главным образом из-за неполноты палеонтологической летописи, мало проработанными, что порождает целый ряд вопросов. Например, все ли пять пальцев современных четвероногих являются производными постаксиальных лучей, или современная конечность до сих пор включает в себя пальцы двух групп? Сколько было преаксиальных и постаксиальных пальцев у предка всех современных тетрапод? Сколько элементов было в метаптеригиальной оси предкового для современных четвероногих плавника? Пролить свет на эти вопросы может изучение развития конечностей наиболее примитивных современных четвероногих — хвостатых амфибий углозубов, а также сведения по устройству лап палеозойских тетрапод и парных плавников кистеперых рыб.

У представителя семейства углозубов *Ranodon sibiricus* (семиреченского лягушкозуба) в онтогенезе конечностей мезодермальный материал пальцевой дуги четко обособлен от постаксиальной и преаксиальной мезенхимы эмбриональными кровеносными сосудами. Зачатки второго — пятого пальцев развиваются из постаксиальной (относительно пальцевой дуги) мезенхимы, тогда как зачатки первого пальца, первого преаксиального луча (состоящего из radius/tibia, соответствующего metacarpale/metatarsale обычного пальца, radiale/tibiale и одного или нескольких элементов prepollex/prehallux), промежуточной и центральных костей развиваются из преаксиального мезенхимного облака. Получается, что конечности современных четвероногих, так же как и девонских тетрапод, сохраняют пальцы двух групп — преаксиальной и постаксиальной. К преаксиальной группе пальцев относятся первый и предпервый пальцы, а остальные пальцы относятся к постаксиальной группе. Первый палец представляет собой последний преаксиальный луч, отходящий от самого дистального мезомера оси, а предпервый палец — это дистальный конец первого преаксиального луча. Между ними на оси сидело еще несколько (видимо, четыре) преаксиальных лучей-пальцев, зачатки по крайней мере двух из которых можно проследить в развитии лап углозубов. Второй преаксиальный луч, отходящий от второго мезомера оси (ulna/fibula), представлен промежуточной костью и двумя центральными элементами, представляющими на ранних стадиях развития единый мезенхимный столбик. С латерального края к каждой централии углозубов в ходе развития прирастают зачатки еще двух элементов. Эти элементы представляют собой остатки третьего преаксиального луча, отходящего от ulnare/fibulare. Они редко остаются самостоятельными у углозубов, но у некоторых палеозойских тетрапод (например, у протерогиринуса и грирерпетона) эти элементы вполне развиты и мезоподий включает не два, а

четыре центральных элемента. У углозубов та часть единого *basale commune*, к которой крепится первый палец (область первой дисталии), также возникает из преаксиальной мезенхимы. По-видимому, *distale 1* является не последним мезомером центральной оси, а первым элементом большого пальца, его истинной метакарпалией (метатарзалией). У грирерпетона, протерогиринуса, многих синапсид *distale 1* еще напоминает по своему строению короткую фалангу, но у многих современных тетрапод *distale 1* неотличимо по своей морфологии от других элементов мезоподия. *Distale 5*, а также дистальные половины *distale 4* и *distale 3*, судя по особенностям эмбрионального развития лап углозубов и некоторых бесхвостых амфибий, возникают из постаксиальной мезенхимы и являются базальными элементами соответствующих пальцев. То есть *distale 5* не является мезомером метаптеригиальной оси, а *distale 4* и *distale 3* представляют собой сложные элементы, образовавшиеся путем слияния мезомера оси с базальным элементом соответствующего постаксиального пальца. У ихтиостеги область мезоподия, занимаемую обычно четвертой дисталией, оккупируют два самостоятельных элемента, более проксимальный из которых является 4-м мезомером оси, а более дистальный — первым элементом постаксиального пальца, отходящего от 4-го мезомера. Из постаксиальной мезенхимы образуются еще две структуры: *postminimus*, сидящий позади 5-го пальца на *ulnare/fibulare*, и небольшой элемент, часто прирастающий к дистальному концу *ulna/fibula*. Учитывая генезис этих структур, их можно отнести к сильно редуцированным постаксиальным пальцам. Получается, что третий мезомер оси конечности пятипалых тетрапод (*fibulare*) несет два постаксиальных луча, так же как и задняя лапа ихтиостеги и грудные плавники тетраподоморфных кистеперых рыб. Число постаксиальных пальцев у предков тетрапод было не меньше шести. Так как *distale 1* и *distale 5* не являются мезомерами, то число членов метаптеригиальной оси предка тетрапод равнялось шести. Поскольку в архетипе плавника кистеперых рыб каждый мезомер несет один преаксиальный луч, то преаксиальных пальцев также было шесть, причем у современных тетрапод в онтогенезе прослеживаются, по крайней мере, четыре преаксиальных пальца. Остатки остальных двух полностью исчезли у рецентных форм.

Состояние автоподия, наиболее близкое к обычной пятипалой конечности, наблюдается у девонского четвероногого *Tulerpeton curtum*. Стопа этого животного несет только пять развитых пальцев, которые соответствуют пяти обычным пальцам современных тетрапод. Есть остатки двух постминимусов, имеющие, как и типичные элементы пальцев, опоясывающие перихондральные окостенения. Есть четыре центральных элемента, хорошо сопоставимые по своему положению с соответствующими

щими центральными протерогиринуса и грирерпетона и эмбриональными зачатками углозубов. Distale 5, особенно в передней конечности, еще напоминает по форме короткую фалангу и сохраняет хорошо развитое опоясывающее перихондральное окостенение. Distale 1 также еще напоминает фалангу как по форме, так и по характеру окостенения. Заметным отличием передней лапы тулерпетона от современных тетрапод является наличие хорошо развитого постминимуса, состоящего из нескольких элементов. Задняя же лапа этого тетрапода практически идентична по составу элементов автоподия конечностям таких карбоновых пятипалых тетрапод, как протерогиринус и грирерпетон. То есть уже к верхнему фамену полностью сформировался характерный для более поздних четвероногих план строения пятипалой конечности.

ОТ ЗМЕЯ ИЗ ГРИРА ДО ДРАКОНА ОЛЬМА: КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ПЯТИПАЛЫХ КОНЕЧНОСТЕЙ

Д.Н. Медников

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва, Россия*

FROM GREER'S SERPENT TO OLM: SHORT HISTORY OF PENTADACTYL LIMBS

D.N. Mednikov

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia
e-mail: ranodon@yandex.ru*

Опираясь на данные по строению конечностей позднедевонских тиктаалика, ихтиостеги и тулерпетона, нижнекарбоновых грирерпетона и протерогиринуса, палеозойских темноспондилов, а также данные по развитию лап современных углозубов и бесхвостых земноводных, можно составить следующую схему строения примитивной пятипалой конечности. Тетраподная конечность представляет собой сильно измененный бисериальный плавник с умеренно длинной центральной осью, состоящей из 6 мезомеров и несущей в разной степени развитые пре- и постаксиальные лучи-радиалии. Первый мезомер оси, сочленяющийся с пояском конечности и образующий самый проксимальный отдел конечности — стилоподий или проподий, представлен в передней конечности плечевой костью (humerus), а в задней — бедренной костью (femur). Первый мезомер, в отличие от всех остальных элементов центральной оси, несет только преаксиальный луч, состоящий из нескольких элементов. Этот луч у тетрапод можно назвать первым преаксиальным пальцем. Гипертрофированный первый членник этого луча, сопоставимый с метаподиальным элементом обычного пальца (метакарпалией или метатарзалией), входит в состав второго отдела конечности — зейгоподия или эпиподия — в качестве его преаксиального компонента. В передней конечности этот элемент называется лучевой костью (radius), а в задней — большой берцовой костью (tibia). Кроме крупного проксимального элемента первый преаксиальный луч включает в себя еще несколько членников (фаланг). Это, во-первых, лучевая кость кисти (radiale) в передней конечности или большеберцовая кость стопы (tibiale) в задней конечности. Плоскость сочленения первого и второго элементов первого преаксиального луча примерно перпендикулярна оси этого луча. Никогда radiale/tibiale не причленяются к латеральному боку дистального конца radius/tibia, но всегда — к верхушке дистального конца этих костей так, что лучевая кость

кости/большеберцовая кость стопы образуют с лучевой/большеберцовой костью прямой, не изогнутый латерально ряд с ровным медиальным краем. Во-вторых, γ -элемент, характерный для конечностей хвостатых земноводных, лягушек, темноспондилов (у которых он обычно ошибочно обозначается как первая центральная (centrale 1)) и грирерпетона. В-третьих, один или несколько дистальных элементов, обычно обозначаемых как элементы предпервого пальца (praepollex/praehallux). У некоторых бесхвостых земноводных предпервый палец действительно похож на короткий обычный палец, а у шпорцевой лягушки даже несет кератиновый коготь, как и на следующих двух пальцах задней конечности. Таким образом, будучи полностью развитым, первый преаксиальный луч пронизывает собой все отделы конечности, кроме стилоподия: зейгоподий (radius/tibia), мезоподий (radiale/tibiale, γ -element) и мета- и акроподий (элементы praepollex/praehallux). Второй мезомер центральной оси представлен локтевой костью (ulna) в передней конечности и большой берцовой костью (tibia) в задней конечности. У ранних пятипалых тетрапод он несет остатки как преаксиального, так и постаксиального луча. Преаксиальный луч второго мезомера (второй преаксиальный палец) в исходном для пятипалой конечности варианте состоит не менее чем из трех элементов. Самый проксимальный членик этого луча называется промежуточной костью (intermedium), за ним следует четвертая центральная (centrale 4), а за ней — первая центральная (centrale 1). Все эти три элемента присутствуют в конечностях многих примитивных тетрапод (некоторых колостеид, темноспондилов, углозубов, микроравнов, антракозавров, амниот). Промежуточная кость изначально является самым крупным элементом своего луча, однако она заметно меньше и короче примыкающей к ней латерально локтевой кости кисти (малоберцовой кости стопы). Четвертая центральная, как правило, плотно прилегает своей медиальной стороной к латеральному боку дистального конца лучевой/большой берцовой кости и часто имеет четко выраженную сочленовную площадку в месте контакта с radius/tibia. Постаксиальный луч второго мезомера, обычно состоящий из единственного элемента (гороховидная кость, pisiforme), присутствует в передних конечностях многих вымерших и современных амниот, в задних конечностях тулерпетона, темноспондилов баланерпетона и склероцефала, примитивной амниоты гилонома. Pisiforme традиционно входит в состав мезоподия, но по своему генезису представляет собой рудимент дополнительного постаксиального пальца. Третий мезомер центральной оси (локтевая кость кисти (ulnare) в передней конечности, или малоберцовая кость стопы (fibulare) в задней конечности) изначально несет один преаксиальный и два постаксиальных луча. Преаксиальный луч даже самых примитивных пятипалых тетрапод рудиментарен и состоит всего из двух небольших элементов: проксимальной третьей центральной (centrale3) и дистальной второй центральной (centrale 2).

Centrale 3 находится на одном уровне с centrale 4, тесно смыкаясь своим медиальным боком с латеральной стороной четвертой централии. С латерального края centrale 3 контактирует с четвертой дисталией (distale 4), в то время как centrale 4 не имеет прямого контакта с этим элементом. Своим проксимальным краем третья централия огораживает с дистальной стороны межкостное отверстие для выхода наружной межкостной, или прободающей артерии (a. interossea externa s. perforans superior), расположенное между дистальными концами промежуточной кости и ulnare/fibulare. Из двух постаксиальных лучей третьего мезомера более проксимальный представлен у ряда примитивных тетрапод (в том числе у некоторых современных углозубов) единственным небольшим элементом. Это остаток еще одного постаксиального пальца, вошедший в состав мезоподия пятипалой конечности. Можно обозначить его как шестой палец, или postminimus 1, поскольку он расположен сразу позади пятого пальца, а находящийся позади первого постминимуса постаксиальный луч второго мезомера можно обозначить как седьмой палец, или postminimus 2. Второй постаксиальный луч третьего мезомера (более дистальный расположенный от начала оси, чем postminimus 1) у всех примитивных тетрапод нормально развит и носит название пятого пальца. Этот палец начинается прямо от мезомера, но его первый членик (distale 5) сильно уменьшился в размерах, приобрел вальковатую форму, потерял перихондральное опоясывающее окостенение и традиционно считается элементом мезоподия. К четвертому мезомеру центральной оси конечности у пятипалых четвероногих прирос первый членик четвертого пальца. Получился крупный, проксимо-дистально вытянутый элемент — четвертая дисталия (distale 4). В онтогенезе углозубов и бесхвостых амфибий можно проследить двухсоставную природу distale 4, но у всех пятипалых тетрапод, как рецентных, так и вымерших, во взрослом состоянии пятая дисталия всегда представляет собой единый элемент, без каких-либо следов ее комплексного строения. Только у девонской многопалой ихтиостеги в задней конечности четвертый мезомер и первый членик сидящего на этом мезомере пальца остаются самостоятельными элементами. Скорее всего, преаксиальный луч четвертого мезомера полностью исчез. Постаксиальный луч четвертого мезомера один — это четвертый палец. Пятый мезомер оси конечности у пятипалых четвероногих также слился с проксимальным члеником соответствующего (третьего по общепринятой номенклатуре) пальца. Следы этого слияния прослеживаются в развитии конечностей некоторых бесхвостых амфибий. Пятый мезомер оси, так же как и четвертый, полностью утратил свой преаксиальный луч и несет единственный постаксиальный луч — третий палец. Последний, шестой мезомер центральной оси (distale 2) несет два хорошо развитых луча-пальца — один преаксиальный (первый палец), дру-

гой постаксиальный (второй палец). Первый элемент первого пальца вошел в состав мезоподия и носит название *distale 1*.

Таким образом, наиболее генерализованный комплект элементов мезоподия примитивной пятипалой конечности включал не менее 16 элементов (при условии, что предпервый палец состоял только из одного элемента). Эти элементы следующие: *ulnare/fibulare, intermedium, radiale/tibiale, y-element, praepollex/praehallux, centralia 1–4, distalia 1–5, posminimi 1–2*. Наиболее близки к этой обобщенной схеме задние конечности базальных антракозавров тулерпетона и протерогиринуса и колостеида грирерпетона. У всех этих форм имеется полный комплект из 4 центральных, а первая дисталия еще очень похожа на короткую фалангу и хорошо окостеневает. Правда, ни у одной из этих форм нет полного набора из 16 элементов мезоподия, чего-то всегда не хватает. У тулерпетона нет *y*-элемента и предпервого пальца, а вторая дисталия и вторая центральная целиком оставались хрящевыми. У протерогиринуса конечность оксифицирована еще слабее, нет окостенений большинства дисталий, обоих постминимусов, *y*-элемента и предпервого пальца (последние два элемента, возможно, были уже полностью редуцированы у этой формы, как и у тулерпетона). У колостеида грирерпетона нет предпервого пальца, постминимусов, остаются хрящевыми многие дисталии. Однако все перечисленные элементы у колостеид и антракозавров (по крайней мере, некоторых) наверняка были, поскольку маленькие окостенения обоих постминимусов встречаются у некоторых старых особей темноспондила склероцефала и амниоты гилонома, а предпервый палец и *y*-элемент хорошо сохранились у темноспондила ахеломы. У углозубов *y*-элемент и первый постминимус окостеневают очень поздно (*postminimus 1* окостеневаet последним из всех элементов скелета уже у полностью выросших, давно достигших полового созревания, животных). У колостеид, темноспондилов и антракозавров эти элементы, по-видимому, также были в аутсайдерах оксификации и в подавляющем большинстве случаев не сохранялись.

По строению автоподия темноспондилы представляют по сравнению с колостеидами уже определенный уровень специализации. В передней конечности исчезает пятый палец, а число центральных элементов в обеих парах конечностей сокращается до трех. Область мезоподия, занятую у грирерпетона двумя проксимальными центральными (*centralia 3* и *4*), у известных в этом отношении темноспондилов занимает единственный крупный элемент (проксимальная центральная), в ряде работ обозначаемый как «*centrale 4*». Однако, в отличие от истинной четвертой центральной, он вступает в прямой контакт с медиальным боком *distale 4* и медиодистальным углом *ulnare/fibulare*, а также огораживает с дистального края межкостное отверстие для выхода прободающей артерии. Скорее всего проксимальная центральная темноспондилов является комплексным элементом, образовавшимся в результате слияния третьего и четвертого

центральных элементов. У углозубов крупная проксимальная центральная, точно соответствующая по своему положению проксимальному центральному элементу лабиринтодонтов, образуется из двух зачатков, заметно различающихся по скорости дифференцировки скелетогенной мезенхимы. В пользу сложной природы проксимальной центральной темноспондилы также свидетельствует тот факт, что у некоторых представителей этой группы (например, баланерпетона и архегозавра) «centrale 4» имеет сложную двураздельную форму. Предпервый палец темноспондилы, судя по задней конечности ахеломы, мог состоять всего из одного элемента. По-видимому, многочленный праepollex/prachallux лягушек, состоящий иногда из 8 самостоятельных элементов, является вторично усложнившейся структурой.

У хвостатых амфибий, по сравнению с темноспондилами, происходит дальнейшее уменьшение числа элементов мезоподия за счет слияния их друг с другом. Postminimus 2, постаксиальный луч второго мезомера, срастается с малой берцовой костью с образованием небольшого постаксиального отростка. Postminimus 1 у углозубов сохраняется в виде небольшого, очень поздно окостеневающего хряща. Единственный элемент предпервого пальца сливается с у-элементом (как редкий вариант развития может сохранять самостоятельность). У углозубов происходит слияние предковых двух дистальных центральных — centrale 1 и centrale 2 — в один единый дистальный центральный элемент. Таким образом, у гинобиид остаются две центральные — проксимальная и дистальная, каждая из которых образовалась в результате слияния двух предковых элементов. У всех хвостатых земноводных происходит слияние distale 1 и distale 2 с образованием крупного единого basale commune.

Одноцентральное состояние мезоподия достигалось среди хвостатых амфибий по крайней мере дважды, независимо разными их стволами. Более того, пути образования единственной центральной в передних и задних конечностях одних и тех же форм могли быть как различными, так и одинаковыми. У двуцентральных форм углозубов, таких как *Ranodon sibiricus* и *Salamandrella keyserlingii*, проксимальный центральный элемент контактирует с 4-м дистальным элементом мезоподия и отделяет intermedium от прямого контакта с distale 4. Сам intermedium в данном случае короче, чем ulnare/fibulare. На стыке промежуточной кости, ulnare/fibulare и проксимальной центральной находится межкостное отверстие для прободающей артерии. У другого представителя углозубов — уссурийского когтистого тритона (*Onychodactylus fisheri*) — и в передних, и в задних конечностях только по одному центральному элементу. Это единственное centrale очень крупное, слегка вытянутое в проксимодистальном направлении. Своей проксимальной частью оно контактирует с четвертой дисталией и отделяет intermedium от прямого контакта с этим элементом. Intermedium у *Onychodactylus fisheri*, подобно другим углозубам,

невелик, и его проксимодистальная длина меньше, чем у *ulnare (fibulare)*. Межкостное отверстие у когтистого тритона, так же как у других гиобирид, расположено на стыке трех костей: централии, *intermedium* и *ulnare/fibulare*. Очевидно, что единственное крупное *centrale* когтистого тритона образовалось путем слияния двух предковых центральных элементов. Таким же образом образовалось имеющее сходные топографические характеристики единственное крупное *centrale* в задних конечностях у представителей подотряда *Salamandroidea*. В передних конечностях целого ряда *Salamandroidea* *intermedium* и *ulnare* слились друг с другом, причем образовавшийся единый элемент контактирует с четвертой дисталией, а межкостное отверстие расположено в центре этого комплексного элемента. Если так называемая промежуточная кость передних конечностей *Salamandroidea* остается самостоятельной, то она заметно длиннее *ulnare*, контактирует с 4-й дисталией, а межкостное отверстие проходит на уровне середины этого элемента, а не у его дистального конца, как у двуцентральных гиобирид. Единственное *centrale* передних конечностей *Salamandroidea* небольшое, заметно меньше по размерам крупного центрального элемента задней конечности. По-видимому, «промежуточная кость» передних конечностей *Salamandroidea* представляет комплексное образование, получившееся в результате слияния настоящей промежуточной кости с проксимальной централией, а единственный центральный элемент их передней конечности гомологичен дистальной централии углозубов. Получается, что центральные элементы передних и задних конечностей *Salamandroidea* не гомологичны друг другу и одноцентральное состояние в их стопах и кистях достигалось разными путями. Единственный центральный элемент кисти когтистого тритона не гомологичен единственной централии кисти саламандроподобных хвостатых. Самостоятельный *postminimus 1* исчезает у саламандроподобных хвостатых путем прирастания к *fibulare* позади пятого пальца с образованием постаксиального выроста.

У представителей *Salamandroidea* с сильно редуцированными конечностями, таких например, как европейский протей (дракон ольм) происходит дальнейшее упрощение мезоподия, по-видимому, также в результате слияния более многочисленных предковых элементов или (что более вероятно) отсутствия разделения единых мезенхимных зачатков на отдельные самостоятельные элементы в онтогенезе. У европейского протей в мезоподии образуются только три элемента: продолговатый проксимальный преаксиальный элемент, крупный проксимальный постаксиальный элемент и дистальное *basale commune*. Проксимальный преаксиальный элемент занимает то же положение, что и *radiale/tibiale* и *у-элемент* обычных хвостатых и, по-видимому, имеет комплексную природу. Крупный постаксиальный элемент по своему положению соответствует трем элементам нормально развитой конечности *Salamandroidea* — *intermedium*, *ulnare/fibulare* и *centrale*.

МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЛЕЧЕВЫХ КОСТЕЙ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ПТИЦ В РАЗЛИЧНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

М.Г. Митропольский¹, О.В. Митропольский²

¹ Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия;

² Национальный университет Узбекистана, Ташкент, Узбекистан

MORPHOMETRIC CHARACTERISTICS OF THE HUMERUS OF SOME BIRD SPECIES IN VARIOUS POPULATIONS

M.G. Mitropolskiy¹, O.V. Mitropol'skii²

¹ University of Tyumen, Tyumen, Russia; ² National University of
Uzbekistan, Tashkent, Uzbekistan

e-mail: max_raptors@list.ru

Высокая частота гибели животных в природе — как естественная, так и вызванная вмешательством человека — дает возможность привлечения материала, полученного от погибших животных, для сбора разнообразной информации. На необходимость сбора трупов погибших животных для последующих анатомо-морфологических исследований уже обращали внимание (Дзержинский, Кривоносов, 1983). Однако использование массового морфологического материала от погибших животных как метода анализа актуальных проблем, связанных с вопросами состояния самих популяций животных, практически не разработано (Митропольский, 2005).

Ввиду этого мы разрабатываем методику массового изучения плечевых костей птиц и уже имеем первые успешные результаты ее применения. Данный метод может быть использован для решения целого ряда вопросов экологического мониторинга, среди которых — уточнение географического распространения и демографических особенностей отдельных популяций. Практическое применение метода исследования плечевых костей убеждает нас в перспективности его широкого внедрения в практику зоологических исследований, особенно при планировании природоохранных мероприятий и программ по использованию биологических ресурсов.

Выбор плечевой кости не случаен. Ее расположение в проксимальной части скелета передней конечности, с одной стороны, изменяется адекватно эволюционным адаптациям самой конечности. Вместе с тем у птиц в связи с полетом развитие и размеры плечевых костей достаточно точно соответствуют массе тела, что дает дополнительные возможности интерпретации результатов определения. Таким образом, плечевые кости птиц видоспецифичны и при сравнении определенного числа морфологических и морфометрических признаков на репрезентативном как в количественном, так и географическом плане материале виды определя-

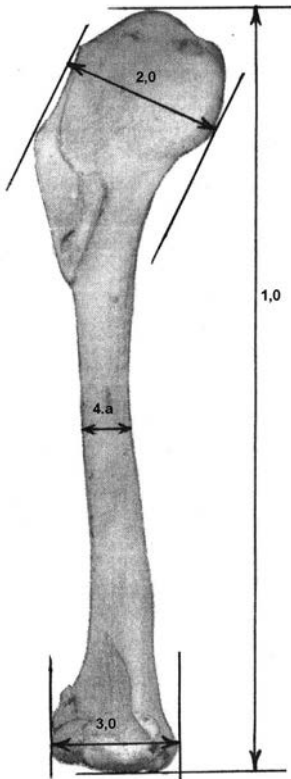


Рис. 1. Морфометрия плечевой кости. 1,0 — общая длина кости от верхушки головки до верхушки лучевого мыщелка; 2,0 — максимальная ширина проксимального эпифиза от прямой через крайние точки гребня большого бугорка до вершины малого бугорка; 3,0 — максимальная ширина дистального эпифиза от вершины бугорка локтевого надмыщелка до прямой через вершины бугорка и самого лучевого надмыщелка; 4, a — ширина диафиза у середины длины кости.

ются достоверно. Кроме того, как было установлено нами ранее (Митропольский, 2010, 2011), при наличии представительных серий костей удастся определять не только вид, но и пол и возраст погибших птиц, а также разделять серии костей по географическим популяциям.

Фактически возможен мониторинг состояния всех без исключения видов на любых территориях, так же как и получение массового материала, особенно охотничьих видов, или даже редких, в случае массовой гибели по тем или иным причинам. Таким образом, в систему мониторинга будет включен не только фактор смертности птиц, но и предшествующее ему состояние популяции вида, что особо важно при планировании дальнейших природоохранных или биотехнических мероприятий.

Одна из основных особенностей морфометрии плечевой кости — возможность точного, сравнимого измерения этой прочной морфологической структуры. Изменчивость промеров, выполненных по основной схеме, сделанных в разное время и даже разными людьми, не велика и вполне сопоставима. Отсюда и достоверность как самих промеров, так и их индексов. Главное при измерении костей — согласованность между исследователями в расположении основных точек измерения на кости. В своей работе мы используем пять основных промеров кости, схема которых была предложена А. Бахером (Bacher, 1967) и применена в последующих работах других авторов.

Морфометрические показатели плечевой кости сводятся к пяти основным промерам, точки и линии измерения которых изображены на рисунке 1.

Далее приведем некоторые примеры морфометрических различий плечевых костей отдельных видов из разных географических популяций. Следует отметить, что ряд литературных данных взят из палеонтологических работ, в которых приводятся сравнения промеров современных видов и ископаемых!

Так, в работе Эриксона и Хернандеза (Ericson, Hernandez, 1997) использованы плечевые кости большого баклана подвида *Phalacrocorax carbo sinensis*. При сравнении данных промеров плечевых костей этих птиц из Швеции и Узбекистана (табл. 1) видно, что кости, собранные в Узбекистане (где большой баклан является доминантным видом по сравнению с более мелким малым бакланом *Phalacrocorax pygmeus*), заметно крупнее.

Таблица 1. Промеры плечевой кости большого баклана *Phalacrocorax carbo* из Швеции (Ericson, Hernandez, 1997) и Узбекистана (наши данные).

Пол	Промер*	n	Взрослые		n	Молодые	
			Min-max (мм)	M (мм)		Min-max (мм)	M (мм)
♂♂, по Ericson, 1997	1,0	42	151–170	161,6	22	150–166	160,7
♂♂, наши данные	1,0	24	161–172	167,1	40	158–169	162,7
♂♂, по Ericson, 1997	3,0	40	16,0–18,0	17,0	22	15,6–18,0	16,9
♂♂, наши данные	3,0	24	17,0–19,3	18,1	40	16,7–18,5	17,6
♀♀, по Ericson, 1997	1,0	72	144–162	151,4	14	144–156	150,6
♀♀, наши данные	1,0	11	150–159	155,4	29	146–157	152,0
♀♀, по Ericson, 1997	3,0	69	15,1–17,3	15,9	14	14,8–16,3	15,7
♀♀, наши данные	3,0	11	16,9–18,5	17,2	29	16,0–17,9	16,4

Примечание: * условные обозначения промеров см. на рис. 1.

Разница в промерах плечевых костей наблюдается и в отряде пластинчатоклювых из Европы и Центральной Азии. Причем для речных уток (крякva *Anas platyrhynchos* и чирок-свистунок *A. crecca*) эти показатели заметно разнились, тогда как для нырковых уток (красноголовый нырок *Aythya ferina* и хохлатая чернеть *A. fuligula*) различия были незначительными. Для примера приведем обобщенные данные по Европе из работы

Э. Вёльфле (Woelfle, 1967) и данные по собственным сборам из Узбекистана (табл. 2).

Таблица 2. Промеры плечевой кости уток из Средней Европы (Woelfle, 1967) и из Центральной Азии (наши данные).

Промер*	Средняя Европа						Центральная Азия					
	♂♂			♀♀			♂♂			♀♀		
	n	min	max	n	min	max	n	min	max	n	min	max
<i>Anas platyrhynchos</i>												
1,0	35	86,9	105,1	31	86,0	96,1	50	88,6	100,1	50	88,2	93,5
2,0	36	19,6	23,8	31	18,9	21,5	50	20,3	22,2	50	19,4	21,4
3,0	36	13,7	17,3	32	13,5	15,5	50	14,4	15,7	50	13,3	15,0
4.a	35	6,6	8,2	32	6,6	8,5	50	6,6	8,2	50	6,6	8,1
<i>Anas crecca</i>												
1,0	30	56,4	61,0	38	49,8	61,4	50	58,0	62,9	50	55,0	59,1
2,0	31	12,2	13,9	39	11,8	13,3	50	12,8	13,9	50	12,2	13,1
3,0	31	8,7	9,8	39	8,4	9,9	50	9,0	9,9	50	8,1	9,4
4.a	31	4,0	4,9	39	4,0	4,9	50	4,0	5,5	50	3,7	4,7
<i>Aythya ferina</i>												
1,0	18	83,7	88,9	20	82,3	87,7	23	83,7	88,8	25	80,5	85,1
2,0	18	17,6	18,9	20	17,3	18,5	23	17,4	18,8	25	16,7	18,5
3,0	18	11,7	12,4	19	11,3	12,5	23	11,5	12,6	25	10,9	12,2
4.a	18	5,1	6,0	20	5,1	6,2	23	5,0	6,0	25	5,0	6,1
<i>Aythya fuligula</i>												
1,0	20	77,2	85,1	24	75,8	83,6	16	81,3	84,4	23	77,2	80,7
2,0	21	16,1	18,0	24	16,0	17,8	16	16,5	17,8	23	16,0	17,2
3,0	20	10,7	11,8	24	10,5	11,6	16	10,7	12,0	23	10,3	11,6
4.a	21	4,7	5,6	24	4,8	5,5	16	5,0	5,5	23	4,6	5,6

Примечание: * условные обозначения промеров см. на рис. 1. Промеры приведены в мм.

В данной выборке интересно учесть и еще один факт. При изучении морфометрических характеристик плечевых костей кряквы удалось выделить разницу между «дикими» и синантропными популяциями этого вида. Так, синантропные особи кряквы имели в среднем меньшие размеры костей (длина кости 79,1–82,4 мм; ширина эпифиза 6,1–6,3 мм), чем птицы с естественных территорий. В то же время мы предполагаем наличие достоверных различий и в популяциях искусственно разведенных и выпускаемых в охотничьи хозяйства уток. Обращают на себя внимание значительные размеры нескольких костей, имеющих в коллекции (условные обозначения промеров см. на рис. 1): 1,0 — 106,4; 2,0 — 24,1; 3,0 — 16,9; 4.a — 8,4, но данное предположение требует уточнения на более репрезентативном материале последних.

Еще один пример различий морфометрических показателей при определении не только видов, но и пола животных отмечен нами в работах

по совам. Так, авторы, описывающие ископаемые виды сов из Южной Африки (Pavia et al., 2015), используют для сравнения кости современных видов совы, в том числе и домового сыча *Athene noctua*. Вместе с тем, приводя лишь данные ширины дистального эпифиза и ширины диафиза, на наш взгляд, невозможно достоверно различить эти виды. Для примера мы подобрали сопоставимую выборку костей домового сыча из центральной Азии (табл. 3), где наглядно видны различия. Таким образом, при использовании современных костей в описании палеонтологических материалов, на наш взгляд, надо быть предельно осторожным.

Таблица 3. Промеры плечевой кости домового сыча *Athene noctua* из Южной Африки (Pavia et al., 2015) и из Центральной Азии (наши данные).

Промер*	Регион			
	Южная Африка		Центральная Азия	
	<i>M</i> (min–max)	<i>n</i>	<i>M</i> (min–max)	<i>n</i>
3,0	8,8 (8,3–9,8)	22	9,1 (8,6–9,7)	22
4.а	3,4 (3,3–3,5)	22	3,6 (3,2–4,0)	22

Примечание: * условные обозначения промеров см. на рис. 1. Промеры приведены в мм.

В заключение хочется еще раз подчеркнуть, что сборы и изучение плечевых костей птиц показали свою значимость и возможность применения данной методики при проведении экологического мониторинга по различным направлениям. Поэтому хотим еще раз обратить внимание коллег, что при обнаружении массовой гибели птиц собранные плечевые кости смогут оказаться достаточно компактным и долгохранящимся материалом для анализа целого ряда вопросов.

Список литературы

- Дзержинский Ф.Я., Кривонос Г.А. 1983. Естественная гибель наземных позвоночных животных как источник материала для научных исследований // Зоологический журнал. Т. 62. № 6. С. 892–896.
- Митропольский М.Г. 2010. Использование плечевых костей при анализе половозрастной структуры популяций кряквы и чирка-свистунка в добыче охотников Узбекистана // Selevinia. Казахстанский зоологический ежегодник. С. 185–186.
- Митропольский М.Г. 2011. Морфометрические особенности плечевых костей журавлей // Журавли Евразии (биология, распространение, миграции, управление). М.: Изд-во «белый ветер». Вып. 4. С. 104–108.

- Мутропольский О.В.* 2005. Проведение экологического мониторинга по плечевым костям. Методическое руководство. Бишкек. 43 с.
- Bacher A.* 1967. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postkranialen Skeletts in Mitteleuropa vorkommender Schwäne und Gänse. Inaugural-Dissertation. München. Paleontological Museum. 42 S.
- Ericson P., Hernandez F.* 1997. Subspecific identity of prehistoric Baltic Cormorants *Phalacrocorax carbo* // *Ardea*. Vol. 85. No. 1. P. 1–7.
- Pavia M., Manegold A., Haarhoff P.* 2015. New early Pliocene owls from Langebaanweg, South Africa, with first evidence of *Athene* south of the Sahara and a new species of *Tyto* // *Acta Palaeontologica Polonica*. Vol. 60. No. 4. P. 815–828.
- Woelfle E.* 1967. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postkranialen Skeletts in Mitteleuropa vorkommender Enten, Halbgänse und Säger. Inaugural-Dissertation. München. Paleontological Museum. 203 S.

**ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИОННЫХ
ПРЕОБРАЗОВАНИЙ НА РУБЕЖЕ ПЕРМИ И ТРИАСА
НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ИЗМЕНЧИВОСТИ
У КАПИТОЗАВРОМОРФНЫХ ЛАБИРИНТОДОНТОВ
(AMPHIBIA: TEMNOSPONDYL)
ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ**

Б.И. Морковин

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва,
Россия*

**PECULIARITIES OF EVOLUTIONARY
TRANSFORMATIONS ON PERMIAN-TRIASSIC
BOUNDARY BASED ON ANALYSIS OF VARIATION
IN CAPITOSAUFOMORPHIC LABYRINTHODONTS
(AMPHIBIA: TEMNOSPONDYL)
OF THE EAST-EUROPEAN PLATFORM**

B.I. Morkovin

*Borrissiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia
e-mail: prodeo27@yandex.ru*

Общий план строения черепа у палеозойских Temnospondyli имел характерные отличия от мезозойского типа (Watson, 1919; Romer, 1947; Шишкин, 1980; Гетманов, 1989; Губин, 1991). Преобразование, протекавшее во время пермотриасового биотического кризиса, почти не оставило прямых свидетельств в геологической летописи, что говорит о высокой скорости этого процесса.

Полученные данные позволили выявить ряд важных структурных преобразований в строении черепа у раннетриасовых капитозавроморфных лабиринтодонтов Восточно-Европейской платформы, которые можно трактовать как рекапитуляцию признаков их палеозойских предков.

Для удобства анализа возрастных изменений черепа изученный материал был разделен на размерные группы по осевой длине крыши черепа (табл. 1). Для неполных образцов этот показатель был реконструирован на основе его обычных соотношений с шириной черепа (в суставной области), достаточно устойчивых на протяжении изучаемого временно-го отрезка развития группы. Выделенные размерные категории примерно соответствуют последовательным возрастным стадиям.

Таблица 1. Размерные группы исследованного материала, распределенные по осевой длине черепа.

Вид	№ группы				
	1	2	3	4	5
<i>Benthosuchus sushkini</i>	< 150 мм	150–200 мм	200–250 мм	250–300 мм	≥ 300 мм
<i>Benthosuchus korobkovi</i>	< 100 мм	100–150 мм	150–200 мм	200–250 мм	≥ 250 мм
<i>Thoosuchus yakovlevi</i>	< 50 мм	50–100 мм	100–150 мм	≥ 150 мм	*

Форма и топография сейсмосенсорных каналов. Наиболее наглядные изменения в этом плане касаются скулового желобка, пересекающего squamosum. У палеозойских темноспондилов, как и у протетрапод, он проходит через центр окостенения этого элемента, образуя характерный медиальный изгиб при переходе на jugale.

У раннетриасовых капитозавроморф желобок смещается наружу от этой позиции и располагается более прямолинейно вдоль шва squamosum – quadratojugale. Для триасовых форм отмечены также и промежуточные варианты между названными типами по форме и положению желобка.

Для рода *Benthosuchus* в целом, как и для большинства раннетриасовых капитозавроморф, характерно положение sulcus jugalis на шве между quadratojugale и squamosum, т.е. на quadratojugale. На этом фоне для обоих изученных видов отмечены единичные вариации захождения желобка на squamosum.

У *Thoosuchus yakovlevi* наблюдаются три основные вариации положения в sulcus jugalis: (1) желобок глубоко заходит на squamosum, иногда приближаясь к центру окостенения этого элемента; (2) желобок проходит по внешней части squamosum; (3) желобок проходит по шву между quadratojugale и squamosum.

В отличие от *Benthosuchus* в роде *Thoosuchus* (у *T. yakovlevi*) на всех стадиях роста наиболее широко представлен вариант (2). Кроме того, иногда встречается редкий вариант (1), в котором скуловой желобок приближается к центру окостенения squamosum.

Как было отмечено выше, прохождение данного канала через центр окостенения squamosum — примитивная черта, характерная для кистеperedых и ранних тетрапод, сохраняющаяся обычно у водных палеозойских темноспондилов. Поэтому вполне вероятно, что она сохранилась и

на ранних стадиях развития у триасовых капитозавроморф. Те редкие случаи его смещения к центру squamosum, которые иногда проявляются на поздних стадиях развития у *Benthosuchus* (*B. sushkini*), можно рассматривать как случаи единичных задержек ювенильной позиции канала.

Доминирование этой особенности на всем протяжении развития у *Thoosuchus* и ее сохранение во взрослом состоянии указывает на нарастающее замедление ее развития и утрату смещения канала уже в онтогенезе ближайшего предка рода. Это согласуется и с другими пedomорфными изменениями в сенсорной системе у *Thoosuchus*, такими как сохранение дефинитивного рисунка других каналов почти в том же виде на протяжении всего развития.

Гладкая зона ушной вырезки. У палеозойских форм supratemporale в норме образует часть медиального края ушной вырезки, вмещавшей барабанную перепонку (рис. 1а). Напротив, у капитозавроморф и остальных мезозойских форм эта кость лежит впереди вырезки и доходит до ее края. Она отделена от нее сомкнувшимися squamosum и tabulare (рис. 1е).

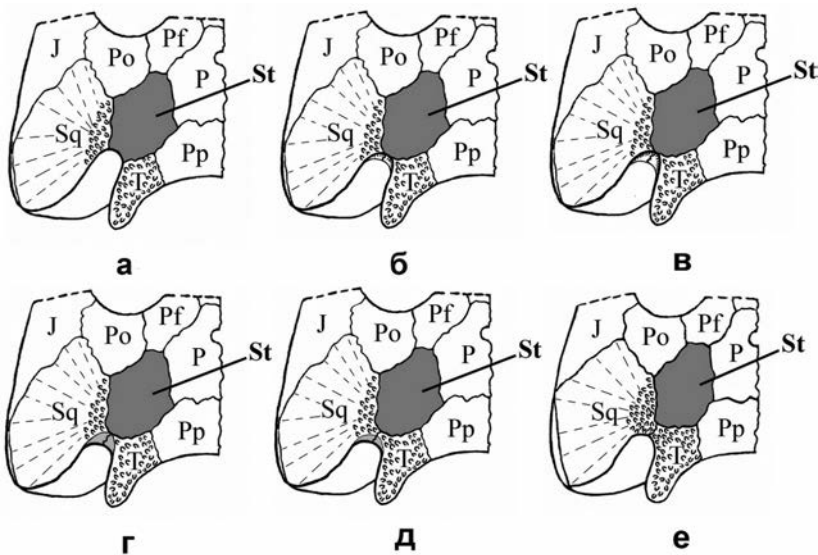


Рис. 1. Переход от палеозойского типа ушной вырезки к мезозойскому: *a* — участие надвисочной кости в обрамлении вырезки; *б, в* — формирование краевой дорсальной площадки; *z* — формирование гладкой зоны; *д, е* — редукция гладкой зоны.

Условные обозначения: J — jugale, P — parietale, Po — postorbitale, Pf — postfrontale, Pp — postparietale, T — tabulare, Sq — squamosum, St — supratemporale.

У *Benthosuchus*, как и у некоторых других раннетриасовых родов *Temnospondyli*, ушная вырезка, вмещающая барабанную перепонку, нередко бывает окаймлена спереди полулунной серповидной гладкой зоной, отделяющей собственно вырезку от орнаментированной поверхности черепной крыши.

Условно можно выделить три варианта признака, различающиеся по степени его выраженности: (1) широкий, в котором гладкая зона достигает заднего края *supratemporale*; (2) умеренно широкий — в котором эта зона не превышает (близка к половине) расстояния от вырезки до *supratemporale*; (3) узкий (слабо развитый), в котором гладкая зона имеет ширину не более 1/3 названного расстояния и меньше вплоть до ее отсутствия.

Таким образом, данные по *B. korobkovi* показывают, что возрастные изменения гладкой зоны связаны с быстрой редукцией от максимального выражения у молодых особей (у которых она достигает контакта с *supratemporale*) до ее полной утраты. Этот процесс происходил путем сужения зоны спереди назад, в ходе которого она отступала от *supratemporale* и замещалась распространявшейся на ее место орнаментированной поверхностью.

Данные по *B. sushkini* показывают, что редукция гладкой зоны вырезки в процессе роста протекала у этого вида примерно так же, как у *B. korobkovi*, но ее завершение, возможно, происходило значительно быстрее, чем у последнего вида.

У *Thoosuchus yakovlevi* преобладает слабое развитие или отсутствие гладкой зоны на всех доступных для изучения возрастных стадиях.

Проведенные наблюдения позволяют выдвинуть гипотезу о пути перехода от палеозойского типа ушной вырезки к мезозойскому типу (рис. 1).

В общих чертах гипотеза сводится к следующей последовательности. Краевая дорсальная площадка впереди вырезки, возникшая в районе контакта *squamosum* – *tabulare* и обозначенная выше как гладкая зона, сначала появилась не как часть крыши, а как часть края полости среднего уха, видимо, подстилавшая передний участок кольца барабанной перепонки (*annulus tympanicus*). Таким образом, она лежала ниже уровня крыши, в то время как край последней (непосредственно впереди вырезки) фактически еще оставался сформированным частично за счет *supratemporale*. В дальнейшем гладкая зона, в процессе ее выполаживания, все больше включалась в крышу позади *supratemporale* в направлении спереди назад, покрываясь в том же направлении орнаментом (рис. 1д, е). По-видимому, именно завершающая часть этого преобразования рекапитулируется у *Benthosuchus*.

Положение supratemporale относительно медиального края ушной вырезки является качественным признаком у триасовых форм, показывающим архаичность проявления в случае заднего положения этой кости; контакт supratemporale и ушной вырезки — типичная палеозойская черта.

По этому признаку были выделены следующие положения: (1) позади ушной вырезки, (2) на уровне ее вершины и (3) впереди ушной вырезки, т.е. с распространением supratemporale вдоль медиального края вырезки.

В проведенном исследовании у рода *Benthosuchus* отмечается сохранение на ранних стадиях роста архаичной вариации (1) со следами каудального распространения supratemporale вдоль медиального края ушной вырезки. В таком случае можно предположить, что особи с положением supratemporale по типу (1) отражают нормальные соотношения более ранних стадий онтогенеза у бентозухид, близкие к соотношениям у палеозойских предков.

Из анализа полученных данных по *Thoosuchus* следует, что архаичное «заднее» положение supratemporale встречается только на поздних стадиях развития, и то относительно редко. Доминантным во всех группах является вариант (3) соотношения ушной вырезки и supratemporale.

Положение мускульных гребней парасфеноида относительно заднего конца птериго-парасфеноидных швов. В норме, как у всех триасовых Temnospondyli, задние концы птериго-парасфеноидных швов у *Benthosuchus* лежат на уровне мускульных гребней. Вместе с тем среди молодых особей обоих изученных видов встречены вариации, в которых эти швы заканчиваются впереди гребней.

Из наших данных видно, что расположение гребней позади уровня швов являлось у *Benthosuchus* ювенильной чертой, которая постепенно стиралась в ходе роста. На стадиях, предшествовавших изученному отрезку роста, она была выражена еще сильнее и, скорее всего, была общей для всех особей. Переход к взрослым соотношениям, по-видимому, происходил у типового вида (*B. sushkini*) быстрее, чем у *B. korobkovi*. В данном случае мы имеем дело с рекапитуляцией типичных соотношений у палеозойских Temnospondyli, схожих с таковыми у позднепермских капитозавроморф — ринезухид, у которых мускульные гребни лежат намного позади области базального сочленения, образованного птериго-парасфеноидными швами. Следы этого древнего состояния у триасовых форм ранее никогда не отмечали.

В имеющихся выборках *Thoosuchus* следы рекапитуляции примитивного положения гребней позади птериго-парасфеноидных швов крайне редки и неупорядочены, т.е. не показывают закономерного частотного изменения с возрастом на поздних стадиях роста.

Мышечные карманы тела парасфеноида. Поперечно вытянутые углубления-карманы, служившие для прикрепления шейной мускулатуры и ограниченные спереди *cristae musculares*, отчетливо выражены только у *B. korobkovi*. У *B. sushkini* соответствующие им участки сильно сглажены и представляют собой площадки позади мышечных гребней. Этот признак у *B. korobkovi* оценивается как характерная вариация, отражающая состояние ранних стадий развития и рекапитулирующая в сглаженном виде соотношения у взрослых пермских предков, очевидно близких к ринезухидам (Watson, 1962).

У *Thoosuchus yakovlevi* на протяжении онтогенеза данная структура изредка проявляется на ранних стадиях развития.

Филетические изменения, не оставившие следов в доступном отрезке онтогенеза. Существуют признаки, которые показывают, что новшество появилось, но в онтогенезе изученных форм мы не видим следов этого перехода.

К признакам такого рода можно отнести появление *crista oblique pterygoideum*. Этот гребень на затылочной поверхности восходящей пластины птеригоида, очевидно, маркирует расположение хрящевой гиостапедальной связи (Westoll, 1943). Для палеозойских форм типично состояние, когда гребень низкий или отсутствует.

На нашем материале у всех рассмотренных таксонов на протяжении всего онтогенеза *crista oblique* высокая. Наиболее вероятна гипотеза, что данный признак в онтогенезе рассмотренных таксонов стабилизировался очень рано, и на исследованном отрезке индивидуального развития мы наблюдаем его уже в сложившемся виде.

Следует отметить, что у взрослых ринезухид гребень *crista oblique* высокий, на ювенильной стадии он низкий и постепенно растет в онтогенезе; схожая картина наблюдается у раннетриасовой формы *Edingerella madagascarensis* (Maganuco et al., 2009). Недавно описанные И.В. Новиковым (Новиков, 2016) формы (*Selenocara* и *Syrtosuchus*) из основания нижнего триаса Общего Сырта характеризуются низкой *crista oblique*, показывая тем самым состояние, близкое к пермским предкам.

Таким образом, в результате анализа изменчивости некоторых черепных структур у рассматриваемых капитозавроморф отмечается наличие ряда преобразований в строении органов сейсмочувствительной системы, а также ушной и базикраниальной областей. Данные изменения интерпретируются как рекапитуляционный переход от палеозойского плана организации *Temnospondyli* к мезозойскому.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ №№ 16-35-00509 и 16-05-00711.

Список литературы

- Гетманов С.Н. 1989. Триасовые амфибии Восточно-Европейской платформы. Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 236. М.: Наука. 102 с.
- Губин Ю.М. 1991. Пермские архегозавроидные амфибии СССР. Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 249 М.: Наука. 140 с.
- Новиков И.В. 2016. Новые темноспондильные амфибии из базального триаса Общего Сырта (Восточная Европа) // Палеонтологический журнал. № 3. С. 88–101.
- Шишкин М.А. 1980. Новое семейство триасовых лабиринтодонтов Luzocerphalidae // Палеонтологический журнал. № 1. С. 104–119.
- Maganuco S., Steyer J.S., Pasini G., Boulay M., Lorrain S., Beneteau A., Audouin M. 2009. An exquisite specimen of Edingerella madagascariensis from the Lower Triassic of NW Madagascar: cranial anatomy, phylogeny and restorations // Memorie della Societa Italiana di Scienze Naturalie del Museo Civico di Storia Naturale di Milano. Vol. 36. Fasc. 2. P. 72.
- Romer A.S. 1947. Review of the Labyrinthodontia // Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. Vol. 99. No. 1. 368 p.
- Watson D.M.S. 1919. The structure, evolution and origin of the Amphibia. The «orders» Rhachitomi and Stereospondyli // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 209. P. 1–72.
- Watson D.M.S. 1962. The evolution of the labyrinthodonts // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 245. No. 723. P. 219–265.
- Westoll T.S. 1943. The hyomandibular of *Eusthenopteron* and the tetrapod middle ear // Philosophical Transactions of the Royal Society. Ser. B: Biological Sciences. Vol. 131. No. 865. P. 393–414.

ТРАСОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СЛЕДОВ РОЮЩИХ ДВИЖЕНИЙ НА СТЕНКАХ НОР ГРЫЗУНОВ

Д.С. Пономаренко

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка, Москва, Россия

INTERPRETATION OF INCISOR AND CLAW MARK MORPHOLOGY ON THE WALLS OF RODENT BURROWS

D.S. Ponomarenko

Borissiak Paleontology Institute, Moscow, Russia

e-mail: zemleroi@gmail.com

Очевидно, что непосредственное наблюдение роющих движений возможно только у современных форм и только в специальных коридорах, построенных в лаборатории или в природе. Однако изучение рытья возможно и по косвенным данным, например, по следам резцов или когтей, которые оставляет животное. Такие работы, в частности, были выполнены П.П. Гамбаряном и Г.Е. Зубцовой (Гамбарян и др., 1978; Зубцова, 1986), которые в лабораторных условиях по следам резцов на глине реконструировали движения пятипалого тушканчика и слепыша при рытье.

Изучение жизнедеятельности ископаемых форм, включая и рытье, возможно только по следам. Такими реконструкциями занимается особый раздел палеонтологии — палеоихнология. Реконструкции роющей деятельности осуществляются на основе анализа скелетного материала и следов, которые оставляло животное. Это царапины и рубцы от движений когтями, резцами или клювом, остающиеся на стенках норы и ее ископаемого слепка (внутренние слепки — основная форма сохранности ископаемых нор). Подобный косвенный материал можно использовать и для изучения роющей деятельности современных животных.

Разнообразная скульптура стенок, которая была отмечена во многих описаниях ископаемых нор, для детальной реконструкции биомеханики роющих движений и морфологии роющих органов до сих пор не использовалась из-за недостатка актуалистических исследований (из современных землероев опубликованы фотографии слепков нор крота *Scalopus aquaticus* (Gobetz, 2005) и кавиоморфных грызунов *Microcavia australis*, *Stenomys azarae* (Melchor et al., 2012)). Обширная зоологическая литература, посвященная строению нор млекопитающих, обходит стороной скульптуру стенок (Кучерук, 1983; Nickman, 1990). Описания самых обычных следов рытья — следов когтей — отсутствуют и у исследователей биомеханики роющей деятельности и функциональной морфологии ро-

ющих млекопитающих (Гамбарян, 1960; Gasc et al., 1985, 1986; Laville et al., 1989).

Реконструкция роющей деятельности ископаемых форм требует сопоставления палеоихнологического и скелетного материала, изучаемого методами функциональной морфологии. Если по скелетному материалу можно реконструировать диапазон движений конечности у конкретного таксона, то по палеоихнологическому материалу можно судить о наборе типичных траекторий и характеристик роющих органов (конечности, резцов или клюва). Мы разрабатывали методы решения каждой из этих задач на современных объектах, морфология скелета которых доступна для изучения. Структуру царапин изучали по гипсовым слепкам нор (общая длина изготовленных слепков — около 50 м) 8 видов грызунов (*Spermophilus fulvus*, *S. major*, *Marmota monax*, *Tamias striatus*, *Spalax microphthalmus*, *Myospalax myospalax*, *Cricetus cricetus*, *Ellobius talpinus*). Замеры проводили по компьютерным моделям, полученным с помощью объемного сканера «Бройкман».

Изучение материала опорной коллекции позволяет оценить сохранность и разнообразие скульптуры в разных частях норы. Распределение следов внутри норы связано с положением стенок относительно роющих движений, агрегированностью субстрата и наличием глинистых пленок. На боковых стенках ходов остаются следы движений с отведенным плечом либо с повернутым набок корпусом. Лишь в камерах и на дальней стенке тупиковых отнорков сохраняется фронт рытья со следами более медиально ориентированных гребков. Почвенные агрегаты препятствуют запечатлению царапин (при этом хорошо сохраняя вмятины). Глинистые натёки, образующиеся по стенкам (суб)вертикальных ходов в лессовых и суглинистых субстратах, дают наиболее четкие следы. Скульптура нор включает в себя не только следы рытья, но и следы упора мордой, иногда с отпечатками вибрисс, следы передвижения по вертикальным ходам, сохраняющие отметины от когтей задних конечностей. Возможности такого подхода могут быть использованы для решения ряда палеобиологических задач, например, для интерпретации функции рогов у роющих милагаулид.

По скульптуре стенок можно отличить следы резцов от следов когтей. Это не только позволяет различать формы, роющие только резцами («строго резцeroющие» — *Spalax*, *Ellobius*) и только когтями («строго когтероющие» — *Myospalax*), но и дает возможность документировать использование резцов (на твердых субстратах, на вертикальных участках норы) у преимущественно когтероющих форм (*Spermophilus*, *Marmota*) и использование когтей у преимущественно резцeroющих (*Spalax*, *Ellobius*). Размеры следов резцов можно напрямую сравнить с размерами резцов, которые известны в палеонтологической летописи.

Каждый запечатленный гребок, как правило, оставляет пучок следов, соответствующих рабочим когтям, причем траектории следов отдельных когтей различаются, а само число следов в пучке зависит от ориентации гребка.

Для каждого рода выделяются морфологические типы следов рытья по длине, высоте над дном хода, ориентации (угол с длинной осью норы в плоскости следа), положению на стенке, характеру кривизны и ее минимальному радиусу, расстоянию между следами когтей (резцов) в пучке и их расхождению. Морфологические типы в целом, вероятно, соответствуют стереотипным гребкам, что подтверждается нашими наблюдениями за рытьем алтайского цокора в камеральных условиях. Вместе с тем одинаковые движения конечности при разной ориентации тела относительно стенки норы дают разные морфологические проявления. Так, у цокора при повороте корпуса набок гребок оказывается направлен в стенку, и его след имеет существенно меньшую кривизну, чем такой же гребок при прямом корпусе, который задевает стенку по касательной. Число следов в пучке также зависит от угла между плоскостью гребка и стенкой, так что при трех рабочих когтях могут оставаться либо два, либо три следа. Наш материал показывает, что при реконструкции репертуара движений животного по ископаемой норе следует выделять морфологические типы следов с последующим сведением вариантов, отражающих один и тот же гребок при разных поворотах корпуса и различной ориентации запечатлевающей поверхности. По приуроченности типов гребков к определенным элементам норы, например, к вертикальным или спиральным (у слепушонки *Ellobius talpinus*) ходам, можно реконструировать роющие движения, которые не удастся наблюдать в лаборатории.

Траектория, отраженная в царапине (рубце), определяется: 1) пропорциями звеньев конечности и ориентацией суставных поверхностей; 2) ориентацией и длиной гребка и 3) сопротивлением субстрата.

Предположение, что размеры роющих органов отражены в скульптуре стенок, важно для реконструкции морфологии роющего животного по ископаемой норе. Соответствие ширины следов от резцов собственно ширине резцов не вызывает сомнений, тогда как предположение о том, что следы когтей отражают строение скелета менее тривиально. На основании собранного материала был разработан метод реконструкции пропорций конечности для когтероящих животных. Он основан на том, что траектории движения конечности дугообразны, а радиус их кривизны отражает расстояние от конца когтя до сустава, в котором совершается движение. Конечность можно представить в виде кинематической цепи с тремя либо четырьмя звеньями. Движение в дистальном суставе дает траекторию, радиус кривизны которой точно соответствует расстоянию

от сустава до конца когтя. Для движений в более проксимальных суставах радиус кривизны траектории зависит от положения в дистальных суставах (рис. 1). Таким образом, если движение совершается в нескольких суставах, то радиус кривизны меняется по ходу траектории и зависит от угла в суставах и относительной скорости движений в каждом из них. Упростить эту сложную картину позволяют траектории по составным дугам. Там, где встречаются эти типы движений, короткие гребки дистальных элементов повторяются по дуге, определяемой движением в более проксимальном суставе. Измерение радиуса кривизны в таких составных траекториях позволяет оценить размеры звеньев конечности, а значит, дать более точную характеристику животного, оставившего следы.

Траектории движений отражаются в следах по-разному в зависимости от сопротивления, оказываемого субстратом движению. Сопротивление, в свою очередь, возрастает по мере того, как ориентация гребка становится все более перпендикулярной по отношению к стенке. Дугообразным следам при максимальном сопротивлении соответствуют уплощенные либо прямые следы, а составным дугам — линейные шлейфы из следов (рис. 2). В шлейфе отдельные пучки расположены встык по прямой, а в составной дуге — по кривой линии. Короткие следы с малым

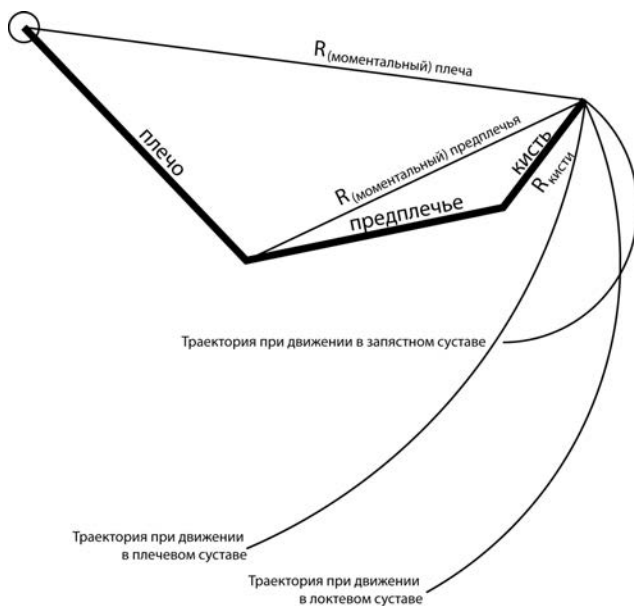


Рис. 1. Схема конечности млекопитающего и радиусы кривизны траектории при движении в разных суставах.

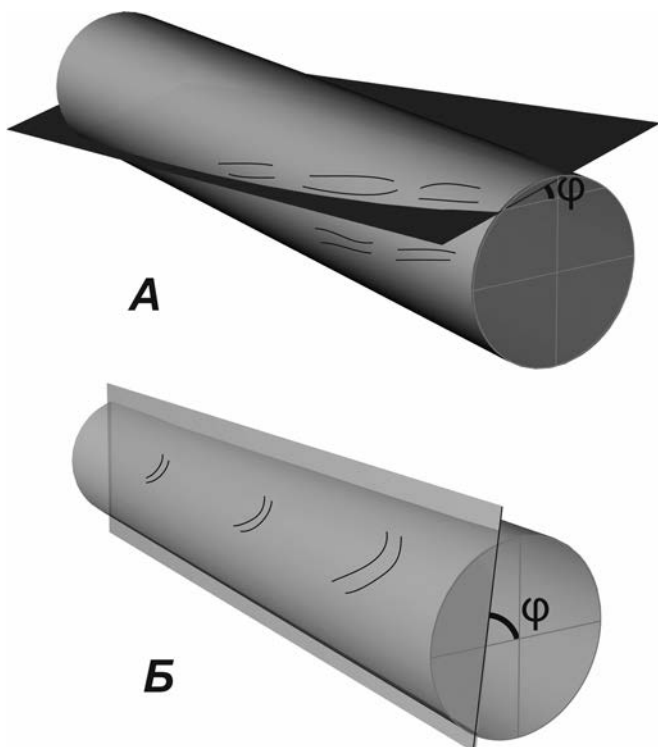


Рис. 2. Форма следов от схожих движений конечности в зависимости от угла между плоскостью движения и боковой стенкой: **А** — плоскость движения примерно параллельна дну хода (уплощенные следы на боковой стенке); **Б** — плоскость движения примерно перпендикулярна дну хода (дугообразные следы на боковой стенке).

радиусом кривизны могут отражать не траекторию, а форму самого когтя. Ориентация и длина гребков запечатлеваются верно при любом сопротивлении.

Разработанные методы позволяют для современных видов выделять репертуар роющих движений, а для ископаемых — различать по скульптуре нор основные адаптивные группы землероев (когтероящих и резцeroющих) и оценивать размеры и пропорции конечности когтероящих форм.

Список литературы

Гамбарян П.П. 1960. Приспособительные особенности органов движения роющих млекопитающих. Ереван: Изд-во АН Армянской ССР. 293 с.

- Гамбарян П.П., Зубцова Г.Е., Зыкова Л.Ю., Кратс И.В. 1978. Особый тип разрыхления земли резцами пятипалых тушканчиков // Зоологический журнал. Т. 57. № 5. С. 806–809.
- Зубцова Г.Е. 1986. Строение челюстного сустава слепышей (Rodentia, Spalacidae) и особенности его работы при кусании и рытье // Зоологический журнал. Т. 65. № 1. С. 110–122.
- Кучерук В.В. 1983. Норы млекопитающих – их строение, использование и типология // Фауна и экология грызунов. № 15. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 5–54.
- Gasc J.P., Renous S., Casinos A., Laville E., Bou J. 1985. Comparison of diverse digging patterns in some small mammals // Fortschritte der Zoologie. Band 30. P. 35–38.
- Gasc J.P., Jouffroy F.K., Renous S., von Blotnitz F.V. 1986. Morphofunctional study of the digging system of the Namib Desert Golden mole (*Eremitalpa granti namibensis*): cinefluorographical and anatomical analysis // Journal of Zoology. Vol. 208. No. 1. P. 9–35.
- Gobetz K.E. 2005. Claw impressions in the walls of modern mole (*Scalopus aquaticus*) tunnels as a means to identify fossil burrows and interpret digging movements // Ichnos. Vol. 12. No. 3. P. 227–231.
- Hickman G.C. 1990. Adaptiveness of tunnel system features in subterranean mammal burrows // Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels. Proceedings of the Fifth International Theriological Congress (Rome, Italy, August 22–29, 1989). P. 185–210.
- Laville E., Casinos A., Gasc J.P., Renous S., Bou J. 1989. Les mécanismes du fouissage chez *Arvicola terrestris* et *Spalax ehrenbergi*: étude fonctionnelle et évolutive // Anatomische Anzeiger. Vol. 169. No. 2. P. 131–144.
- Melchor R.N., Genise J.F., Umazano A.M., Superina M. 2012. Pink fairy armadillo meniscate burrows and ichnofabrics from Miocene and Holocene interdune deposits of Argentina: Palaeoenvironmental and palaeoecological significance // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. Vol. 350. P. 149–170.

**СПЕЦИФИКА И НАПРАВЛЕНИЯ
МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ
ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА ANOMALURIDAE
(RODENTIA, MAMMALIA)**

Е.Г. Потапова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва, Россия*

**SPECIFICITY AND PATHWAYS
OF MORPHO-FUNCTIONAL SPECIALIZATION
OF THE JAW APPARATUS IN ANOMALURIDAE
(RODENTIA, MAMMALIA)**

E.G. Potapova

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia
e-mail: lena-potapova@yandex.ru*

Рассматриваются уникальные особенности организации костно-мышечной системы челюстного аппарата у грызунов семейства Anomaluridae. Это семейство относится к одной из ветвей базальной радиации отряда Rodentia (Wilson, Reeder, 2005; Jackson, 2016). Шипохвостых белок (Anomaluridae) объединяют в один таксон с долгоногами (Pedetidae) и считают филогенетически близкими к миоморфным грызунам (Blanga-Kanfi et al., 2009 и др.). Изучены пять из семи современных видов семейства, относящихся к двум родам: *Anomalurus* и *Idiurus*. В строении их челюстного аппарата сохранились черты, свойственные предкам грызунов, а особенности строения их челюстных мышц позволяют понять механизмы их дифференциации, которые могли быть присущи не только аномалуридам, но и другим группам грызунов.

Базовой адаптацией грызунов, определившей морфо-биологическую специфику данного таксона, была их специализация в грызении. На этапе становления отряда и его ранней радиации преобразования челюстного аппарата были связаны как с обеспечением возможности грызения и повышением его эффективности, так и с приспособлением к разным режимам пережевывания: путем раздавливания, резания, перетирания продольными, поперечными или разнонаправленными (по типу перемещения пестика в ступке) движениями нижней челюсти (Wood, 1959, 1965).

Преобразования затрагивали все звенья челюстного аппарата: и зубную, и костно-мышечную системы. Одним из них было перераспреде-

ние мышечной массы в пользу протракторов и смещение места крепления массетера вперед. Передние части массетера мигрировали на корень скуловой дуги. Были реализованы разные варианты такой трансформации (рис. 1), которые были сгруппированы в три структурных типа. При выделении типов учитывался единственный критерий — положение мускула относительно корня скуловой дуги: только изнутри (гистрикоморфный — рис. 1Б), только снаружи (сциуроморфный — рис. 1Г), или с обеих сторон одновременно (миоморфный — рис. 1Е). Эта типология отражала только то, с какой стороны мускул обрастал скуловую дугу, и не учитывала характер этой миграции. Например, расширение мускула снаружи корня осуществлялось двумя способами: сразу на боковую поверхность рострума, как у сциуроморф (рис. 1Г) и глироморф (рис. 1Д), (Россолимо и др., 2001; Maier et al., 2002) или на особую площадку на боковой поверхности скулового корня, отделенную от стенки рострума щелью, как у миоморф (рис. 1Е). При разрастании массетера изнутри скуловой дуги он поднимался по задней стенке скулового отростка, верхний край которого все более смещался вверх. При этом мускул либо так и оставался на передней стенке глазницы (рис. 1А), либо выходил через подглазничное отверстие на рострум (рис. 1Б). Первый вариант характерен для батиергид (Сох, Faulkes, 2014), второй — для всех *Stenochystrica* и некоторых базальных ветвей миоморф. Разные сочетания способов миграции находят отражение в пяти типах зиго-массетерной структуры (Потапова, 2014).

У аномалюрид реализован еще один вариант расширения массетера (рис. 1В). У них передняя часть внутренней порции не только крепится на восходящем отростке скулового корня (*Mmaz*) и проходит через подглазничное отверстие на рострум (*Mmai*), но и перекидывается через ветвь нижней челюсти и выходит на внутреннюю стенку глазницы (*Mmao*). Эта особенность характерна для всех представителей данного семейства независимо от развития частных адаптаций в конкретных родах этой группы. На начальном этапе становления таксона такой вариант миграции был механически более выгодным, чем исходный для грызунов протрогоморфный и даже примитивно гистрикоморфный типы. Поскольку у предков грызунов массетерные гребни на нижней челюсти, на которых оканчивается массетер, располагались сзади, наклон передних частей этого мускула даже при его миграции на корень скуловой дуги оставался довольно пологим. Выход пучка волокон на стенку глазницы усиливал вертикальную составляющую силы сокращения массетера, причем за счет той его части, которая была сдвинута вперед. По сравнению с названными выше генерализованными типами зиго-массетерной структуры это значительно повышало эффективность работы резцов и создавало пре-

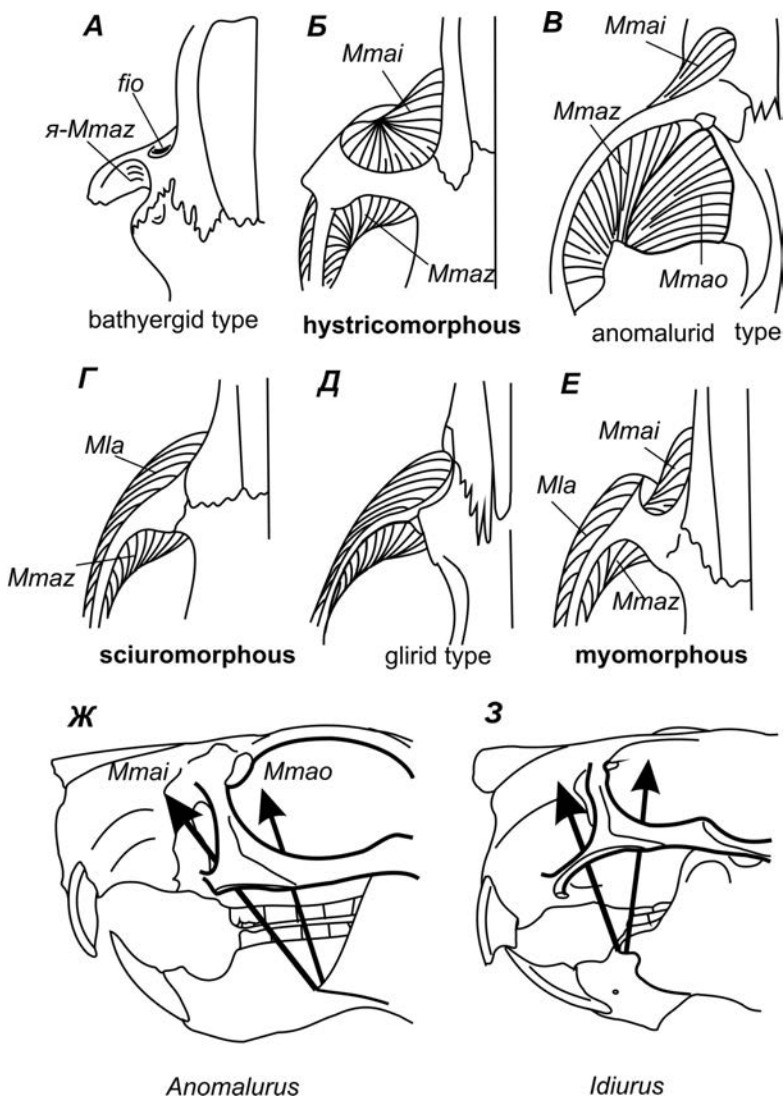


Рис. 1. Типы миграции массетера на корень скуловой дуги у грызунов (А–Е, полужирным шрифтом выделены классические типы) и наклон головок передней части его медиальной порции (Ж, З).

Обозначения: *fio* — foramen infraorbitale, *Mla* — m. masseter lateralis, *Mmai* — m. mass. medialis pars anterior infraorbitalis, *Mmao* — m. mass. medialis pars anterior orbitalis, *Mmaz* — m. mass. medialis pars zygomaticus (я-Mmaz — ямка для данной головки).

имущества при раздавливании пищевого объекта на коренных. Такая конструкция массетера пригодна для работы челюстного аппарата и в режиме раздавливания, и в режиме перетиранья. Она может служить хорошей базой для специализации челюстного аппарата в обоих названных направлениях, что и было реализовано в рамках рассматриваемого семейства.

Не только характер миграции массетера, но и внутренняя дифференцировка челюстных мышц у аномалюрид имеет свои особенности. В наибольшей степени они выражены в строении жевательного и внутреннего крыловидного мускулов. Характер дифференцировки этих мышц у грызунов во многом определяется конструктивными особенностями нижней челюсти. Из двух структурных типов нижней челюсти (гистрикогнатного и сциурогнатного — Tullberg, 1899), первый встречается только в монофилетической кладе *Stenochystrica* и всегда связан с гистрикоморфным или близким к нему батьергоморфными типами крепления массетера к скуловой дуге. Сциурогнатный тип челюсти характерен для клад грызунов, «родственных мышам» и «родственных белкам», и встречается в сочетании с любыми типами зиго-массетерной структуры. Сочетание сциурогнатии с гистрикоморфией характерно для тушканчиковобразных (*Dipodoidea*) и *Anomalurimorpha*, а также для одного рода (*Graphiurus*) соневых (*Gliroidea*) (Pavlinov, Potapova, 2003). Важно, что во всех этих группах дифференцировка массетера различна.

У *Anomaluridae* челюсть сциурогнатного типа, но имеет особое строение углового отростка. Его задний край располагается не параллельно линии окклюзии коренных, а практически перпендикулярно к ней, так как каудальный угол этого отростка поднят высоко вверх практически до уровня зубного ряда. Благодаря этому поверхностная порция массетера, которая крепится с обеих сторон этого края, располагается очень полого и обеспечивает возможность «силового» горизонтального смещения нижней челюсти. При этом более глубокие слои жевательного мускула, оканчивающиеся непосредственно на поверхности челюсти, расположены более вертикально. Угол их наклона зависит от характера специализации челюстного аппарата. У *Idiurus* они практически вертикальны, у *Anomalurus* — более пологи.

В структуре массетера аномалюрид достаточно четко выделяются не три типичных для грызунов слоя, которые соответствуют трем его порциям, а четыре, что вызывает определенные трудности их гомологизации. И хотя противопоставление слоев по направленности волокон незначительное, особенно в передней части мускула, отдельные элементы структуры выделяются достаточно четко.

Считается, что у тех грызунов, у которых массетер не выходит на скуловой корень снаружи, передняя часть боковой порции отсутствует

(Cox et al., 2012). У аномалюрид эта часть массетера легко идентифицируется по окончанию. Но и там, где она совпадает по направлению волокон с поверхностной порцией, она отделена от последней соединительнотканной прослойкой. Сходную картину можно наблюдать и у некоторых типично гистрикоморфных грызунов. Однако у аномалюрид обособленность передней части латеральной порции массетера выражена более четко. У них даже наблюдаются зачатки формирования ее начального апоневроза.

На примере аномалюрид можно видеть один из путей дифференциации массетера, который гипотетически мог быть реализован и в других группах грызунов. На первом этапе происходит усложнение сухожильного каркаса путем «расщепления» апоневрозов, которое сначала не связано с изменением наклона мускульных волокон, а обусловлено только увеличением их числа. Мускульные волокна с обеих сторон апоневротической пластинки «проникают» внутрь нее, в результате чего она становится двойной на дистальном конце, оставаясь одинарной на проксимальном. Наклон волокон обеих частей может оставаться одинаковым (как у *Anomalurus*). Расширение окончания этих частей на соседние участки кости (как у *Idiurus*) приводит к изменению их наклона и, в конечном счете, к четко выраженной дифференциации мускула на отдельные элементы.

Морфо-функциональная специализация челюстного аппарата внутри группы происходила на базе описанного выше единого конструктивного типа и осуществлялась в двух направлениях, обеспечивающих его работу в разных режимах. И в том и в другом случае морфологические преобразования в первую очередь затронули строение резцов, скуловой дуги и отчасти восходящей ветви нижней челюсти, хотя и проявились по-разному (рис. 1Ж, 3). У *Anomalurus* развитие шло по пути усовершенствования базового варианта системы, у *Idiurus* и, вероятно, у *Zenkerella* был реализован особый путь ее трансформации.

Вариант *Anomalurus* более генерализованный и обеспечивает более широкий функциональный спектр, чем у *Idiurus*. Передний корень скуловой дуги располагается на уровне первого коренного. Подглазничная головка массетера (*Mmai*) довольно пологая. Наиболее вертикально ориентированная орбитальная головка (*Mmao*) тоже наклонена, хотя и в меньшей степени, чем *Mmai*. И верхние и нижние резцы, если смотреть спереди, неширокие с заостренной вершиной, которая на верхних зубах смещена к наружному краю, а на нижних — к внутреннему. Силовому (со смещением вперед) смыканию резцов способствуют хорошо развитые подглазничная и скуловая (*Mmaz*) части медиального массетера, а наличие глазничного пучка обеспечивает плотное боковое прижатие этих вершин друг к другу. В совокупности создается эффективный «инструмент» для резания.

У *Idiurus* специализации челюстного аппарата более узкая и глубокая. Существенно преобразованы резцы. Они очень сильно сужены латеро-медиально и значительно увеличены росто-каудально. На их окклюзионной поверхности четко выражены две вершины (соответствующие передней и задней поверхностям каждого зуба), в промежуток между которыми при смыкании входит заостренный край нижнего резца (рис. 13). Передний корень скуловой дуги (образованный скуловым отростком *maxillare*) смещен вперед настолько далеко, что внедряется в область *praemaxillare*, которая окружает его и сверху и снизу. Благодаря этому смещению значительно увеличивается пространство для прохождения подглазничной головки медиального массетера. Поскольку при этом массетерные гребни на нижней челюсти сдвинуты вперед до края челюсти в области диастемы, подглазничная и скуловая головки данной порции не только существенно увеличены в размерах, но и ориентированы практически вертикально, а орбитальная головка даже слегка наклонена назад (рис. 13). Относительное укорочение нижней челюсти и практически вертикальное положение заднего края углового отростка, сильно сдвинутого вверх, обеспечивают практически горизонтальное положение поверхностной порции. Тем самым в строении челюстной мускулатуры у *Idiurus* наблюдается более четкое разделение на вертикальный и горизонтальный компоненты. Такое строение челюстного аппарата обеспечивает надежный захват пищевого объекта крючковидными резцами и возможность силового манипулирования с ним.

Полученные данные не противоречат представлениям о пищевой специализации аномалюрид. Считается, что *Anomaluridae* растительноядны, и в рацион всех видов группы входят плоды, листья, цветы, семена и кора некоторых деревьев, а также мелкие беспозвоночные. Предполагается, что *Idiurus* преимущественно плодоядны, тогда как в питании *Anomalurus* наиболее значимое место занимает кора (Jackson, 2016), которую они «сдирают» резцами. Вопрос о том, чем определяются разные направления морфологических трансформаций челюстного аппарата в семействе — пищевыми предпочтениями или различиями в способах обработки одинаковых объектов — остается открытым из-за отсутствия необходимых сведений.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 16-04-00294.

Список литературы

Потанова Е.Г. 2014. Разнообразие зиго-массетерной конструкции у грызунов (типологический, адаптивный и классификационный аспекты) // Зоологический журнал. Т. 93. № 7. С. 841–856.

- Россолимо О.Л., Потапова Е.Г., Павлинов И.Я., Крусков С.В., Волцит О.В. 2001. Сони (Муохидае) мировой фауны. Издательство Московского ун-та, Москва: 229 с.
- Blanga-Kanfi S., Miranda H., Penn O., Pupko T., DeBry R.W., Huchon D. 2009. Rodent phylogeny revised: analysis of six nuclear genes from all major rodent clades // BMC Evolutionary Biology. Vol. 9. No. 1: 71. [<https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-71>].
- Cox P.G., Rayfield E.J., Fagan M.J., Herrel A., Pataky T.C., Jeffery N. 2012. Functional evolution of the feeding system in Rodents // PLoS ONE. Vol. 7. No. 4: e36299. [<https://doi.org/doi:10.1371/journal.pone.0036299>].
- Cox P.G., Faulkes C.G. 2014. Digital dissection of the masticatory muscles of the naked mole-rat, *Heterocephalus glaber* (Mammalia, Rodentia) // PeerJ 2: e448. [<https://doi.org/10.7717/peerj.448>].
- Jackson S.M. 2016. Family Anomaluridae (Anomalures) // D.E. Wilson, T.E. Lacher, Jr., R.A. Mittereier (eds.). Handbook of the Mammals of the World. Vol. 6. Lagomorphs and Rodents. I. Barcelona: Lynx Edicions. P. 270–279.
- Maier W., Klingler P., Ruff I. 2002. Ontogeny of the medial masseter muscle, pseudomorphology, and the systematic position of the Gliridae (Rodentia, Mammalia) // Journal of Mammalian Evolution. Vol. 9. No. 4. P. 253–269.
- Pavlinov I.Ya., Potapova E.G. 2003. Cladistic analysis of the dormice genus *Graphiurus* Smuts, 1832 (Rodentia, Gliridae) with comments on evolution of its zygomasseteric construction and subgeneric taxonomy // Russian Journal of Theriology. Vol. 2. No. 1. P. 49–58.
- Tullberg T. 1899. Über das System der Nagethiere: eine phylogenetische Studie // Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis. Bd. 18. Series 3. Uppsala: Akadem. Buchdruckerei. 514 S.
- Wilson D.E., Reeder DeeAnn M. (eds.). 2005. Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference. 3rd ed. Vol. 2. Baltimore: John Hopkins Univ. Press. 2142 p.
- Wood A.E. 1959. Eocene radiation of the rodents // Evolution. Vol. 13. No. 3. P. 354–361.
- Wood A.E. 1965. Grades and clades among rodents // Evolution. Vol. 19. No. 1. P. 115–130.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ВОЗРАСТА И СЕЗОНА ГИБЕЛИ ПО РЕГИСТРИРУЮЩИМ СТРУКТУРАМ ЗУБОВ СОВРЕМЕННЫХ И ИСКОПАЕМЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Н.Е. Прилепская

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

DETERMINATION OF THE INDIVIDUAL AGE AND SEASON OF DEATH WITH THE USE OF RECORDING STRUCTURES OF TEETH OF MODERN AND FOSSILIZED MAMMALS

N.E. Prilepskaya

*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
e-mail: nprilepskaya@gmail.com*

Термин «регистрирующие структуры» (Мина, Клевезаль, 1970) появился в последней трети XX в. Под регистрирующими структурами понимаются такие слоистые структуры животных, как раковины моллюсков, чешуя, отолиты и кости рыб, кости амфибий, рептилий и млекопитающих, дентин и цемент зубов млекопитающих, роговое вещество когтей и рогов некоторых млекопитающих и др. В процессе своего роста регистрирующие структуры реагируют на изменение физиологического состояния организма изменением морфологических характеристик формирующихся частей, причем однажды возникшие особенности их строения сохраняются длительное время. Регистрирующие структуры являются слоистыми, потому что одни их части морфологически отличаются от других (Клевезаль, 1988). Например, ростовые слои в дентине и цементе зубов, обладающие различными оптическими свойствами, видны под микроскопом как чередование светлых и темных полос. В данной работе в качестве регистрирующей структуры рассмотрен зубной цемент современных и ископаемых лошадей.

Изучение цемента зубов является хорошо зарекомендовавшим себя методом определения индивидуального возраста и сезона гибели млекопитающих (Клейненберг, Клевезаль, 1966; Клевезаль, Клейненберг, 1967; Morris, 1972; Клевезаль и др., 1981; Stallibrass, 1982; Клевезаль, 2007). В исследовании применялся метод, разработанный Г.А. Клевезаль (Клевезаль, Клейненберг, 1967; Клевезаль, 1988, 2007) и дополненный А.М. Бурке (Burke, 1992). Материалом послужили зубы современных лошадей

Equus ferus caballus (Linnaeus, 1758) из археологического раскопа «Усадьба» (Московская область), поздненеоплейстоценовых лошадей *Equus ferus* (Boddaert, 1785) из местонахождения Дивногорье 9 (Воронежская область) и из археологического памятника Костенки 14 (Маркина гора) (Воронежская область). Использовали постоянные зубы, преимущественно коренные и предкоренные. Исследовали ростовые слои в зубном цементе. Для этого изготовляли шлифы, которые изучали в поляризованном, отраженном и проходящем естественном свете.

Ежегодно на зубах лошади формируется основной цементный слой, состоящий из летнего и зимнего элементов, которые откладываются в известной сезонной последовательности. Летний элемент в цементе зуба лошади формируется обычно с мая по октябрь, хотя может начать откладываться и несколько раньше — в марте – апреле. Отложение цемента замедляется в ноябре. Зимний элемент образуется с декабря по март – апрель (Клевезаль, 1988; Burke, 1992). Соответственно, по последнему отложенному элементу основного цементного слоя можно судить о сезоне гибели животного.

Определение индивидуального возраста млекопитающих традиционно осуществляется по времени прорезывания и степени стертости их зубов (Корневен, Лесбр, 2011). Зачастую такой подход не позволяет точно определить возраст животного, а указывает лишь на временной промежуток, который может быть довольно продолжительным, особенно если животное старое. Анализ ростовых слоев в зубном цементе млекопитающих дает более точную информацию относительно возраста животного и служит самостоятельным либо дополнительным методом определения возраста.

Метод позволяет оценить возраст животного с точностью до года. Годовые слои в цементе обычно считают по числу зимних элементов слоя. Стоит учитывать, что формирование зимнего элемента заканчивается и образование летнего элемента начинается раньше, чем животному, рожденному весной, исполнится год. Соответственно, число зимних элементов показывает число полных прожитых зим, а не полных лет. Необходимо использовать не молочные, а постоянные зубы. Поскольку возраст лошадей определяют по зубам, которые прорезаются не раньше, чем в конце первого года жизни животного, необходимо учитывать возраст появления первого слоя цемента на соответствующем зубе и вносить поправку (Клевезаль, Клейненберг, 1967; Клевезаль, 1988, 2007).

Для апробации метода, а также в качестве сравнительного материала в работе использовали зубы современных лошадей с известным сезоном смерти. Современный материал был представлен 2 первыми коренными зубами и 2 первыми резцами современных лошадей, извлеченных из че-

люстей, найденных в санитарном захоронении 1812 г. в селе Бородино (яма № 44 раскопа «Усадьба») (Спасская, Янишевский, 2013). Зубы принадлежали двум разным особям. Было изготовлено 6 шлифов. Результативные шлифы были получены для одной особи (рис. 1).

Полученные результаты согласуются с фактическими данными о сезоне гибели лошади. Животное погибло во время Бородинской битвы — 26 августа 1812 г. (Спасская, Янишевский, 2013). Таким образом, мы подтвердили, что цементный анализ применим к установлению сезона смерти и определили индивидуальный возраст *Equus ferus caballus*. В практическом плане анализ регистрирующих структур в зубах современ-

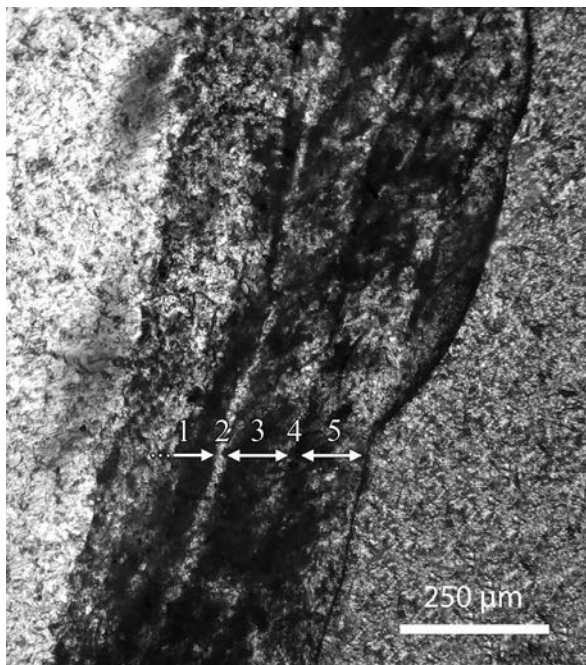


Рис. 1. Ростовые слои в зубном цементе современной лошади *Equus ferus caballus* из археологического раскопа «Усадьба» (Московская область). Фото шлифа внешней части верхнего, левого первого моляра (M1).

Образец № 388р: 1, 3, 5 — летние элементы основных цементных слоев; 2, 4 — зимние элементы. В цементе есть два зимних элемента, следовательно, особь перезимовала минимум 2 раза. Учитывая возраст прорезывания M1 (9–12 месяцев), получим индивидуальный возраст особи — 3–4 года. На внешнем крае цемента виден полностью сформированный последний летний элемент (5), то есть его ширина равна или сопоставима с шириной предыдущих летних элементов (1, 3). Активный рост летнего цемента отсутствует, следовательно, сезон гибели не может быть весной. Сезон гибели: конец лета – осень/зима.

ных млекопитающих может использоваться для определения сезона гибели и возрастного состава (наиболее уязвимых возрастных групп) при изучении случаев массового падежа животных.

Ископаемый материал был получен из местонахождения Дивногогорье 9, которое относится к археологическим памятникам поздней поры верхнего палеолита. С 2007 г. здесь проводятся регулярные археологические раскопки под руководством А.Н. Бессуднова. Местонахождение Дивногогорье 9 достаточно хорошо изучено.

Уникальность местонахождения заключается в том, что его фауна является монодоминантой. Osteологическая коллекция насчитывает более 8,5 тыс. образцов, почти все они принадлежат *Equus ferus*, и только 3 образца — другим животным (росомахе, песцу и зайцу) (Бессуднов и др., 2014; Kuznetsova et al., 2014).

В местонахождении было обнаружено семь костеносных горизонтов (Лаврушин и др., 2010; Бессуднов и др., 2012; Kuznetsova et al., 2014; Бессуднов, Бессуднов, 2016). В четырех верхних костеносных уровнях и в нижнем седьмом уровне залегают отдельные кости и фрагменты конечностей, а в пятом и шестом уровнях найдены в основном фрагменты скелетов лошадей (Лаврушин и др., 2010).

Такие необычные находки поставили перед специалистами ряд вопросов, связанных с генезисом местонахождения Дивногогорье 9, причинами и условиями, в которых погибли животные. Ученые высказывали различные предположения относительно причин формирования местонахождения, включая гипотезы о неоднократном сходе селевидных потоков, ставших причиной гибели животных (Лаврушин и др., 2010, 2011); периодическом забое/загоне и первичной разделке на этом месте лошадей; существовании водоемов с заболоченными берегами, в которых увязали и умирали лошади; систематической гибели животных в зимнее время выше по оврагу и транспортировке их остатков к устьевой части оврага паводками во время весеннего снеготаяния (Бессуднов и др., 2013, 2014; Bessudnov et al., 2013).

Osteологический материал отобран непосредственно из 6-го, 5-го и 2-го костеносных горизонтов и представлен тремя поврежденными челюстями и 25 зубами (20 щечными зубами и 5 резцами), из которых 15 зубов относились к 6-му костеносному горизонту, 4 зуба — к 5-му и 6 зубов — ко 2-му горизонту.

Всего было изготовлено 30 шлифов. Из-за относительно плохой сохранности материала удалось получить 10 информативных шлифов зубов, принадлежащих разным особям и относящихся к разным костеносным горизонтам: 5 образцов — к 6-му горизонту, 2 образца — к 5-му и 3 образца — ко 2-му.

В результате исследования ростовых слоев в зубном цементе был определен индивидуальный возраст животных. Для двух лошадей из 6-

го слоя он составил 2–3 года, возраст трех других особей из этого же слоя равнялся 3–4, 4–5 и 5–6 годам. Возраст обеих особей из 5-го слоя оказался одинаковым и составил 2–3 года. Индивидуальный возраст трех лошадей из 2-го слоя составил 2–3 года, 3–4 и 8–9 лет. Таким образом, индивидуальный возраст исследованных *Equus ferus* из слоев 6, 5 и 2 варьирует от 2 до 9 лет.

Проведенный анализ ростовых слоев в зубном цементе 10 образцов из слоев 6, 5 и 2 показал, что все они погибли весной или в начале лета (рис. 2). Полученные результаты в сочетании с геологическими и археологическими данными предоставляют возможность реконструкции причин гибели лошадей и их последующего захоронения.

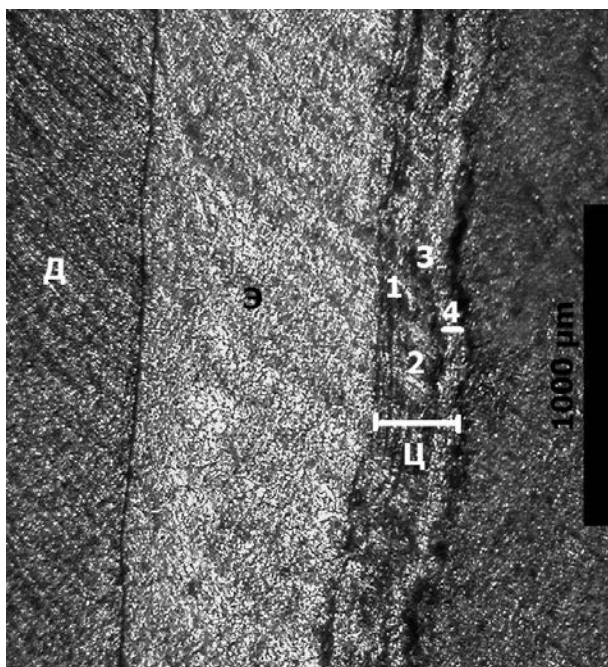


Рис. 2. Ростовые слои в зубном цементе поздненеоплейстоценовой лошади *Equus ferus* из местонахождения Дивногорье 9 (Воронежская область). Фото шлифа внешней части верхнего, левого М1.

Образец Д-9-2014/сл.2/кв.Д5/№ 403р. Д — дентин; Э — эмаль; Ц — цемент; 1, 3 — зимние элементы основных цементных слоев; 2, 4 — летние элементы. В цементе есть два зимних элемента, следовательно, особь перезимовала минимум 2 раза. Учитывая возраст прорезывания М1 (9–12 месяцев), получим индивидуальный возраст особи — 3–4 года. На внешнем крае цемента видно начало образования нового летнего элемента (4), который окончательно не сформировался. Таким образом, сезон гибели — весна — начало лета.

Изучали также ископаемый материал из верхнепалеолитического памятника Костенки 14 (Маркина гора), относящегося к многослойным стоянкам Костенковской группы. Стоянка Костенки 14 была открыта П.П. Ефименко в 1928 г., регулярные археологические работы стали проводиться на стоянке с середины XX в. (Рогачев, 1957; Палеолит ..., 1982). В настоящее время многослойная стоянка Костенки 14 привлекает особое внимание, поскольку содержит наибольшее количество культурных слоев и наиболее детальную последовательность геологических отложений. На ней зафиксировано наличие 8 четко стратифицированных культурных слоев и 3 костеносных палеонтологических слоев, пока без археологического сопровождения. Имеется развитая аналитическая база, включающая три пыльцевые диаграммы, колонку палеомагнитной изменчивости, результаты почвенного и геохимического анализов, серию из более чем 80 радиоуглеродных и почти 50 OSL-RSL датировок (Синицын, 2015).

Ископаемый материал, используемый в настоящей работе, относится к культурному слою IVa, который представляет собой редкий для европейского палеолита тип стоянок — место забоя и первичной разделки туш стада лошадей в результате единоразовой загонной охоты. Коллекция кремневого инвентаря невелика и недостаточна для культурной атрибуции. Возраст определяется интервалом 39,1–41,0 тыс. л.н. на основании радиоуглеродных дат 34 900 ± 340 (OxA-21871) (cal. 39 987 ± 848) и 35 270 ± 350 (OxA-21873) (cal. 40 205 ± 885) (Wood et al., 2012; Синицын, 2015).

К моменту подготовки данной работы отобранный материал состоял из 10 коренных и предкоренных зубов, принадлежавших разным особям. Было получено 4 информативных шлифа.

В результате исследования ростовых слоев в зубном цементе был определен индивидуальный возраст лошадей (рис. 3). Для трех особей возраст составил 8–9 лет, возраст одной равнялся 11–12 годам. Таким образом, индивидуальный возраст исследованных лошадей *Equus ferus* из слоя IVa археологического памятника Костенки 14 варьирует от 8 до 12 лет. Возможно, с накоплением информации о возрасте животных, являвшихся объектом охоты древних людей, удастся получить новые сведения о специфике охоты в эпоху позднего палеолита.

Проведенный анализ ростовых слоев в зубном цементе 4 образцов из слоя IVa показал, что животные погибли в разные сезоны: три лошади — в конце лета – осенью/зимой, одна — весной – в начале лета. При изучении стоянок древних людей перед специалистами часто встает вопрос о сезонной приуроченности этих поселений. Обычно для решения этой задачи используются как археологические, так и биологические данные, базирующиеся главным образом на фаунистических коллекциях.

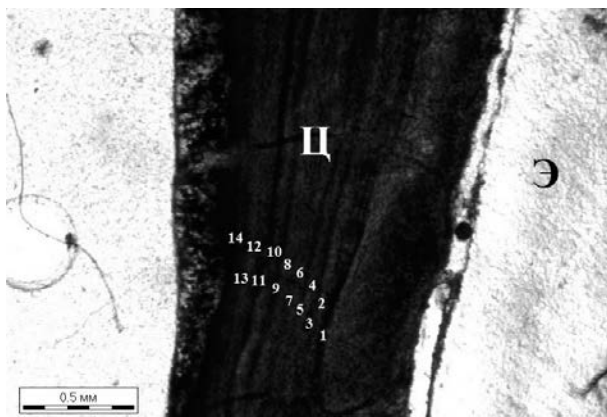


Рис. 3. Ростовые слои в зубном цементе позднеплейстоценовой лошади *Equus ferus* из археологического памятника Костенки 14 (Маркина гора) (Воронежская область). Фото шлифа внешней части верхнего, левого М1.

Образец К-14-IVa-1998/П-69/№ 20р. Ц — цемент; Э — эмаль; 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13 — зимние элементы основных цементных слоев; 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14 — летние элементы. В цементе есть 7 зимних элементов, следовательно, особь прорезывала минимум 7 раз. Учитывая возраст прорезывания М1 (9–12 месяцев), получим индивидуальный возраст особи — 8–9 лет. На внешнем крае цемента виден полностью сформированный последний летний элемент (14), то есть его ширина равна или сопоставима с шириной предыдущих летних элементов. Активный рост летнего цемента отсутствует, следовательно, сезон гибели не может быть весной. Сезон гибели: конец лета – осень/зима.

Сезон обитания людей на стоянке определяется, как правило, путем вычитания возраста, в котором добывались животные, от вероятного периода их размножения (Сергин, 1988). Такой подход, однако, содержит ряд допущений и поэтому не обладает достаточной точностью. Метод анализа регистрирующих структур в зубах млекопитающих, напротив, позволяет достаточно точно определять сезон гибели животных. Применяя данный метод к фаунистическим коллекциям, собранным в древних поселениях, можно определить сезон их бытования. Конечно, четырех информативных шлифов недостаточно для того, чтобы делать обоснованные выводы. Вместе с тем, гибель животных в разные сезоны может указывать на круглогодичное обитание людей на стоянке. Естественно, работа в этом направлении требует продолжения.

Анализ ростовых слоев в зубном цементе современных и ископаемых лошадей может иметь широкое практическое применение в зоологии, палеонтологии и археологии и использоваться не только для определения индивидуального возраста и сезона гибели животных, но и для

восстановления истории событий прошлого и различных палеорекоkonструкций.

Автор выражает глубокую благодарность и признательность за всестороннее содействие и помощь заведующему кафедрой палеонтологии, профессору МГУ имени М.В. Ломоносова И.С. Барскову и доценту МГУ имени М.В. Ломоносова Т.В. Кузнецовой, доценту ЛГПУ А.Н. Бессуднову, старшему научному сотруднику Отдела палеолита ИИМК РАН А.А. Сеницыну, научному сотруднику Отдела палеолита ИИМК РАН А.А. Бессуднову, ведущему научному сотруднику Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН Г.А. Клевезаль, профессору Монреальского университета А.М. Бурке, старшему научному сотруднику архитектурно-археологического музея-заповедника «Дивногорье» Е.А. Чижиковой.

Список литературы

- Бессуднов А.Н., Бессуднов А.А., Зарецкая Н.Е., Кузнецова Т.В., Нечушкин Р.И., Тцунов А.В.* 2014. Некоторые результаты естественно-научных исследований памятников дивногорской группы поздней поры верхнего палеолита // Труды IV (XX) Всероссийского археологического съезда в Казани. Т. 4. Казань: «Отечество». С. 325–329.
- Бессуднов А.Н., Бессуднов А.А.* 2016. Направления комплексных исследований палеолитических памятников в Дивногорье // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия История. Политология. № 1 (222). Вып. 37. С. 73–81.
- Бессуднов А.Н., Бессуднов А.А., Бурова Н.Д., Лаврушин Ю.А., Спиридонова Е.А.* 2012. Некоторые результаты исследований палеолитических памятников у хутора Дивногорье на Среднем Дону (2007–2011 гг.) // Краткие сообщения Института археологии РАН. Вып. 227. С. 146–156.
- Бессуднов А.Н., Зарецкая Н.Е., Панин А.В., Кузнецова Т.В., Бессуднов А.А., Бурова Н.Д.* 2013. Особенности и хронология формирования тафоценоза лошадей в Дивногорье (бассейн Среднего Дона) // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Труды VIII Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода (10–15 июня 2013 г.). Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН. С. 70–72.
- Клевезаль Г.А.* 1988. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука. 288 с.
- Клевезаль Г.А.* 2007. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Т-во научных изданий КМК. 283 с.
- Клевезаль Г.А., Груе Х., Мина М.В.* 1981. Способ оценки пригодности регистрирующих структур для подсчета слоев при определении возраста животных // Зоологический журнал. Т. 60. № 12: С. 1869–1877.
- Клевезаль Г.А., Клейнберг С.Е.* 1967. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука. 144 с.
- Клейнберг С.Е., Клевезаль Г.А.* 1966. Определение возраста млекопитающих по структуре цемента зубов // Зоологический журнал. Т. 45. № 5. С. 717–724.
- Корневен Ш., Лесбр Ф.-К.* 2011. Распознавание возраста по зубам и производным эпителия: лошади, коровы, собаки... М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ». 256 с.

- Лаврушин Ю.А., Бессуднов А.Н., Спиридонова Е.А., Кураленко Н.П., Холмовой Г.В., Бессуднов А.А.* 2010. Дивногорье (Средний Дон): природные события времени финального палеолита // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. № 70. С. 23–34.
- Лаврушин Ю.А., Бессуднов А.Н., Спиридонова Е.А., Холмовой Г.В., Джалл Э.Дж.Т., Ходжинс Г.В.Л., Кузьмин Я.В., Кураленко Н.П.* 2011. Высокоразрешающая последовательность местных природных событий в центре Европейской части России 15–13 тыс. лет назад (С14 возраст) // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: геология. № 2. С. 26–39.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.* 1970. Принципы исследования регистрирующих структур // Успехи современной биологии. Т. 70. № 3(6). С. 341–352.
- Палеолит Костенковско-Борщевского района на Дону. 1879–1979. Некоторые итоги полевых исследований. 1982. / Н.Д. Праслов, А.Н. Рогачев (ред.). Л.: Наука. 284 с.
- Рогачев А.Н.* 1957. Многослойные стоянки Костенковско-Борщевского района на Дону и проблемы развития культуры в эпоху верхнего палеолита на Русской Равнине // Палеолит и неолит СССР. Т. III. Материалы и исследования по археологии СССР. № 59. М.-Л.: Издательство АН СССР. 134 с.
- Сергин В.Я.* 1988. Классификация палеолитических поселений с жилищами на территории СССР // Советская археология. № 3. С. 5–19.
- Синицын А.А.* 2015. Костенки 14 (Маркина гора) — опорная колонка культурных и геологических отложений палеолита Восточной Европы для периода 27–42 тыс. лет (GS-11–GI-3) // Древние культуры Восточной Европы: эталонные памятники и опорные комплексы в контексте современных археологических исследований. Замятинский сборник. Вып. 4. СПб.: МАЭ РАН. С. 40–59.
- Спаская Н.Н., Янишевский Б.Е.* 2013. Лошади из санитарного захоронения 1812 г. в селе Бородино: идентификация // Зоологический журнал. Т. 92. № 9. С. 1162–1178.
- Bessudnov A.N., Sycheva S.A., Bessudnov A.A., Lavrushin Yu.A., Chepalyga A.L., Sadchikova T.A.* 2013. Geoarchaeological sites Divnogorie 9 & 1 (Paleosols and Sediments MIS 2) // Guidebook for Field Excursions. XII International Symposium and Field Seminar on Paleopedology “Paleosols, pedosediments and landscape morphology as archives of environmental evolution” (10–15 August, 2013, Kursk, Russia.). Moscow. P. 89–99.
- Burke A.M.* 1992. Prey Movements and Settlement Patterns during the Upper Palaeolithic in Southwestern France. PhD Dissertation. New York, 306 p.
- Kuznetsova T., Bessudnov A., Zaretskaya N., Panin A., Bessudnov A., Burova N.* 2014. Eight thousand of horses’ bones and none of woolly mammoth! // Scientific Annals of the School of Geology. Special volume 102 (VIth International Conference on Mammoths and their Relatives. 5–12 May 2014, Grevena-Siatista. Abstract book). Thessaloniki. P. 98–99.
- Morris P.* 1972. A review of mammalian age determination methods // Mammal Review. Vol. 2. No. 3. P. 69–104.
- Stallibrass S.* 1982. The use of cement layers for absolute ageing of mammalian teeth: a selective of the literature, with suggestions for further studies and alternative applications // B. Wilson, C. Grigson, S. Payne (eds.). Ageing and Sexing Animal Bones from Archaeological Sites. B.A.R. British Series No. 109. P. 109–126.
- Wood R.E., Douka K., Boscato P., Haesaerts P., Sinitsyn A., Higham T.F.G.* 2012. Testing the ABox-SC method: Dating known-age charcoals associated with the Campanian Ignimbrite // Quaternary Geochronology. Vol. 9. P. 16–26.

**КОНСТРУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ
КОСТНО-МЫШЕЧНОЙ СИСТЕМЫ
ЛЕТАТЕЛЬНОГО АППАРАТА ПОПУГАЕВ
НА ПРИМЕРЕ *PSITTACUS ERITHACUS***

Д.Т. Размадзе

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

**CONSTRUCTIVE FEATURES
OF MUSCULOSKELETAL SYSTEM
OF THE PARROT FORELIMB,
WITH *PSITTACUS ERITHACUS* AS AN EXAMPLE**

D.T. Razmadze

*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
e-mail: darya.razmadze@gmail.com*

Попугаи (отряд Psittaciformes) представляют собой довольно однородную группу птиц, модифицированная морфология опорно-двигательного аппарата которых четко отделяет их от других рецентных птиц (Sibley, Ahlquist, 1990). Кроме того, для попугаев характерно уникальное строение черепа с его кинетизмом (Tokita, 2003), а также зигодактилия, которая, по-видимому, сформировалась независимо от таковой у других групп птиц (Steinbacher, 1935).

В литературе практически не описаны характерные особенности крыла попугаев и почти все, что мы знаем о строении их крыла, известно из работ анатомов XIX века. Фюрбрингер (Fürbringer, 1888) изучал и иллюстрировал только плечевой пояс и плечевой отдел передней конечности, а Гадов и Селенка (Gadow, Selenka, 1891) поверхностно описали лишь несколько мышц крыла. Наиболее подробные сведения об анатомии попугаев содержатся в монографии «Структура и классификация птиц» Беддарда (Beddard, 1898), который рассмотрел представителей нескольких десятков родов попугаев, в том числе представителей рода *Psittacus*, в частности, их миологию. И хотя отдельных описаний миологии для рассмотренных видов он не дает, все же отмечает некоторые особенности.

Хотя морфология крыла попугая никогда не была всесторонне описана и подробно проиллюстрирована, она представляет собой потенциально интересный объект исследования, который может быть важен для понимания эволюции морфологии птичьего крыла. Долгое время орнитологи считали, что у попугаев нет близких родственников в современ-

ной фауне (см. Sibley, Ahlquist, 1990), но последние работы (Suh et al., 2011; Jarvis et al., 2014; Burleigh et al., 2015) достоверно помещают их в кладу Eufalconimorphae, которая также включает воробьеобразных (Passeriformes) и соколов (Falconiformes). Такое филогенетическое положение попугаев не противоречит палеонтологической летописи; примечательно, что ранние попугаеобразные похожи на соколов по структуре костей передних конечностей (например, плечевой кости — Мауг, 2011). Таким образом, понимание строения и функционирования крыла у рецентных попугаев имеет решающее значение для реконструкции строения и функционирования крыла на ранних этапах эволюции филогенетической линии Eufalconimorphae.

Кроме того, в связи с тем, что попугаи очень хорошо обучаемы, некоторые представители попугаеобразных используются как модельные объекты в исследованиях кинематики полета (Hedrick et al., 2003; Hedrick, Biewener, 2007a; Hedrick, Biewener, 2007b), результаты которых сравниваются с результатами исследований, проводившихся на других модельных объектах, чаще всего на голубях. При сравнении результатов исследований авторы исходят из того, что строение мускулатуры крыла у модельных объектов сходно, несмотря на то, что исследованные виды филогенетически очень далеки (Hedrick, Biewener, 2007b). Так, изучение морфологии крыла попугаев необходимо для того, чтобы определить, какие особенности строения крыла уникальны для этой группы, а какие объединяют их с остальными летающими птицами, что поможет более корректно сравнивать исследования, проводимые на разных модельных объектах.

В рамках настоящего исследования была подробно изучена морфология крыла жако (*Psittacus erithacus*). Некоторые выявленные особенности морфологии относятся не только к попугаеобразным. Это, например, строение грудного мускула, для которого было описано 3 функциональных части: *pars thoracicus lateralis*, *pars thoracicus profunda* и *pars thoracicus medialis*, выделенные на основании конечного прикрепления на плечевой кости, а также отмечено наличие дополнительного крепления на вентральном гребне пневматической впадины плечевой кости вместе с начальным сухожилием *m. biceps brachii*. Эта особенность строения грудного мускула характерна для всех групп, входящих в кладу Eufalconimorphae, а также для некоторых других групп птиц (George, Berger, 1966). Такое прикрепление грудного мускула на двух далеко отнесенных друг от друга структурах проксимальной части плечевой кости обеспечивает автоматический контроль пронации плечевой кости за счет того, что когда плечевая кость излишне пронируется, эта ветвь сухожилия натягивается и останавливает дальнейшую пронацию (Размадзе и др., 2016). Дру-

гие же выявленные особенности строения крыла жако характеризуют летательный аппарат попугаев и явно указывают на особенности реализации полета в данной группе. Главной такой особенностью является соотношение поднимателей крыла. Главный мускул дельтовидного комплекса, *m. deltoideus major*, значительно редуцирован и уступает в размере даже такому обычно маленькому мускулу, как *m. deltoideus minor*, в то время как *m. supracoracoideus* у жако значительно гипертрофирован и простирается вплоть до каудального края грудины. Кроме того, в рамках дельтовидного комплекса значительно гипертрофирован *m. deltoideus proptagialis longus*, с которым у жако связана сухожильная структура — “scapular anchor”, смещающая приложении силы мускула каудальнее места его начального крепления. Для остальных птиц, у которых представлена данная структура, характерно крепление ее к *m. deltoideus major* или к *m. scapulotriceps*, но никогда к *m. deltoideus pars proptagialis longus* (George, Berger, 1966; Meyers, 1992).

Таким образом, в строении крыла жако был выявлен ряд особенностей, объединяющих их с другими летающими птицами, или же с ближайшими родственниками, входящими в кладу Eufalconimorphae, но которые прежде не обсуждались, а также особенности, характеризующие специфику строения летательного аппарата попугаев. Выявление и обсуждение этих особенностей может сыграть важную роль в изучении эволюции крыла птиц в филогенетической линии Eufalconimorphae, а также способствовать более корректной интерпретации результатов исследований кинематики полета с использованием попугаев в качестве модельных объектов в сравнении с другими исследованиями.

Список литературы

- Размадзе Д.Т., Кузнецов А.Н., Панютина А.А., Зеленков Н.В. 2016. Функциональный анализ строения грудного мускула птиц группы Eufalconimorphae // О.В. Зайцева, А.А. Петров (ред.). Современные проблемы эволюционной морфологии животных. Материалы школы для молодых специалистов и студентов с международным участием «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» к 110-летию со дня рождения академика А.В. Иванова (29 сентября – 1 октября 2016 г.). СПб: ЗИН РАН. С. 62–63.
- Beddard F.E. 1898. The structure and classification of birds. London: Longmans, Green, and Co. 608 p.
- Burleigh J.G., Kimball R.T., Braun E.L. 2015. Building the avian tree of life using a large-scale, sparse supermatrix // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 84. No. 1. P. 53–63.
- Fürbringer M. 1888. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel: zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. Amsterdam: Von Holkema. 1755 p.

- Gadow H., Selenka E. 1891. Vögel. Anatomischer Theil. Leipzig: C.F. Winter. 1008 S.
- George J.C., Berger A.J. 1966. Avian Myology. New-York: Academic Press. 500 p.
- Hedrick T.L., Biewener A.A. 2007a. Experimental study of low speed turning flight in cockatoos and cockatiels // 45th AIAA Aerospace Sciences Meeting and Exhibit (8–11 January 2007, Reno, Nevada). Reno, Nevada. Paper 2007-44. [<https://doi.org/10.2514/MASM07>].
- Hedric, T.L., Biewener A.A. 2007b. Low speed maneuvering flight of the rose-breasted cockatoo (*Eolophus roseicapillus*). I. Kinematic and neuromuscular control of turning // Journal of Experimental Biology. Vol. 210. No. 11. P. 1897–1911.
- Hedrick T.L., Tobalske B.W., Biewener A.A. 2003. How cockatiels (*Nymphicus hollandicus*) modulate pectoralis power output across flight speeds // Journal of Experimental Biology. Vol. 206. No. 8. P. 1363–1378.
- Jarvis E.D., Mirarab S., Aberer A.J., Li B., Houde P. et al. 2014. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds // Science. Vol. 346. No. 6215. P. 1320–1331.
- Mayr G. 2011. Well-preserved new skeleton of the Middle Eocene Messelastur substantiates sister group relationship between Messelasturidae and Halcyornithidae (Aves, ?Pan-Psittaciformes) // Journal of Systematic Palaeontology. Vol. 9. No. 1: Avian Palaeontology in Memory of Cyril A. Walker. P. 159–171.
- Meyers R.A. 1992. The Morphological Basis of Folded-Wing Posture in the American Kestrel, *Falco sparverius* // Anatomical Record. Vol. 232. No. 4. P. 493–498.
- Sibley C.G., Ahlquist J.E. 1990. Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. London, New Heaven: Yale University Press: 976 p.
- Steinbacher G. 1935. Funktionell-anatomische Untersuchungen an Vögelfüssen mit Wendezehen und Ruckzehen // Journal of Ornithology. Vol. 83. No. 2. P. 214–282.
- Suh A., Paus M., Kiefmann M., Churakov G., Franke F.A., Brosius J., Kriegs J.O., Schmitz J. 2011. Mesozoic retroposons reveal parrots as the closest living relatives of passerine birds // Nature communications. Vol. 2: 443. [<https://doi.org/10.1038/ncomms1448>].
- Tokita M. 2003. The skull development of parrots with special reference to the emergence of a morphologically unique cranio-facial hinge // Zoological Science. Vol. 20. No. 6. P. 749–758.

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ СТРОЕНИЯ И РОЛИ ХВОСТА В СУБАКВАЛЬНОЙ ЛОКОМОЦИИ У ЗАВРОПТЕРИГИЙ

А.Г. Сенников

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва,
Россия; Казанский федеральный университет, Казань, Россия*

ABOUT PECULIARITIES OF THE STRUCTURE AND ROLE OF THE TAIL IN SUBAQUANEUS LOCOMOTION IN SAUROPTERYGIA

A.G. Sennikov

*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow,
Russia; Kazan Federal University, Kazan, Russia
e-mail: sennikov@paleo.ru*

У первичноводных позвоночных, в том числе рыб, поступательное движение их хорошо обтекаемого тела при плавании связано с прохождением спереди назад, начиная от головы, по туловищу и хвосту волнообразного изгиба в горизонтальной плоскости, то есть, с латеральной флексией позвоночника. Исходным считается угревидный медленный тип плавания с равномерными изгибами тела и хвоста. У быстро плавающих форм со скумброидным типом плавания основным двигателем становится хвост. При этом происходит обособление и изменение хвостового плавника от прото- до гомоцеркального и дифицеркального.

При возврате рептилий в морскую среду обитания происходили не только преобразование их конечностей в ласты, но и адаптивные изменения строения хвоста, который по форме и функции существенно отличается у разных групп.

Среди современных морских рептилий змеи, ящерицы и крокодилы плавают, используя латеральные волнообразные изгибы туловища и хвоста. Основным органом поступательного движения при плавании у них является длинный, мощный, высокий и сжатый с боков хвост. Остеологические признаки, обуславливающие такую форму хвоста, — увеличение высоты остистых отростков хвостовых позвонков и длины гемальных дуг. У морских черепах туловище полностью иммобилизовано панцирем, а хвост редуцирован, что исключает для них возможность поступательного движения с прохождением спереди назад волнообразного изгиба. Поэтому они плавают совершенно иным образом — лишь с помощью конечностей, преобразованных в ласты.

Древнейшие рептилии, вторично освоившие водную среду обитания — мезозавры, водные эозухии, таллатозавры и другие — имели мощный, длинный, высокий и сжатый с боков хвост, с высокими остистыми отростками и длинными гемальными дугами. Они, очевидно, плавали, используя волнообразные изгибы туловища и хвоста в горизонтальной плоскости. Вероятно, хвостовой плавник у этих рептилий протягивался по большей части длины хвоста в виде кожистой оторочки.

У сильно специализированных мезозойских морских рептилий — ихтиозавров, морских крокодилов и мозазавров хвост был мощный, длинный, высокий и сжатый с боков, с высокими остистыми отростками и длинными гемальными дугами (Fraas, 1902; Abel, 1924; Motani, 2005; Lindgren et al., 2013 и др.). Очевидно, что хвост играл у них основную роль в пропульсивной локомоции при горизонтальной ундуляции, а конечности — дополнительную. В конце хвоста выделяется особый отдел, отогнутый вниз для поддержания кожистого вертикального терминального хвостового плавника, известного по отпечаткам мягких тканей. У мозазавров, морских крокодилов и триасовых ихтиозавров кожистая оторочка протягивается по значительной части длины хвоста, а на его конце возникает обратно-гетероцеркальный (гипоцеркальный) терминальный хвостовой плавник, верхняя кожистая лопасть которого еще меньшая по сравнению с нижней. У поздних — юрских и меловых — ихтиозавров сохраняется только терминальный хвостовой плавник, который увеличивается и становится симметричным, гомоцеркальным за счет выравнивания размера верхней и нижней лопастей.

Плезиозавры плавали относительно более медленно и совершенно иным образом, преимущественно с помощью конечностей, преобразованных в мощные ласты (Abel, 1924; Carroll, Gaskill, 1985). При этом их хвост всегда оставался сильным и хорошо развитым, хотя и не длинным, что свидетельствует о сохранении его важной роли в субаквальной локомоции. В конце хвоста у всех плезиозавров выделяется особый отдел, в котором позвонки отличаются по морфологии: они укорочены, сжаты с боков или дорсовентрально уплощены, плотно сочленены и даже частично или полностью срастаются, образуя своеобразный пигостиль, что указывает на наличие хвостового плавника (Smith, 2013 и др.). Этот отдел ограничен антиклинным, узловым позвонком, что указывает на расположенную здесь зону значительной подвижности, увеличивающую размах движения хвостового плавника. При этом хвост у плезиозавров прямой, и его обособленный терминальный отдел не отклоняется вниз, как у ихтиозавров, мозазавров и морских крокодилов. Наличие кожистого плавника на конце хвоста у плезиозавров было доказано более ста лет назад по образцу юрского *Seeleyosaurus guilelmiimperatoris* с отпечатками контура тела

(Dames, 1895). Большинство палеонтологов придерживалось мнения о его вертикальном расположении (Dames, 1895; O'Keefe et al., 2011; Smith, 2013 и др.). Только немногие (Fraas, 1910; Wegner, 1914) выдвигали гипотезу о горизонтальном хвостовом плавнике у плезиозавров.

Последнее представляется нам наиболее обоснованным (Sennikov, 2015). Вертикальный хвостовой плавник может функционировать только при латеральных изгибах туловища и хвоста, наиболее эффективно, когда волнообразное движение начинается с головы. Однако для плезиозавров, особенно длинношеих, это исключено. Маленькая голова и длинная тонкая шея не могли дать начало такой волне, а туловище было коротким, уплощенным, консолидированным мощными пластинчатыми поясами конечностей и массивными брюшными ребрами, что делало невозможным прохождение через него горизонтальной волны. Между иммобилизованным туловищем и хвостом плезиозавров расположена зона увеличенной подвижности, поэтому хвост, вероятно, двигался относительно автономно. Как и туловище, хвост плезиозавров был плоским и широким, особенно в основании, так как длина поперечных отростков хвостовых позвонков превышала высоту остистых отростков и гемальных дуг, что также ограничивало латеральную флексию (Fraas, 1910; Sennikov, 2015). Отсутствие отклонения вниз обособленного терминального отдела хвоста плезиозавров резко отличает его от аналогичного отдела у ихтиозавров, мозазавров и морских крокодилов и противоречит возможности развития вертикальных лопастей терминального плавника. При такой морфологии хвост плезиозавров не похож на хвост позвоночных с ведущей ролью горизонтальной ундуляции.

Хвост плезиозавров, особенно его обособленный и консолидированный задний отдел, пигостиль, поддерживающий хвостовой плавник, напоминает скорее таковой у китообразных и сирен с горизонтально расположенным терминальным хвостовым плавником. У всех этих групп морских млекопитающих хвост прямой, широкий, уплощенный дорсовентрально за счет относительно коротких остистых отростков и гемальных дуг и длинных поперечных отростков передне- и среднехвостовых позвонков. В конце хвоста у китообразных и сирен также выделяется обособленный и морфологически преобразованный отдел позвоночника, поддерживающий горизонтальный терминальный плавник. Туловище сирен, как и плезиозавров, значительно иммобилизовано, поэтому хвост движется относительно автономно. Существенное отличие китообразных от плезиозавров состоит в том, что у этих водных млекопитающих туловище не иммобилизовано. Важным отличием китообразных и сирен от плезиозавров является то, что у первых основным органом опорно-двигательного движения является именно хвост, а не ласты.

Триасовые эозавроптеригии, особенно пахиплеврозавры с длинным туловищем и хвостом, вероятно, плавали еще с горизонтальной ундуляцией тела (Carroll, Gaskill, 1985). Однако укорочение остистых отростков позвонков и удлинение поперечных отростков хвостовых позвонков у нотозавров и пистозавров указывает на ограничение горизонтальной и развитие вертикальной флексии. Вероятно, как и у других групп морских рептилий, у завроптеригий хвостовой плавник сначала формировался в виде кожистой оторочки, протягивающейся по большей части длины хвоста, но не сверху и снизу, а по бокам. Затем из этого недифференцированного плавника на конце хвоста у них стал обособляться расширенный терминальный плавник (рис. 1б).

У юрских и меловых плезиозавров, особенно длинношеих, с иммобилизацией туловища, ограничившей и горизонтальную, и вертикальную флексию, при основной пропульсивной функции конечностей, превратившихся в мощные ласты, роль укоротившегося хвоста в поступательном движении стала вспомогательной. Но хвост у них также играл важ-

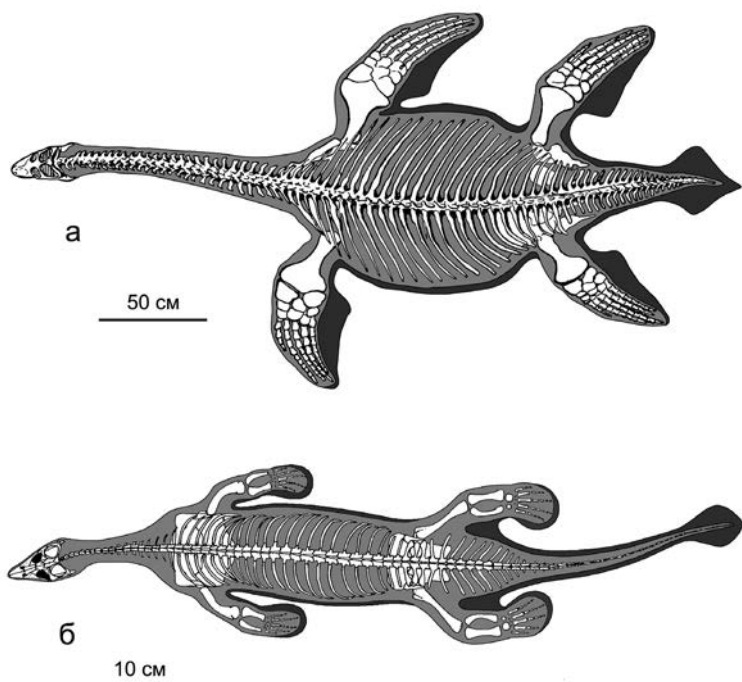


Рис. 1. Скелет и реконструкция контура тела с плавниками, вид сверху: *а* — плезиозавра *Cryptocleidus oxoniensis*, *б* — эозавроптеригии *Corosaurus alcovensis*.

ную роль, действуя при незаметном подплывании к добыче, когда мощные ласты были прижаты к телу, чтобы не спугнуть потенциальную жертву, при последнем рывке для схватывания добычи, как это делают крокодилы, или в иных случаях. Судя по отпечатку на образце юрского *Seeleyosaurus guilelmiimperatoris*, терминальный хвостовой плавник плезиозавров скорее всего имел ромбическую форму (Dames, 1895), подобно таковому у ламантинов (рис. 1а). У экземпляров плезиозавров с сохранившимися отпечатками мягкого тела отмечается также присутствие кожистых лопастей по заднему краю передних и задних ласт и дополнительное расширение основания хвоста за счет мягких тканей (Dames, 1895; Huene, 1923; Frey et al., 2017).

Плакодонты, как и другие завроптеригии, обладали уплощенным туловищем, сильно иммобилизованным за счет развития мощных брюшных ребер, что ограничивало или делало невозможным латеральную ундуляцию и прохождение при плавании горизонтальной волны по телу от головы к хвосту. Кроме того, их хвост также был дорсовентрально уплощен, так как поперечные отростки передних хвостовых позвонков сильно удлинены, что должно было ограничивать возможность ундуляции хвоста в горизонтальной плоскости; конец хвоста не отклонен вниз. Поэтому, как и у остальных завроптеригий, хвостовой плавник у плакодонтов, скорее всего, располагался горизонтально, а хвост при плавании относительно автономно двигался в вертикальной плоскости (Pinna, Nosotti, 1989; Renesto, Tintori, 1995). Панцирные плакодонты, такие как *Henodus*, *Placochelis* и другие, конвергентно сходные с черепахами, очевидно, плавали исключительно за счет конечностей, преобразованных в ласты, а их хвост был в той или иной степени редуцирован и не играл существенной роли в пропульсивном движении при субаквальной локомоции.

Следует отметить сходство полуводных и водных пролацертилий — танистрофеид — с длинношеими завроптеригиями. Шея у танистрофеид гипертрофированно удлинена и укреплена удлинненными шейными ребрами, туловище относительно короткое, хвост широкий и уплощенный за счет коротких остистых отростков и гемальных дуг и длинных поперечных отростков передних и средних хвостовых позвонков. У специализированных их представителей конечности преобразуются в ласты. Поэтому не исключено, что танистрофеиды могли плавать, используя преимущественно вертикальные изгибы хвоста, подобно современным им триасовым эозавроптеригиям (Renesto, 2005; Sennikov, 2015).

Таким образом, у древних морских рептилий были представлены различные типы строения локомоторного аппарата, обеспечивающие разные стили плавания. Завроптеригии реализовали уникальный тип субаквальной локомоции с ведущей ролью двух пар мощных ласт и верти-

кальной ундуляцией хвоста, частичные аналоги которого можно найти у сирен, китообразных, морских черепах и ластоногих.

Работа выполнена в рамках государственной программы повышения конкурентоспособности Казанского (Приволжского) федерального университета среди ведущих мировых научно-образовательных центров, а также при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов №№ 17-04-00410, 16-05-00711 и программы фундаментальных научных исследований Президиума РАН № 30 «Эволюция органического мира и планетарных процессов».

Список литературы

- Abel O.* 1924. Die Eroberungszüge der Wirbelthiere in die Meere der Vorzeit. Jena: Gustav Fischer Verlag. 121 S.
- Carroll R.L., Gaskill P.* 1985. The nothosaur *Pachypleurosaurus* and the origin of plesiosaurs // Philosophical Transactions of the Royal Society. London. Vol. 309. No. 1139. P. 315–383.
- Dames W.* 1895. Die Plesiosaurier der Süddeutschen Liasformation // Abhandlungen Königliche Preussische Akademie der Wissenschaften für Berlin (Phys.-Math.). Nr 2. S. 1–81.
- Fraas E.* 1902. Die Meer-Krocodilier (Thalattosuchia) des oberen Jura unter specieller Berücksichtigung von Dacosaurus und Geosaurus // Palaeontographica. Bd. 49. Lf. 1. S. 1–72.
- Fraas E.* 1910. Plesiosaurier aus dem oberen Lias von Holzmaden // Palaeontographica. Bd. 57. Lf. 3–4. S. 105–140.
- Frey E., Mulder E.W.A., Stinnesbeck W., Rivera-Sylva H.E., Padilla-Gutiérrez J.M., González-González A.H.* 2017. A new polycotyloid plesiosaur with extensive soft tissue preservation from the early Late Cretaceous of northeast Mexico // Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana. Vol. 69. No. 1. P. 87–134.
- Huene F. von.* 1923. Ein neuer Plesiosaurier aus dem oberen Lias Württembergs // Jahresheft Vereins Vaterländische Naturkunde Württembergs. Bd. 79. S. 1–21.
- Lindgren J., Kaddumi H.F., Polcyn M.J.* 2013. Soft tissue preservation in a fossil marine lizard with a bilobed tail fin // Nature Communications. Vol. 4. No. 2423. P. 1–8.
- Motani R.* 2005. Evolution of fish-shaped reptiles (Reptilia: Ichthyopterygia) in their physical environments and constraints // Annual Review of Earth and Planetary Sciences. Vol. 33. P. 395–420.
- O'Keefe F.R., Street H.P., Wilhelm B.C., Richards C.D., Zhu H.* 2011. A new skeleton of the cryptoclidid plesiosaur *Tatenectes laramiensis* reveals a novel body shape among plesiosaurs // Journal of Vertebrate Palaeontology. Vol. 31. No. 2. P. 330–339.
- Pinna G., Nosotti S.* 1989. Anatomia, morfologia funzionale e paleoecologia del rettile Placodonte, *Pseuphoderma alpinum* Meyer, 1858 // Memorie della Società italiana di scienze naturali e del Museo civico di storia naturale di Milano. Vol. 25. P. 17–49.

- Renesto S.* 2005. A new specimen of *Tanystropheus* (Reptilia, Protorosauria) from the Middle Triassic of Switzerland and the ecology of the genus // *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*. Vol. 111. No. 3. P. 377–394.
- Renesto S., Tintori A.* 1995. Functional morphology and mode of life of the Late Triassic placodont *Psephoderma alpinum*, Meyer from the Calcare di Zorzino (Lombardy, N. Italy) // *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*. Vol. 101. No. 1. P. 37–48.
- Sennikov A.G.* 2015. New Data on the Herpetofauna of the Early Triassic Donskaya Luka Locality, Volgograd Region // *Paleontological Journal*. Vol. 49. No. 11. P. 1161–1173.
- Smith A.S.* 2013. Morphology of the caudal vertebrae in *Rhomaleosaurus zetlandicus* and a review of the evidence for a tail fin in Plesiosauria // *Paludicola*. Vol. 9. No. 3. P. 144–158.
- Wegner T.* 1914. *Branca-saurus brancai* n.g. n.sp., ein Elasmosauridae aus dem Wealden Westfalens // F. Schoendorf (Hrsg.). *Branca-Festschrift*. Berlin: Gebrüder Borntraeger. S. 235–305.

**МОРФОЛОГИЯ КАМЕНИСТОЙ КОСТИ
КИТООБРАЗНЫХ: ОТ ЭОЦЕНА
К СОВРЕМЕННОСТИ**

К.К. Тарасенко

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисьяка РАН;
Палеонтологический музей им. Ю.А. Орлова, Москва, Россия*

**MORPHOLOGY OF THE PETROSAL BONE
OF CETACEA: FROM THE EOCENE
TO THE PRESENT**

K.K. Tarasenko

*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences;
Yu.A. Orlov Paleontological Museum, Moscow, Russia
e-mail: tarasenkokk@gmail.com*

Китообразные, среди прочих водных и полуводных млекопитающих, имеют ряд особых специализаций, связанных с водной средой, включая способность слышать под водой, что привлекает внимание многих исследователей (Yamada, Yoshizaki, 1959; Frazer, Purves, 1960; Geisler, Luo, 1996; Ekdale, Raciot, 2014; Ekdale, 2016). Известно, что современные зубатые и усатые киты воспринимают звук по-разному, что обусловлено характером звуковых волн (Park et al., 2017). Считается, что в этих группах в процессе эволюции были выработаны разные механизмы звуковосприятия.

Одним из проявлений адаптивной трансформации слуховой системы являются морфологические изменения внутреннего уха, которое представлено перепончатым лабиринтом, включающим собственно орган слуха и вестибулярный аппарат. Строение перепончатого лабиринта отражается в строении костного лабиринта, образованного каменистой костью (в ее широком понимании).

Для анализа эволюционных путей преобразований каменистой кости важное значение имеет изучение ископаемых форм, таких как миоценовые усатые киты, и в особенности позднемиоценовые Cetotheriidae. Морфология лабиринта каменистой кости у представителей одного из подсемейств (Herpetocetinae) данного семейства рассматривалась в работе Гейслера и Лу (Geisler, Luo, 1996). Было показано, что у них улитка имеет чуть меньше трех оборотов (примерно 1000°), что существенно отличает этих китов от всех прочих. Для примера, у современных баленоптерид чуть меньше двух полных оборотов улитки (Yamada, Yoshizaki, 1959), у некоторых зубатых сквалодонтид (представителей семейства

Platanistoidea) 1,5 оборота (примерно 540°) (Luo, Marsh, 1996). Считалось, что только у герпетоцетин оборотов улитки больше 2,5 (Yamada, Yoshizaki, 1959; Fleischer, 1976; Pilleri et al., 1987; Ketten, 1992; Luo, Estman, 1995), и этот признак рассматривался как аутопоморфный для данного таксона (Geisler, Luo, 1996).

Томографическое исследование каменистой кости цетотериевых (представители подсемейства Cetotheriinae) китов позднего миоцена Северо-Западного Предкавказья (Тарасенко и др., 2017; Tarasenko et al., 2017) показало, что у них число оборотов улитки близко к таковому у герпетоцетин и составляет чуть меньше трех (примерно 900° ; рис. 1). При сравнении трехмерных моделей каменистой кости у *Kurdalagonus* sp. и *Zygiocetus nartorum* Tarasenko, 2013 (Тарасенко, 2013) были выявлены существенные различия в строении всех каналов: полукружных, перилимфатического, эндолимфатического и канала лицевого нерва (Tarasenko et al., 2017). Очевидно, сходное число оборотов улитки является симплезиоморфией для герпетоцетин и цетотериев.

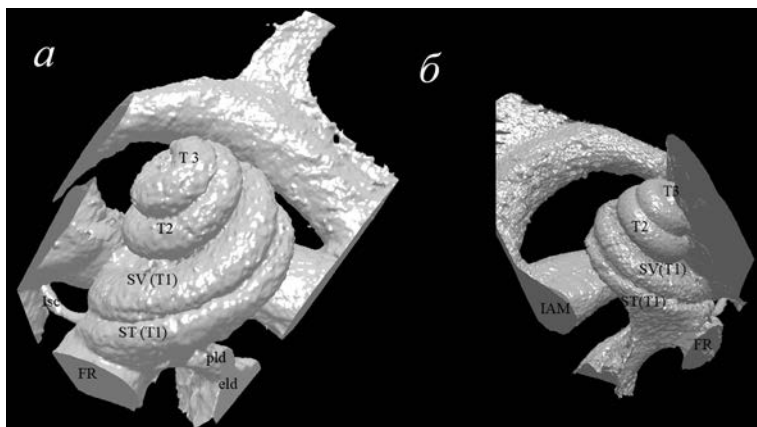


Рис. 1. Трехмерная модель полукружных каналов *Kurdalagonus* (а) и *Zygiocetus* (б).

IAM — внутренний слуховой проход; Isc — латеральный полукружный канал; eld — эндолимфатический канал; pld — перилимфатический канал; FR — круглое отверстие улитки; ST (T1) — барабанная лестница третьего оборота улитки; SV (T1) — лестница преддверия первого оборота улитки; T2 — второй оборот канала улитки; T3 — третий оборот улитки.

Различий между ископаемыми и современными видами зубатых китов не обнаружено. У миоценовых зубатых китов число оборотов улитки сходно с таковым у современных (Tarasenko et al., 2017).

Не менее интересными с точки зрения анализа этапов формирования слуха в водной среде являются позднеэоценовые базилозавриды. Считалось, что у *Zygorhiza kochii* Kellogg, 1936 два полных оборота улитки (Fleischer, 1976; Geisler, Luo, 1996); в настоящее время установлено, что у них 2,5 оборота (Ekdale, Raciot, 2014). Следует отметить, что высокочастотная чувствительность у археоцет (предковой группы неоцет, включающей усатых и зубатых китов) предполагалась на основании черепной асимметрии и морфологии нижнечелюстных костей (Fahlke et al., 2011). Однако широкий нижнечелюстной канал, служащий для размещения жировой прокладки (Bianucci, Gingerich, 2011; Fahlke et al., 2011), вероятно, не был «акустическим окном» для восприятия высокочастотных звуков, как это предполагали некоторые исследователи (Norris, 1968). Скорее это был основной путь передачи звука, проходящий через мандибулярный канал с жировой подушкой и ведущий к ушному комплексу (Cranford et al., 2008). Предполагалось, что наличие увеличенного отверстия нижней челюсти в целом облегчало возможность слышать под водой, но только в ограниченном диапазоне частот (Cranford et al., 2010; Ekdale, Raciot, 2014). Считается, что увеличенное отверстие нижней челюсти способствует передаче низкочастотных звуков (длинных волн с высокой амплитудой) (Barroso et al., 2012). Вероятно, имеющиеся у некоторых миоценовых китов широкий нижнечелюстной канал и сравнительно большое нижнечелюстное отверстие, как, например, у *Vampalus sayasanicus* Tarasenko et Lopatin, 2012 (см. Тарасенко, Лопатин, 2012), также лишь создавали возможность воспринимать длинные волны с высокой амплитудой.

Можно предположить, что уже к позднему эоцену у археоцет сформировалась способность слышать низкие частоты. Способность к восприятию высоких частот, очевидно, появилась уже у неоцет и полностью сформировалась к концу олигоцена.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 17-29-04461 ОФИ-М; Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга»; Программы Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

Список литературы

Тарасенко К.К., Лопатин А.В. 2012. Новые роды усатых китов (Cetacea, Mammalia) из миоцена Северного Кавказа и Предкавказья. 2. *Vampalus* gen. nov. (средний – поздний миоцен, Чечня и Краснодарский край) // Палеонтологический журнал. № 5. С. 86–98.

- Тарасенко К.К. 2013. Новые роды усатых китов (Cetacea, Mammalia) из миоцена Северного Кавказа и Предкавказья. 3. *Zygiocetus* gen. nov. (средний сармат, Адыгея) // Палеонтологический журнал. № 5. С. 99–109.
- Тарасенко К.К., Коваленко Е.С., Подурец К.М. 2017. Томографическое исследование лабиринта каменной кости слуховой капсулы позднемиоценовых усатых китов Северо-Западного Предкавказья // Интегративная палеонтология: перспективы развития для геологических целей. Материалы LXIII сессии Палеонтологического общества при РАН (3–7 апреля 2017 г., Санкт-Петербург). С. 89–90.
- Bianucci G., Gingerich P.D. 2011. *Aegyptocetus tarfa*, n. gen. et sp. (Mammalia, Cetacea), from the middle Eocene of Egypt: clinorhynch, olfaction, and hearing in a protocetid whale // Journal of Vertebrate Paleontology. Vol. 31. No. 6. P. 1173–1188.
- Barroso C., Cranford T.W., Berta A. 2012. Shape analysis of odontocetes mandibles: functional and evolutionary implications // Journal of Morphology. Vol. 273. No. 9. P. 1021–1030.
- Cranford T.W., Krysl P., Hildebrand J.A. 2008. Acoustic pathways revealed: simulated sound transmission and reception in Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) // Bioinspiration & Biomimetics. Vol. 3. No. 1. P. 1–10.
- Cranford T.W., Krysl P., Amundin M. 2010. Acoustic portal into the odontocete ear and ibritional analysis of the tympanoperiotic complex // PLoS ONE Vol. 5. No. 8: e11927. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011927>].
- Ekdale E. 2016. Morphological variation among the inner ears of extinct and extant baleen whales (Cetacea: Mysticeti) // Journal of Morphology. Vol. 277. No. 12. P. 1–28.
- Ekdale E., Racicot R. 2014. Anatomical evidence for low frequency sensitivity in an archaeocete whale: comparison of the inner ear of *Zygorhiza kochii* with that of crown Mysticeti // Journal of Anatomy. Vol. 226. No. 1. P. 22–39.
- Fahlke J., Gingerich P.D., Welsh R.C., Wood A.R. 2011. Cranial asymmetry in Eocene archaeocete whales and the evolution of directional hearing in water // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. Vol. 108. No. 35. P. 14545–14548.
- Fleischer G. 1976. Hearing in extinct cetaceans as determined by cochlear structure // Journal of Paleontology. Vol. 50. No. 1. P. 133–152.
- Fraser F.C., Purves P.E. 1960. Hearing in the Cetaceans: Evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the outer and middle ear in recent cetaceans // Bulletin of the British Museum (Natural History). Zoology. Vol. 7. No. 1. P. 1–140.
- Geisler J.H., Luo Z. 1996. The petrosal and inner ear of *Herpetocetus* sp. (Mammalia: Cetacea) and their implications for the phylogeny and hearing of archaic mysticetes // Journal of Paleontology. Vol. 70. No. 6. P. 1045–1066.
- Geisler J.H., Sanders A.E. 2003. Morphological evidence for the phylogeny of Cetacea // Journal of Mammalian Evolution. Vol. 10. No. 1–2. P. 23–129.
- Ketten D. 1992. The marine mammal ear: specializations for aquatic audition and echolocation // D.B. Webster, R.R. Fay, A.N. Popper (eds.). The Evolutionary Biology of Hearing. New York: Springer-Verlag. P. 717–750.

- Luo Z.-X., Eastman E.* 1995. Petrosal and inner ear of a squalodontoid whale: implications for evolution of hearing in odontocetes // *Journal of Vertebrate Paleontology*. Vol. 15. No. 2. P. 431–442.
- Luo Z.-X., Marsh K.* 1996. Petrosal (periotic) and inner ear of a Pliocene kogiine whale (*Kogiinae*, *Odontoceti*): implications on relationships and hearing evolution of toothed whales // *Journal of Vertebrate Paleontology*. Vol. 16. No. 2. P. 328–348.
- Norris K.* 1968. The evolution of acoustic mechanisms in odontocetes cetaceans // E.T. Drake (ed.). *Evolution and Environment*. New Haven: Yale University Press. P. 297–324.
- Pilleri G., Gahr M., Kraus C.* 1987. The organ of hearing in cetaceans. 1. Recent species // G. Pilleri (ed.). *Investigations on Cetacea*. Vol. 20. P. 43–125.
- Tarasenko K.K., Kovalenko E.S., Pakhnevich A.V., Podurets K.M.* 2017. Survey of petrosal bone of the inner ear of Late Miocene baleen & toothed whales from Northwest Caucasus through tomography (First experience) // *Micro-CT User Meeting 2017. Abstract Book*. Brussels. P. 60–65.
- Yamada M., Yoshizaki F.* 1959. Osseous labyrinth of Cetacea // *The Scientific Reports of the Whales Research Institute*. No. 14. P. 291–304.

ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ КИТООБРАЗНЫХ НА ПУТИ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ К ХИЩНИЧЕСТВУ

К.К. Тарасенко^{1,2}, А.В. Лавров¹

¹ Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия; ² Палеонтологический музей им. Ю.А. Орлова, Москва, Россия

TRANSFORMATIONS OF DENTITION IN CETACEA ON THE WAY OF SPECIALIZATION IN PREDATION

K.K. Tarasenko^{1,2}, A.V. Lavrov¹

¹ Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences;

² Yu.A. Orlov Paleontological Museum, Moscow, Russia

e-mail: tarasenkokk@gmail.com

Хищниками по типу питания могут быть млекопитающие, относящиеся к разным экологическим группам: древесных; лазающих; наземных; полуводных; роющих, полуводных и водных. Большой интерес представляет трансформация зубной системы у китообразных с разным типом специализации, начиная от археоцет (древних китов, предков неоцет) до современных усатых и зубатых китов (составляющих обширную группу неоцет) (Мчедлидзе, 1970). Многие этапы этой трансформации имеют аналоги в развитии зубной системы некоторых других плотоядных хищников (Koretsky, 2001; Hocking et al., 2017).

В ряду китообразных, ранжированном по степени специализации к водной среде, наблюдаются определенные изменения в зубной системе, связанные с преобразованием моляров и премоляров и постепенным переходом резцов и клыков к гомодонтизму. Преобразования моляров и премоляров складываются в особый комплекс морфологических признаков, и этот комплекс можно даже рассматривать как отдельный тип зубов млекопитающих (наиболее ярко выраженный у археоцет). Такой тип зубов сформировался из сектариального зуба хищных по типу питания предков китообразных и является серрейторным (пильчатым) зубом, который формируется в процессе премоляризации путем формирования главного конуса и двух режущих гребней, осложненных бугорками, выполняющими роль серрейторов — пилоще-режущих элементов (рис. 1). Это характерно для большинства поздних археоцет (в том числе и для базилозаврид, с уже полностью сформированным серрейторным типом моляров). Сходную параллель в развитии премоляров можно наблюдать у креодонтов (*Apterodon*), у которых они похожи по строению на премоляры некоторых ранних протоцетид (археоцеты).

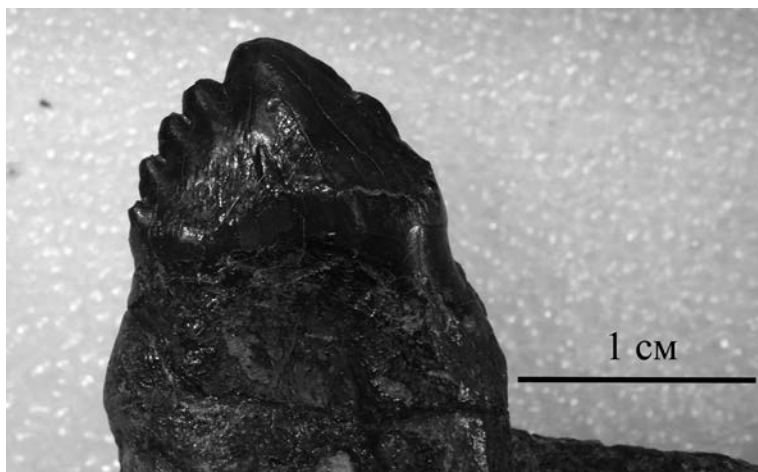


Рис. 1. Серрейторный — пилоще-режущий зуб. *Patriocetus kazakhstanicus* Dubrovo et Sanders, 2000.

Следует отметить, что упрощение верхних моляров идет путем сокращения лингвальных бугорков, а в нижнечелюстном ряду — за счет редукции талонида и метаконида (это можно наблюдать у ранних протоцетид). Такая перестройка зубов способствует адаптации макрофагов и является приспособлением к разгрызанию плотных скелетных образований рыб и других морских позвоночных. Косвенным подтверждением этого является наличие ругозистой эмали, как и у некоторых других наземных плотоядных хищников (Stefen, 1997), которая коррелятивно связана с особой «елочной» структурой эмали, обеспечивающей устойчивость эмали при разгрызании твердых объектов (что было показано на примере львов и ископаемых хищников).

Дальнейшую трансформацию серрейторных зубов китообразных можно наблюдать на примере эволюционной линии неоцет на пути к современным зубатым китам. У позднеолигоценых *Microcetus* (Дуброво, Шарков, 1971) бугорки сохраняются только на каудальном режущем гребне, который в процессе изнашивания подвержен интенсивному стиранию (помимо стирания каудального режущего гребня у микроцетов также сильно стирается и центральный бугорок, но настоящей окклюзии верхне- и нижнечелюстного зубных рядов у них не было; рис. 2). Интересной особенностью этих китов является каудальная изогнутость конических зубов (аналоги гомодонтных резцов, клыков и частично премоляров), характерная также для водных рептилий и рыб, которую рассматривают как адаптацию к захвату добычи в активной гидродинамической

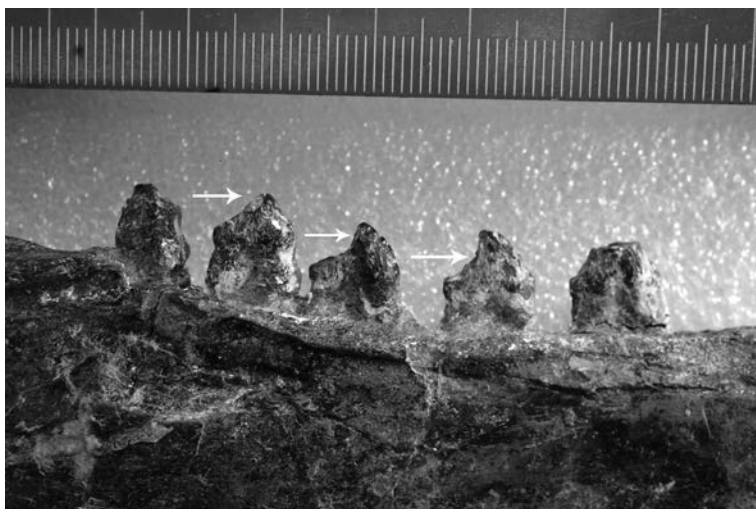


Рис. 2. Морфология зубного ряда *Microcetus sharkovi* Dubrovo et Sharkov, 1971 (стрелками показаны области стирания).

среде. У ранних платинистид (надсемейство речных дельфинов, относящихся к зубатым китам), например, у *Waipatia maerewhenua* Fordyce, 1994 (поздний олигоцен, хатский ярус) стирание лингвальной поверхности нижних и верхних зубов наблюдается на зубах ближе к центру роострума и немного каудальнее. Уже в миоцене у Odontoceti формируются мономорфные зубы, служащие в основном для удержания добычи.

Следует заметить, что у некоторых ластоногих, комбинирующих фильтрацию и макрофагию, например, у морского леопарда *Hydrurga leptonyx* (Phocidae) заклыковые зубы имеют загнутые назад основные и дополнительные бугорки с равномерными промежутками между ними (рис. 3б). Очень похожие, но несколько сложнее устроенные зубы *Lobodon carcinophagus* (Phocidae) предназначены для фильтрации и питания некрупными ракообразными.

Схожее с зубами ластоногих строение зубов мы можем наблюдать у предков усатых китов *Janjucetus hunderi* Fitzgerald, 2006, однако дополнительные бугорки нижних боковых зубов у них развиты в меньшей степени (см. Fitzgerald, 2006; Hampe, Baszio, 2010). Заметим, что характер расположения зубов в верхней и нижней челюстях и возможный характер их окклюзии сильно ограничивают использование серрейторных зубов для разрезания. Видимо, эти зубы, подобно зубам современных представителей Phocidae, использовались не столько для разрезания пищевых объектов, сколько для фильтрации, о чем говорит их мелкий размер

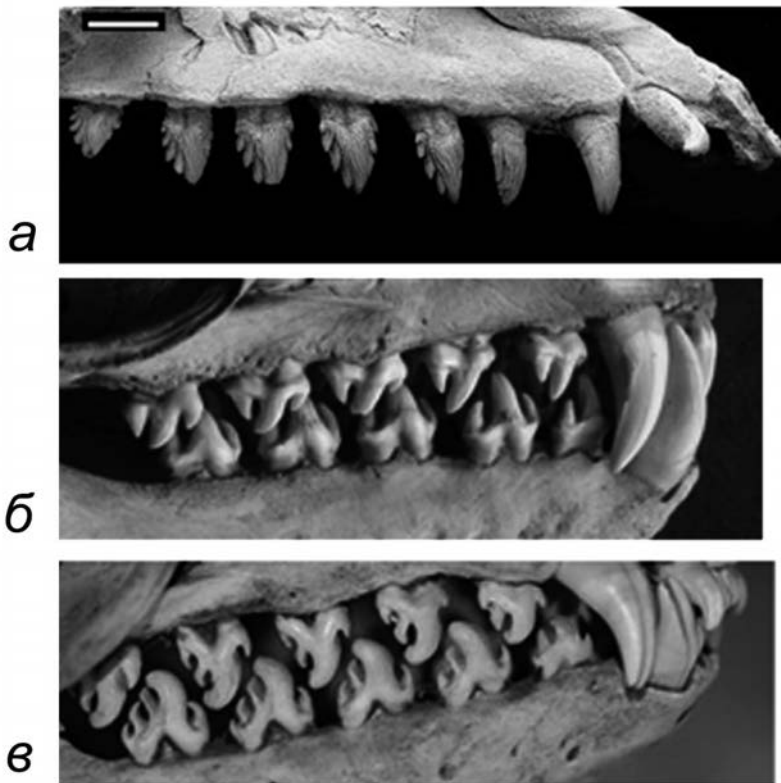


Рис. 3. Морфология зубного ряда: а — *Janjucetus hunderi* Fitzgerald, 2006; б — *Hydrurga leptonyx* (Blainville, 1820); в — *Lobodon carcinophagus* Hombron et Jacquinot, 1842.

и очень маленькая толщина пилящих зубчиков (серрейторных элементов).

Параллельное развитие такого типа (фестончатых) зубов у ластоногих и китов возникало независимо и, возможно, не единственный раз.

Таким образом, трансформация зубной системы у китообразных привела к появлению основных типов зубов: (а) серрейторный — пилющережущий зуб (археоцеты, а также ранние неоцеты, например, представители семейства Patriocetidae); (б) бунодонтный зуб — типичный для склерофагов; (в) фестончатый зуб — зуб двойной функции, пригодный для макрофагии и фильтрации; характерен для позднеолигоценовых китообразных. Также мы видим параллелизм в развитии моляров и премоляров

у креодонтов и ранних протоцетид. Фестончатый тип зубов характерен и для настоящих тюленей (например, *Hydrurga leptonyx*).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 17-29-04461 ОФИ-М; Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга»; Программы Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

Список литературы

- Дуброво И.А., Шарков А.А.* 1971. Кит из верхнего олигоцена Мангышлака // Доклады Академии наук СССР. Т 8. Вып. 6. С. 1403–1406.
- Мчедлидзе Г.А.* 1970. Некоторые общие черты истории китообразных. Ч. 1. Тбилиси: Мецниереба. 113 с.
- Fitzgerald E.M.G.* 2006. A bizarre new toothed mysticete (Cetacea) from Australia and the early evolution of baleen whales // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. Vol. 273. No. 1604. P. 2955–2963.
- Hampe O., Baszio S.* 2010. Relative warps meet cladistics: A contribution to the phylogenetic relationships of baleen whales based on landmark analyses of mysticete crania // Bulletin of Geosciences. Vol. 85. No. 2. P. 199–218.
- Hocking D.P., Marx F.G., Park T., Fitzgerald E.M., Evans A.R.* 2017. A behavioural framework for the evolution of feeding in predatory aquatic mammals // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. Vol. 284. No. 1850. P. 2016–2750.
- Stefen K.* 1997. The enamel of Creodonta, Arctocyonidae and Mesonychidae (Mammalia) with special reference to the appearance of Hunter-Schreger-Bands // Палеонтологическая Zeitschrift. Vol. 71. No. 3–4. P. 291–303.

ОСОБЕННОСТИ МИКРОСТРУКТУРЫ МАХОВЫХ ПЕРЬЕВ СОВООБРАЗНЫХ (STRIGIFORMES)

Е.О. Фадеева¹, В.Г. Бабенко²

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия; ² Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия

MICROSTRUCTURE PECULIARITIES OF OWL (STRIGIFORMES) PRIMARY REMIGES

Е.О. Fadeeva¹, V.G. Babenko²

¹ A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia; ² Moscow State Pedagogical University, Moscow, Russia
e-mail: alekto@aha.ru

Совообразные (Strigiformes) — очень интересная в теоретическом плане древняя группа птиц, сочетающая общие с другими хищными птицами черты специализации к специфическому стилю охоты с целым рядом уникальных эколого-поведенческих адаптаций к условиям существования, что закономерно обусловило широко развернувшееся изучение экологии, фауны и населения совообразных. При этом практически неизученным остается строение микроструктуры перьев совообразных, несмотря на то, что изучение видоспецифических особенностей архитектоники пера и выявление основных таксономически важных микроструктурных характеристик позволяют эффективно диагностировать виды по перьям и их фрагментам в целях биологической экспертизы, а также расширяют представления о сложной радиации морфологических и адаптационных изменений микроструктуры пера.

В настоящей работе представлены результаты сравнительного электронно-микроскопического исследования тонкого строения дефинитивного контурного пера 9 видов совообразных: белой совы (*Nyctea scandiaca* L., 1758), филина (*Bubo bubo* L., 1758), ушастой совы (*Asio otus* L., 1758), уссурийской совки (*Otus sunia* Hodgson, 1836), мохноногого сыча (*Aegolius funereus* L., 1758), домового сыча (*Athene noctua* Scopoli, 1769), серой неясыти (*Strux aluco* L., 1758), длиннохвостой неясыти (*Strux uralensis* Pallas, 1771) и обыкновенной сипухи (*Tyto alba* Scopoli, 1769), что является продолжением нашего исследования особенностей микроструктуры контурного пера совообразных (Фадеева, 2011, 2014; Фадеева, Бабенко, 2016).

Материалом для работы послужили первостепенные маховые перья, любезно предоставленные А.Б. Савинецким (ИПЭЭ РАН), И.П. Дудиным

(Государственный природный заповедник Галичья Гора, Липецкая область), а также использованы перья из личных коллекций авторов.

Использовали наиболее информативные фрагменты пера — бородки первого порядка (далее бородки I) и бородки второго порядка (далее бородки II) контурной и пуховой частей опахала первостепенного махового пера.

Препараты бородок были приготовлены стандартным, многократно апробированным нами методом (Фадеева, 2009, 2011, 2013, 2014, 2015; Бабенко, Фадеева, 2015; Фадеева, Бабенко, 2016а, б), подробное описание которого дано нами ранее (Фадеева, 2015).

Подготовленные препараты напыляли золотом методом ионного напыления в условиях вакуума на установке Edwards S-150A (Великобритания), просматривали и фотографировали с применением сканирующего электронного микроскопа (SEM) JEOL-840A (Япония) при ускоряющем напряжении 15 кВ. Работа проводилась в Кабинете электронной микроскопии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

В целом изготовлено 339 препаратов бородок контурной и пуховой частей опахала первостепенного махового пера исследованных 9 видов совообразных, на основании которых сделано и проанализировано 986 электронных микрофотографий (электросканограмм).

За основу описания микроструктуры пера были взяты следующие микроструктурные характеристики: в контурной части опахала — конфигурация поперечного среза бородки I; строение сердцевины на поперечном и продольном срезах бородки I; строение кутикулы бородки I; рельеф кутикулярной поверхности, конфигурация кутикулярных клеток; микроструктура опахальца: структура бородок II проксимального отдела (далее проксимальные бородки II), строение бородок II дистального отдела опахальца (далее дистальные бородки II), в т.ч. конфигурация свободных отделов ороговевших кутикулярных клеток дистальных бородок II, формирующих дорсальную поверхность опахала; в пуховой части опахала пера — форма узлов в проксимальном отделе бородок II (далее пуховые бородки): характер и степень расчлененности апикальной части сегментов, форма зубцов и степень отклонения их от основной оси пуховой бородки.

Эффективность применения перечисленных характеристик тонкого строения первостепенного махового пера с использованием SEM в целях таксономической идентификации видов доказана нами в предыдущих работах (Фадеева, 2009, 2013, 2015; Бабенко, Фадеева, 2015; Кириллова и др., 2015; Фадеева, Бабенко, 2016а,б).

Форма поперечного среза. У исследуемых представителей совообразных поперечный срез в базальной части бородки имеет узкую удли-

ненную форму за счет сильного уплощения стволика бородки с боковых сторон. Наибольшая уплощенность среза выражена у белой совы, филина, ушастой совы, домового сыча. У большинства исследованных нами видов совообразных дорсальный гребень выражен незначительно; вентральный, напротив, хорошо развит и отличается слегка изогнутой «серповидной» формой, при этом у мохноногого сыча вентральный гребень имеет утолщенную вершину.

Конфигурация поперечного среза вышележащих участков бородки I (медиальная и дистальная части) претерпевает значительные изменения. Длина уменьшается, увеличивается ширина, за счет чего у большинства исследованных нами видов совообразных бородка в дистальной части на поперечном срезе приобретает более округлую эллипсовидную (белая сова, филин, ушастая сова, уссурийская совка, длиннохвостая неясыть, обыкновенная сипуха), ланцетовидную (домовый сыч, серая неясыть) или каплевидную (мохноногий сыч) форму.

Строение сердцевины бородки I. На поперечном срезе бородки I сердцевина отсутствует в подопахальцевой части бородки; корковый слой, полностью заполняющий внутреннюю часть бородки, имеет однородную структуру. Появление сердцевины отмечено в области стволика бородки в начале базальной части. В последующих вышерасположенных частях бородки сердцевина начинает заметно преобладать во внутренней структуре стволика бородки. При этом в структуре дорсального и вентрального гребней сердцевина отсутствует и внутренняя часть представлена лишь корковым слоем.

У всех исследованных нами видов совообразных сердцевина в начале базальной части бородки имеет ячеистую, однорядную структуру. В последующих медиальной и дистальной частях бородки сердцевина имеет однорядную (ушастая сова), одно-двурядную (филин, уссурийская совка, домовый сыч, серая неясыть, длиннохвостая неясыть, обыкновенная сипуха), двурядную (мохноногий сыч) или дву-трехрядную (белая сова) структуру. Таким образом, лишь у ушастой совы отмечено единообразие в структуре сердцевинного тяжа на всем протяжении бородки. В базальной части бородки форма сердцевинных ячеек у белой совы продолговатая прямоугольная, у остальных исследованных видов — V-образная шестиугольная. В каркасе воздухоносных полостей у белой совы и уссурийской совки отмечены тонкие нитчатые выросты, встречающиеся практически на всем протяжении бородки I.

Сердцевина на продольном срезе. У всех исследованных видов совообразных однорядная в основании базальной части бородки структура сердцевинного тяжа в последующих медиальной и дистальной частях бородки приобретает смешанный тип строения: одно-двурядная. При

этом сердцевинный тяж представлен совокупностью чередующихся округлых и продолговатых поперечно расположенных сердцевинных полостей с гладкими или крупноволнистыми стенками. Исключение составляет обыкновенная сипуха, заметно отличающаяся конфигурацией сердцевинных полостей — полиморфных, продольно удлинённых, с крупноскладчатыми стенками. Наличие тонких нитей в каркасе сердцевинных полостей выявлено у белой совы, филина и уссурийской совки.

Структура кутикулярной поверхности. Орнамент рельефа кутикулярной поверхности бородки I у всех исследованных нами видов совообразных претерпевает заметные изменения по направлению от основания бородки к ее вершине. Кроме того, отмечены различия в конфигурации кутикулярных клеток каждой латеральной поверхности стволика бородки (дистальной и проксимальной).

Вследствие вышеизложенного, для сравнительного анализа мы выбрали конкретный участок кутикулярной поверхности — дистальную латеральную поверхность вентральной стороны стволика базальной части бородки I.

У всех исследованных нами видов совообразных клетки кутикулы имеют удлинённую форму и сглаженный волокнистый рельеф поверхности. Перинуклеарные области, отмеченные на кутикулярной поверхности у всех видов совообразных, за исключением уссурийской совки, выражены в разной степени: особенно четко они выражены у белой и ушастой сов, менее четко — у мохноногого сыча и длиннохвостой неясыти, слабо заметны у филина, домового сыча, серой неясыти и обыкновенной сипухи.

У всех исследованных нами видов совообразных, за исключением мохноногого сыча, серой неясыти и обыкновенной сипухи, границы между клетками хорошо различимы за счет утолщенных краев кутикулярных клеток, особенно выраженных у белой совы.

Отдельные сплетения крупных волокон, отчетливо выраженные у обыкновенной сипухи на фоне плотной волокнистой кутикулярной поверхности, являются отличительной чертой в рельефе кутикулярной поверхности бородки I данного вида, поскольку не выявлены у других представителей совообразных.

Микроструктура опахальца. Опахальце представляет собой совокупность бородак II, отходящих в обе стороны от стволика бородки I контурной части опахала пера и равномерно распределённых по всей ее длине — от места прикрепления бородки I к стержню пера до ее вершины. В результате проведенного нами исследования микроструктуры опахальца бородки I контурной части опахала первостепенного махового пера совообразных, наряду с типичными чертами строения, был выявлен ряд специфических особенностей. Так, типичные для всех исследованных нами ранее других отрядов птиц черты строения имеют бородки II проксималь-

ной части опахальца (лучи): расширенное основание с характерным изогнутым краем (карнизом) на дорсальной стороне и сильно удлинённая спицеобразная вершина. Лучи плотно примыкают друг к другу в базальной и медиальной частях бородки I и рыхло расположены в дистальной.

В структуре дистальных бородок II у совообразных типичными для других исследованных нами отрядов птиц (Фадеева, 2009, 2013) являются расширенная базальная часть и последующее перышко — тонкая удлинённая часть дистальной бородки II с комплексом свободных отделов ороговевших кутикулярных клеток: крючочки в основании перышка на его нижней (вентральной) стороне, а также дорсальные и вентральные тонкие выросты — реснички на всем протяжении, включая апикальную часть перышка.

Специфической чертой в структуре бородок II дистальной части опахальца у совообразных является сильно удлинённое перышко с расположенными на нем многочисленными хорошо развитыми волосовидными ресничками, обуславливающими в целом густую ворсистую структуру дорсальной поверхности опахала всего пера.

Кроме того, нами впервые выявлено, что у всех исследуемых видов совообразных наличие бородок II — и проксимальных, и дистальных — сохраняется по всей длине бородки I, включая ее верхний апикальный участок в дистальной части. Данный факт вносит существенные коррективы в широко распространенное ошибочное суждение об отсутствии бородок II в структуре опахальца на дистальном участке бородки I контурной части опахала первостепенного махового пера совообразных.

Также нами впервые выявлено, что рассученный край опахала, характерный для совообразных, образован не за счет отсутствия бородок II в дистальной части бородки I, как было принято считать, а рядом своеобразных «косиц», сформированных за счет прилегания или даже плотного смыкания сильно удлинённых бородок II между собой и апикальным участком бородки I. При этом степень «рассученности» края опахала наиболее выражена у уссурийской совки, мохноногого и домового сычей, длиннохвостой неясыти и обыкновенной сипухи; менее выражена у белой совы.

Структура пуховых бородок. В пуховой части опахала первостепенного махового пера совообразных пуховые бородки, отходящие по обе стороны от стволика бородки I, имеют строение, типичное для пуховых бородок других изученных нами отрядов птиц (Бабенко, Фадеева, 2015; Фадеева, Бабенко, 2016a): расширенная веретеновидная базальная часть и перышко — удлинённый сегментированный отдел, сформированный чередующимися узлами и междуузлиями.

Вместе с тем, у совообразных выявлен ряд особенностей строения апикальной части сегмента в проксимальном отделе пуховых бородок;

прежде всего это конфигурация узлов. Например, в структуре узлов у обыкновенной сипухи отмечены три игловидных зубца, незначительно отклоняющихся в стороны от продольной оси бородки; конические зубцы, значительно отклоняющиеся от продольной оси бородки — у белой совы (4 зубца), филина (4–5 зубцов) и ушастой совы (3–4 зубца, сильно расширенные в основании).

Таким образом, в результате проведенного нами сравнительного электронно-микроскопического исследования выявлены основные видоспецифические характеристики тонкого строения маховых перьев совообразных, имеющие важное таксономическое значение в контексте проблемы диагностики пера на основе его микроструктуры для целей биологической экспертизы. Кроме того, полученные нами результаты могут быть использованы для исследования направленности и динамики сложной радиации морфологических и адаптационных изменений микроструктуры пера в филогенезе птиц.

Список литературы

- Бабенко В.Г., Фадеева Е.О. 2015. Особенности тонкого строения пера курообразных (Galliformes) в контексте проблемы таксономической идентификации птиц // Вестник МГПУ. Серия: Естественные науки. № 1 (17). С. 40–46.
- Кириллова И.В., Котов А.А., Трофимова С.С., Занина О.Г., Лаптева Е.Г., Зиновьев Е.В., Чернова О.Ф., Фадеева Е.О., Жаров А.А., Шидловский Ф.К. 2015. Ископаемая шерсть как новый источник данных о ледниковой биоте // Доклады Академии наук. Т. 460. № 5. С. 613–616.
- Фадеева Е.О. 2009. Адаптивные особенности микроструктуры контурного пера черного стрижа (*Apus apus*) // Вестник МГПУ. Серия: Естественные науки. № 2 (4). С. 48–55.
- Фадеева Е.О. 2011. Адаптивные особенности микроструктуры контурного пера полярной совы (*Nyctea scandiaca*) // Вестник МГПУ. Серия: Естественные науки. № 2 (8). С. 52–59.
- Фадеева Е.О. 2013. Особенности микроструктуры первостепенного махового пера орлана-белохвоста (*Haliaeetus albicilla*) // Вестник МГПУ. Серия: Естественные науки. № 2 (12). С. 28–36.
- Фадеева Е.О. 2014. Особенности тонкого строения маховых перьев совообразных (Strigiformes), обусловленные спецификой полета // Вестник МГПУ. Серия: Естественные науки. № 4 (16). С. 32–38.
- Фадеева Е.О. 2015. Диагностические возможности контурного пера птиц на основе его микроструктуры // Вестник МГПУ. Серия: Естественные науки. № 4 (20). С. 67–77.
- Фадеева Е.О., Бабенко В.Г. 2016а. Особенности микроструктуры дефинитивного контурного пера четырех видов врановых (Corvidae) // Вестник МГПУ. Серия: Естественные науки. № 4 (24). С. 9–18.
- Фадеева Е.О., Бабенко В.Г. 2016б. Микроструктура махового пера обыкновенной сипухи (*Tyto alba* (Scopoli, 1769)) // Бюллетень МОИП. Отд. биол. Т. 121. Вып. 6. С. 18–24.

**ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ КОНЦЕВОГО ОРГАНА
КЛЮВА ПТИЦ ОТРЯДА ГУСЕОБРАЗНЫХ
(ANSERIFORMES, AVES) НА ПРИМЕРЕ КРЯКВЫ
(*ANAS PLATYRHYNCHOS*)**

А.Г. Федоренко¹, К.В. Авилова², Н.В. Лебедева^{1,3}

¹ *Институт аридных зон, Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, Россия;* ² *Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия;* ³ *Мурманский морской биологический институт, Кольский научный центр, Мурманск, Россия*

**THE FINE STRUCTURE OF THE BILL TIP ORGAN
IN WATERFOWL (ANSERIFORMES, AVES)
WITH THE MALLARD (*ANAS PLATYRHYNCHOS*)
AS AN EXAMPLE**

A.G. Fedorenko¹, K.V. Avilova², N.V. Lebedeva^{1,3}

¹ *Institute of Arid Zones, Southern Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Rostov on Don, Russia;* ² *Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia;* ³ *Murmansk Marine Biological Institute, Kola Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russia*
e-mail: wildlife@inbox.ru

Тактильная информация, воспринимаемая с помощью механорецепторов, играет в ориентации и коммуникациях животных огромную роль. У некоторых видов птиц механорецепторные нервные окончания, тельца Гербста и Грандри, пространственно организованы в специализированный механорецепторный комплекс, концевой орган клюва (Gottschaldt, 1985).

Вопрос о структурах, сопровождающих в этом органе трансформацию механического стимула в нервный импульс, до сих пор плохо изучен. В этом отношении большое значение имеет система тяжей и мембран, образующих у некоторых животных так называемый вспомогательный аппарат механорецепторного комплекса (Иванов, 1973, 2000). Сложные сенсорные органы описаны в самых разных таксонах позвоночных и беспозвоночных животных. Они весьма сходны по плану строения. У гусеобразных они представлены механорецепторными комплексами в составе концевой органе клюва.

Для выявления элементов вспомогательного аппарата концевой органе клюва было проведено его ультрамикроскопическое исследование у кряквы *Anas platyrhynchos*. Материал для электронно-микроскопических исследований был получен с фермы Ростовского государственного опыт-

ного охотничьего хозяйства, на которой выращивают гусеобразных для восстановления их численности в местах проведения охоты (Ломадзе и др., 2009). Для ультраструктурного исследования образцы кончика клюва фиксировали в 2,5%-ном глутаральдегиде на 0,1 М фосфатном буфере с последующей дополнительной фиксацией в 1%-ной четырехокиси осмия на том же буфере, обезвоживали в спиртах восходящей концентрации, затем в абсолютном ацетоне, и заливали в эпоновые (EMBed-812) блоки. Полутонкие и ультратонкие срезы изготавливали при помощи ультрамикротомы Leica EN UC6 (Leica microsystems, Германия). Ультратонкие срезы контрастировали 1,5%-ном раствором уранилацетата и цитратом свинца и просматривали в просвечивающий электронный микроскоп (Теснаи G2 Spirit (FEI), Нидерланды). Трансмиссионную электронную микроскопию проводили с помощью оборудования Центра коллективного пользования «Современная микроскопия» Южного федерального университета.

Каждый роговой сосочек концевого органа подклювья представляет собой подвижный эпидермальный чехол, одевающий погруженную в глубину ноготка трубчатую сердцевину из рыхлой соединительной ткани, отросток единой соединительно-тканной основы подклювья. Эта трубчатая соединительно-тканная сердцевина граничит с мягкой внутренней частью роговой эпидермальной оболочки. Сердцевина содержит центральный нервный тяж из миелинизированных волокон, ответвления которого оканчиваются механорецепторами: ближе к основанию трубочки — тельцами Гербста, ближе к кончику — тельцами Грандри (см. также: К.В. Авилова, настоящий сборник).

Ультраструктурные исследования показали, что кератиноциты, образующие ороговевший сосочек, имеют уплощенную форму и плотно прилегают один к другому. В отличие от них, кератиноциты эпителия, разделяющего сосочки и формирующего лунки, в которые погружены их основания, имеют округлую форму с множественными выростами по периферии. Клетки в этой зоне сцеплены менее жестко, чем в кератиновом сосочке, видимо, обеспечивая подвижность его основания. Их предположительно можно отнести к вспомогательному аппарату механорецепторного комплекса по аналогии с органами осязания беспозвоночных (Федоренко и др., 2015).

Электронно-микроскопические исследования выявили также свободные нервные окончания в просветах между кератиноцитами апикальной части осязательных трубочек клюва кряквы (рис. 1г). Участки этих нервных терминалий содержат митохондрии, микротрубочки и везикулы.

Стенки соединительно-тканых трубочек в адаксиальной части содержат рыхлые кластеры, состоящие из групп клеток, которые можно

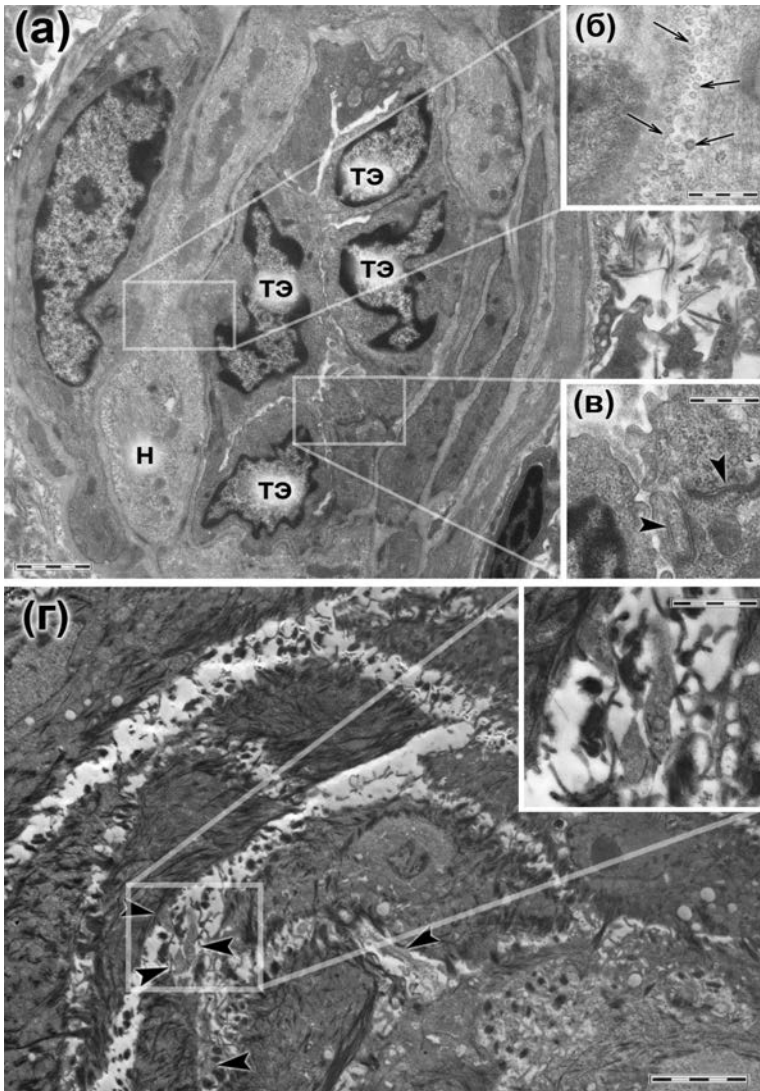


Рис. 1. Ультраструктура концевой органа клюва кряквы (абаксиальная часть).

a — адаксиальная часть осязательных трубочек клюва кряквы, *ТЭ* — тактильные эпителиоциты, *Н* — нервная терминаль; *б* — осмиофильные гранулы, окруженные мембраной (тонкие стрелки); *в* — десмосомоподобные контакты (толстые стрелки); *г* — свободные нервные окончания между кератиноцитами (стрелки), составляющие соединительнотканые трубочки осязательных папилл. Масштаб: 2 мкм (*a*, *г* — вставка), 0,5 мкм (*б*, *в*) и 6 мкм (*г*).

идентифицировать как тактильные эпителиоциты (рис. 1а). Они сгруппированы по 4–5 штук возле нервной терминали, имеют ядра дольчатой, лопастевидной формы с конденсированным по периферии хроматином. Цитоплазма этих клеток электронно-плотная, насыщена многочисленными свободными рибосомами, хорошо развит эндоплазматический ретикулум гладкого и шероховатого типа, также встречаются редкие митохондрии, лизосомы, мультивезикулярные тельца. Периферические отделы цитоплазмы содержат округлые осмиофильные гранулы размером 80–100 нм, окруженные мембраной (рис. 1б). Гранулы нередко сосредотачиваются в местах контакта с нервной терминалью. В этом случае формируется подобие синапса, которое выглядит как темное уплотнение с синаптической щелью ~ 60 нм. Внутри щели можно обнаружить фибриллярные структуры низкой электронной плотности. Многочисленные пальцевидные выросты цитоплазмы образуют с соседними клетками десмосомоподобные контакты (рис. 1в).

В работе сенсилл и их производных у беспозвоночных особое значение имеет наличие вспомогательного аппарата (Руководство..., 1977; Иванов, 2000). Это система эластичных соединительно-тканых тяжей и мембран, удерживающих основание свободного конца чувствующего комплекса в состоянии равновесия и обеспечивающих изменение его положения при механических воздействиях. Соединительные мембраны кутикулярных сенсилл насекомых обеспечивают движение или сгибание этих сенсилл (Иванов, 1973, 2000). В концевом органе клюва наличие сходных по функции структур (с учетом сходства общего плана строения) до сих пор не было установлено. Кератиноциты эпителиальных лунок, в которые погружены основания сосочков, сцеплены менее жестко, чем в самих сосочках, видимо, обеспечивая подвижность их оснований. Возможно, это можно расценить как аналог сочленовной мембраны (Иванов, 2000) — части вспомогательного аппарата. Исследования в этом направлении необходимо продолжать.

Тактильные эпителиоциты, или клетки Меркеля (Merkel, 1878), были описаны в коже птиц, лишенной перьев — цевке и клюве (Saxod, 1978; Halata, Grim, 1993). В отличие от млекопитающих, у птиц они найдены только в собственно коже, но не в эпидермисе. В коже клюва они могут образовывать кластеры до 50 клеток, заключенных в не полностью замкнутую капсулу из модифицированных глиальных клеток. В цевке птиц под покровными чешуйками они образуют группы до 12 клеток, формирующие подобие инкапсулированного окончания в поверхностном слое кожи. Считается, что у гусеобразных клеток Меркеля нет, а их заменяют тельца Грандри (Grim, Halata, 2000; Halata et al., 2003). Тем не менее Готсшальдт (Gottschaldt, 1985) отмечал в концевом органе гусей в дисталь-

ной части трубочки кроме телец Грандри еще один тип быстро адаптирующихся рецепторов, чувствительных, как и последние, к скорости изменения стимула. Сначала он отнес их к клеткам Меркеля, но позднее назвал «терминальными колончатými рецепторами». Как и в тельцах Грандри, у гусей их клетки сгруппированы в стопки («колонки»). Он также обнаружил переходные формы между этими типами рецепторов, что позволило считать их характеристики сходными. Вероятно, обнаруженные нами тактильные эпителиоциты представляют собой аналог терминальных рецепторов гусей, но, как и тельца Грандри, у уток они состоят из меньшего числа клеток.

Тактильный эпителиоцит, помимо механорецепции, характеризуется паракринным влиянием на окружающие ткани (Tachibana, 1995), т.е. может нести позиционную информацию для определения места окончательной локализации терминали периферического отростка чувствительного нейрона в нейрогенезе или при регенерации нервов. В органеллах клеток тактильных эпителиоцитов обычно присутствуют гранулы, вовлеченные в синтез полипептидов. Считают, что они также участвуют в секреторных процессах (Salomon et al., 1987 и др.). В ходе роста зародыша эти вещества, вероятно, оказывают влияние на растущие нервы и придатки кожи. Есть данные о роли тактильных эпителиоцитов в апоптозе кератиноцитов (Shimohira-Yamasaki et al., 2006; Truzzi et al., 2011).

В определенных условиях, например, в условиях плохой видимости, в тишине или при повышенном шумовом фоне у рептилий, птиц и млекопитающих ведущая роль в получении информации отводится тактильной рецепции. У чешуйчатых рептилий описаны сенсиллярные и асенсиллярные кожные органы. Они распространены на различных участках поверхности тела: на брюхе, спине, конечностях, губах (Ананьева и др., 1986). Сложные механорецепторные комплексы, содержащие несколько типов чувствительных нервных окончаний, обнаружены на морде утконоса и насекомоядных млекопитающих (Proske et al., 1998; Catania, 2000).

Образования, морфологически и физиологически весьма сходные с органами осязания высших позвоночных, часто встречаются также у членистоногих. Несмотря на различия в размерах, расположении и деталях организации комплексных механорецепторных органов у позвоночных и беспозвоночных животных, между ними прослеживается определенное сходство общего плана строения. Это сходство вызвано сходной функцией сложных механорецепторных органов у животных с близкими экологическими особенностями.

Список литературы

Ананьева Н.Б., Дильмухамедов М.Е., Матвеева Т.Н. 1986. Кожные рецепторы игуаноморфных ящериц // Труды ЗИН РАН. Т. 157. С. 14–33.

- Иванов В.П.* 1973. Тонкое строение механорецепторных волосков насекомых // Механизмы работы рецепторных элементов органов чувств. Л.: Наука. С. 140–146.
- Иванов В.П.* 2000. Органы чувств насекомых и других беспозвоночных. М.: Наука. 279 с.
- Ломадзе Н.Х., Лебедева Н.В., Коломейцев С.Г., Говорунов В.Н., Куликов В.В.* 2009. Управление популяциями охотничьих видов гусеобразных на примере Веселовского водохранилища // Вестник Южного научного центра. Т. 5. № 4. С. 79–85.
- Руководство по физиологии органов чувств насекомых. 1977. / Г.А. Мазохин-Поршняков (ред.). М.: Изд-во Московского университета. 134 с.
- Федоренко А.Г., Лебедева Н.В., Авилова К.В.* 2015. Ультраструктурное исследование механорецепторного комплекса кончика клюва утки кряквы // Материалы VI Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы биологии, нанотехнологий и медицины» (1–3 октября 2015 г., Ростов-на-Дону). Ростов-на-Дону: ЮФУ. С. 284–286.
- Catania K.C.* 2000. Epidermal Sensory Organs of Moles, Shrew-Moles, and Desmans: A Study of the Family Talpidae with Comments on the Function and Evolution of Eimer's Organ // Brain, Behavior and Evolution. Vol. 56. P. 146–174.
- Gottschaldt K.-M.* 1985. Structure and function of avian somatosensory receptors // A.S. King, J. McLelland (eds.). Form and function in birds. Vol. 3. L.: Academic Press. P. 375–461.
- Grim M., Halata Z.* 2000. Developmental origin of avian Merkel cells // Anatomy and Embryology. Vol. 202. P. 401–410.
- Halata Z., Grim M.* 1993. Sensory nerve endings in the beak skin of Japanese quail // Anatomy and Embryology. Vol. 187. P. 131–138.
- Halata Z., Grim M., Bauman K.* 2003. Friedrich Sigmund Merkel and his “Merkel cell”, morphology, development, and physiology: review and new results // Anatomical Record. Part A: Discoveries in Molecular Cellular and Evolutionary Biology. Vol. 271. P. 225–239.
- Merkel F.* 1878. Die Tastzellen der Ente // Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 15. S. 415–427.
- Proske U., Gregory J. E., Iggo A.* 1998. Sensory receptors in monotremes // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 353. No. 1372. P. 1187–1198.
- Salomon D., Carraux P., Merot Y., Saurat J.-H.* 1987. Pathway of granule formation in Merkel cells: an ultrastructural study // Journal of Investigative Dermatology. Vol. 89. P. 362–365.
- Saxod R.* 1978. Ultrastructure of Merkel corpuscles and so called “transitional” cells in the white leghorn chicken // American Journal of Anatomy. Vol. 151. P. 453–473.
- Shimohira-Yamasaki M., Toda S., Narisawa Y., Sugihara H.* 2006. Merkel cell-nerve cell interaction undergoes formation of a synapse-like structure in a primary culture // Cell Structure and Function. Vol. 31. P. 39–45.
- Tachibana T.* 1995. The Merkel cell: recent findings and unresolved problems // Archives of Histology and Cytology. Vol. 58. P. 379–396.
- Truzzi F., Marconi A., Pincelli C.* 2011. Neurotrophins in healthy and diseased skin // Dermato-Endocrinology. Vol. 3. P. 32–36.

МНИМАЯ ПЛЕЗИОМОРФИЯ: ГЕТЕРОХРОНИИ В РАЗВИТИИ ЧЕРЕПА АСІPENSERIFORMES

А.А. Цесарский

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва, Россия*

QUASIPLESIOMORPHY: ON THE HETEROCHRONIES IN SKULL DEVELOPMENT IN ACIPENSERIFORMES

А.А. Tsessarsky

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia
e-mail: sturiones@gmail.com*

Введение

Ныне живущие осетровые (Acipenseridae: *Acipenser*, *Huso*, *Scaphirhynchus*, *Pseudoscaphirhynchus*) и полиодонтиды (Polyodontidae: *Psephurus*, *Polyodon*) вместе с двумя ископаемыми семействами (Chondrosteidae, Reipiaosteidae) составляют краун-группу Acipenseriformes, которой принято приписывать ранг отряда (Hilton, Grande, 2006; Hilton, Forey, 2009).

Относительно филогенетического положения Acipenseriformes достигнут устойчивый консенсус: они рассматриваются в качестве сестринского таксона по отношению к Neopterygii (*Amia*, *Lepisosteus*, Teleostei) и наряду с *Polypterus* занимают наиболее базальное положение на кладограмме рецентных лучеперых (Cloutier, Arratia, 2004; Gardiner et al., 2005; Hilton, Forey, 2009; Near et al., 2012; Betancur et al., 2013).

Положение осетрообразных в системе позволяет рассматривать этих рыб в качестве ключевой группы для реконструкции эволюционной истории лучеперых, в частности, для уточнения гомологий, включения в анализ новых признаков и установления полярности трансформаций признаков при переходе от «палеонисков» к неоптеригиям.

Одной из проблематичных с точки зрения филогенетического анализа систем признаков осетрообразных являются дермальные окостенения основания черепа. У осетровых (рис. 1) они представлены парасфеноидом (*Prsp. p.*), переходящим впереди в узкий непарный отросток (*Sr*), который закладывается в онтогенезе как самостоятельное окостенение и позже сливается с передним краем парасфеноида. А.Н. Северцов, описавший этот процесс (Sewertsov, 1928), назвал этот элемент subrostrale. Дефинитивно субрострале полностью закрыто снаружи хрящом медиального палатобазального отростка (*Pr. pb. m.*). Впереди от субрострале ле-

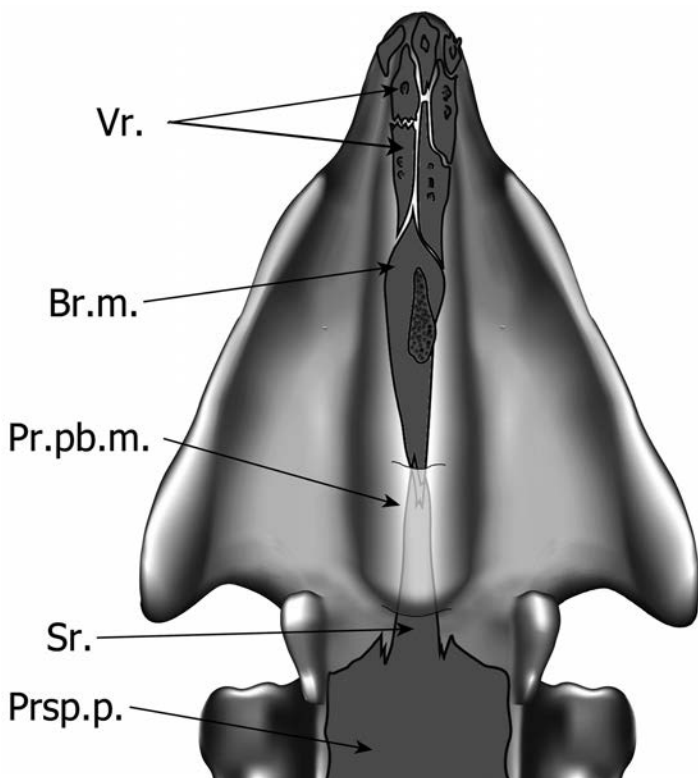


Рис. 1. *Acipenser baeri* Brandt, 1869, общая длина 84 мм, череп, вид снизу. Br.m. — basirostrale mediale; Pr.pb.m. — processus palatobasalis medialis; Prsp.p. — parasphenoideum (задний отдел); Sr — subrostrale; Vr — ventrorostrale.

жит одно или несколько (два–три) непарных базиростральных окостенения (*Br. m.*). Базиростралии продолжаютсЯ далее впереди серией парных окостенений (*Vr*), которые здесь именуЮтся вентроростралиями. В отличие от осетровых у веслоноса (рис. 2) отсутствуют как узкий передний отросток парасфеноида (субрострале), так и непарные элементы впереди от него. Парасфеноид у веслоноса контактирует непосредственно с парными окостенениями вентроростральной серии. Такое состояние вполне отвечает соотношениям между парасфеноидом и парными сошниками, известными у *Amia*, *Lepisosteus* и ископаемых лучеперых (*Saurichthys*, *Mimipiscis* и др.), которых обычно рассматривают в качестве внешних групп по отношению к осетрообразным (Hilton, Grande, 2006; Hilton, Forey, 2009). Другими словами, можно предположить, что структура по-

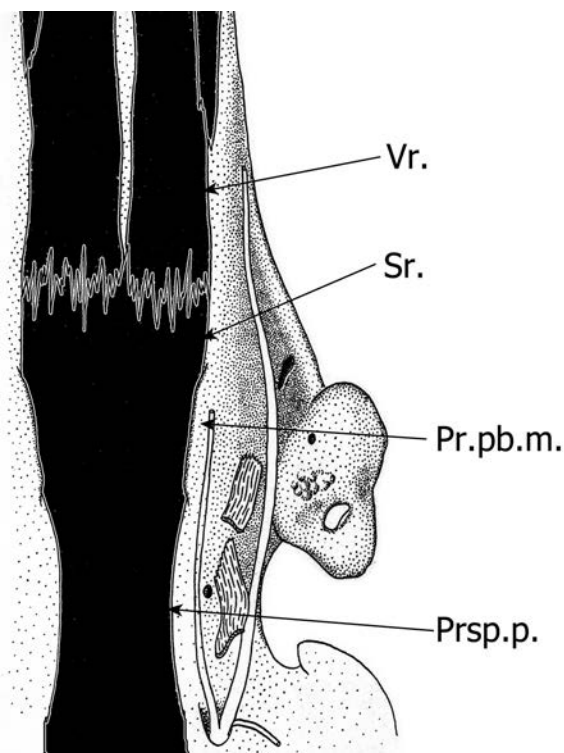


Рис. 2. *Polyodon spathula* Walbaum, 1872, общая длина 63 мм, череп, вид снизу.

Pr.pb.m. — processus palatobasalis medialis; Prsp.p. — parasphenoideum (задний отдел); Sr — subrostrale; Vr — ventrorostrale.

кровных окостенений основания черепа у веслоноса отражает плезиоморфное состояние этой области. С целью проверки этого предположения мы проследили формирование окостенений основания черепа в онтогенезе ряда видов осетровых (*Acipenser baeri*, *A. gouldtstaedti*, *A. ruthenus*, *Huso huso*) и американского веслоноса *Polyodon spathula*.

Развитие костного основания черепа у осетрообразных

У осетров парасфеноид закладывается в виде двух ажурных костных зачатков (рис. 3А, *Prsp. p.*), лежащих по бокам от нотохорда, под паракордальной областью черепа, позади от гипофиза. На следующей стадии (рис. 3Б) в предгипофизарной части черепа появляется непарное окостенение (*Sr*) — зачаток субрострале. С самого начала на этот элемент с

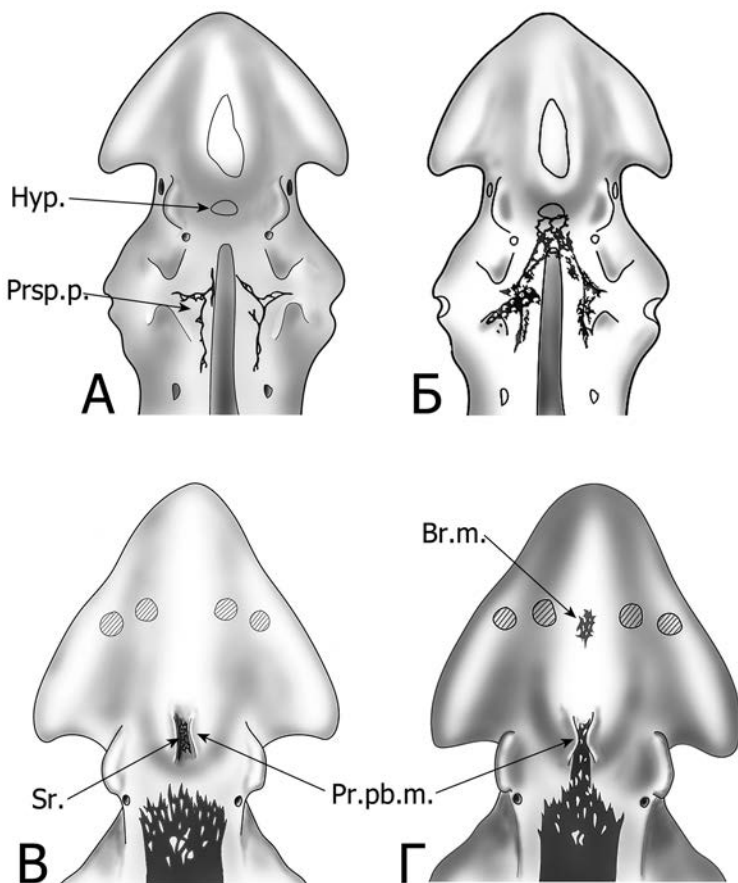


Рис. 3. Развитие окостенений основания черепа у *Acipenser baeri* Brandt, 1869.

Br.m. — basistrostrale mediale; Hyp. — гипофиз; Pr.pb.m. — processus palatobasalis medialis; Prsp.p. — parasphenoideum (задний отдел).

боков начинают нарастать хрящевые выросты (*Pr. pb. m.*), которые представляют собой будущий медиальный палатобазальный отросток и ограничивают рост субрострале в ширину. В дальнейшем (рис. 3В, Г) субрострале срастается с передним краем парасфеноида, а впереди от него последовательно закладываются непарные базистростралии (*Br. m.*) и парные вентроростралии (*Vir.*), которые подстилают рострум впереди от усиков. В дальнейшем выросты хряща по бокам от субрострале смыкаются по средней линии, образуя медиальный палатобазальный отросток, а суб-

рострале оказывается полностью закрыто хрящом, и его рост в основном происходит в rostro-каудальном направлении.

У веслоноса картина существенно иная (рис. 4). Как и у осетровых, парасфеноид (*Prsp. p.*) возникает у него в виде парной закладки по бокам от нотохорда, но одновременно появляется и непарное окостенение впереди от гипофиза (*Sr*). По своему положению оно точно соответствует субрострале осетров, однако в отличие от последних у веслоноса на этих стадиях отсутствует медиальный палатобазальный отросток, и соответственно, ничто не ограничивает рост субрострале в ширину. Вскоре этот элемент соединяется с передним краем парасфеноида (рис. 4Б), а впереди усиков появляются парные вентроростралии (*Vr*). В дальнейшем в передней части интенсивно растущего роострума появляются новые элементы вентроростральной серии, а каудальная пара этой серии сближается с передним краем парасфеноида.

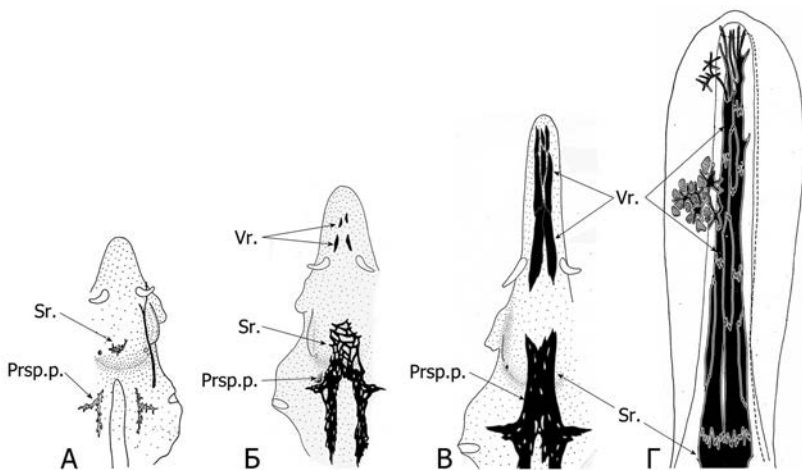


Рис. 4. Развитие окостенений основания черепа у *Polyodon spathula* Walbaum, 1872.

Prsp.p. — parasphenoideum (задний отдел); *Sr* — subrostrale; *Vr* — ventrorostrale.

Обращает на себя внимание неравномерность в расположении окостенений на вентральной стороне роострума веслоноса на описанных стадиях развития. В отличие от окостенений дорсальной стороны роострума, которые последовательно закладываются в направлении сзади вперед и по мере роста равномерно покрывают поверхность роострума, на вентральной стороне у веслоноса долгое время (до 10–11 дней) сохраняется широкий, не закрытый окостенениями промежуток между передним краем парасфеноида и задними элементами вентроростральной серии. Топографически этот свободный от окостенений промежуток соответству-

ет той области, в которой у осетровых развиваются элементы непарной базиростральной серии.

Обсуждение

Таким образом, в дермальном скелете основания черепа веслоноса отсутствуют элементы непарной базиростральной серии осетров, а их место занимают задние члены вентроростральной серии и передний отдел парасфеноида, который является производным субрострале. Возникает вопрос: можно ли считать это состояние плезиоморфным для осетрообразных? Решение можно искать в морфологии ископаемых представителей осетрообразных с помощью кладистических методов (что частично и было реализовано — Grande et al., 2002; Grande, Hilton, 2006; Hilton, Grande, 2006), но прямой ответ дает изучение и собственно онтогенеза веслоноса.

Выше отмечалось, что на тех стадиях развития, когда происходит формирование скелетных элементов основания черепа, у веслоноса отсутствует медиальный палатобазальный отросток нейрокраниума. Однако на более поздних стадиях этот отросток, точнее его зачатки, все же появляются. Это происходит при длине тела 70–90 мм, когда формирование всех элементов скелета головы фактически завершено. Зачаточный палатобазальный отросток у веслоноса представлен небольшими наплывами хряща основания рострума, которые нарастают на края переднего отдела парасфеноида (рис. 2, *Pr. pb. m.*). Положение этих наплывов относительно соседних скелетных и нескелетных структур, а также способ формирования позволяют однозначно гомологизировать их с медиальным палатобазальным отростком осетровых. У веслоноса этот отросток так и остается в рудиментарном состоянии.

Обнаружение рудиментов медиального палатобазального отростка у веслоноса имеет решающее значение для понимания эволюционной истории линии полиодонтид. Дело в том, что у осетровых этот отросток является необходимым компонентом механизма протракции челюстей (Meinel, 1962; Stengel, 1962). Появление этого отростка в онтогенезе веслоноса — единственного представителя осетрообразных, обладающего челюстным аппаратом невыдвижного типа, свидетельствует о том, что предки веслоноса обладали вполне аципенzeroидными по типу функционирования челюстями.

Вместе с тем, как показано выше, в ходе онтогенеза осетровых медиальный палатобазальный отросток служит тем фактором, который ограничивает рост субрострале и тем самым определяет характерный для этих рыб паттерн покровных костей передней части основания черепа. У веслоноса та область дермального скелета, в которой у осетров лежит базиростральная серия, занята задними вентроростралиями и передней («субростральной») частью парасфеноида. Логично предположить, что такое

замещение произошло в результате перераспределения остеогенного материала базиростральной серии «в пользу» субростральной части парасфеноида. Непосредственной причиной, очевидно, и послужило отсутствие у веслоноса на ранних стадиях формирования субрострале медиального палатобазального отростка, который у осетров ограничивает рост субрострале в латеральных направлениях. Результатом стало выпадение из состава окостенений основания черепа непарной базиростральной серии и вторичное возникновение в этой области веслоноса скелетного паттерна, имитирующего плезиоморфное для осетрообразных состояние.

Список литературы

- Betancur-R.R., Broughton R.E., Wiley E.O., Carpenter K., López J.A. et al.* 2013. The Tree of Life and a New Classification of Bony Fishes. PLOS Currents Tree of Life. Edition 1. April 18, 2013. [<https://doi.org/10.1371/currents.tol.53ba26640df0ccaee75bb165c8c26288>].
- Cloutier R., Arratia G.* 2004. Early diversification of actinopterygians // G. Arratia, M.V.H. Wilson, R. Cloutier (eds.). Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates. München, Germany: Verlag Dr. F. Pfeil. P. 217–270.
- Gardiner B.G., Schaeffer B., Masserie J.A.* 2005. A review of the lower actinopterygian phylogeny // Zoological Journal of the Linnean Society. Vol. 144. No. 4. P. 511–525.
- Grande L., Hilton E.J.* 2006. An Exquisitely Preserved Skeleton Representing a Primitive Sturgeon from the Upper Cretaceous Judith River Formation of Montana (Acipenseriformes: Acipenseridae: N. gen. and sp.) // Memoir (The Paleontological Society). Vol. 65. (Supplement to the Journal of Paleontology. Vol. 80. No. 4). P. 1–39.
- Grande L., Jin F., Yabumoto Y., Bemis W.E.* 2002. *Protopsephurus liui*, a well-preserved primitive paddlefish (Acipenseriformes: Polyodontidae) from the Lower Cretaceous of China // Journal of Vertebrate Paleontology. Vol. 22. No. 2. P. 209–237.
- Hilton E.J., Forey P.L.* 2009. Redescription of †*Chondrosteus acipenseroides* Egerston, 1858 (Acipenseriformes, †Chondrosteidae) from the lower Lias of Lyme Regis (Dorset, England), with comments on the early evolution of sturgeons and paddlefishes // Journal of Systematic Palaeontology. Vol. 7. P. 427–453.
- Hilton E.J., Grande L.* 2006. Review of the fossil record of sturgeons, family Acipenseridae (Actinopterygii: Acipenseriformes), from North America // Journal of Paleontology. Vol. 80. No. 4. P. 672–683.
- Meinel W.* 1962. Zur Morphologie und Funktion des Splanchnocranium von Acipenser // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. Vol. 51. No. 1. S. 1–62.
- Near T.J., Eytan R.I., Dornburg A., Kuhn K.L., Moore J.A., Dawis M.P., Wainwright P.C., Friedman M., Smith W.L.* 2012. Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. Vol. 109. No. 34. P. 13698–13703.
- Sewertzoff A.N.* 1928. The head skeleton and muscles of *Acipenser ruthenus* // Acta Zoologica. Vol. 9. No. 1–2. P. 193–319.
- Stengel F.F.* 1962. Untersuchungen am Kopf, besonders am Bänderapparat, des Sterlets (*Acipenser ruthenus*) // Revue suisse de Zoologie. T. 69. S. 513–557.

МЕХАНИЗМ РАЗДЕЛЕНИЯ КРОВИ В СЕРДЦЕ АМФИБИЙ

В.В. Шахпаронов

Биологический факультет МГУ, Москва, Россия

SEPARATION OF ARTERIAL AND VENOUS BLOOD IN THE AMPHIBIAN HEART

V.V. Shakhparonov

*Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
e-mail: wshakh@yandex.ru*

Амфибии, будучи переходным звеном между водными и наземными позвоночными, всегда привлекали к себе большое внимание зоологов. Один из важных этапов эволюции позвоночных — возникновение второго (малого) круга кровообращения. В этом случае орган дыхания встроен в кровоток не последовательно, как у рыб, а параллельно основному (первому = большому) кругу кровообращения, что неизбежно приводит к необходимости разделения оксигенированной (от легких) и неоксигенированной крови (от тела) в сердце. Этот процесс окончательно завершился на уровне птиц и млекопитающих с их четырехкамерным сердцем, но на какой стадии он находится у первых наземных позвоночных — земноводных с их единым желудочком?

Поиски ответа на этот вопрос начались достаточно давно. Так, в позапрошлом веке Сабатье (Sabatier), основываясь на своих наблюдениях и работах Брюкке (von Brücke), сформулировал гипотезу, позже получившую название «классической». Кратко: артериальная кровь (в данном контексте — более оксигенированная, а не та, которая движется по артериям) поступает в левое предсердие, а венозная (неоксигенированная) — в правое, далее они поступают в желудочек, где их смешиванию препятствует множество мелких перегородок в его полости. Таким образом, правая часть желудочка заполнена более венозной, а левая — более артериальной кровью (между ними — смешанная). Отверстие артериального конуса расположено крайне справа, поэтому при сокращении желудочка первой в него попадает более венозная кровь. Эта первая порция идет в кожно-легочную артерию благодаря положению спирального клапана и меньшему давлению в этом стволе. Затем с ростом давления и заполнением кожно-легочных артерий спиральный клапан отклоняется, закрывая вход в кожно-легочные артерии, и кровь идет в дуги аорты (это уже смешанная кровь). Сонные артерии не пускают кровь благодаря высокому давлению в них, которое создается каротидным лабиринтом. В

конце систолы (когда идет уже чисто артериальная кровь) давление уже столь высоко, что сопротивление каротидного лабиринта преодолевается (Фохон, 1955).

Второй заметный всплеск интереса к проблеме разделения крови в сердце амфибий произошел в середине XX века и ознаменовался рядом попыток верифицировать классическую гипотезу, что привело к формулировке нескольких новых гипотез.

Ряд авторов, в частности, Вандерваль (Vandervael) в 1933 г. и Фоксон в 1947 и 1951 гг. (Фохон, 1947, 1951), вводя различные красители в кровеносную систему лягушек, обнаружили, что кровь, сохраняя разделение в желудочке, распределяется по артериальным стволам равномерно, то есть реальное функциональное разделение отсутствует (стоит отметить, что лягушки в этих опытах не могли дышать легкими в силу особенностей предварительной препаровки). Кроме этого, данные авторы указывали на невозможность перемещения спирального клапана, а также на большую вариабельность в строении артериального конуса амфибий, в частности, частое отсутствие спирального клапана у хвостатых (Фохон, 1951, 1955). Наконец, Фоксон (1951) ссылаясь на опубликованные в 1884 г. исследования Гомперца (Gompertz), который не обнаружил предсказываемой классической гипотезой разницы в давлении в разных артериальных стволах. В результате этого была предложена «гипотеза полного смешивания» (Фохон, 1955).

Другие исследователи не поддерживали идею полного смешивания, так как в их экспериментах с введением красителя у части особей наблюдалось разделение потоков крови (Simons, Michaelis, 1953). В то же время измерение давления крови у находящихся под наркозом лягушек показало отсутствие разницы в диастолическом давлении между системными дугами и кожно-легочным стволом (Simons, 1957, 1959). По этой причине классическая гипотеза тоже не принималась, а выдвигалась оригинальная, согласно которой отверстие между желудочком и артериальным конусом сразу поделено спиральным клапаном на два канала (это утверждение, однако, не подтверждается очень многими авторами, см. ниже). Правый и меньший из них ведет в так называемую «кожно-легочную полость», а левый — в «аортную». Но так как один из концов спирального клапана свободный, кровь может огибать его. При сокращении желудочка артериальная и венозная кровь входит в артериальный конус одновременно, при этом кровь течет по «кожно-легочной полости» и попадает в кожно-легочную артерию, а артериальная течет по «аортной» и попадает преимущественно в правую дугу аорты, от которой у бесхвостых отходят сонные артерии. Кроме того, часть артериальной или смешанной крови огибает спиральный клапан и через кожно-легочную по-

лость попадает в левую дугу аорты (Simons, 1959). К сходным результатам и выводам пришел и Габерич (Haberich, 1965).

Параллельно с этим ученые наработали огромный материал, важнейшие обобщения из которого приведены ниже.

1. Если проводить принудительную вентиляцию легких подопытным животным, то у бесхвостых систолическое давление в сонных артериях, системных дугах и кожно-легочных артериях не различается, тогда как диастолическое в кожно-легочных артериях всегда ниже, чем в сонных артериях и дугах аорты, в которых оно по-прежнему одинаково (De Graaf, 1957; Shelton, Jones, 1965, 1968; Meyers, Felsher, 1976). То же самое обнаружено у амфиумы (Тоews, 1971). Эта разница пропадает при отсутствии вентиляции легких и восстанавливается при ее возобновлении (Jones, Shelton, 1972). Меньшее диастолическое давление кожно-легочных артерий вызвано меньшим сопротивлением капилляров легких, обусловленным их большим диаметром (De Graaf, 1957; Langille, Jones, 1977). Повышение диастолического давления в отсутствии легочного дыхания обусловлено повышением сопротивления малого круга кровообращения; у травяной лягушки, в частности, это осуществляется перекрытием основания легочной артерии за счет ее сжатия (Saint-Aubain, Wingstrand, 1979). В целом, лягушки могут заметно управлять соотношением крови, поступающей к легким и коже, в зависимости от условий дыхания (Boutillier et al., 1986). Данное обстоятельство объясняет, почему многим исследователям, которые не проводили вентиляции легких, не удалось обнаружить разницы в диастолическом давлении, распределении красителей и различий в содержании газов в разных стволах.

2. После удаления артериального конуса вместе со спиральным клапаном при условии сохранения клапанов в основании артериальных стволов различия в диастолическом давлении в кожно-легочных артериях и дугах аорты сохраняются. Эти различия пропадают только при разрушении клапанов в основании артериальных стволов (Jones, Shelton, 1972).

3. Слежение за распространением красителя продемонстрировало, что кровь из правого предсердия попадает в кожно-легочную артерию, а из левого — во все артериальные стволы (De Graaf, 1957), что подтверждается и исследованием концентрации O_2 и CO_2 в разных артериальных стволах, причем как у бесхвостых (Johansen, Ditadi, 1966), так и у хвостатых земноводных (Johansen, 1962). По результатам исследования изменения давления видно, что кровь продолжает идти по кожно-легочному стволу даже после того как она начала идти в системные дуги (De Graaf, 1957; Shelton, Jones, 1965, 1968; Meyers, Felsher, 1976). Поэтому предположение, выдвинутое Шармой (Sharma, 1961), — что кровь не идет с какого-то момента в кожно-легочный ствол, так как он уже заполнен кро-

вью, — является ошибочным. Таким образом, разделение крови в сердце амфибий состоит прежде всего в том, что венозная кровь не попадает в системные дуги.

4. Заполнение кожно-легочных артерий кровью из правой части желудочка начинается раньше, чем дуг. Это видно по распространению красителя (De Graaf, 1957), а также следует из опытов по измерению давления, так как давление в дугах аорты начинает расти только после того как давление в желудочке и кожно-легочных артериях достигнет величины их диастолического давления (De Graaf, 1957; Langille, Jones, 1977). Даже сам Симонс в работе 1953 г. (Simons, Michaelis, 1953) указывал, что у одной из двух лягушек, у которых он наблюдал разделение крови, кожно-легочная артерия наполнялась заметно раньше, чем все остальные.

Перечисленные факты ставят под сомнение разработанные до этого гипотезы, однако по какой-то причине ни один из поздних авторов не сформулировал новой гипотезы о распределении крови по сосудам, поэтому в современных методических изданиях приводят обычно одну из трех вышеперечисленных старых гипотез. Формирование новой гипотезы и было задачей проведенной работы.

Если строение венозного синуса, предсердий и желудочка достаточно ясны со времен «классической гипотезы» и не имеют разночтений, то описания строения артериального конуса различаются у разных авторов (см. обзор Ison, 1967), поэтому мы провели собственное исследование его строения, изучив сердца 12 взрослых травяных лягушек (*Rana temporaria*), фиксированных в спирте или формалине.

В целом, строение артериального конуса соответствует тому, что описано у Терентьева, Айсона и Де Граафа (Терентьев, 1950; De Graaf, 1957; Ison, 1967). Однако был обнаружен небольшой полиморфизм в количестве клапанов в основании артериального конуса и основных артериальных стволов, а также в выраженности спирального клапана.

В основании артериального конуса у 11 лягушек были обнаружены 3 клапана, у одной лягушки — два. В основании системных дуг аорты у всех рассмотренных лягушек были обнаружены по два клапана приблизительно одинакового размера. С дорсально-правой стороны располагался клапан, образованный верхним краем спирального клапана, а с вентрально-левой — простой карманообразный клапан. Вход в кожно-легочный ствол у большинства лягушек также закрывали два клапана, но у одной из лягушек их было три.

Спиральный клапан полностью отсутствовал у одной особи. У двух особей он начинался фактически сразу над самым правым из клапанов у входа в артериальный конус, у остальных лягушек — выше, причем у одной расстояние между клапанами в основании артериального конуса и

началом спирального клапана равнялось трети всей длины артериального конуса. Во всех случаях вход в артериальный конус был только один, так как даже у лягушек с длинным спиральным клапаном он в основании образовывал карман, который слепо замыкал кожно-легочную полость. Это было отмечено и многими другими исследователями (De Graaf, 1957; Sharma, 1961; Ison, 1967). Разделение артериального конуса спиральным клапаном на аортную и кожно-легочную полости представляется очень условным. Не только в том смысле, что спиральный клапан, имея свободный конец, разделяет его не полностью, но и по причине того, что вход в системные дуги располагался главным образом с той же стороны спирально клапана, что и вход в кожно-легочный ствол (аналогичный вывод можно сделать и из описаний сердца, приведенных у Терентьева (Терентьев, 1950) и де Граафа (De Graaf, 1957)). Фактически это обусловлено тем, что обе полости сливаются, так как спиральный клапан становится основанием только одного из двух клапанов, перекрывающих вход в основание системных стволов. Даже Симонс (Simons, 1959), делавший основной упор на разделение артериального конуса на эти две полости, отмечал, что отверстие в дуги аорты располагается и со стороны кожно-легочной полости. Сами системные стволы начинаются сначала единой полостью и лишь затем делятся надвое, поэтому трудно предположить, что правая и левая дуги аорты могут получать разную по насыщенности кислородом кровь, что также отмечали некоторые авторы, например, Шарма (Sharma, 1961). Сонные артерии не имеют собственных клапанов на входе и обе начинаются от правой дуги аорты, причем левая начинается чуть раньше, чем правая.

Механизм разделения крови

В левое предсердие поступает артериальная кровь из легких, а в правое — венозная из венозного синуса, хотя есть небольшая примесь артериальной крови, приходящей по кожной вене. Предсердия сокращаются, и кровь поступает в желудочек, разделенный множеством мелких неполных перегородок, которые предотвращают смешивание крови внутри него. Таким образом, правая часть желудочка заполнена более венозной кровью, а левая — более артериальной. Спиральный клапан начинается крайне справа, поэтому при сокращении желудочка в него сначала поступит венозная кровь. Этот этап полностью соответствует классической гипотезе.

Главный фактор разделения крови по артериальным стволам — это разница в диастолическом давлении в кожно-легочных артериях и системных дугах и наличие карманообразных клапанов в их основаниях. Эти клапаны предотвращают возвратный ток крови из артериальных ство-

лов в сердце и запираются кровью с силой, равной диастолическому давлению в соответствующих артериальных стволах (у травяной лягушки диастолическое давление в дугах аорты равно 22 мм рт. ст., а в кожно-лёгочном стволе — 14 мм рт. ст. (Shelton, Jones, 1968)). В начале систолы желудочка артериальный конус заполняется более венозной кровью из его правой части. До тех пор, пока давление в артериальном конусе ниже, чем давление в артериальных стволах, кровь не начинает движение по ним, так как их вход заперт клапанами, удерживаемыми диастолическим давлением. По мере своего роста давление в артериальном конусе сначала становится выше, чем в кожно-легочном стволе, в результате чего эта более венозная кровь начинает поступать в кожно-легочную артерию, в то время как отверстие системных дуг продолжает быть заперто карманообразными клапанами. Через небольшой промежуток времени давление в артериальном конусе превосходит и диастолическое давление в системных дугах, в результате чего карманообразные клапаны складываются и пропускают кровь из артериального конуса в дуги аорты. Однако к этому моменту более венозная кровь уже ушла в кожно-легочную артерию, а конус заполнен практически артериальной кровью из левой части желудочка. Эта артериальная кровь и начинает поступать в системные дуги, но продолжает идти и в кожно-легочную артерию.

В случае, если лягушка дышит только кожей (например, на зимовке) и артериальная кровь приходит только по кожной вене, то легочная артерия пережимается, и сопротивление кожно-легочного ствола становится обусловленным в основном кожной артерией. В этом случае диастолическое давление системных и кожно-легочного стволов становится одинаковым (одинаково высоким) и кровь из желудочка поступает в оба ствола равновероятно. Необходимый объем крови при этом обеспечивается одним правым предсердием, неслучайно оно имеет у видов, для которых характерна зимовка, больший объем, чем левое (Duellman, Trueb, 1986), тогда как, например, у шпорцевой лягушки, не уходящей на зимовку, оба предсердия одинаковы (De Graaf, 1957). Во время того как лягушки с большим правым предсердием дышат легкими, это предсердие, по-видимому, опорожняется в желудочек не полностью. Тем более что желудочек у этих видов имеет меньший объем, чем суммарный объем предсердий (Sharma, 1961).

Мы предполагаем, что у хвостатых амфибий аналогичный механизм разделения крови в сердце.

Таким образом, разделение крови состоит только в отсечении венозной крови от большого круга кровообращения, так как добавление артериальной крови в малый круг, хотя и снижает эффективность разделения, но, по-видимому, не так критично. Однако этот механизм дает ам-

фибиям свободно выключать малый круг и дышать только кожей, когда это необходимо.

Данная теория появилась благодаря Феликсу Яновичу Дзержинскому, который, зная мой интерес к амфибиям, попросил разобраться в этом вопросе для готовящегося учебника и помог сформировать ее в окончательном виде. Я бесконечно благодарен Феликсу Яновичу Дзержинскому как своему учителю.

Список литературы

- Терентьев П.В.* 1950. Лягушка. Москва: Советская наука. 346 с.
- Boutilier R., Glass M.L., Heisler N.* 1986. The relative distribution of pulmocutaneous blood flow in *Rana catesbeiana*: effects of pulmonary or cutaneous hypoxia // Journal of Experimental Biology. Vol. 126. No. 1. P. 33–39.
- Duellman W.E., Trueb L.* 1986. Biology of amphibians. New York: McGraw-Hill. 670 p.
- Foxon G.E.H.* 1947. The mode of action of the heart of the frog // Proceedings of the Zoological Society of London. Vol. 116. No. 3–4. P. 565–574.
- Foxon G.E.H.* 1951. A radiographic study of the passage of the blood through the heart in the frog and the toad // Proceedings of the Zoological Society of London. Vol. 121. No. 3. P. 529–538.
- Foxon G.E.H.* 1955. Problems of the double circulation in vertebrates // Biological Reviews. Vol. 30. No. 2. P. 196–228.
- De Graaf A.R.* 1957. Investigations into the distribution of blood in the heart and aortic arches of *Xenopus laevis* (Daud.) // Journal of Experimental Biology. Vol. 34. No. 2. P. 143–172.
- Haberich F.J.* 1965. The functional separation of venous and arterial blood in the univentricular frog heart // Annals of the New York Academy of Sciences. Vol. 127. No. 1. P. 459–476.
- Ison R.E.* 1967. The structure of the conus arteriosus of adult *Rana temporaria* L. (Amphibia) // Journal of Natural History. Vol. 1. No. 4. P. 491–499.
- Johansen K.* 1962. Double circulation in the amphibian *Amphiuma tridactylum* // Nature. Vol. 194. No. 4832. P. 991–992.
- Johansen K., Ditadi A.S.F.* 1966. Double circulation in the giant toad, *Bufo paracnemis* // Physiological Zoology. Vol. 39. No. 2. P. 140–150.
- Jones D.R., Shelton G.* 1972. Factors affecting diastolic blood pressures in the systemic and pulmocutaneous arches of anuran amphibia // Journal of Experimental Biology. Vol. 57. No. 3. P. 789–803.
- Langille B.L., Jones D.R.* 1977. Dynamics of blood flow through the hearts and arterial systems of anuran amphibia // Journal of Experimental Biology. Vol. 68. No. 1. P. 1–17.
- Meyers R.S., Felsher J.* 1976. Continuous recording and quantification of selective blood distribution in the amphibian *Rana catesbeiana* // Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology. Vol. 54. No. 3. P. 359–363.
- Saint-Aubain M.L., Wingstrand K.G.* 1979. A sphincter in the pulmonary artery of the frog *Rana temporaria* and its influence on blood flow in skin and lungs // Acta Zoologica. Vol. 60. No. 3. P. 163–172.

- Sharma H.L.* 1961. The circulatory mechanism and anatomy of the heart of the frog, *Rana pipiens* // Journal of Morphology. Vlo. 109. No. 3. P. 323–349.
- Shelton B.Y.G., Jones D.R.* 1965. Central blood pressure and heart output in surfaced and submerged frogs // Journal of Experimental Biology. Vol. 42. No. 2. P. 339–357.
- Shelton B.Y.G., Jones D.R.* 1968. A comparative study of central blood pressures in five amphibians // Journal of Experimental Biology. Vol. 49. No. 3. P. 631–643.
- Simons J.R.* 1957. The blood pressure and the pressure pulses in the arterial arches of the frog (*Rana temporaria*) and the toad (*Bufo bufo*) // Journal of Physiology. Vol. 137. No. 1. P. 12–21.
- Simons J.R.* 1959. The distribution of the blood from the heart in some amphibia // Proceedings of the Zoological Society of London. Vol. 132. No. 1. P. 51–64.
- Simons J.R., Michaelis A.R.* 1953. A cinematographic technique, using ultra-violet illumination, for amphibian blood circulation // Nature. Vol. 171. No. 4357. P. 801–802.
- Toews D.P.* 1971. A mechanism for the selective distribution of blood in the amphibia // Canadian Journal of Zoology. Vol. 49. P. 957–959.