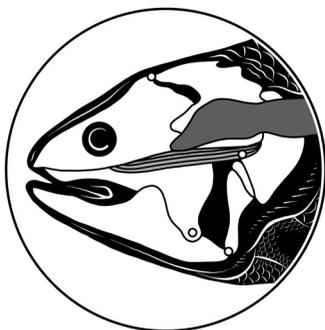


Биологический факультет Московского государственного
университета имени М.В. Ломоносова
Институт проблем экологии и эволюции
имени А.Н. Северцова РАН
Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН
Звенигородская биологическая станция имени С.Н. Скадовского
биологического факультета МГУ

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



Материалы II Всероссийской конференции и школы для
молодых учёных памяти Феликса Яновича Дзержинского

Materials of the Second Conference and Workshop dedicated
to Felix Yanovich Dzerzhinsky

Звенигородская биологическая станция МГУ,
6 – 9 октября 2022 г.

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2022

УДК 597/599+567/569+59.002

ББК 28.66

Э15

Эволюционная и функциональная морфология позвоночных. Материалы II Всероссийской конференции и школы для молодых учёных памяти Феликса Яновича Дзержинского. Москва: Т-во научных изданий КМК. 2022. 351 с., ил., портрет.

Ответственный редактор А.Б. Поповкина.

Редакторы: М.В. Калякин, Л.П. Корзун, Т.Б. Голубева, В.В. Шахпаронов.

Сборник материалов II Всероссийской конференции и школы «Эволюционная и функциональная морфология позвоночных» посвящён памяти Феликса Яновича Дзержинского (1937–2015) — заслуженного профессора Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, выдающегося морфолога, эволюциониста и преподавателя. Сборник включает 51 статью, посвящённую 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 Second Conference and Workshop dedicated to Felix Yanovich Dzerzhinsky. Moscow: KMK Scientific Press. 2022. 351 p., il., portrait.

Editor-in-Chief A.B. Popovkina.

Editors: M.V. Kalyakin, L.P. Korzun, T.B. Golubeva, V.V. Shakhparonov.

Transactions of the Second 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. Fifty-one 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.

© Товарищество научных изданий
КМК, издание, 2022

ISBN 978-5-907533-46-2

© Коллектив авторов, 2022

СОДЕРЖАНИЕ

- Авилова К.В.* Некоторые особенности органов осязания позвоночных и беспозвоночных животных
Avilova K.V. Some features of the tactile organs in vertebrate and invertebrate animals 11
- Арасланов И.Ф., Гимранов Д.О., Косинцев П.А.*
Абнормальное стачивание передних зубов пещерных медведей Урала
Araslanov I.F., Gimranov D.O., Kosintsev P.A.
Abnormal wear of front teeth of cave bears of the Urals..... 20
- Бапинаев Р.А., Кузьмин И.Т., Сичинава Е.А., Болотский Ю.Л., Болотский И.Ю., Побережский А.В., Скучас П.П.* Особенности нейроанатомии утконосных динозавров
Vapinaev R.A., Kuzmin I.T., Sichinava E.A., Bolotsky Y.L., Bolotsky I.Y., Poberezhskiy A.V., Skutschas P.P.
Features of neuroanatomy of duck-billed dinosaurs..... 26
- Бояринова Е.И., Колчанов В.В., Голубев В.К., Скучас П.П.*
Морфология и микроанатомия посткраниальных остеодерм позднепермских парейазавров Восточной Европы
Boyarinova E.I., Kolchanov V.V., Golubev V.K., Skutschas P.P.
Morphology and microanatomy of postcranial osteoderms of late permian pareiasaurs of Eastern Europe 32
- Вершинин В.Л., Вершинина С.Д., Боркин Л.Я.* Отклонения в личиночных адаптациях амфибий и их возможное эволюционное и биоиндикационное значение
Vershinin V.L., Vershinina S.D., Borkin L.J. Deviations in larval adaptations of amphibians and their possible evolutionary and bioindication significance 39
- Витенко Д.Д., Кузьмин И.Т., Сенников А.Г., Гомболевский В.А., Скучас П.П.* Нейроанатомия неохористодер (Diapsida, Choristodera)
Vitenko D.D., Kuzmin I.T., Sennikov A.G., Gombolevskiy V.A., Skutschas P.P. Neuroanatomy of neochoristoderes (Diapsida, Choristodera) 41

- Войта Л.Л.* Компьютерная микротомография в систематике и филогении землероек (Mammalia, Soricidae)
Voita L.L. Computed micro-tomography for systematics and phylogeny of shrews (Mammalia, Soricidae)..... 46
- Волкова Н.В.* Дифференциация крупных клад воробьиных птиц (Passeriformes) по посткраниальному скелету
Volkova N.V. Differentiation of the postcranial skeleton in large clades of passerine birds (Passeriformes) 54
- Гаврилов В.В., Горецкая М.Я.* Связь морфометрии и формулы крыла с используемыми местообитаниями у мелких воробьиных птиц Звенигородской биостанции
Gavrilov V.V., Goretskaia M.J. Relationship of morphometry and wing formula with habitat preferences in small passerine birds of the Zvenigorod Biological Station..... 60
- Гаврилов В.М., Голубева Т.Б.* Эндотермия птиц и млекопитающих: морфофизиологические различия, повлиявшие на метаболический скейлинг классов
Gavrilov V.M., Golubeva T.B. Endothermy in birds and mammals: morpho-physiological differences that affected metabolic scaling of classes 66
- Голубева Т.Б.* Головной мозг млекопитающих и птиц: сходство и различия
Golubeva T.B. The brain of mammals and birds: similarities and differences 75
- Гордеев Д.А., Ананьева Н.Б.* Морфология скелета хвостового отдела в связи со способностью к автотомии и его преобразования в филогенетических линиях игуаноморфных ящериц (Reptilia, Squamata, Iguania)
Gordeev D.A., Ananjeva N.B. Morphology of the tail region skeleton in connection with the ability of autotomy and its transformation in phylogenetic lines of iguanomorphous lizards (Reptilia, Squamata, Iguania) 84
- Горин В.А., Поярко Н.А.* Экологические адаптации в строении скелета у лягушек подсемейства Microhylinae (Amphibia: Microhylidae)

<i>Gorin V.A., Poyarkov N.A.</i> Ecological adaptations in skeleton of frogs of the subfamily Microhylinae (Amphibia: Microhylidae)	91
<i>Гусовский В.В., Скучас П.П.</i> О находках двоякодышащих рыб из наровского горизонта Ленинградской области <i>Gusovsky V.V., Skutschas P.P.</i> On the finds of dipnoans from the Narova horizon of Leningrad oblast	98
<i>Девуцина Г.В., Головкина Т.В.</i> Тактильные структуры в эпидермисе рыб — у слепой и зрячей форм астианакса (<i>Astyanax fasciatus</i>) <i>Devitsina G.V., Golovkina T.V.</i> Morphological modifications of epidermal cells in blind and sighted cavefish (<i>Astyanax fasciatus</i>)	102
<i>Зеленков Н.В.</i> Разнообразие и эволюция ископаемых гусеобразных (Aves: Anseriformes) Евразии <i>Zelenkov N.V.</i> The diversity and evolution of fossil Anseriformes (Aves) in Eurasia	106
<i>Золотарева Е.И., Рutowская М.В., Хляп Л.А., Лебедев В.С., Банникова А.А.</i> Влияние гибридизации на некоторые особенности строения черепа европейского (<i>Erinaceus europaeus</i>) и южного (<i>E. roumanicus</i>) ежей в Московской области <i>Zolotareva E.I., Rutovskaya M.V., Hlyap L.A., Lebedev V.S., Bannikova A.A.</i> Influence of hybridization on some features of the skull structure of European (<i>Erinaceus europaeus</i>) and southern (<i>E. roumanicus</i>) hedgehogs in the Moscow region	115
<i>Казимиров П.А., Белоконь Ю.С., Нечаева А.В., Политов Д.В.</i> Применение оптического 3d-сканирования при морфологических исследованиях черепа волка <i>Kazimirov P.A., Belokon Yu.S., Nechaeva A.V., Politov D.V.</i> The application of optical 3d scanning in morphological studies of wolf skull	119
<i>Калякин М.В., Корзун Л.П., Трунов В.Л.</i> О морфо-функциональных адаптациях ротового аппарата фруктоядных птиц	

<i>Kalyakin M.V., Korzun L.P., Trunov V.L.</i> Morpho-functional adaptations of the jaw apparatus of frugivorous birds	124
<i>Капитанова Д.В., Шкиль Ф.Н.</i> Разнообразие органов дыхания в онтогенезе панцирных сомов рода <i>Corydoras</i> (Teleostei, Siluriformes) <i>Kapitanova D.V., Shkil F.N.</i> Diversity of respiratory organs during the ontogeny of armored catfishes of the genus <i>Corydoras</i> (Teleostei, Siluriformes).....	135
<i>Киселёва А.А., Кравченко Л.Б.</i> Особенности морфологии эпифиза у трёх видов лесных полёвок (<i>Clethrionomys</i> , Rodentia, Cricetidae) <i>Kiselyova A.A., Kravchenko L.B.</i> Features of morphology of the epiphysis in three species of forest voles (<i>Clethrionomys</i> , Rodentia, Cricetidae)	144
<i>Кувшинский Б.Э.</i> Черепа крокодилов и крокодиломорф: функциональный аспект <i>Kuvshinskiy B.E.</i> The skulls of crocodiles and crocodilomorphs: the functional dimension	148
<i>Лукьянова В.А., Ефимова О.И., Абакумов М.А., Малыгин В.М., Плескачева М.Г.</i> Исследование размеров головного мозга и гиппокампа шести видов мышевидных грызунов <i>Lukyanova V.A., Efimova O.I., Abakumov M.A., Malygin V.M., Pleskacheva M.G.</i> The size of the whole brain and hippocampus in six species of rodents.....	158
<i>Лучкина О.С., Назаров Р.А., Ивлёв Ю.Ф.</i> Размеры адгезионной поверхности в постнатальном онтогенезе гекконов <i>Luchkina O.S., Nazarov R.A., Ivlev Yu.F.</i> Adhesive area dimensions in geckos' postnatal ontogeny	163
<i>Ляпков С.М.</i> Формирование направленной географической изменчивости длины тела в процессе постметаморфозного роста травяной и остромордой лягушек <i>Lyapkov S.M.</i> The formation of directional geographic variation of body length during postmetamorphic growth in common and moor frogs	173

- Мазур Е.В., Кузьмин И.Т., Пуэртолас-Паскуаль Э., Гомболевский В.А., Скучас П.П.* Эндокраниальная анатомия современных и ископаемых гавиалоидов
Mazur E.V., Kuzmin I.T., Puértolas-Pascual E., Gombolevskiy V.A., Skutschas P.P. Endocranial anatomy of extant and fossil gavialoids 184
- Медников Д.Н.* Двухблочное устройство черепа *Sarcopterygii* как возможная причина особого строения их плавников
Mednikov D.N. The two-block structure of the skull of *Sarcopterygii* as a possible reason for the special structure of their fins 189
- Мельников В.Н.* Опыт проведения лабораторных работ по зоологии позвоночных в дистанционном формате
Melnikov V.N. Experience in carrying out laboratory training courses in vertebrate zoology in a remote format 199
- Морковин Б.И., Подлеснов А.В., Исаходжаев Ф.Б.* Сохранение анцестрального состояния в топографии следов внутренних сонных артерий у раннетриасовой темноспондильной амфибии *Vladlenosaurus alexeyevi*
Morkovin B.I., Podlesnov A.V., Isakhodzhaev F.B. Preservation of the ancestral state in the topography of traces of internal carotid arteries in the Early Triassic temnospondyl amphibian *Vladlenosaurus alexeyevi* 203
- Нанова О.Г.* Изменчивость, эволюция и экоморфология песцов (*Vulpes lagopus*, Mammalia): обобщение результатов исследований краниума
Nanova O.G. Variability, evolution, and ecomorphology of the arctic fox (*Vulpes lagopus*, Mammalia): a generalization of the results of studies of the cranium 212
- Никольская П.П., Сотникова М.В.* Эволюция плио-плейстоценовых крокутоидных гиен Евразии на примере изучения представителей родов *Pliocrocota*, *Pachycrocota* и *Crocota* из России и близлежащих стран
Nikolskaia P.P., Sotnikova M.V. The evolution of plio-pleistocene crocutoid hyaenids of Eurasia based

on the study of <i>Pliocrocota</i> , <i>Pachycrocota</i> and <i>Crocota</i> representatives from Russia and nearby countries	220
<i>Образцова Е.М.</i> Процесс морфологической эволюции как развёртывание «пространства признаков» во времени <i>Obraztsova E.M.</i> The process of morphological evolution as an expansion of the “space of features” in time	229
<i>Образцова Е.М.</i> Морфофункциональные особенности и эволюционные преобразования уха черепах <i>Obraztsova E.M.</i> Morphofunctional features and evolutionary transformations of the turtle ear	234
<i>Образцова Е.М.</i> Рисунок в морфологическом описании: теоретические принципы и методика создания, на примере подготовки остеологической иллюстрации <i>Obraztsova E.M.</i> Drawings in the morphological description: theoretical principles and methods, on the example of preparing an osteological illustration	237
<i>Парахин И.А., Скучас П.П.</i> Самые северные находки раннемеловых ящериц (Reptilia: Squamata) в Азии <i>Parakhin I.A., Skutschas P.P.</i> The northernmost record of early cretaceous lizards (Reptilia: Squamata) in Asia	245
<i>Потапова Е.Г.</i> Морфофункциональный аспект межвидовой дифференциации черепа у сони-полчка (<i>Glis</i> : Rodentia) <i>Potapova E.G.</i> Morphofunctional aspect of interspecific differentiation of the skull in the fat dormouse (<i>Glis</i> : Rodentia)	248
<i>Ранджан П.Б., Титов В.В.</i> Характеристика эмали зубов слонов на юге Восточной Европы в раннем плейстоцене <i>Ranjan P.B., Titov V.V.</i> Enamel characteristics of elephant teeth in southeastern Europe in the early Pleistocene	257
<i>Романов А.В., Герасимов К.Б., Корзун Л.П., Шахпаронов В.В.</i> Функциональная морфология висцерального аппарата химеровых рыб (Chimaeriformes) <i>Romanov A.V., Gerasimov K.B., Korzun L.P., Shakhparonov V.V.</i> Functional morphology of visceral apparatus of chimaeroid fishes (Chimaeriformes)	262

- Романов А.В., Герасимов К.Б., Корзун Л.П.* Механизм задирания головы у химеровых рыб (Chimaeriformes)
Romanov A.V., Gerasimov K.B., Korzun L.P. The mechanism of cranium elevation in chimaeroid fishes (Chimaeriformes)269
- Сичинава Е.А., Кузьмин И.Т., Синица С.М., Юргенсон Г.А., Василенко Е.А., Решетова С.А., Аверьянов А.О., Болотский Ю.Л., Скучас П.П.* Череп и нейроанатомия *Kulindadromeus zabaikalicus*
Sichinava E.A., Kuzmin I.T., Sinitza S.M., Yurgenson G.A., Vasilenko E.A., Reshetova S.A., Averianov A.O., Bolotsky Y.L., Skutschas P.P. The skull and neuroanatomy of *Kulindadromeus zabaikalicus* 274
- Смирнов С.В., Васильева А.Б.* Гетерохронии и проблемы эволюции онтогенеза амфибий
Smirnov S.V., Vassilieva A.B. Heterochronies and enigmas in the evolution of amphibian ontogeny 278
- Снетков П.Б.* Строение скелета новой формы рода *Xenopeltis* Reinwardt, 1827 (Serpentes, Xenopeltidae)
Snetkov P.B. Skeletal morphology of a new form of the genus *Xenopeltis* Reinwardt, 1827 (Serpentes, Xenopeltidae) 288
- Суханова Н.С.* Строение нижней челюсти глухаря как ключ к определению его возраста
Sukhanova N.S. The structure of the mandible of the capercaillie as a key to determining its age 290
- Сыромятникова Е.В.* Эволюция комплексов мелких земноводных и пресмыкающихся в позднем кайнозое Причерноморья
Syromyatnikova E.V. Evolution of the complexes of small amphibians and reptiles in the late Cenozoic of Black Sea region....298
- Тарасова М.С., Косинцев П.А., Гимранов Д.О.* Фауна земноводных из плейстоценовых отложений пещеры Махневская Ледяная (Средний Урал, Россия)
Tarasova M.S., Kosintsev P.A., Gimranov D.O. Amphibian fauna from the Pleistocene deposits of the Makhnevskaya Ledyanaya cave (Middle Urals, Russia) 305

<i>Трофимов А.Г.</i> Изменчивость автоподия <i>Rana arvalis</i> (Nilsson, 1842) <i>Trofimov A.G.</i> Autopodium variability of <i>Rana arvalis</i> (Nilsson, 1842)	310
<i>Фадеева Е.О.</i> Особенности микроструктуры маховых перьев ракеобразных (Coraciiformes) <i>Fadeeva E.O.</i> Microstructure peculiarities of Coraciiformes primary remiges	318
<i>Черепанов Г.О.</i> Каузальный подход к изучению морфогенетических механизмов на примере развития рогового панциря черепах <i>Cherepanov G.O.</i> A causal approach to the study of morphogenetic mechanisms on the example of the development of the horny shell in turtles	326
<i>Черлин В.А.</i> Новый взгляд на механизмы, пути и формы эволюции у позвоночных животных <i>Cherlin V.A.</i> A new view on the mechanisms, ways and forms of evolution in vertebrates	334
<i>Юрцева А.О., Махров А.А., Артамонова В.С., Широков В.А., Щуров И.Л., Решетников С.И., Пашков А.Н., Лайус Д.Л.</i> Остеологическое разнообразие у черноморской кумжи (<i>Salmo trutta labrax</i> Pallas, 1814) и проходного атлантического лосося (<i>Salmo salar</i> Linnaeus, 1758) <i>Yurtseva A.O., Makhrov A.A., Artamonova V.S., Shirokov V.A., Schurov I.L., Reshetnikov S.I., Pashkov A.N., Lajus D.L.</i> Osteological variability of black sea trout (<i>Salmo trutta labrax</i> Pallas, 1814), landlocked and anadromous atlantic salmon (<i>Salmo salar</i> Linnaeus, 1758)	343
<i>Якимова А.А., Тесаков А.С.</i> Микроструктура эмали коренных зубов полёвок (Arvicolinae, Cricetidae, Rodentia): эволюция и экология <i>Yakimova A.A., Tesakov A.S.</i> The schmelzmuster of vole molars (Arvicolinae, Cricetidae, Rodentia): evolution and ecology	345

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОРГАНОВ ОСЯЗАНИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ И БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

К.В. Авилова

*Кафедра зоологии позвоночных, биологический факультет
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

SOME FEATURES OF THE TACTILE ORGANS IN VERTEBRATE AND INVERTEBRATE ANIMALS

K.V. Avilova

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

Механорецепция широко распространена у животных. Огромное структурно-функциональное разнообразие механо-чувствительных структур выработалось под влиянием различных стимулов, связанных с условиями среды обитания. Ощущение прикосновений, давления, вибрации, колебаний воздуха и воды имеет важнейшее значение в обеспечении реакции животных на сигналы внешнего мира. Механические колебания могут быть носителями разнообразной информации при поиске пищи, избегании опасности и для коммуникации с конспецификами и особями других видов. Источниками информации служат объекты биологической и небиологической природы: животные, растения, люди, движения водных и воздушных масс, механизмов и др. Большое значение механических колебаний привело к развитию разнообразных воспринимающих структур, вплоть до сложных сенсорных органов (Shneider et al., 2016). Восприятие колебаний разной частоты имеет большое значение в коммуникациях животных (Bleckmann, 2014; Coccoft, 2014; Elias, Mason, 2014; Hanke, 2014 и др.). Этому аспекту долго уделялось незаслуженно мало внимания.

У многих водных беспозвоночных есть органы, воспринимающие механическое давление и вибрации, создаваемые движением воды (Schwartzkopff, 1973; Попов, 1983 и др.) — дистантные тактильные рецепторы. У простейших, кишечнополостных, пло-

ских и кольчатых червей, ракообразных и членистоногих они составляют отдельную функциональную группу (Попов, 1983). Они сигнализируют об объектах, находящихся на расстоянии от животного, и обладают высокой чувствительностью к низкочастотным вибрациям и механическому давлению. Низшие ракообразные могут локализовать объекты, создающие низкочастотные колебания или отражающие колебания, создаваемые самим животным. У высших ракообразных для этого есть сложная система сенсилл на всех участках тела.

Абдоминальный сенсорный орган двустворчатых моллюсков (Жадан, 2005) по чувствительности к механическому стимулу близок к кутикулярным механорецепторам насекомых. Показано, что чувствительность к вибрациям в воде у гребешка заметно выше, чем у механорецепторов боковой линии рыб и механорецепторных клеток головоногих. Частотный диапазон воспринимаемых колебаний расширен в сторону высоких частот благодаря свойствам раковины к преобразованию сигнала.

Гидродинамические сенсорные системы рыбоядных пауков позволяют им определять локализацию источника поверхностных волн (Bleckmann et al., 1994). Волновые коммуникации описаны у водомерок, вертячек и гигантских водяных клопов *Belostomatidae*. У последних эти сигналы производятся движениями, которыми они аэрируют развивающиеся яйца (Wilcox, 1995).

Важным эволюционным приобретением беспозвоночных стало появление механического промежуточного звена между стимулом и рецепторной клеткой. Так, у ракообразных особенно широко распространены трихоидные сенсиллы, расположенные в углублениях наружных покровов и содержащие рецепторные клетки, одни из которых смещаются при отклонении волоска сенсиллы в одном направлении, а другие — в другом (Иванов, 2000). Сенсиллы можно рассматривать как детекторы движения. Свойства этого звена и способы его крепления влияют на чувствительность, диапазон, частотные характеристики и другие свойства рецепторов, увеличивающие возможности диагностики внешних стимулов, а с ними — избирательность реакции на события и объекты среды обитания. Свойства отдельных элементов и функция дистантных тактильных рецепторов ракообразных сходны с таковыми боковой линии рыб и могут считаться примером конвергенции. Сходство трихоботрий скорпионов и церкальных сенсилл насекомых говорит о том, что они возникли независимо для решения сходных задач (Попов, 1983).

Дистантную рецепцию также использует ряд видов позвоночных от рыб до млекопитающих, для которых вибрации представляют важнейший механизм ориентации, часто являющийся побочным эффектом других движений (Lema, Kelly, 2002; Hill, 2009; Mogdans, 2019; Strauss, Stritih Peljhan, 2022). Улавливание на расстоянии с помощью осязания выявлено у амфибий (Elepfandt, 1982). На бесхвостых амфибиях было показано, что коммуникации при помощи создаваемых в воде волн могут использоваться животными при установлении и поддержании пространственной организации конспецификами (Narins, 1990; Seidel, 1999; Hill, 2009; Forti, Encarnaçã, 2012).

У чешуйчатых рептилий описаны сенсиллярные и асенсиллярные кожные органы. Они распространены на различных участках поверхности тела: на брюхе, спине, конечностях, губах и др. Чувствующее начало в рецепторах обоих типов представляет собой дисковидное нервное окончание, организованное проще, чем у птиц и млекопитающих (Ананьева и др., 1986; Ananijeva, Matveyeva-Dujsebajeva, 1996).

Механорецепторы широко распространены у птиц. Известно их огромное количество в клювах куликов (Bolze, 1968; Талденков, Герасимов, 2010), киви и ибисов (Cunningham et al., 2007, Cunningham et al., 2010).

Строение двух типов механорецепторов кончика клюва гусей описали немецкие физиологи (Gottschaldt, Lausmann, 1974), предложив для их агрегаций название «концевой орган клюва». Они экспериментально оценили его роль как усиление кожной чувствительности кончика клюва. Этот орган был обнаружен у всех исследованных нами 50 видов птиц разных семейств отряда гусеобразных (Авилова, 2017; Авилова и др., 2018). Морфологическая изменчивость органа проявляется в различных размерах рецепторного поля, плотности размещения рецепторных единиц, различиях размеров и формы наружных эпидермальных образований гусей, лебедей и уток. Асимметрия в строении тактильного аппарата подклювья и надклювья возрастает от примитивных к эволюционно продвинутым видам. Растительоядные наземные пластинчатоклювые сохраняют сенсиллярные органы в надклювье и их диффузное размещение. У животоядных ныряющих видов проявляется тенденция к сокращению плотности размещения единиц и увеличению их размеров. У речных уток-фильтраторов многочисленные и дифференцированные по форме наружные тактильные органы расположены в подклювье с наибо-

лее высокой плотностью, а число асенсиллярных органов в надклювье минимально.

Сложные механорецепторные структуры, позволяющие судить об ориентации с их помощью, известны у зверей отряда однопроводных (Bohringer, 1976; Proske et al., 1998) и насекомоядных (Catania, 2011; Рутовская, 2013). У утконоса, ведущего водный образ жизни, толстая кожа морды на конце усеяна конусообразными эпителиальными столбиками, погруженными основаниями в подлежащую дерму. При помощи этого органа утконос лоцирует вибрации, создаваемые насекомыми в воде. Механорецепторная система хоботка крота, состоящая из органов Эймера с апикальными дисками, направлена на восприятие вибраций, создаваемых животными, перемещающимися по земле или в толще почвы. Рельеф кожи, позволяющий судить о наличии органов Эймера, обнаружен также на хоботке выхухоли.

У беспозвоночных (Попов, 1983; Bleckmann, 1994, 2014), рыб (Mogdans, 2019), амфибий (Walkowiak, Münz, 1985), насекомоядных млекопитающих (Куликов, Рутовская, 2012), грызунов (Narins, 1997) и других животных описана также способность к восприятию произведённых самим животным и отражённых колебаний.

Несмотря на различия размеров, расположения и деталей организации механорецепторных органов у позвоночных и беспозвоночных животных, между ними прослеживается определённое сходство общего плана строения, вызванное очевидно сходной функцией органов механорецепции у животных с близкими экологическими особенностями. Примерами конвергенции органов осязания служат концевой орган клюва уток (Авилова и др., 2018) и антеннальные рецепторы личинок стрекоз (Иванов, 1973, 2000 и др.).

Главную часть сенсиллы (кутикулярного волоска) личинки стрекозы можно рассматривать как аналог рогового сосочка или колпачка подклювья уток. Последний так же подвижно сочленён с наружными покровами и с вершиной соединительнотканного столбика, содержащего рецепторы, системой элементов вспомогательного аппарата — наружной и внутренней мембран. Нельзя не отметить сходства их общего плана строения. Волосок (наружный вырост кутикулы) в интактном состоянии наклонён под углом к её поверхности. Отклонение кутикулярного волоска осязательной сенсиллы насекомого от положения равновесия приводит к изменению положения наружной и внутренней мембран вспомогательного аппарата, что ведёт к уменьшению или увеличению давления в основании волоска и к механическим дефор-

мациям в апикальном тельце. Они, в свою очередь, ведут к появлению сил сжатия или растяжения, что служит адекватным механическим раздражением, запускающим передачу внешнего воздействия к рецепторным клеткам. Морфологические особенности кутикулярного отдела обуславливают многие важные свойства сенсилл: чувствительность (порог реакции), диапазон воспринимаемой интенсивности сигнала, определение его направления и скорости изменения и т.п. (Иванов, 1973, 2000).

В процессе отцеживания корма из воды пластинчатоклювые производят частые ритмичные движения, вызывая колебания субстрата, которые могут играть роль внутригруппового коммуникативного сигнала для совместно кормящихся птиц. Для уток характерны длительные непрерывные сеансы фильтрации с широким охватом трофического поля. Высокая степень социальности этих птиц предполагает постоянный контакт особей в популяции. Согласно правилу двух уровней адаптации И.А. Шилова, эта система сигналов запускает лабильные функциональные адаптации, действующие по принципу обратной связи и вызывающие сдвиги во внутривидовых отношениях, восстанавливающие равновесные отношения между популяцией и условиями обитания.

Структура и расположение механорецепторов в сочетании с кормовым и социальным поведением позволяет предположить у животных, обладающих специализированными механорецепторными комплексами, наличие сходных механизмов коммуникации. Постоянно циркулирующая в среде обитания благодаря механическому сигнальному полю информация организует и упорядочивает активность животных. Приём и производство сигнала в ходе функционально значимых движений, например, кормовых, минимизирует затраты энергии и времени на коммуникации и передаёт животным информацию в самых уязвимых ситуациях (в темноте и непрозрачной среде), когда использование зрения и слуха затруднены.

И.А. Шилов (1999) отметил способность животных насыщать местообитания информацией как неотъемлемое свойство биоценоза. Он обосновал представление о специфическом механизме поддержания целостности и устойчивости популяций благодаря разнокачественности особей по реакции на получаемую и продуцируемую информацию. Движения, которые животные генерируют в процессе жизнедеятельности, одновременно продуцируют большой объём информации, в частности, в форме колебаний. Они создают т.н. биологическое сигнальное поле, концеп-

цию которого предложил Н.П. Наумов (1973), 120-летие со дня рождения которого мы отмечаем в этом году.

Механическая (тактильная) составляющая группового сигнального биологического поля, создаваемая и воспринимаемая наряду с визуальной и акустической в качестве неотъемлемого компонента среды обитания, обеспечивает прежде всего внутривидовые взаимодействия животных, благодаря тонкой настройке поведения как важного механизма биологической адаптации.

Специфические «сенсиллярные» механорецепторные органы широко представлены у рептилий и насекомых — высших позвоночных и беспозвоночных животных, освоивших наземную среду обитания. Появление твёрдых водонепроницаемых покровов лишило их способности воспринимать механические раздражения непосредственно поверхностью кожи.

У специализированных млекопитающих и птиц, таких как однопроходные, водные и роющие насекомоядные, кулики и гусеобразные, механорецепторы в виде своеобразных комплексов сконцентрировались на конце хоботка и клюва, что связано с особенностями их ориентации и коммуникации в ходе пищедобывательной деятельности.

Предками птиц отряда гусеобразных прообраз концевой органа клюва мог быть унаследован вместе с роговыми покровами рептилий и их кожными органами. Усложнение строения механорецепторов, концентрация их различных типов на небольшом участке кончика клюва в форме осязательных комплексов и последующая дифференцировка происходили в процессе дальнейшей эволюции, в частности, при освоении водной среды обитания.

У представителей очень далёких групп животных можно встретить черты глубочайшего сходства, возникшего на основе конвергенции. Известный пример — сходство в строении глаза позвоночных и двужаберных головоногих моллюсков. Ещё более полное сходство наблюдается на уровне тканей и клеток: оптических центров ракообразных, моллюсков, насекомых и позвоночных, нервных клеток червей, моллюсков, насекомых и позвоночных и др. (Заварзин, 1986). На уровне высокомолекулярных соединений сходство моллюсков, членистоногих и позвоночных проявляется в наличии одинаковых зрительных пигментов (Гиляров, 1985). Многочисленными сравнительно анатомическими и гистологическими исследованиями показано, что общие функциональные задачи, возникающие при существовании в сходных условиях, разрешаются в филогенетически далёких группах немноги-

ми, принципиально сходными путями. В результате конвергентно вырабатываются близкие адаптации, например, при переходе из водной среды в воздушную, и наоборот. Число способов приспособления той или иной группы организмов к конкретным условиям среды, как правило, очень ограничено. Поэтому мы наблюдаем сходные методы решения одной задачи, в частности, восприятия механических сигналов, у таких разных животных как гусеобразные и насекомые. Тем не менее, экологически важные детали воспринимаемой информации, а соответственно, и характеристики анализаторов, не могут быть совершенно одинаковыми у животных или их групп, занимающих разные экологические ниши. Даже внутри такого монолитного отряда птиц, как гусеобразные, они проявляют значительную морфологическую изменчивость.

Литература

- Авилова К.В.* 2017. Пространственная организация эпителиальных структур концевой части клюва птиц отряда гусеобразных (Anseriformes, Aves) // Журнал общей биологии. Т. 78. Вып. 1. С. 25–37.
- Авилова К.В., Федоренко А.Г., Лебедева Н.В.* 2018. Механорецепторные органы пластинчатоклювых (Anseriformes, Aves) // Известия РАН, серия биологическая. Вып. 1. С. 60–70.
- Ананьева Н.Б., Дильмухамедов М.Е., Матвеева Т.Н.* 1986. Кожные рецепторы игуаноморфных ящериц // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 157. С. 14–33.
- Гиляров М.С.* 1985. Параллельные направления эволюции насекомых и высших позвоночных // Морфологические исследования животных. М. С. 61–77.
- Жадан П.М.* 2005. Абдоминальный сенсорный орган двустворчатых моллюсков. Строение и функция // Сенсорные системы. Т. 19. Вып. 4. С. 275–290.
- Заварзин А.А.* 1986. Параллелизм структур как основной принцип морфологии // Труды по теории параллелизма и эволюционной динамике тканей. Л. С. 16–93.
- Иванов В.П.* 1973. Тонкое строение механорецепторных волосков насекомых // Механизмы работы рецепторных элементов органов чувств. Л. С. 140–146.
- Иванов В.П.* 2000. Органы чувств насекомых и других членистоногих. М. 279 с.
- Куликов В.Ф., Рутовская М.В.* 2012. Особенности ориентирования русской выхухולי // Тез. докл. Всерос. науч. конф. «Актуальные проблемы современной териологии» 18–22 сент. 2012 г., Новосибирск. С. 212.

- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биол. Т. 34. Вып. 6. С. 808–817.
- Попов А.В. 1983. Дистантная тактильная рецепция у беспозвоночных // Эволюционная физиология. Вып. 2. С. 163–189.
- Рutowская М.В. 2013. Сигнальное биологическое поле русской выхухолы (*Desmana moschata*) // А.А. Никольский, В.В. Рожнов (ред.). Биологическое сигнальное поле млекопитающих. М. С. 175–181.
- Талденков И.А., Герасимов К.Б. 2010. Осязательный аппарат конца клюва куликов // Орнитология в Северной Евразии. Тез. докл. XIII Межд. орнитологической конф. Северной Евразии. Оренбург. С. 300–301.
- Шилов И.А. 1999. Экология. М. 512 с.
- Ananijeva N.B., Matveyeva-Dujsebajeva T.N. 1996. Some evidence of *Gonocephalus* species complex divergence basing on skin sense organs morphology // J. of Herpetology. Vol. 3. No. 1. P. 82–88.
- Bleckmann H. 1994. Reception of hydrodynamic stimuli in aquatic and semiaquatic animals // Progress in Zoology. 41. Stuttgart, Jena, New York: Gustav Fischer. 112 p.
- Bleckmann H., Mogdans J., Coombs S.L. (eds). 2014. Flow Sensing in Air and Water. Behavioral, Neural and Engineering Principles of Operation. Berlin, Heidelberg: Springer Verlag. 521 p.
- Bleckmann H., Borchardt M., Horn P., Görner P. 1994. Stimulus discrimination and wave source localization in fishing spiders (*Dolomedes triton* and *D. okefinokensis*) // J. Comp. Physiol. Vol. 174. No. 3. P. 305–316.
- Bolze G. 1968. Anordnung und Bau der Herbstchen Körperchen in Limicolous chnabeln im Zusammenhang mit der Nahrungsfindung // Zool. Anz. Bd.181. S.313–355.
- Bohringer R. 1976. Bill receptors in the platypus *Ornithorhynchus anatinus* // J. Anat. Vol. 26. No. 4. P. 417–417.
- Catania K.C. 2011. The sense of touch in the star-nosed mole: from mechanoreceptors to the brain // Phil. Trans. R. Soc. Vol. 366. No. 1581. P. 3016–3025.
- Cocroft R.B., Gogala M., Hill P.S.M., Wessel A. (eds.). 2014. Animal Signals and Communication. — Studying Vibrational Communication. Heidelberg – Berlin.
- Cokl A., Virant-Doberlet M., McDowell A. 1999. Vibrational directionality in the southern green stink bug, *Nezara viridula* (L.), is mediated by female song // Anim. Behav. Vol. 58. No. 6. P. 1277–1283.
- Cunningham S., Alley M., Castro I., Potter M.A., Cunningham M., Pyne M.J. 2010. Bill Morphology of Ibises Suggests a Remote-Tactile Sensory System for Prey Detection // The Auk. Vol. 127. No. 2. P. 308–316.
- Cunningham S., Castro I., Alley M. 2007. A new prey-detection mechanism for kiwi (*Apteryx* spp.) suggests convergent evolution between paleognathous and neognathous birds // J. Anat. Vol. 211. P. 493–502.

- Elepfandt A.* 1982. Accuracy of taxis response to water waves in the clawed toad (*Xenopus laevis* Daudin) with intact or with lesioned lateral line system // *J. Comp. Physiol.* Vol. 148. No. 4. P. 535–545.
- Elias D.O., Mason A.C.* 2014. The role of wave and substrate heterogeneity in vibratory communication: Practical issues in studying the effect of vibratory environments in communication // R.B. Cocroft, M. Gogala, P. S.M. Hill, A. Wessel (eds.). *Animal Signals and Communication, Studying Vibrational Communication 3.* Heidelberg – Berlin: Springer-Verlag. P. 31–46.
- Forti L.R., Encarnação L.C.* 2012. Water-wave production in the Neotropical frogs *Physalaemus albonotatus* and *Pseudopaludicola mystacalis*: a seismic signal? // *Salamandra.* Vol. 48. No. 3. P. 181–184.
- Gottschaldt K.M., Lausmann S.* 1974. The peripheral morphological basis of tactile sensibility in the beak of geese // *Cell and Tiss. Res.* Vol. 153. No. 4. P. 477–496.
- Hanke W.* 2014. Natural hydrodynamic stimuli // *Flow Sensing in Air and Water.* Berlin, Heidelberg: Springer. P. 3–29.
- Hill P.S.M.* 2009. How do animals use substrate-borne vibrations as an information source? // *Naturwissenschaften.* Vol. 96. P. 1355–1371.
- Lema S.C., Kelly J.T.* 2002. The Production of Communication Signals at the Air–Water and Water–Substrate Boundaries // *Journal of Comparative Psychology.* Vol. 116. No. 2. P. 145–151.
- Mogdans J.* 2019. Sensory ecology of the fish lateral line system: morphological and physiological adaptations for the perception of hydrodynamic stimuli // *Journal of Fish Biology.* Vol. 95. No. 1. P. 53–72.
- Narins P.M.* 1990. Seismic communication in anuran amphibians // *Bioscience.* Vol. 40. P. 268–274.
- Proske U., Gregory J.E., Iggo A.* 1998. Sensory receptors in monotremes // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* Vol. 353. No. 1372. P. 1187–1198.
- Schneider E.R., Gracheva E.O., Bagriantsev S.N.* 2016. Evolutionary Specialization of Tactile Perception in Vertebrates // *Physiology.* Vol. 31. P. 193–200.
- Seidel B.* 1999. Water-wave communication between territorial male *Bombina variegata* (L.) 1758 (Anura: Bombinatoridae) // *Journal of Herpetology.* Vol. 33. P. 457–462.
- Strauss J., Stritich Peljhan N.* 2022. Vibration detection in Arthropods: Signal transfer, biomechanics and sensory adaptations // *Arthropod struct. and development.* Vol. 68. No. 5. P. 101–167.
- Walkowiak W., Münz H.* 1985. The significance of water surface waves in the communication of fire-bellied toads // *Naturwissenschaften.* Vol. 72. P. 49–51.
- Wilcox R.S.* 1995. Ripple communication in aquatic and semiaquatic insects // *Écoscience.* Vol. 2. No. 2. P. 109–115.

АБНОРМАЛЬНОЕ СТАЧИВАНИЕ ПЕРЕДНИХ ЗУБОВ ПЕЩЕРНЫХ МЕДВЕДЕЙ УРАЛА

И.Ф. Арасланов¹, Д.О. Гимранов², П.А. Косинцев²

¹ Уральский федеральный университет имени первого президента
России Б.Н. Ельцина, Екатеринбург, Россия

² Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург,
Россия

ABNORMAL WEAR OF FRONT TEETH OF CAVE BEARS OF THE URALS

I.F. Araslanov¹, D.O. Gimranov², P. A. Kosintsev²

¹ Ural Federal University named after the first President of Russia
B.N. Yeltsin, Yekaterinburg, Russia

² Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian
Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia
e-mail: ilnuraraslanov@gmail.com

Введение

Ареал пещерных медведей (*Ursus spelaeus sensu lato*) в позднем плейстоцене был широким (Барышников, 2007; Musil, 1980) и занимал большую часть Евразии. На Урале обитали два вида пещерных медведей: большой пещерный медведь (*U. kanivetz* Verestchagin, 1973) и малый пещерный медведь (*U. ex gr. savini-rossicus*) (Kosintsev, 2007; Гимранов, Косинцев, 2022). *U. kanivetz* представлен находками из 52 местонахождений. Известных местонахождений с останками *U. ex gr. savini-rossicus* намного меньше — всего 17 (Гимранов, Косинцев, 2022), в большинстве из них находки малого пещерного медведя единичны. В связи с этим опубликованных данных по находкам малого пещерного медведя недостаточно для получения надёжных представлений о его биологии и экологии (Гимранов и др., 2022; Гимранов, Косинцев, 2022; Ramírez Pedraza et al., 2021). Одним из важных источников информации об образе жизни ископаемых животных является характер повреждений эмали зубов. Сравнительно мало работ посвящено изучению износа зубной эмали, специфическим макроповреждениям тела зуба у пещерных медведей (Breuer, 1933; Frischauf, 2016; Ramírez Pedraza et al., 2021). Анализ повреждений

эмали у пещерных медведей позволяет получить информацию об особенностях пищевого поведения и рациона.

У человека и других крупных наземных млекопитающих при абнормальном стачивании в области шейки фиксируются некариозные повреждения твёрдых тканей зуба (эмаль, цемент, дентин), называемые клиновидными дефектами (Лукьяновский и др., 1984; Макеева, 2011; Frischauf, 2016). Клиновидные дефекты имеют форму вдающегося клина различной глубины. Они указывают на систематическое повреждающее действие абразивных агентов и абфракционные явления — потерю целостности твёрдых тканей зуба вследствие функциональных перегрузок. Эти повреждения часто позиционируются как один из видов патологии зуба (Лукьяновский и др., 1984; Панковский и др., 2015). Клиновидные дефекты связывают с преобладанием в рационе травянистых растений с высоким содержанием фитолитов (Pankowski, Sablin, 2015; Frischauf, 2016). Целью нашего исследования является анализ встречаемости клиновидных дефектов на зубах пещерных медведей.

Материалы и методы

Был изучен 1741 резец *U. kanivetz* из пещер Аша 1 (355 экз.), Победы (615 экз.), Заповедная (213 экз.), Тайн (187 экз.) и Игнатьевская (371 экз.). Исследованы 1080 резцов *U. ex gr. savini-rossicus* из пещеры Иманай. Всего осмотрели 2821 зуб. Все местонахождения расположены на Южном Урале, за исключением пещеры Тайн, которая находится на Среднем Урале. Клиновидные дефекты регистрировали по наличию нарушений целостности тканей зуба. Наличие площадок с высокой плотностью однонаправленных поперечных царапин, локализованных в пришеечной зоне, мы рассматривали как начальную стадию формирования клиновидного дефекта.

Была определена частота встречаемости нижних и верхних резцов с дефектами (их доля в процентах). Рассчитывали коэффициент (k) соотношения встречаемости дефектных нижних (a) и верхних (b) резцов: $k = a/b$. Расчёты проводили в пакете программ MS Excel 2020.

Результаты и обсуждение

Выборка резцов из п. Тайн включала 52 верхних первых резца (I1–I2), 36 верхних третьих резцов (I3), 19 нижних первых резцов (i1), 37 нижних вторых резцов (i2) и 43 нижних третьих резца

(i3). Лишь на одном i3 (0,5 %) из выборки были патологические изменения в пришеечной области.

В выборке передних зубов из п. Аша 1 верхние резцы представлены 175 экз., нижние — 180 экз. Выборка включала 118 экз. I1–I2, из которых 8 (6,8 %) имели исследуемый тип дефектов. Исследованы также 57 экз. I3, из которых только 2 (3,5 %) имели клиновидные дефекты. Среди i1 насчитывается 49 экз., клиновидные дефекты отмечены у 8 экз. (16,3 %). У исследованных 55 экз. i2 дефекты отмечены на 6 (10,9 %). Из 76 экз. i3 лишь 3 (3,9 %) имели этот тип дефектов. Встречаемость верхних резцов с дефектами ($b = 2,8\%$) в 1,7 раза ниже, чем нижних резцов ($a = 4,8\%$) (табл. 1). Из выборки резцов п. Аша 1 абфракционные изменения в области шейки имели 27 экз. (7,6 %).

Таблица 1. Значения коэффициента встречаемости зубов с клиновидными дефектами у пещерных медведей Урала

Пещера	Аша 1	Побе- ды	Заповед- ная	Тайн	Игнатъев- ская	Има- най
№ колл. ИЭРиЖ	248	467	632	810	253	2284
Верхние резцы (a)	2,8 %	1,3 %	1,9 %	0,0 %	0,3 %	0,4 %
Нижние резцы (b)	4,8 %	1,8 %	5,6 %	0,5 %	2,2 %	4,2 %
Всего изученных зубов	355	615	213	187	371	1080
k^*	1,7	1,4	3,0	–	8,0	11,3

* соотношение встречаемости дефектных верхних и нижних резцов.

В выборке зубов из п. Игнатъевская верхние резцы представлены 196 экз., нижние — 177 экз. Из изученных 137 экз. I1–I2 клиновидные дефекты были отмечены лишь на 1 зубе (0,7 %). Из 43 экз. i1 дефекты имели 7 экз. (16,3 %). Исследованы 75 экз. i3; клиновидные дефекты были всего на одном зубе (1,3 %). Среди 57 экз. I3 и 59 экз. i2 не было обнаружено зубов с патологиями. Встречаемость верхних резцов с этими дефектами ($b = 2,2\%$) ниже таковой нижних резцов ($a = 0,3\%$) в 8 раз (табл. 1). Из выборки п. Игнатъевская патологические изменения шейки имели 9 (2,4 %) экземпляров.

Выборка резцов из п. Заповедная представлена 125 верхними резцами и 88 нижними. Из 55 исследованных I1–I2 дефекты на-

блюдались у 2 резцов (3,6 %). Среди 70 экз. I3 были 2 экз. (2,9 %) с дефектами. Из 13 экз. i1 лишь 1 (7,7 %) имел дефекты клиновидного типа. Среди 24 резцов i2 встречено 4 экз. (16,7 %) с дефектами. Из 51 изученных экземпляров i3 клиновидные дефекты были отмечены в 7 (13,7 %). Встречаемость верхних резцов с патологиями ($b = 1,9$ %) ниже таковой нижних резцов ($a = 5,6$ %) в 3 раза (табл. 1). В выборке из п. Заповедная патологические изменения в области шейки были обнаружены у 16 (7,5 %) экземпляров.

Выборка передних зубов из п. Победы содержала 238 верхних резцов и 347 нижних. Из 112 экз. I1–I2 дефекты встречены в 8 экз. (7,1 %). Выборка включала 156 экз. I3, без клиновидных дефектов. Из 120 изученных экземпляров i1 дефекты были на 4 экз. (3,3 %); из 94 экз. i2 — на 4 экз. (4,3 %). Три экземпляра i3 из 133 (2,3 %) имели клиновидные дефекты. Встречаемость верхних резцов с патологиями ($b = 1,3$ %) ниже таковой нижних резцов ($a = 1,8$ %) в 1,4 раза (табл. 1). В выборке из п. Победы патологические изменения шейки были у 19 (3,1 %) экземпляров.

Выборка резцов из п. Иманай (медведи группы *U. ex gr. savini-rossicus*) включала 437 верхних зубов и 643 нижних. Из изученных нами I1–I2 (330 экз.) только 3 экз. (0,9 %) имели дефекты. Среди 107 экз. I3 с дефектами оказался лишь один (0,9 %). Выборка также включала 167 экз. i1, из которых 17 экз. (10,2 %) имели дефекты. Из 223 исследованных экземпляров i2 дефекты были в 12 экз. (5,4 %). Среди 253 экз. i3 было 16 экз. (6,3 %) с дефектами. Встречаемость верхних резцов с патологиями ($b = 0,4$ %) существенно ниже, чем нижних ($a = 4,2$ %) — в 11,3 раза (табл. 1). Всего из выборки п. Иманай патологические изменения шейки отмечены на 50 (4,6 %) экземплярах.

В выборках резцов из разных пещер коэффициент соотношения встречаемости дефектных резцов (k) с абфракционными повреждениями выше 1: его минимальное значение — для выборки из п. Победы ($k = 1,4$), максимальное — для выборки из п. Иманай ($k = 11$). Мы полагаем, что высокая частота абфракционных повреждений зубов нижнего ряда связана с бóльшим воздействием на них механических нагрузок, как на подвижный элемент при окклюзии зубных рядов. Нижняя челюсть является рычагом первого рода, и резцы расположены на его краю, противоположном центру вращения в суставе. Нижние резцы находятся на конце длинного плеча рычага и испытывают наибольшие нагрузки при окклюзии (Landry, 1970).

Выводы

1. У обоих видов ископаемых медведей клиновидные дефекты образовывались преимущественно на нижних резцах. У большого пещерного медведя встречаемость дефектов на i1–i3 превышает таковую на I1–I3 в 3–8 раз, у медведей группы *U. ex gr. savini-rossicus* — в 11 раз.

2. Для верхних резцов большого пещерного медведя исследуемые дефекты наиболее часто встречаются на I1–I2 — 3,7 %. Встречаемость дефектов на I3 — 1,3 %. Среди нижних резцов дефекты чаще встречаются на i1 (8,7 %), реже — на i3 (4,7 %).

3. Для верхних резцов малого пещерного медведя встречаемость клиновидных дефектов на I1–I2 составляет 1,9 %, а на I3 — 0,9 %. Наибольшая встречаемость этого дефекта на нижних резцах отмечена для i1 (10,2 %), наименьшая — для i2 (5,4 %).

4. Установлено отсутствие существенных различий между разными видами пещерных медведей по частоте встречаемости исследованного клиновидного дефекта резцов. Встречаемость зубов с клиновидными дефектами у большого пещерного медведя составляет 0,5–7,6 % (6 местонахождений). Для группы *U. ex gr. savini-rossicus* встречаемость равна 4,5 % (1 местонахождение — Иманай), что входит в пределы встречаемости у большого пещерного медведя.

Полученные результаты предполагается дополнить сравнением с дефектами резцов у современных видов медведей. Это позволит подойти вплотную к решению вопроса об особенностях палеоэкологии ископаемых видов. Для отработки методики, повышения достоверности результатов будущей реконструкции планируется провести сравнение с локализацией клиновидных дефектов на резцах других групп Carnivora (Canidae, Felidae).

Благодарности

Авторы выражают благодарность с.н.с. лаборатории палеоэкологии ИЭРиЖ УРО РАН П.А. Косинцеву и Н.Г. Ерохину (музей ИЭРиЖ УРО РАН) за предоставленный материал, а также с.н.с. Лаборатории млекопитающих ПИН РАН А.В. Лаврову за помощь в написании рукописи работы.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФ, проект № 20-74-00041.

Литература

- Барышников Г.Ф. 2007. Медвежи (Carnivora, Ursidae). СПб. 542 с.
- Гимранов Д.О., Зыков С.В., Косинцев П.А. 2022. Первые данные о следах микроизноса неокклюзиальной поверхности резцов пещерных медведей Урала // Доклады РАН. Биология. Т. 503. Вып. 1. С. 51–53.
- Гимранов Д.О., Косинцев П.А. 2022. Пещерные медведи (*Ursus spelaeus sensu lato*) Урала // Палеонтологический журнал. Т. 793. Вып. 1. С. 97–106.
- Лукьяновский В.А., Белов А.Д., Беляков И.М. 1984. Болезни костной системы животных. М. 254 с.
- Панковский В.Б., Гиря Е.Ю., Саблин М.В. 2015. Трасологические критерии отличия предметов первобытного искусства и остатков фауны с естественными изменениями // Stratum plus. Т. 1. С. 169–184.
- Шевелюк Ю.В., Макеева И.М. 2011. Рабочая классификация клиновидных дефектов зубов // Стоматология для всех. Вып. 3. С. 16–21.
- Breuer R. 1933. Über das Vorkommen sogenannter keilförmiger Defekte an den Ziihnen von *Ursus spelaeus* und deren Bedeutung für die Paliobiologie // Paliobiologica. Bd.5. S.103–114.
- Frischauf C., Gockert R., Kavcik-Graumann N., Rabeder G. 2016. “Kiskevély Knives” Indicate the Menu of Alpine cave bears. Comparative studies on wedge shaped defects of canines and incisors // Cranium. Vol. 33. No. 1. P. 14–17.
- Gimranov D., Bocherens H., Kavcik-Graumann N., Nagel D., Rabeder G. 2022. The cave bears from Imanay Cave (Southern Urals, Russia) // Historical Biology. P. 1–9.
- Kosintsev P. 2007. Late Pleistocene large mammal faunas from the Urals // Quaternary International. Vol. 160. No. 1. P. 112–120.
- Landry S.O., Jr. 1970. The Rodentia as omnivores // The Quarterly Review of Biology. Vol. 45. No. 4. P. 351–372.
- Rabeder G., Pacher M., Withalm G. 2010. Early Pleistocene bear remains from Deutsch-Altenburg (Lower Austria) // Geologica Carpathica. Vol. 61. No. 3. 139 P.
- Ramírez Pedraza I., Baryshnikov G.F., Prilepskaya N.E., Belyaev R.I., Pappa S. 2021. Paleodiet and niche partitioning among the easternmost European cave bears based on tooth wear analysis // Historical Biology. Vol. 34. No. 6. P. 1063–1071.

ОСОБЕННОСТИ НЕЙРОАНАТОМИИ УТКОНОСЫХ ДИНОЗАВРОВ

**Р.А. Бапинаев^{1,2}, И.Т. Кузьмин^{1,2}, Е.А. Сичинава¹,
Ю.Л. Болотский³, И.Ю. Болотский³, А.В. Побережский⁴,
П.П. Скучас^{1,2}**

¹ *Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*

² *Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия*

³ *Институт геологии и природопользования Дальневосточного отделения Российской академии наук, Благовещенск, Россия*

⁴ *Государственное автономное учреждение здравоохранения Амурской области «Амурский областной онкологический диспансер», Благовещенск, Россия*

FEATURES OF NEUROANATOMY OF DUCK-BILLED DINOSAURS

**R.A. Bapinaev^{1,2}, I.T. Kuzmin^{1,2}, E.A. Sichinava¹,
Y.L. Bolotsky³, I.Y. Bolotsky³, A.V. Poberezhskiy⁴,
P.P. Skutschas^{1,2}**

¹ *Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia*

² *Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

³ *Institute of Geology and Nature Management, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Blagoveshchensk, Russia*

⁴ *State Autonomous Health Institution of the Amur Region “Amur Regional Oncological Dispensary”, Blagoveshchensk, Russia
e-mail: romanbapinaev@gmail.com*

Гадрозавриды (Hadrosauridae), или утконосые динозавры — одна из самых таксономически разнообразных и географически широко распространённых групп растительноядных птицетазовых динозавров, живших в течение второй половины мелового периода (Horner et al., 2004; Godefroit et al., 2008; Longrich et al., 2021). В позднем мелу в эволюции гадрозаврид выделились две ветви: ламбеозаврины (Lambeosaurinae) и зауролофины (Saurolophinae) (Prieto-Márquez, Wagner, 2013). Одним из факто-

ров, способствовавших процветанию гадрозаврид, может быть тренд на увеличение размеров головного мозга относительно массы тела (коэффициент энцефализации) и повышение когнитивных способностей в этой группе (Hopson, 1979; Knoll et al., 2021). Таким образом, для понимания причин эволюционной успешности этой группы, а также родственных связей внутри неё необходимо изучение мозговых коробок и эндокастов (слепков) эндокраниальных полостей утконосых динозавров.

Несмотря на многочисленные работы по этой теме, остаётся нерешённым ряд вопросов, связанных со строением и эволюционными преобразованиями эндокраниальных структур гадрозаврид. В первую очередь это связано с тем, что ранние исследования проводили путём разрушения мозговых коробок или с помощью слепков из силикона или других материалов, которые не могли проникнуть во все полости мозговой коробки (например, в полость внутреннего уха). Развитие современных неинвазивных методов, таких как компьютерная томография и трёхмерное моделирование, позволяет изучать эти структуры. Также стоит отметить, что, несмотря на подробные описания эндокастов, принадлежавших как базальным представителям клады анкилополллексия (*Ankylopollexia*) (рис. 1), так и более продвинутым гадрозавридам, эволюционные тренды в строении эндокраниальных структур были практически не выявлены.

В данной работе были исследованы мозговые коробки *Amurosaurus riabinini* — гадрозаврида из группы ламбеозаврин и *Kundurosaurus nagorny* — гадрозаврида из группы зауролофин, остатки которых были найдены в верхнемеловых (маастрихт, ~68–66 млн. л.н.) местонахождениях Амурской области в г. Благовещенске и у села Кундур, соответственно. Материал представлен шестью мозговыми коробками *A. riabinini* и двумя *K. nagorny* различной степени сохранности.

Ранее эндокраниальная анатомия *A. riabinini* была изучена с помощью силиконовых слепков эндокраниальной полости (Saveliev et al., 2012; Lauters et al., 2013). Этот метод, однако, не позволяет визуализировать строение внутреннего уха. Эндокраниальная анатомия *K. nagorny* была изучена с помощью компьютерной томографии, однако визуализация черепных нервов и внутреннего уха в ней также не была сделана (Godefroit et al., 2012). В данном исследовании мозговые коробки были изучены методом компьютерной томографии с высоким разрешением. Образцы были отсканированы на томографе SIEMENS SOMATOM Perspective (толщина среза 0,8 мм, сила тока 283 mA, мощность

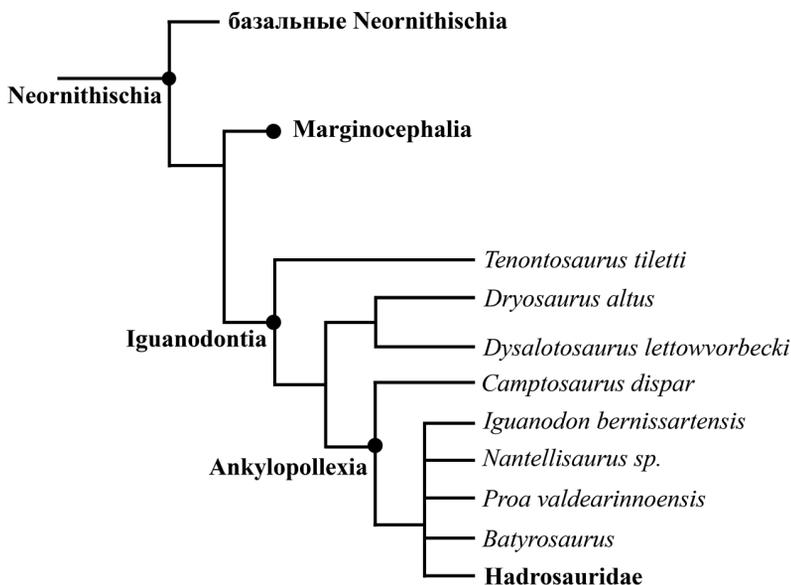


Рис. 1. Положение клад Iguanodontia и Ankylopollexia на филогенетическом дереве неорнитисхий (Neornithischia). На основе исследований Батлера с коллегами (Butler et al., 2008), Бойда (Boyd, 2015) и Мадзия с коллегами (Madzia et al., 2021).

120 kV). Результаты томографии были обработаны в специализированной программе для 3D моделирования — Amira 6.3.0.

Исследованные эндокасты имеют вытянутую форму. Обязательные луковицы у *A. riabinini* относительно крупные, примерно в 2 раза меньше больших полушарий; для *K. nagorny* их полости не сохранились. Обязательные тракты *A. riabinini* короткие и широкие. Большие полушария крупные и отделены от заднего мозга выраженной вогнутостью на дорсальной стороне эндокаста. Угол между полушариями и мозжечком большой (160–165°). Ключок мозжечка (флоккулюс) не выражен. Задний мозг по высоте превосходит полушария, но сильно уже и меньше в объёме. Впервые для обоих видов была сделана реконструкция эндокаста внутреннего уха. Передний полукружный канал имеет округлую форму, задний более овальную. Коэффициент соотношения высоты переднего канала к заднему равен 1,1–1,2 (рис. 2).

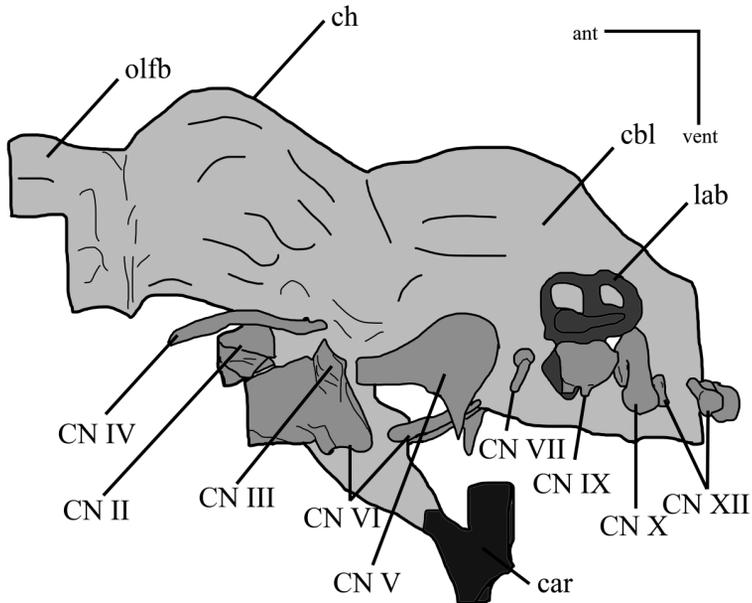


Рис. 2. Рисунок эндокаста эндокраниальной полости, лабиринта внутреннего уха, сонных артерий и черепно-мозговых нервов *Amurosauros riabinini*, по данным, полученным на основе КТ. CN — черепно-мозговые нервы, II–XII — номер нерва, car — внутренняя сонная артерия, ch — большие полушария, cbl — мозжечок, lab — лабиринт внутреннего уха, olfb — обонятельные луковицы.

Согласно нашим данным и предыдущим исследованиям (Hopson, 1979; Evans et al., 2009; Saveliev et al., 2012; Lauters et al., 2013; Cruzado-Caballero et al., 2015), для гадрозавриды характерны следующие особенности нейроанатомии:

1. прямой вытянутый эндокаст черепно-мозговой полости (угол между большими полушариями и мозжечком стремится к 180°);
2. относительно крупные и хорошо выраженные большие полушария;
3. отсутствие клочка мозжечка (флоккулюса);
4. короткие и толстые обонятельные тракты;
5. передний и задний полукружные каналы округлой формы и примерно равной высоты.

Перечисленные признаки мы наблюдаем и на изученных нами эндокастах представителей двух ветвей продвинутых гадрозаврид. Для того чтобы выявить тренды на формирование этого комплекса признаков, мы изучили литературные данные по более примитивным представителям клады *Iguanodontia* (рис. 1) (Lauters et al., 2012; Knoll et al., 2021). Среди этих таксонов прослеживается постепенное и мозаичное приобретение данных нейроанатомических признаков; некоторые из них, как, например, величина угла между полушариями и мозжечком, могут быть менее выражены. Таким образом, мы предполагаем, что формирование характерного «гадрозавридного» эндокаста началось на более ранних этапах эволюции среди базальных анкилополлексий.

Исследование выполнено при поддержке РФФ, грант № 19-14-00020-П.

Литература

- Boyd C.A. 2015. The systematic relationships and biogeographic history of ornithischian dinosaurs // PeerJ. 3. Art.e1523
- Butler R.J., Upchurch P., Norman D.B. 2008. The phylogeny of the ornithischian dinosaurs // Journal of Systematic Palaeontology. Vol. 6. No. 1. P. 1–40.
- Cruzado-Caballero P., Fortuny J., Llacer S., Canudo J. 2015. Paleoneuroanatomy of the European lambeosaurine dinosaur *Arenysaurus ardevol* // PeerJ. 3. Art. e802
- Evans D.C., Ridgely R., Witmer L.M. 2009. Endocranial anatomy of lambeosaurine hadrosaurids (Dinosauria: Ornithischia): a sensorineural perspective on cranial crest function // The Anatomical Record. Vol. 292. P. 1315–1337.
- Godefroit P., Bolotsky Y.L., Lauters P. 2012. A New Saurolophine Dinosaur from the Latest Cretaceous of Far Eastern Russia // PLoS One. 7(5). Art. e36849.
- Godefroit P., Hui S., Yu T., Lauters P. 2008. New hadrosaurid dinosaurs from the uppermost Cretaceous of northeastern China // Acta Palaeontologica Polonica. Vol. 53. No. 1. P. 47–74.
- Hopson J.A. 1979. Paleoneurology // C. Gans, R.G. Northcutt, P. Ulinski (eds.). Biology of the Reptilia. Vol. 9. Neurology A. London – New York. P. 39–146.
- Horner J.R., Weishampel D.B., Forster C.A. 2004. Hadrosauridae // D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmólska (eds.). The Dinosauria. 2nd ed. Berkeley. P. 438–463.

- Knoll F., Lautenschlager S., Kawabe S., Martínez G., Espilez E., Mampel L., Alcalá L. 2021. Palaeoneurology of the Early Cretaceous iguanodont *Proa valdearinnoensis* and its bearing on the parallel developments of cognitive abilities in theropod and ornithopod dinosaurs // Journal of Comparative Neurology. Vol. 529. 10.1002/cne.25224.
- Lauters P., Coudyzer W., Vercauteren M., Godefroit P. 2012. The brain of *Iguanodon* and *Mantellisaurus*: Perspectives on Ornithopod evolution // P. Godefroit (ed.). Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems. Bloomington. P. 213–224.
- Lauters P., Vercauteren M., Bolotsky Y.L., Godefroit P. 2013. Cranial Endocast of the Lambeosaurine Hadrosaurid *Amurosaurus riabinini* from the Amur Region, Russia // PLoS One. 8 (11). Art.e78899.
- Longrich N.R., Suberbiola X.P., Pyron R.A., Jalil N.-E. 2021. The first duckbill dinosaur (Hadrosauridae: Lambeosaurinae) from Africa and the role of oceanic dispersal in dinosaur biogeography // Cretaceous Research. Vol. 120. Art.104678.
- Madzia D., Arbour V.M., Boyd C.A., Farke A.A., Cruzado-Caballero P., Evans D.C. 2021. The phylogenetic nomenclature of ornithischian dinosaurs // PeerJ. 9. Art.e12362.
- Prieto-Márquez A., Wagner J.R. 2013. The ‘Unicorn’ Dinosaur That Wasn’t: A New Reconstruction of the Crest of *Tsintaosaurus* and the Early Evolution of the Lambeosaurine Crest and Rostrum // PLoS One. 8 (11). Art.e82268.
- Saveliev S.V., Alifanov V.R., Bolotsky Y.L. 2012. Brain anatomy of *Amurosaurus riabinini* and some neurobiological peculiarities of duck-billed dinosaurs // Paleontological Journal. Vol. 46. P. 79–91.

**МОРФОЛОГИЯ И МИКРОАНАТОМИЯ
ПОСТКРАНИАЛЬНЫХ ОСТЕОДЕРМ
ПОЗДНЕПЕРМСКИХ ПАРЕЙАЗАВРОВ ВОСТОЧНОЙ
ЕВРОПЫ**

**Е.И. Бояринова^{1,2}, В.В. Колчанов³, В.К. Голубев^{1,2},
П.П. Скучас³**

¹ *Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва,
Россия*

² *Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия*

³ *Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-
Петербург, Россия*

**MORPHOLOGY AND MICROANATOMY OF
POSTCRANIAL OSTEODERMS OF LATE PERMIAN
PAREIASAURS OF EASTERN EUROPE**

**E.I. Boyarinoва^{1,2}, V.V. Kolchanov³, V.K. Golubev^{1,2},
P.P. Skutschas³**

¹ *Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia*

² *Kazan (Volga region) Federal University, Kazan, Russia*

³ *Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia
e-mail: boyarinoва@paleo.ru*

Кожные окостенения, или остеодермы, характерны для представителей многих групп тетрапод, как современных, так и вымерших. Среди амниот остеодермы встречаются у диапсид (крокодиломорфы, динозавры, чешуйчатые, плакодонты, черепахи), парарептилий и млекопитающих. Объекты нашего исследования — парейазавры (Pareiasauria), крупнейшие представители парарептилий. Это были растительноядные животные средних и крупных размеров: до 3 м в длину и весом до 1,4 т (Romano et al., 2021). Парейазавры были широко распространены в среднепозднепермское время в Гондване и Евразии. Наиболее богатые коллекции их остатков собраны в Южной Африке и Восточной Европе (Ивахненко и др., 1997; Lee, 1997; Smith, 2020).

Для парейазавров характерно наличие краниальных остеодерм, которые срастались с покровными костями черепа (Бы-

стров, 1957; Ивахненко, 1987). У большинства парейазавров формировались также посткраниальные остеодермы. У среднепермских форм они покрывали лишь узкую область над позвоночником в виде 2–3 продольных рядов, которые прослеживались в шейном, спинном и крестцовом отделах, иногда в хвостовом (Boyarinova et al., 2019). У позднепермских форм область перекрытия расширилась за счёт увеличения количества рядов, которые захватили область над рёбрами. В ряде случаев посткраниальные остеодермы могли покрывать конечности.

Посткраниальные остеодермы большинства парейазавров представлены так называемым платформенным типом (Boyarinova et al., 2022). Это массивные уплощённые дорсо-вентрально образования, преимущественно округлой или овальной формы при виде сверху (рис. 1, А–С). Они могли находиться на теле животного по отдельности, не соприкасаясь друг с другом, или срастаться между собой, формируя блоки из 2–4 остеодерм (восточноевропейские *Deltavjatia* и *Scutosaurus*) или из более чем десятка остеодерм (южноафриканский *Pareiasaurus serridens*). У *Scutosaurus* известны также остеодермы ещё двух типов: конического и сферического.

В строении платформенной остеодермы выделяются две главные структуры: платформа (*basis osteodermae*) и дорсальное возвышение (*tuber osteodermae*) (рис. 1А). Периферическая часть платформы окружает дорсальное возвышение в виде каймы (*limbus basis osteodermae*) (рис. 1А). По форме дорсальное возвышение может быть куполовидным, пирамидальным или кратерным.

Дорсальная поверхность остеодермы часто покрыта ямками разной формы и разного размера. Можно выделить несколько типов ямок по месту их расположения (рис. 1, В и С). Крупное углубление — апикальная ямка (*fossa apicalis*) — находится на верхней части дорсального возвышения. Вокруг дорсального возвышения обычно располагаются 4–5 опоясывающих ямок (*fossae circumcinctae*), которые по размеру часто не уступают апикальной ямке. Как правило, опоясывающие ямки — это замкнутые углубления округлой или овальной формы. Также встречаются краевые опоясывающие ямки (*fossae circumcinctae marginales*), которые представляют собой радиально-вытянутые углубления, лишённые периферической стенки и открытые со стороны края остеодермы. В некоторых случаях край остеодермы образует здесь вырезку. Особого внимания заслуживает задняя ямка (*fossa posterior*), которая расположена в нижней части задней сто-

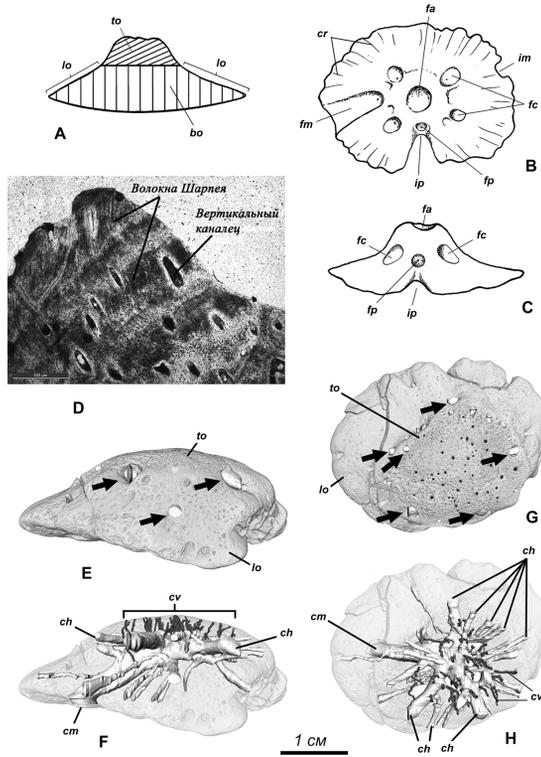


Рис. 1. Остеодермы парейзавров. А–С — схема строения платформенной остеодермы парейзавра: А — поперечный разрез, В — вид сверху, С — вид сзади. D — гистологический срез посткраниальной остеодермы *Scutosaurus itilensis*: детали строения внешнего кортекса, характеризующегося наличием вертикальных каналцев и большого количества волокон Шарпеля; экз. ПИН № 3919/54; верхняя пермь, вятский ярус; местонахождение Ключевой Овраг, Татарстан. E–H — 3D-реконструкция внутренних полостей посткраниальной остеодермы *Proelginia permiana*; экз. ПИН № 156/325; пермья, северодвинский ярус; местонахождение Сёмин Овраг-1, Татарстан: E, F — вид сбоку, G, H — вид сверху. Обозначения: bo — *basis osteodermiae*, ch — горизонтальные каналы, cm — крупный вертикальный канал, cr — *crista radialis*, cv — тонкие вертикальные каналцы, fa — *fossa apicalis*, fc — *fossa circumcinctae*, fm — *fossa circumcinctae marginalis*, fp — *fossa posterior*, im — *incisura marginalis*, ip — *incisura marginalis posterior*, lo — *limbus basis osteodermiae*, to — *tuber osteodermiae*.

роны дорсального возвышения. Её наличие позволяет опознать заднюю (каудальную) часть остеодермы. На дне ямок всех типов присутствуют одно или несколько мелких отверстий.

На дорсальной поверхности остеодермы, как на кайме, так и на дорсальном возвышении, могут присутствовать относительно крупные извилистые различно ориентированные желобки. Они, как правило, связаны с отверстиями на поверхности остеодермы, являясь их продолжением. Вентральная сторона остеодермы ровная, гладкая, пронизана 1–3 крупными и множеством мелких отверстий, от которых вглубь остеодермы следуют каналы. От отверстий на вентральной поверхности остеодермы по направлению к её краю могут следовать неглубокие, постепенно выполаживающиеся желобки.

Для выяснения внутреннего строения (на микроанатомическом и гистологическом уровнях) посткраниальных остеодерм были подготовлены тонкие срезы посткраниальных остеодерм *Scutosaurus itilensis* из местонахождения Ключевой Овраг (Республика Татарстан) и проведено компьютерное томографирование с помощью сканирующего нанотомографа «Neoscan 80» (ПИН РАН) нескольких десятков платформенных и конических остеодерм разных видов парейазавров из 15 местонахождений с территории Европейской России.

Данные компьютерной томографии и 3D-реконструкции полостей показали, что все изученные остеодермы характеризуются трёхслойной структурой и наличием обширной и разветвлённой сети каналов (рис. 1, Е–Н). По всей видимости, подобное строение характерно для всех парейазавров, а не только для восточноевропейских представителей. По крайней мере, оно отмечено для южноамериканского *Provelosaurus americanus* (Farias et al., 2019) и южноафриканских *Bradysaurus*, *Pareiasaurus* и *Anthodon* (Scheyer, Sander, 2009). Диаметр внутренних каналов у изученных нами остеодерм варьирует от 0,12 до 3,5 мм. В большинстве случаев один или несколько наиболее крупных каналов от вентральной поверхности следуют вертикально или под небольшим углом в дорсальном направлении через нижнюю часть платформы, а затем разветвляются на несколько каналов, расположенных горизонтально и соединённых анастомозами (рис. 1, G и H). Горизонтальные каналы выходят на дорсальную поверхность остеодермы на уровне основания дорсального возвышения (рис. 1, Е–Н). Верхняя часть дорсального возвышения пронизана многочисленными вертикально ориентированными узкими каналцами

(рис. 1, G и H), которые отходят от горизонтальных каналов и дорсально открываются на поверхность остеодермы.

На гистологическом уровне посткраниальные остеодермы характеризуются присутствием большого количества волокон Шарпея во внешнем слое (внешнем кортексе) (рис. 1D). Опясывающие ямки формировались за счёт локальной резорбции внешнего слоя (внешнего кортекса). Внутренний слой (внутренний кортекс) более компактный по сравнению с внешним и несёт многочисленные ростовые метки.

Результаты проведённых исследований посткраниальных остеодерм восточно-европейских парейазавров позволяют сделать следующие предварительные заключения. По аналогии с остеодермами современных амниот, сеть каналов внутри посткраниальных остеодерм парейазавров служила для прохождения кровеносных сосудов. Посткраниальные остеодермы парейазавров имеют высокую степень васкуляризации и характеризуются наличием обширной и разветвлённой сети васкулярных каналов. Наиболее крупные сосуды входили в остеодерму с вентральной стороны. Выше они разделялись на более тонкие горизонтально ориентированные сосуды. Тонкие и вертикально ориентированные каналы в дорсальном возвышении служили для прохождения мелких кровеносных сосудов, которые могли снабжать кровью росший над дорсальным возвышением роговой чехол. О возможности существования такого чехла ранее писал М.Ф. Ивахненко (1983), однако в своих заключениях он опирался на внешние морфологические признаки, такие как продольные желобки на поверхности дорсального возвышения. На наличие рогового чехла косвенно указывают многочисленные волокна Шарпея во внешнем слое остеодермы. Желобки и бороздки на дорсальной и вентральной поверхностях остеодермы также представляют собой следы прохождения кровеносных сосудов. Обширная сеть васкулярных каналов внутри остеодермы и многочисленные отпечатки кровеносных сосудов на вентральной и дорсальной поверхностях свидетельствуют о том, что при жизни животного остеодермы были полностью погружены в кожу. По аналогии с современными крокодилами (Clarac et al., 2018) можно предположить, что скульптурированные крупными ямками остеодермы парейазавров, содержащие обширную сосудистую сеть, могли участвовать в терморегуляции.

Отдельный интерес представляют ямки на дорсальной поверхности посткраниальных остеодерм. О.А. Лебедев и

М.Ф. Ивахненко считают их отпечатками крупных желёз, рассеянных в толстой мягкой коже парейазавров, а связанные с ними желобки и вырезки — следами выводных протоков, аналогичных тем, которые встречаются у некоторых современных жаб (Лебедев, 1980; Ивахненко, 1983, 1987). Данной гипотезе противоречит присутствие многочисленных волокон Шарпея (что указывает на наличие плотных покровов/рогового чехла, перекрывающего остеодерму) и механизм формирования опоясывающих ямок за счёт локальной резорбции внешнего кортекса (в случае обрастания кожных желёз кортексом резорбции не происходит).

Литература

- Быстров А.П.* 1957. Череп парейазавра // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 68. С. 1–18.
- Ивахненко М.Ф.* 1983. Пермские парарептилии СССР. Дис. ... докт. биол. наук. М. 281+225 с.
- Ивахненко М.Ф.* 1987. Пермские парарептилии СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 223. С. 1–159.
- 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 // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268. С. 1–216.
- Лебедев О.А.* 1980. К вопросу об остеодермальных образованиях у парейазавров // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. Т. 55. Вып. 4. С. 138.
- Boyarinova E.I., Bulanov V.V., Golubev V.K.* 2019. Significance of osteoderms for systematics of the late Permian pareiasaurs of Eastern Europe // Kölner Forum Geol. Paläontol. Vol. 23. P. 54–55.
- Boyarinova E.I., Golubev V.K., Kogan I., Van den Brandt M.J.* 2022. Postcranial osteoderm morphology of Permian pareiasaurs (Parareptilia) // PalaeoVertebrata, Special Volume. 1-2022: P. 22.
- Clarac F., De Buffrénil V., Cubo J., Quilhac A.* 2018. Vascularization in ornamented osteoderms: physiological implications in ectothermy and amphibious lifestyle in the crocodylomorphs? // Anatomical Record. Vol. 301. P. 175–183.
- Farias B.D.M., Schultz C.L., Soares M.B.* 2019. Bones microstructure of the pareiasaur *Provelosaurus americanus* from the middle Permian of southern Brazil // Historical Biology. Vol. 33. No. 3. P. 328–339.
- Lee M.S.Y.* 1997. A taxonomic revision of pareiasaurian reptiles: implications for Permian terrestrial palaeoecology // Modern Geology. Vol. 21. P. 231–298.

- Romano M., Manucci F., Rubidge B.S., Van den Brandt M.J.* 2021. Volumetric body mass estimate and *in vivo* reconstruction of the Russian pareiasaur *Scutosaurus karpinskii* // *Front. Ecol. Evol.* Vol. 9. No. 692035. P. 1–10.
- Scheyer T.M., Sander P.M.* 2009. Bone microstructures and mode of skeletogenesis in osteoderms of three pareiasaur taxa from the Permian of South Africa // *J. Evol. Biol.* Vol. 22. P. 1153–1162.
- Smith R. (ed.)*. 2020. Tetrapod biozonation of the Karoo Supergroup // *S. Afr. J. Geol.* Vol. 123. No. 2. P. 129–262.

ОТКЛОНЕНИЯ В ЛИЧИНОЧНЫХ АДАПТАЦИЯХ АМФИБИЙ И ИХ ВОЗМОЖНОЕ ЭВОЛЮЦИОННОЕ И БИОИНДИКАЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

В.Л.Вершинин^{1,2}, С.Д. Вершинина¹, Л.Я. Боркин³

¹ *Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия*

² *Уральский федеральный университет имени первого президента России Б.Н. Ельцина, Екатеринбург, Россия*

³ *Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия*

DEVIATIONS IN LARVAL ADAPTATIONS OF AMPHIBIANS AND THEIR POSSIBLE EVOLUTIONARY AND BIOINDICATION SIGNIFICANCE

V.L. Vershinin^{1,2}, S.D. Vershinina¹, L.J. Borkin³

¹ *Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia*

² *Ural Federal University named after the first President of Russia B.N. Yeltsin, Yekaterinburg, Russia*

³ *Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia*

e-mail: vol_de_mar@list.ru

К настоящему времени известно не менее 22 вариантов морфологических отклонений у личинок земноводных (Вершинин, 2015; Henle et al., 2017). Различия в спектрах девиантных форм хвостатых и бесхвостых амфибий связаны с различием в организации процессов онтогенеза и регуляции метаморфоза у хвостатых (Смирнов, 2006) и бесхвостых — эволютивным и некробиотическим метаморфозом у Urodela и Anura, соответственно. Различия существуют также внутри таксономических групп более низкого ранга и близких видов. По нашим данным, спектры личиночных аномалий настоящих лягушек (сем. Ranidae) и жаб (сем. Bufonidae), совпадая по 5 вариантам из 11, перекрываются по индексу Мориситы (Hurlbert, 1978) на 19,2 %.

Проанализированы спектр, частота и доля аномалий личиночных адаптаций — «ценогенезов» (Haeckel, 1866) амфибий в градиен-

те урбанизации. На примере широкоареального эвритопного вида — остромордой лягушки *Rana arvalis* — установлено, что 5 из 11 выявленных вариантов связаны с деформациями осевого скелета (размер, форма). Кроме того, отмечены аномалии оперкулярной камеры, отеки, пигментные отклонения, а также латеральная асинхрония развития. Семь вариантов, не являющихся девиациями на период личиночного развития, переходят в категорию атавизмов при ретардации и выходе личиночных признаков по завершении метаморфоза в дефинитивный фенотип. Отдельную группу составляют сублетальные признаки, такие как мандибулярная гипоплазмия, артрогрифоз и ряд других, формирующиеся на завершающих этапах метаморфоза и несовместимые с нормальной жизнедеятельностью их носителей.

Суммарные данные за 2020–2022 гг. для популяций *R. arvalis* показали, что в урбанистическом градиенте, подтверждённом гидрохимическими анализами, встречаемость (11,02–54,2 %) и разнообразие спектра (от 4 до 7 вариантов) личиночных девиаций значимо выше на урбанизированной территории, в сравнении с контролем ($p = 0,0001–0,001$; $\Pi^2 = 10,42–20,98$).

Таким образом, степень антропогенной трансформации местообитаний оказывает влияние на спектр и частоту личиночных аномалий, отражающих уровень эквифинальности онтогенеза. Полученные результаты расширяют представления о роли ценогенетической изменчивости в формировании потенциала эволюционных инноваций исследуемых таксонов.

Литература

- Вершинин В.Л. 2015. Основы методологии и методы исследования аномалий и патологий амфибий. Учебное пособие. Екатеринбург. Изд-во Урал. ун-та. 80 с.
- Смирнов С.В. 2006. Метаморфоз хвостатых амфибий: особенности, механизмы регуляции и эволюция // Журн. общ. биол. Т. 67. Вып. 5. С. 323–334.
- Haeckel E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen: allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie. Berlin. 574 S.
- Henle K., Dubois A., Vershinin V. 2017. Commented glossary, terminology, and synonymies of anomalies in natural populations of amphibians // Mertensiella. Vol. 25. P. 9–48.
- Hurlbert S.H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives // Ecology. Vol. 59. No. 1. P. 67–77.

НЕЙРОАНАТОМИЯ НЕОХОРИСТОДЕР (DIAPSIDA, CHORISTODERA)

**Д.Д. Витенко^{1,2}, И.Т. Кузьмин^{1,2}, А.Г. Сенников³,
В.А. Гомболевский⁴, П.П. Скучас^{1,2}**

¹ *Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*

² *Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия*

³ *Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия*

⁴ *Институт искусственного интеллекта, Москва, Россия*

NEUROANATOMY OF NEOCHORISTODERES (DIAPSIDA, CHORISTODERA)

**D.D. Vitenko^{1,2}, I.T. Kuzmin^{1,2}, A.G. Sennikov³,
V.A. Gombolevskiy⁴, P. P. Skutschas^{1,2}**

¹ *Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia*

² *Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia*

³ *Borisyak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

⁴ *Artificial Intelligence Research Institute, Moscow, Russia
e-mail: mvitenko98@gmail.com*

Реконструкция и изучение мягких тканей (кровеносные сосуды, черепные нервы, мозг, внутреннее ухо) ископаемых рептилий — одно из передовых современных направлений в палеонтологии. Исследование особенностей нейроанатомии возможно благодаря созданию эндокастов (слепков) внутренних черепных полостей. Это направление активно развивается и приобретает популярность благодаря внедрению современных методов компьютерной томографии (КТ) и трёхмерного моделирования. Данные методы позволяют визуализировать и изучать детальные реконструкции эндокастов без вреда для самого образца, что ранее было практически невозможно. Изучение анатомии мягких тканей черепа позволяет получить новейшие данные о биологии ископаемых животных (Witmer et al., 2008). Проведение таких исследований актуально для таких малоизученных ископаемых групп, как хористодеры.

Хористодеры (Choristodera) — группа ископаемых диапсидных рептилий, остатки которых находят в отложениях возрастом от средней юры (бат) до миоцена (Matsumoto et al., 2019). Этим рептилий изучают уже более 140 лет, но многие аспекты их морфологии и биологии остаются неизвестными (Matsumoto et al., 2019). Так, нейроанатомия головы изучена лишь для единственного таксона — неохористодеры *Champsosaurus lindoei* (верхний мел Канады; Dudgeon et al., 2020). Неохористодеры являются эволюционно продвинутой кладой внутри хористодер. Они были крупными крокодилоподобными рептилиями, достигавшими 3 метров в длину, с вытянутыми челюстями.

С помощью компьютерной томографии и трёхмерного моделирования мы изучили череп другой неохористодеры — *Tchoiria namsarai*. Останки этой рептилии были описаны палеонтологом М.Б. Ефимовым из раннемелового местонахождения Хурэн-Дух (Монголия) в 1975 г. (Ефимов, 1975). Многие аспекты морфологии черепа этой хористодеры не были детально описаны и в дальнейших исследованиях (Ефимов, 1988), а нейроанатомия оставалась неизученной. Сравнение данных по нейроанатомии *T. namsarai* с *C. lindoei* позволит выявить морфологические и биологические особенности для неохористодер.

Данные КТ *T. namsarai* были получены с помощью медицинского томографа Philips iCT (899 среза с разрешением 1024×1024 , толщина среза 0,7 мм, сила тока 66 мА, мощность 140 кВт); данные КТ *C. lindoei* получены в техасском центре КТ (4579 среза с разрешением 2028×2028 , сила тока 0,3 мА, мощность 200 кВт). Все данные КТ обрабатывали вручную в специальной программе Amira 6.3.0 (FEI-VSG Company).

В результате работы по 3D реконструкции черепа *T. namsarai* на основании данных КТ удалось визуализировать все кости черепа изучаемого образца, а также реконструировать и изучить эндокасты мозга, V–XII черепных нервов и внутреннего уха. Кроме этого, были реконструированы возможные пути прохождения крупных артерий (внутренние сонные, нёбные, церебральные, стремечковые артерии) и вен (боковая и дорсальная вены головы), а также нейроваскулярные системы верхней и нижней челюсти для *T. namsarai*. При работе с предоставленной томограммой черепа *C. lindoei* для него были реконструированы нейроваскулярные системы верхней челюсти.

Передняя часть мозговой коробки *T. namsarai* и *C. lindoei* не окостенела или не сохранилась, поэтому невозможно реконструировать часть эндокаста черепно-мозговой полости, соот-

ветствующую переднему мозгу. Однако удалось реконструировать заднюю часть эндокаста мозга, соответствующую продолговатому мозгу и задней части среднего мозга. Также удалось изучить пути прохождения V–XII черепных нервов. Было установлено, что языкоглоточный нерв (IX) проходил в отдельном канале от блуждающего и добавочного нервов (X–XI). Данное преобразование, вероятно, связано с разрастанием заднеушной кости и консолидацией затылка у *T. namsarai* и *C. lindoei*.

Кроме того, у *T. namsarai* и *C. lindoei* присутствует ряд других эволюционно-продвинутых преобразований, делающих их череп акинетичным: вторичное костное нёбо; шовное базиптиригоидное сочленение; неподвижная квадратная кость, зафиксированная шовными контактами с окружающими костями; шовные контакты переднеушных костей с крыловидными костями. Эти преобразования черепа влияют на пути прохождения сосудов: крупные артерии и вены головы оказываются разделены костными стенками. Боковые вены головы, вероятно, проходили в каналах, образованных за счёт контактов переднеушной, крыловидной и основной клиновидной костей. Внутренние сонные артерии не были окружены костями на большей части своего пути и находились латерально по отношению к парасфеноиду. Сходное разделение крупных сосудов можно наблюдать и у некоторых современных групп рептилий с акинетичным черепом, например, у черепах (Werneburg, Maier, 2019).

Морфология внутреннего уха *T. namsarai* в целом сходна с таковой *C. lindoei* (Dudgeon et al., 2020). Для обеих этих неохористодер характерен относительно низкий передний полукружный канал, равный по высоте заднему. Существуют исследования, в которых показана корреляция между относительными размерами полукружных каналов и образом жизни тетрапод (Georgi, 2009; Schwab et al., 2020; Bronzati et al., 2021). У тетрапод, которые активно передвигаются по суше или освоили полёт, передний полукружный канал выше заднего. У полуводных и водных амниот передний полукружный канал относительно низкий. У *T. namsarai* и *C. lindoei* передний канал также сравнительно низкий, что согласуется с гипотезой о водном образе жизни этих неохористодер.

В ходе исследования было выявлено, что кости челюстей *T. namsarai* и *C. lindoei* имеют сложную внутреннюю нейроваскулярную сеть. У амниот периферические кровеносные сосуды в челюстях обычно идут параллельно с ветвями тройничного нерва (Romer, 1956; Porter, Witmer, 2015). Исходя из этого, мож-

но предположить, что эта сложная нейроваскулярная сеть неохористодер образована терминальными разветвлениями верхнечелюстной, носовой и нёбной артерий (*arteria maxillaris*, *a. nasalis* и *a. palatina*) вместе с окончаниями верхнечелюстной ветви тройничного нерва (*ramus maxillaris nervus trigeminus*) в верхней челюсти и терминальными разветвлениями нижнечелюстной артерии (*arteria mandibularis*) и нижнечелюстной ветви тройничного нерва (*ramus mandibularis nervus trigeminus*) в нижней челюсти. Сеть в обеих костях имеет сходное строение: она представлена крупным общим каналом с множеством ответвлений, которые открываются в виде многочисленных отверстий или желобков на латеральной поверхности кости. Аналогично образована нейроваскулярная сеть в верхнечелюстной и предчелюстной костях у *S. lindoei*. Функциональное значение нейроваскулярной сети в челюстях рептилий было исследовано у современных крокодилов. У них эта структура связана с многочисленными дермальными механорецепторами, которые позволяют улавливать слабые колебания воды и успешнее охотиться в мутной среде, а также увеличивают чувствительность челюстей (Leitch, Catania, 2012). Сложно организованная сеть внутренних каналов в передней части морды неохористодер свидетельствует о повышенной иннервации и чувствительности данной зоны. Вероятно, у неохористодер (как и у крокодилов) данная сеть обеспечивала более эффективный поиск пищи и облегчала её добывание в условиях плохой видимости.

Эволюция неохористодер — крупных полуводных хищников — связана с нарастанием акинетичности в их черепе. Связанные с ней преобразования влияли на анатомию мягких тканей, в частности, на пути прохождения кровеносных сосудов и черепных нервов. Кроме этого, мягкие ткани демонстрируют ряд преобразований, связанных с водным образом жизни этих рептилий: низкий передний полукружный канал внутреннего уха и развитая нейроваскулярная сеть в челюстях.

Исследование выполнено при поддержке РНФ, грант № 19-14-00020-П.

Литература

- Ефимов М.Б.* 1975. Хампсозаврид из нижнего мела Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. № 2. С. 84–93.
- Ефимов М.Б.* 1988. Ископаемые крокодилы и хампсозавры Монголии и СССР // Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. 108 с.

- Bronzati M., Benson R., Evers S.W., Ezcurra M.D., Cabreira S.F., Choiniere J., Dollman K.N., Paulina-Carabajal A., Radermacher V.J., Roberto-da-Silva L., Sobral G., Stocker M.R., Witmer L.M., Langer M.C., Nesbitt S.J. 2021. Deep evolutionary diversification of semicircular canals in archosaurs // *Current Biology*. Vol. 31. No. 12. P. 1–32.
- Dudgeon T., Maddin H.C., Evans D.C., Mallon J.C. 2020. The internal cranial anatomy of *Champsosaurus* (Choristodera: Champsosauridae): Implications for neurosensory function // *Sci. Rep.* Vol. 10. P. 1–20.
- Georgi J.A. 2008. Semicircular canal morphology as evidence of locomotor environment in amniotes. PhD Thesis. Stony Brook University. 34 p.
- Leitch D., Catania K. 2012. Structure, innervation and response properties of integumentary sensory organs in crocodylians // *J. Exp. Biol.* Vol. 23. No. 215. P. 4217–4230.
- Matsumoto R., Dong L., Wang Y., Evans S. 2019. The first record of a nearly complete choristodere (Reptilia: Diapsida) from the Upper Jurassic of Hebei Province, People's Republic of China // *J. Syst. Palaeontol.* Vol. 17. No. 12. P. 1031–1048.
- Porter W., Witmer L. 2015. Vascular patterns in iguanas and other squamates: blood vessels and sites of thermal exchange // *PLoS One*. 10. P. 1–50.
- Romer A.S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. Chicago: The University of Chicago Press. 450 p.
- Simões T.R., Caldwell M.W., Talanda M., Bernardi M., Palci A., Vernygora O., Bernardini F., Mancini L., Nydam R.L. 2018. The origin of squamates revealed by a Middle Triassic lizard from the Italian Alps // *Nature*. Vol. 557. No. 7707. P. 706–709.
- Werneburg I., Maier M. 2019. Diverging development of akinetic skulls in cryptodire and pleurodire turtles: an ontogenetic and phylogenetic study // *Ver. Zool.* Vol. 69. No. 2. P. 113–143.
- Witmer L.M., Ridgely R.C., Dufeu D.L., Semones M.C. 2008. Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and nonavian dinosaurs // *Anat. imaging: towards a new morphology*. P. 34.

**КОМПЬЮТЕРНАЯ МИКРОТОМОГРАФИЯ
В СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ ЗЕМЛЕРОЕК
(MAMMALIA, SORICIDAE)**

Л.Л. Войта

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

**COMPUTED MICRO-TOMOGRAPHY FOR
SYSTEMATICS AND PHYLOGENY OF SHREWS
(MAMMALIA, SORICIDAE)**

L.L. Voyta

*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia
e-mail: leonid.voyta@zin.ru*

Компьютерная микротомография — мощный инструмент для решения широкого круга задач по детальному описанию внешней и внутренней морфологии объектов, а также для поиска новых морфологических признаков. С расширением доступности микротомографии и автоматизации процессов подготовки первичных данных открылись новые горизонты морфологического анализа.

Современные подходы интактного анализа строения морфологических структур живых и неживых объектов используют компьютерную томографию на основе разных типов излучения. В настоящее время в зарубежных естественнонаучных музеях и отечественных институтах получили распространение «настольные» компьютерные микротомографы, использующие рентгеновское излучение. Использование микротомографов позволяет получать серию теневых изображений, представляющих собой рентгеновские снимки секторов вращающегося с определённым шагом трёхмерного объекта. Далее с помощью специализированного пакета прикладных программ, поставляемого с томографом, теневые изображения преобразуются в серию двумерных изображений (срезов), обычно вдоль длинной оси объекта, что формирует «пачку» (stack) изображений, пригодную для непосредственной обработки и получения трёхмерных моделей внешней поверхности всего объекта или реконструкции (вычленения) части объекта, т.е. получения трёхмерной модели интересующей структуры внутри объекта. Современные микротомогра-

фы позволяют получать изображения высокого пространственного разрешения от единиц микрон до нескольких десятков микрон, что выражается в размере пикселя на двумерном срезе (оси x и y) и величине шага между срезами в пачке (ось z). Таким образом мы получаем пространственное разрешение, выражаемое в размере «вокселя» (трёхмерный пиксель). Величина вокселя с длиной грани от 2 до 10–14 микрон позволяет получать качественные детальные модели самых мелких структур зубов даже таких миниатюрных млекопитающих, как, например, крошечная многозубка *Suncus etruscus* (Soricidae: Crocidurinae), с весом тела не более 1,5–1,7 г.

В последние два десятилетия с широким внедрением молекулярно-генетических и геномных технологий крайне обострился «хронический» кризис зоологической систематики, связанный с поиском морфологических признаков для задач диагностики, классификации и реконструкции филогении на основе морфологии, что остаётся актуальным для палеонтологии. С другой стороны, требуется морфологическое и морфогенетическое обоснование для всё чаще встречающихся примеров быстрых морфологических преобразований, когда известное время дивергенции, определяемое с использованием молекулярно-генетических и/или палеонтологических данных (Cornette et al., 2015; Rofes et al., 2018; Voyta et al., 2021b), ограничивается концом позднего плейстоцена и голоценом. Названные проблемы в полной мере стоят при изучении рецентной и ископаемых фаун землероек (Mammalia, Soricidae).

Современные землеройки (Mammalia, Soricidae), в составе трёх подсемейств Soricinae, Crocidurinae и Myosoricinae, представляют одну из процветающих и разнообразных групп мелких млекопитающих, распространённых практически повсеместно, за исключением Австралии и Антарктиды, и освоивших большинство местообитаний от пустынь до высокогорий. Общее видовое разнообразие современных землероек составляет около 450 видов (Burgin, He, 2018) и увеличивается ежегодно за счёт описания новых видов в основном из тропических областей. Разнообразие ископаемых групп землероек, которые в современной системе формируют ещё 5 подсемейств — Soricolestinae, Heterosoricinae, Allosoricinae, Limnoecinae и Crocidosoricinae (Lopatin, 2006), трудно оценить, однако по данным Жебик-Ковальской (Rzebik-Kowalska, 1998), ископаемая фауна Европы включала около 190 видов. Это позволяет предполагать, что общее видовое разнообразие современной и ис-

копаемых фаун превышает 1000 видов, значительная часть которых, видимо, ещё не описана. При таком разнообразии остро стоит проблема морфологической диагностики не только видов, что усугубляется явлением криптического таксономического разнообразия (Chen et al., 2020), но и родов (Voita et al., 2021a). Это в свою очередь усложняет задачу поиска предковых линий современных подсемейств землероек (Voita, 2021).

С 2016 г. в лаборатории териологии ЗИН РАН ведётся плановая работа по внедрению методов компьютерной микротомографии и связанных с ней технологий анализа морфологических данных для задач систематики и реконструкции филогении землероек. В работе используется оборудование Ресурсного центра «Рентгенодифракционные методы исследования» Научного парка СПбГУ (г. Санкт-Петербург; <https://researchpark.spbu.ru/equipment-xrd-rus/3003-xrd-skyssan1172-rus>) и Центра коллективного пользования «Таксон» ЗИН РАН (г. Санкт-Петербург; <https://www.ckp-rf.ru/ckp/3038>; <https://www.zin.ru/ckp/equipment.html>).

Поиск новых морфологических признаков с использованием микротомографии. Подавляющее большинство ископаемых млекопитающих известно по зубам. Трибосфенические зубы насекомыхных, в том числе землероек, имеют сложное строение, и в диагнозах таксонов всегда используются признаки строения коронки и редко — корней зубов. Соответственно, с использованием томографии в первую очередь были исследованы структуры зубов рецентных и ископаемых землероек, не доступные для анализа обычными способами, а именно, структуры эндодонта (дентин + пульпа) и поверхность эмаль-дентиновой границы (enamel-dentine junction, EDJ). В результате исследования эндодонта в разных группах Soricinae, Crocidurinae и Crocidosoricinae был открыт новый подход к анализу внутренних структур зубов землероек и их описанию (рис. 1), а также новый источник одонтологических признаков (Voita et al., 2020), значительно расширяющих знаковую часть матриц, которая используется для кладистического анализа при реконструкции филогении на основе морфологических признаков (Voita et al., 2021a). Как выяснилось, форма пульпарных полостей, обводных и корневых каналов зубов землероек позволяет в сравнительном аспекте оценивать сложные морфогенетические процессы, лежащие в основе формирования конечных признаков коронки зуба, т.н. «эмалевой поверхности» (outer enamel surface, OES) и, нередко, числа корней. При этом сравнительные исследования включают анализ данных от вну-

трииндивидуального уровня (сравнение параметров разных зубов в зубном ряду, например, M1/M2) до сравнения параметров между формами с разной степенью димелии (процесс редукции M3/m3 по А.В. Лопатину), например: *Anourosorex squamipes* (есть M3/m3) и *Kordosia topali* (полная утрата M3/m3) (Soricinae: Anourosoricini). Именно с учётом того, что у землероек проявляется избирательность зарастания пульпарных полостей и каналов, связанная с вероятным наличием «поверхностной чувствительности» зубов (occlusal sensitivity; см. Voyta et al., 2020), а также с учётом различий в генезисе пульпы, дентина (мезодерма) и эмали (эктодерма), был сформулирован ещё один оригинальный подход сравнительного описания изменчивости в проявлении и топологии элементов коронки зубов землероек с использованием данных OES, EDJ (рис. 1: A1, A2) и поверхности пульпарного эндокаста (pulp endocast surface, PES; см. Voyta et al., 2021b). Использование PES, так же, как и EDJ, возможно только при использовании микротомографии и с последующей отдельной реконструкцией поверхности дентина и поверхности эндокаста пульпы зуба (рис. 1: A3). Оба подхода в перспективе должны привести к изменению и дополнению в номенклатуре зубных элементов коронок зубов землероек.

Применение современных технологий морфологического анализа с использованием данных микротомографии. Тестирование новых подходов потребовало расширения числа таксонов и включения данных по возрастной и географической изменчивости. Всё это дало возможность детально проанализировать ряд важных признаков, например, число промежуточных зубов (antemolars), которые традиционно используются в родовых диагнозах землероек. В качестве примера были выбраны таксоны Crocidurinae, в которых встречается разнообразие верхних промежуточных зубов от 4 (*Suncus*) до 2 (*Diplomesodon*). Положение *Diplomesodon* внутри азиатской клады *Crocidura* по молекулярно-генетическим данным (Dubey et al., 2008) указывает на геологически недавние изменения зубной формулы *Diplomesodon*, что закрепилось в морфологии, но не нашло отражение в структуре анализируемых ядерных и митохондриальных генов. С другой стороны, у широко распространённого вида *Suncus murinus*, в диагнозе которого указываются 4 верхних промежуточных зуба, в ряде популяций (например, японские острова) высока доля животных без A4 (до 27 %), а также с асимметричной утратой A4 в левом или правом зубном ряду (ещё 18 %). В целом количество

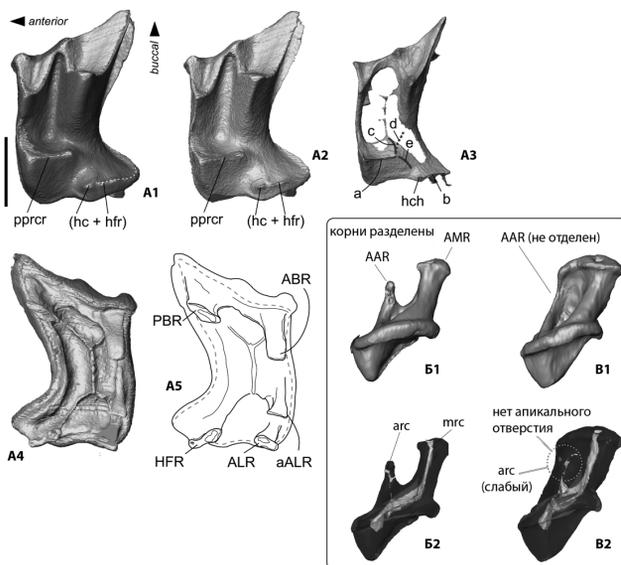


Рис. 1. Трёхмерные модели верхних зубов Crocidurinae: **A** — *Crocidura lasiura* (см. Voyta et al., 2021 a), **Б** — *C. obscurior* и **В** — *C. phanluongi* (см. Voyta et al., 2021 b). **A1** — трёхмерная модель 1-го верхнего моляра (M1) в окклюзиальной проекции; **A2** — модель EDJ того же зуба; **A3** — модель PES того же зуба; **A4** — модель M1 в апикальной проекции; **A5** — прорисовка модели в апикальной проекции; **Б1, В1** — модели 3-го верхнего промежуточного зуба (A3) в лингвальной проекции; **Б2, В2** — комбинированные модели внешней поверхности A3 (полупрозрачный вид) и модели PES внутри.

Сокращения: а — гребень пульпы, соответствующий pprcr; AAR — передний корень антемоляра; aALR — дополнительный ALR; ABR — переднебуккальный корень; ALR — переднелингвальный корень; AMR — основной корень антемоляра; arc — передний корневой канал; b — гребень пульпы, соответствующий hfr; c — первичное соединение между pprcr и основанием паракона; d — гребень пульпы первичного соединения между pprcr и основанием метакона («пульпарное сонование» металофа); e — гребень пульпы первичного соединения между pprcr и основанием гипокона; hc — гипокон; hch — пульпарная полость (pog) гипокона; hfr — гребень полки гипокона; HFR — корень полки гипокона; mrc — основной корневой канал; PBR — заднебуккальный корень; pprcr — постпротокрита. Масштабная линейка на рис. А соответствует 1 мм; Б, В — без масштаба.

животных с нарушениями в формировании и прорезывании А4 может достигать 45 %. С учётом разных вариантов было высказано предположение, что число промежуточных зубов коррелировано с длиной роstralного отдела черепа. Для проверки этой гипотезы был проведён анализ морфологии корневой части верхних промежуточных зубов на широком материале по Crocidurinae с тем, чтобы выяснить различия между группами с разной зубной формулой по структурам эндодонта и внешней морфологии корней. Оценка степени варьирования пропорций роstralной части черепа проводилась с использованием трёхмерных моделей черепов и методов геометрической морфометрии на основе трёхмерных меток. На первом этапе было выяснено, что в пределах трёх родов с числом промежуточных зубов 4 (*Suncus* и *Sylvisorex*) и 3 (*Crocidura*) есть виды, где А3 устойчиво двукорневой (рис. 1: Б). С использованием разных вариантов обособления переднего дополнительного корня были построены ряды изменений от однокорневого к двукорневому А3, через серию трансформаций, реконструируемых по взаимному положению корневых каналов и их проходимости (рис. 1: Б cf. В). На втором этапе исследования было проанализировано изменение пропорций морды у форм с разным количеством промежуточных зубов и разным количеством корней А3 с использованием методов геометрической морфометрии и оценки морфопространства (morphospace). Это в совокупности позволило выявить до 6 разных морфологических траекторий, описывающих сложную динамику формы роstralной части черепа и компоновку верхних зубных рядов Crocidurinae в эволюционном и морфогенетическом аспектах (Voyta et al., 2021a). Таким образом, использование микрофотографии в качестве источника первичных данных с последующей реконструкцией деталей строения разных частей зубов и анализ варьирования формы черепа на базе трёхмерных моделей стали источником новых данных, позволивших сформулировать гипотезы о проявлении полиморфизма в строении и количестве верхних зубов Crocidurinae и вариантах эволюции зубной формулы. Другим примером продуктивного комбинирования данных микрофотографии со сравнительным анализом OES, EDJ и PES и с геометрической морфометрией на основе трёхмерных моделей является исследование изменчивости качественных признаков и формы М1 *Crocidura lasiura* из позднплейстоценовых и голоценовых местонахождений и современных популяций Дальнего Востока России. Было выявлено, что хронографическая измен-

чивость формы M1 модельного вида лежит в пределах области морфопространства современных популяций *C. lasiura*, не выходя в область морфопространства других видов: *C. shantungensis* и *C. sibirica*, взятых для формирования морфопространства (Voyma et al., 2021b). Данный подход комбинирования анализа качественных и количественных параметров формы на основе данных микротомографии и трёхмерных моделей в настоящее время адаптируется для анализа динамики морфопространства не отдельно взятого модельного вида, а наборов видов, формирующих в палеосообществах и современных сообществах палеарктических и неарктических землероек т.н. «таксоцены».

Исследование поддержано грантом РФФИ № 22-24-00510.

Литература

- Voyma Л.Л. 2021. Обзор актуальных задач и современных подходов в изучении рецентных и ископаемых землероек (Soricomorpha: Soricidae): происхождение современных подсемейств и разнообразие Crocidosoricinae // Труды Зоол. ин-та РАН. Т. 325. С. 427–447.
- Burgin C.J., He K. 2018. Family Soricidae // D.E. Wilson, A.M. Russell (eds.). Handbook of the mammals of the world. Vol. 8. Insectivores, sloths and colugos Barcelona, Spain: Lynx Edicions. P. 332–551.
- Chen S., Qing J., Liu Z., Liu Y., Tang M., Murphy R.W., Pu Y., Wang X., Tang K., Guo K., Jang X., Liu S. 2020. Multilocus phylogeny and cryptic diversity of white-toothed shrews (Mammalia, Eulipotyphla, Crocidura) in China // BMC Evolutionary Biology. Vol. 20. P. 29.
- Cornette R., Tresset A., Houssin C., Pascal M., Herrel A. 2015. Does bite force provide a competitive advantage in shrews? The case of the greater white-toothed shrew // Biological Journal of the Linnean Society. Vol. 114. P. 795–807.
- Dubey S., Salamin N., Ruedi M., Barrière P., Colyn M., Vogel P. 2008. Biogeographic origin and radiation of the Old World crocidurine shrews (Mammalia: Soricidae) inferred from mitochondrial and nuclear genes // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 48. P. 953–963.
- Lopatin A.V. 2006. Early Paleogene insectivore mammals of Asia and establishment of the major group of Insectivora // Paleontological Journal. Vol. 40. P. 205–405.
- Rofes J., Cucchi T., Hanot P., Herman J., Stephan P., Cersoy S., Horáček I., Kerr E., Allberry K., Valenzuela S., Zazzo A., Cornette R., Tresset A. 2018. Postglacial recolonisation and Holocene diversification of *Crocidura suaveolens* (Mammalia, Soricidae) on the north-western

- fringe of the European continent // Quaternary Science Reviews. Vol. 190. P. 1–10.
- Rzebik-Kowalska B.* 1998. Fossil history of shrews in Europe // J.M. Wójcik, M. Wolsan (eds.). *Evolution of Shrews*. Białowieża, Poland: Mammal Research Institute Polish Academy of Sciences. P. 23–92.
- Voyta L.L., Abramov A.V., Lavrenchenko L.A., Nicolas V., Petrova E.A., Kryuchkova L.Yu.* 2021a. Dental polymorphisms in *Crocidura* (Soricomorpha: Soricidae) and evolutionary diversification of crocidurine shrew dentition // *Zoological Journal of the Linnean Society*, zlab103, <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlab103>
- Voyta L.L., Omelko V.E., Tiunov M.P., Petrova E.A., Kryuchkova L.Yu.* 2021b. Temporal variation in soricid dentition: Which are first — qualitative or quantitative features? // *Historical Biology*, <https://doi.org/10.1080/08912963.2021.1986040>
- Voyta L.L., Zazhigin V.S., Petrova E.A., Krjutchkova L.Y.* 2020. Shrew dentition (Lipotyphla: Soricidae) — endodontic morphology and its phylogenetic resolving power // *Mammal Research*. Vol. 65. P. 33–48.

**ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КРУПНЫХ КЛАД
ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ (PASSERIFORMES)
ПО ПОСТКРАНИАЛЬНОМУ СКЕЛЕТУ**

Н.В. Волкова

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

**DIFFERENTIATION OF THE POSTCRANIAL
SKELETON IN LARGE CLADES OF PASSERINE
BIRDS (PASSERIFORMES)**

N.V. Volkova

*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow,
Russia
e-mail: nvolkova@paleo.ru*

Обнаружение сравнительно большого количества костей древних воробьиных птиц на берегу Байкала послужило поводом для изучения морфологии посткраниального скелета Passeriformes. Найденные кости датируются концом раннего – началом среднего миоцена (17,2–14,2 млн. л. н.) и на данный момент представляют древнейшую крупную выборку Passeriformes в Азии. Согласно текущим знаниям об эволюции Passeriformes, основные пути расселения певчих воробьиных из Австралии проходили в олигоцене – начале миоцена (33,9–14,2 млн. л. н.) через Азию. Данные о таксономическом составе и степени продвинутой морфологии древнейших воробьиных птиц Азии внесут огромный вклад в представления о ранних этапах эволюции Passeri и Passeriformes. Помимо этого, выделение трендов в морфологии крупных клад воробьиных позволяет проследить пути эволюции Passeriformes на примере современных таксонов.

Для изучения посткраниального скелета Passeriformes была использована остеологическая коллекция птиц Палеонтологического института Российской академии наук. Были также использованы фотографии костей воробьиных птиц из остеологических коллекций Национального музея естественной истории в Париже (National Museum of Natural History), Национального музея естественной истории в Вашингтоне

(Smithsonian National Museum of Natural History, USNM), Института систематики и эволюции животных Польской Академии наук (Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences). Это не первая попытка дифференциации воробьиных птиц по отдельным элементам посткраниального скелета, и в работе были учтены признаки, отмеченные ранее (например, Janossy, 1983; Пантелеев, 2004, 2005; Manegold et al., 2004; Manegold, 2008 и др.).

Филогенетические связи и крупные клады Passeriformes в этой работе рассматриваются как в статье Карла Оливероса с соавторами (Oliveros et al., 2019). Согласно многим филогенетическим исследованиям, новозеландские крапивники Acanthisittidae — сестринский таксон ко всем остальным воробьиным, которые, в свою очередь, делятся на кричащих (Tyranni) и певчих (Passeri). Помимо ряда отдельных базальных ветвей Passeri, таких как Atrichornithidae, Menuridae, Acanthizidae, Meliphagidae и др., певчие воробьиные делятся на две крупные клады: Corvides и Passerides. Corvides состоит из нескольких отдельных базальных семейств и трёх крупных надсемейств: Orioloidea, Malaconotoidea и Corvoidea. Passerides, самая крупная группа воробьиных, также состоит из ряда отдельных базальных семейств и трёх крупных клад: Sylviida, Muscicapida и Passerida. Задача данного исследования — выделение диагностических признаков у крупных клад воробьиных (Acanthisittidae, Tyranni, Corvides, Passerides: Sylviida, Muscicapida и Passerida) на основе изучения костей плечевого пояса и конечностей.

Было проведено сравнение ископаемых с базальными Acanthisittidae (*Xenicus longipes*, USNM 559447) и с Tyranni. Поскольку среди ископаемых материалов с берегов Байкала не оказалось птиц из этих клад, детальное изучение морфологии элементов посткраниального скелета Tyranni не проводили. Среди Passeri было проведено сравнение со всеми имеющимися материалами по базальным Passeri и Corvides, а также с представителями крупных клад внутри Sylviida (Paridae, Alaudidae, Hirundinidae и Locustelloidea, Sylvioidea, Aegithaloidea), Muscicapida (Bombicilloidea, Muscicapoidea, Certhioidea) и Passerida (Dicaeidae, Irenidae, Ploceidae, Fringillidae, Emberizidae). При необходимости было увеличено количество современных таксонов для сравнения. Для выделения диагностических признаков по каждому из изученных элементов скелета были выстроены ряды костей каждой из крупных клад. Полученные результаты следует считать

предварительными, т.к. Passeriformes — слишком многочисленный отряд с единообразной морфологией, и далеко не все группы воробьиных были доступны для сравнения. Так, например, не были изучены скелеты представителей базальных клад внутри Corvides и Passerides. Дифференциация воробьиных до более низкого таксономического ранга, например, до надсемейства или семейства не входила в задачи данного исследования.

Крупные клады — Acanthisittidae, Tyranni и Passeri — хорошо различаются по всем изученным элементам скелета, за исключением бедренной кости. Наиболее значимые признаки приведены в таблице 1. Базальные Passeri (Atrichornithidae, Menuridae, Climacteridae, Ptilonorhynchidae) демонстрируют большое разнообразие в морфологии и множество примитивных черт, что можно объяснить древностью их происхождения. Согласно последней временной калибровке филогенетического древа Passeriformes (Oliveros et al., 2019), эти ветви могли отделиться от основного ствола ещё в эоцене. Другие базальные Passeriformes (Maluridae, Acanthizidae, Meliphagidae, Pomatostomidae) несут уже более продвинутые черты певчих воробьиных. Corvides хорошо отличаются от других Passeri по морфологии многих элементов скелета. Среди признаков, характерных для этой клады, можно перечислить высокий пневматизированный *processus acrocoracoideus* коракоида; широкое основание акромиона лопатки (до его разветвления); короткие широкие ветви акромиона и неглубокую выемку между ними; отсутствие пневматизации в проксимальной части плечевой кости; относительно длинный *tuberculum carpale* локтевой кости, длина которого примерно равна ширине; вентродистальную ориентацию *tuberculum carpale*. Признаки, по которым можно различить Sylviida, Muscicapida и Passerida, формализовать сложнее. На многих костях прослеживаются тенденции в сторону той или иной морфологии, например, эти клады можно различить по форме омыльной части коракоида или по пневматизации проксимальной части плечевой кости. Однако отдельные признаки могут варьировать, поэтому однозначное определение не всегда возможно. Особенно это касается ископаемых материалов, когда кости разрознены и часто фрагментированы, а также нет чёткого ограничения по возможному таксономическому разнообразию авифауны.

Таблица 1. Некоторые диагностические признаки
посткраниального скелета крупных клад Passeriformes

	Acanthisittidae	Tyranni	Passeri
Коракоид	Небольшой округлый <i>processus acrocoracoideus</i> без крючка на конце. Небольшой <i>processus procoracoideus</i> .	Крупный <i>processus acrocoracoideus</i> , иногда с крючком на конце. Крупный <i>processus procoracoideus</i> .	Крупный <i>processus acrocoracoideus</i> с крючком на конце. Небольшой <i>processus procoracoideus</i> .
Лопатка	Акромион выглядит равномерно широким по всей длине с латеральной стороны, не сужается к вершине.	Акромион практически не раздвоен, он вытянутый, относительно тонкий, с крупным бугорком с медиальной стороны.	Акромион раздвоен на равные тонкие вытянутые ветви: латеральную и медиальную.
Плечевая кость	Нет пневматизации в проксимальной части. <i>Crista bicipitalis</i> короткий, треугольной формы; <i>crista deltopectoralis</i> короткий, равен по длине <i>crista bicipitalis</i> . <i>Processus supracondylaris dorsalis</i> небольшой.	Нет пневматизации в проксимальной части. <i>Crista bicipitalis</i> округлый; <i>crista deltopectoralis</i> длиннее <i>crista bicipitalis</i> . <i>Processus supracondylaris dorsalis</i> крупный, крючковидный.	Пневматизация в проксимальной части – признак, варьирующий у Passeri. <i>Crista bicipitalis</i> округлый; <i>crista deltopectoralis</i> длиннее <i>crista bicipitalis</i> . <i>Processus supracondylaris dorsalis</i> крупный, крючковидный.
Локтевая кость	<i>Tuberculum ligamenti collateralis ventralis</i> средних размеров, мельче, чем у Tyranni. <i>Condylus dorsalis ulnae</i> короткий.	<i>Tuberculum ligamenti collateralis ventralis</i> крупный. <i>Condylus dorsalis ulnae</i> длинный. <i>Tuberculum carpale</i> вытянутый, направлен дистально.	<i>Tuberculum ligamenti collateralis ventralis</i> не выражен. <i>Condylus dorsalis ulnae</i> длинный. <i>Tuberculum carpale</i> короче, чем у Tyranni, ориентирован более проксимально.

Таблица (окончание)

	Acanthisittidae	Tyranni	Passeri
Карпомета- карпус	Дистальный конец <i>os metacarpale minor</i> треугольной формы, он незначительно выступает за <i>os metacarpale major</i> . Нет <i>processus dentiformis</i> .	Дистальный конец <i>os metacarpale minor</i> треугольной формы, он незначительно выступает за <i>os metacarpale major</i> . <i>Processus dentiformis</i> хорошо заметен.	Дистальный конец <i>os metacarpale minus</i> квадратный, широкий, сильно выступает за <i>os metacarpale major</i> . <i>Processus dentiformis</i> хорошо заметен.
Тибиотар- сус	Дистальная часть узкая, её мышечки лишь незначительно выдаются в бока от стержня.	Дистальная часть широкая, <i>condyli medialis et lateralis</i> широко расставлены, так что почти полностью вынесены за края стержня.	Дистальная часть средней ширины, <i>condyli medialis et lateralis</i> выступают с боков от стержня примерно на половину своей ширины.
Тарсомета- тарсус	В гипотарсусе только 2 окостеневших сухожильных канала. Дистальный конец узкий, <i>trochleae metatarsi</i> II и IV узкие; <i>trochlea metatarsi</i> II наклонён медиально и сильно отступает от <i>trochlea metatarsi</i> III.	В гипотарсусе 6 сухожильных каналов. Дистальная часть резко расширяется перед <i>trochleae metatarsi</i> ; <i>trochlea metatarsi</i> II очень широкий, наклонён медиально и заметно отступает от <i>trochlea metatarsi</i> III.	В гипотарсусе 6 сухожильных каналов, некоторые каналы могут сливаться, как у Turdidae и Zosteropidae. Ширина дистальной части тарсометатарсуса варьирует; все три <i>trochleae metatarsi</i> сближены друг с другом.

Фрагментированность костей и иная климатическая обстановка во время захоронения ископаемых материалов повлияли на определение древних Passeriformes с берегов Байкала. Доказано, что 17,2–14,2 млн. л. н. климат в Восточной Сибири был намного мягче, и на берегу Байкала жили попугаи (Psittaciformes; Zelenkov, 2016) и бородастики (Ramphastidae s.l.; Volkova, 2020). Несомненно, фаунистический состав воробьиных птиц этого региона сильно отличался от современного. Для определения этих материалов необходимо сравнение практически со всем спек-

тром Passeriformes, что часто приводит к затруднениям в разделении отдельных фрагментов по группам Sylviida, Muscicapida и Passerida. Тем не менее, проведённый анализ ископаемых материалов показал, что 17,2–14,2 млн. л. н. у берегов Байкала жили только певчие воробьиные, среди которых, несомненно, были представители Corvides, Sylviida и Muscicapida.

Литература

- Пантелеев А.В.* 2004. Основные признаки для определения дистальных частей цевок воробьиных птиц // Русск. орнитол. журн. Т. 13. Вып. 275. С. 961–965.
- Пантелеев А.В.* 2005. Определение семейств воробьиных птиц по дистальной части локтевой кости // Русск. орнитол. журн. Т. 14. Вып. 304. С. 1033–1038.
- Janossy D.* 1983. Humeri of Central European smaller Passeriformes // *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica*. Vol. 11. P. 85–112.
- Manegold A.* 2008. Passerine diversity in the late Oligocene of Germany: earliest evidence for the sympatric coexistence of Suboscines and Oscines // *Ibis*. Vol. 150. P. 377–387.
- Manegold A., Mayr G., Mourer-Chauviré C.* 2004. Miocene songbirds and the composition of the European passeriform avifauna // *Auk*. Vol. 121. No. 4. P. 1155–1160.
- Oliveros C.H., Field D.T., Ksepka D.T. et al.* 2019. Earth history and the passerine superradiation // *PNAS*. Vol. 116. No. 16. P. 7916–7925.
- Volkova N.V.* 2020. The first fossil barbet (Aves, Ramphastidae) from Siberia // *J. Ornithol.* Vol. 161. No. 1. P. 325–332.
- Zelenkov N.V.* 2016. The first fossil parrot (Aves, Psittaciformes) from Siberia and its implications for the historical biogeography of Psittaciformes // *Biol. Lett.* Vol. 12. No. 10. Art.20160717.

**СВЯЗЬ МОРФОМЕТРИИ И ФОРМУЛЫ КРЫЛА
С ИСПОЛЪЗУЕМЫМИ МЕСТООБИТАНИЯМИ
У МЕЛКИХ ВОРОБЪИНЫХ ПТИЦ
ЗВЕНИГОРОДСКОЙ БИОСТАНЦИИ**

В.В. Гаврилов, М.Я. Горецкая

*Звенигородская биологическая станция имени С.Н. Скадовского,
биологический факультет Московского государственного
университета имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

**RELATIONSHIP OF MORPHOMETRY AND WING
FORMULA WITH HABITAT PREFERENCES IN
SMALL PASSERINE BIRDS OF THE ZVENIGOROD
BIOLOGICAL STATION**

V.V. Gavrilov, M.J. Goretskaia

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

Полёт птиц, как одна из форм локомоции, требует различных морфологических адаптаций. Многочисленные приложения аэродинамической теории к полёту птиц выработали определённый набор морфологических показателей, описывающих их полётные характеристики (Кокшайский, 1970; Tucker, 1973, 1974; Greenewalt, 1975; Pennycuik, 1975, 1989; Rayner, 1990). Длина крыла — наиболее важный в этом отношении линейный показатель размеров птицы. Фактически этот показатель отражает длину пропеллирующей части крыла. Увеличение массы тела приводит к повышению нагрузки на крыло и возрастанию расходуемой на полёт мощности (Кокшайский, 1970; Tucker, 1973, 1974; Masman, Klaassen, 1987; Castro, Myers, 1988; Rayner, 1990). С другой стороны, в ходе полевых наблюдений было замечено, что форма и длина крыла могут быть связаны с особенностями местообитаний птиц в районе размножения. Мы проанализировали связь между показателями морфометрии и формулой крыла с используемыми местообитаниями у мелких воробьиных птиц.

Исследования проводили в 1999–2022 гг. на Звенигородской биологической станции имени С. Н. Скадовского биологического факультета МГУ (Московская обл., координаты: 55°44' с.ш.,

36°51' в.д.). Птиц отлавливали стационарными паутинными сетями. Сети длиной от 5 до 15 м и высотой от 2 до 3 м со стандартной ячейкой 14 мм устанавливали в пойме р. Москвы и на границе поймы и леса, на участке площадью примерно 2,75 га. Во все периоды отлова использовали от 14 до 60 сеток, расположенных в одних и тех же местах (Гаврилов и др., 2004).

Выделены три группы биотопов: (1) открытые луговые и приречные; (2) опушечные; (3) лесные (по: Птушенко, Иноземцев, 1968 и личным консультациям с И.О. Филатовой и Т. Ю. Браславской); см. соответствующие номера в таблице.

Морфометрические показатели были получены для 45 наиболее массовых видов. Были созданы выборки пропорционально встречаемости птиц за разные годы, от 20 до 197 особей для каждого вида, за исключением ястребиной славки, у которой измерены только 7 особей. Данные объединены по видам. В выборку включены только взрослые особи, в равной степени самцы и самки; половые различия не учитывались.

Длину крыла измеряли, прижимая его к линейке и выпрямляя (максимальная длина крыла: Виноградова и др., 1976; Гаврилов и др., 2004), с точностью до 1 мм; крыло при этом в максимальной степени сложено и прижато к телу птицы.

При изменении размеров любые измеряемые характеристики животного будут меняться в определённом, в зависимости от трендов изменений размеров тела, аллометрическом соотношении. Длина крыла птиц изменяется в зависимости от массы тела как масса в степени 1/3 (Calder, 1974, 1984; Дольник, 1982; Шмидт-Ниельсен, 1987). Для каждой особи каждого вида был вычислен коэффициент относительной длины крыла по формуле $K = L/m^{0,33}$, где K — коэффициент, L — длина крыла, m — масса тела.

Для определения формулы крыла выделяли маховые перья, образующие его вершину, и далее рассчитывали, насколько остальные первостепенные маховые перья отступают от вершины. Мы разделили птиц на группы в зависимости от того, какие маховые перья образуют вершину крыла (нумерация маховых проведена, начиная с наиболее дистальных). Статистический анализ выполнен с помощью дисперсионного анализа ANOVA в программе «Статистика».

Самая маленькая относительная длина крыла у крапивника, и он же имеет наименее острое крыло. Самые длинные относительно массы тела крылья — у пеночки-трещотки, серой мухоловки и мухоловки-пеструшки. Все упомянутые виды тяготеют к лесным или опушечным местообитаниям (табл. 1).

Таблица 1. Относительная длина крыла, номера перьев, образующих вершину крыла, и используемые местообитания воробьиных птиц Звенигородской биостанции

Вид	N	Относительная длина крыла $K \pm SD$	Номера перьев, образующих вершину крыла	Используемые биотопы
<i>Acrocephalus dumetorum</i>	32	27,8 ± 1,1	34	2, 3
<i>Acrocephalus palustris</i>	74	31,0 ± 0,8	3	1, 2
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	21	30,5 ± 0,9	23	1, 2
<i>Aegithalos caudatus</i>	110	31,9 ± 0,9	45	2, 3
<i>Anthus trivialis</i>	39	32,6 ± 1,1	23	1, 2
<i>Carduelis carduelis</i>	30	32,2 ± 0,8	234	1, 2
<i>Carpodacus erythrinus</i>	44	30,8 ± 1,0	234	1, 2
<i>Certhia familiaris</i>	86	32,5 ± 1,1	45	2, 3
<i>Chloris chloris</i>	42	30,3 ± 1,0	23	1, 2
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	45	28,7 ± 1,0	234	2, 3
<i>Emberiza citrinella</i>	78	30,0 ± 1,0	234	1, 2
<i>Emberiza schoeniclus</i>	24	30,5 ± 1,3	345	1, 2
<i>Erithacus rubecula</i>	197	29,4 ± 0,9	45	2, 3
<i>Ficedula hypoleuca</i>	66	35,2 ± 1,3	34	2, 3
<i>Fringilla coelebs</i>	66	32,0 ± 1,1	34	2, 3
<i>Garrulus glandarius</i>	31	34,6 ± 2,4	45	2, 3
<i>Lanius collurio</i>	40	32,0 ± 1,0	3	1, 2, 3
<i>Locustella fluviatilis</i>	50	29,8 ± 1,1	23	1, 2
<i>Luscinia luscinia</i>	75	31,7 ± 0,8	3	1, 2, 3
<i>Motacilla alba</i>	29	33,2 ± 0,7	234	1, 2
<i>Muscicapa parva</i>	78	32,6 ± 1,0	34	2, 3
<i>Muscicapa striata</i>	59	36,2 ± 1,3	34	2, 3
<i>Parus ater</i>	25	30,1 ± 0,9	45	2, 3
<i>Parus caeruleus</i>	58	30,5 ± 0,9	45	2, 3
<i>Parus major</i>	165	29,8 ± 0,8	45	2, 3
<i>Parus montanus</i>	78	30,0 ± 0,8	45	2, 3
<i>Phylloscopus collybita</i>	164	32,4 ± 1,2	345	2, 3
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	68	36,3 ± 1,5	34	2, 3
<i>Phylloscopus trochiloides</i>	37	31,9 ± 3,1	34	2, 3
<i>Phylloscopus trochilus</i>	74	33,9 ± 0,9	34	2, 3
<i>Prunella modularis</i>	58	27,0 ± 0,8	345	2, 3

Таблица (окончание)

Вид	<i>N</i>	Относительная длина крыла <i>K</i> ± <i>SD</i>	Номера перьев, образующих вершину крыла	Используемые биотопы
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	188	30,6 ± 0,8	345	2, 3
<i>Regulus regulus</i>	95	31,1 ± 1,5	45	2, 3
<i>Saxicola rubetra</i>	63	31,2 ± 1,2	34	1, 2
<i>Sitta europaea</i>	53	32,1 ± 1,2	345	2, 3
<i>Spinus spinus</i>	91	32,6 ± 1,0	23	2, 3
<i>Sylvia atricapilla</i>	97	30,4 ± 0,9	34	2, 3
<i>Sylvia borin</i>	87	31,3 ± 1,1	23	1, 2
<i>Sylvia communis</i>	51	31,2 ± 1,1	234	1, 2
<i>Sylvia nisoria</i>	7	30,9 ± 0,5	23	1, 2
<i>Troglodytes troglodytes</i>	96	23,9 ± 0,9	3456	2, 3
<i>Turdus iliacus</i>	51	30,9 ± 1,1	34	2, 3
<i>Turdus merula</i>	73	30,0 ± 1,0	45	2, 3
<i>Turdus philomelos</i>	64	29,8 ± 0,8	34	2, 3
<i>Turdus pilaris</i>	77	32,4 ± 1,1	34	1, 2

* Номера биотопов соответствуют их нумерации в тексте.

Относительная длина крыла слабо связана с формулой крыла ($p = 0,16$). Только виды, у которых вершину крыла образуют одновременно третье и четвертое первостепенные маховые перья (далее — маховые перья), имеют достоверно более длинное крыло, чем виды, у которых третье, четвертое и пятое маховые образуют вершину крыла одновременно ($p = 0,046$). Можно заключить, что у обитателей лесных биотопов длина крыла меньше, чем у видов, использующих опушечные местообитания.

У видов, обитающих в открытых приречных и луговых местообитаниях, вершину крыла образуют второе и третье, второе, третье и четвертое или одно только третье маховые перья. У видов, обитающих преимущественно в лесных местообитаниях, вершину крыла образуют третье и четвертое, или третье, четвертое и пятое, или четвертое и пятое маховые перья. Связь между формулой крыла и особенностями использования местообитаний достоверна ($p < 0,0001$). В опушечных местообитаниях встречаются виды со всеми возможными приведёнными вариантами формулы крыла.

Не обнаружена связь между относительной длиной крыла и используемыми местообитаниями у всех исследованных видов ($p = 0,94$). Не подтвердилось ожидаемое предположение о том, что птицы, обитающие на открытых пространствах, имеют относительно более длинные крылья.

У близкородственных видов можно наблюдать противоположные тенденции связи между относительной длиной крыла, формулой крыла и используемыми местообитаниями. Среди камышевок относительно самое короткое крыло имеет садовая камышевка, у неё вершину крыла образуют третье и четвёртое маховые, она тяготеет к опушечным и частично лесным местообитаниям. Болотная камышевка и камышевка-барсучок, населяющие открытые луговые и приречные местообитания, имеют относительно более длинные крылья; у них вершину крыла образуют второе и третье или третье маховые перья (табл. 1). Среди дроздов самое относительно длинное крыло у рябинника, и он больше других дроздов использует опушечные местообитания. Остальные дрозды с относительно более короткими крыльями чаще встречаются в лесных местообитаниях. Формулы крыла при этом у них сходны, за исключением чёрного дрозда (табл. 1). Среди пеночек, наоборот, относительно самое длинное и острое крыло имеет пеночка-трещотка, предпочитающая наиболее закрытые лесные местообитания. А другие виды пеночек, которые больше тяготеют к открытым опушечным местообитаниям, имеют более короткие и более округлые крылья (табл. 1).

Таким образом, существует связь формулы крыла с используемыми местообитаниями у мелких воробьиных птиц Звенигородской биостанции. Если второе и третье; второе, третье и четвёртое или одно только третье маховые перья образуют вершину крыла, птицы обитают преимущественно на открытых пространствах. Если вершину крыла образуют третье и четвёртое; третье, четвёртое и пятое, или четвёртое и пятое маховые перья, птицы обитают преимущественно в лесу.

Относительная длина крыла слабо связана с формулой крыла и не зависит от используемых местообитаний.

Работа выполнена в рамках Государственного задания № 121032300103-6.

Литература

Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А. 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М. 189 с.

- Гаврилов В.В., Гаврилов В.М., Горецкая М.Я., Веселовская Е.О. 2004. Изучение птиц методом отлова, прижизненной обработки и кольцевания. Методические указания для проведения летней учебной практики студентов биологического факультета МГУ // Руководство по летней учебной практике студентов-биологов на Звенигородской биостанции им. С.Н. Скадовского. Учебно-методическое пособие. М. С. 270–299.
- Дольник В.Р. 1982. Аллометрия морфологии, функции и энергетики гомойотермных животных и ее физический контроль // Журн. общ. биол. Т. 43. Вып. 4. С. 435–454.
- Кокшайский Н.В. 1970. Энергетика полета насекомых и птиц // Журн. общ. биол. Т. 31. Вып. 5. С. 527–549.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. 1968. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М. 461 с.
- Шмидт-Нильсен К. 1987. Размеры животных: почему они так важны? М. 259 с.
- Calder W.A. 1974. Consequences of body size for avian energetics // R.A. Paynter (ed.). Avian energetic. Cambridge: Nuttall Ornithological Club. No. 15. P. 86–152.
- Calder W.A. 1984. Size, function, and life history. Cambridge, Mass. 431 p.
- Castro G., Myers J.P. 1988. A statistical method to estimate the cost of flight in birds // J. Field Ornithol. Vol. 59. No. 4. P. 369–380.
- Greenewalt C.H. 1975. The flight of birds // Trans. Am. Philos. Soc. Vol. 65. 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.
- Pennycuik C.J. 1975. Mechanics of flight // D.S. Farner & J.R. King (eds.). Avian biology. N.Y.-L. Vol. 5. P. 1–75.
- Pennycuik C.J. 1989. Bird flight performance. A practical calculation manual. Oxford. 153 p.
- Rayner J.M.V. 1990. The mechanics of flight and bird migration performance // E. Gwinner (ed.). Bird migration: physiology and ecophysiology. Berlin, Heidelberg. P. 283–299.
- Tucker V.A. 1973. Bird metabolism during flight. Evaluation of a theory // J. Exp. Biol. Vol. 58. No. 3. P. 689–709.
- Tucker V.A. 1974. Energetics of natural avian flight // R.A. Paynter (ed.). Avian energetic. Cambridge: Nuttall Ornithological Club. No. 15. P. 298–333.

**ЭНДОТЕРМИЯ ПТИЦ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ:
МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ,
ПОВЛИЯВШИЕ НА МЕТАБОЛИЧЕСКИЙ
СКЕЙЛИНГ КЛАССОВ**

В.М. Гаврилов^{1,2}, Т. Б. Голубева¹

¹ *Кафедра зоологии позвоночных, биологический факультет
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

² *Звенигородская биологическая станция имени С.Н. Скадовского,
биологический факультет Московского государственного
университета имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

**ENDOTHERMY IN BIRDS AND MAMMALS:
MORPHO-PHYSIOLOGICAL DIFFERENCES THAT
AFFECTED METABOLIC SCALING OF CLASSES**

V.M. Gavrillov^{1,2}, T.B. Golubeva¹

¹ *Department of Vertebrate Zoology, Biological Faculty, Lomonosov
Moscow State University, Moscow, Russia*

² *Skadovsky Zvenigorod Biological Station, Biological Faculty, Lomonosov
Moscow State University, Moscow, Russia
e-mail: vmgavrillov@mail.ru*

Эндотермные животные в эволюции появились не менее двух раз в линиях синапсид (млекопитающие и их предки) и диапсид (птицы и их предки) (Benton, 2020).

Наиболее принимаемая гипотеза происхождения эндотермии — гипотеза Беннетта и Рубена, предположивших, что ключевое значение эндотермии состоит не столько в поддержании высокой температуры тела, сколько в усилении аэробного метаболизма и достижении в покое такого уровня метаболизма, который обеспечивает мобильное функционирование базовых систем организма в состоянии покоя (Bennet, Ruben, 1979). Одновременно происходит увеличение аэробной мощности, что позволяет на порядок увеличить двигательную активность, как в отношении её продолжительности, так и во внешней работе. В результате у эндотермных животных образуется базальный метаболический уровень (*basal metabolic rate*, BMR), который обеспечива-

ет постоянную готовность к совершению работы и, следовательно, постоянную готовность к активности.

Сравнительные исследования масштабирования метаболизма животных основаны на аллометрическом уравнении между скоростью основного обмена (BMR) и массой тела (m):

$$\text{BMR} = am^b \text{ или } \log \text{BMR} = \log(a) + b \cdot \log(m),$$

где b — масштабный показатель (наклон линии регрессии), a — аллометрический коэффициент (антилогарифм точки пересечения регрессии). Коэффициент масштабирования b варьирует между таксонами и обычно колеблется от $2/3$ в случае мелких животных до 1 для некоторых растений. Считается, что значения коэффициентов масштабирования, связывающие скорость метаболизма с размером тела, отражают важные общие ограничения (Peters, 1983; Schmidt-Nielsen, 1984; Dodds et al., 2001; Glazier, 2005; White, Kearney, 2014).

В первых же сравнительных исследованиях основного обмена у птиц и млекопитающих было установлено, что в аллометрических уравнениях зависимости BMR от массы тела (m) коэффициент b у них разный: у птиц он ближе к $2/3$, у млекопитающих — до $3/4$ (Benedict, 1938; Hemmingsen, 1950, 1960; King, Farner, 1961). Лишь в 1967 г. Лазиевски и Доусон показали, что уровень основного обмена у воробьиных на 40 % выше, чем у всех других птиц (Lasiewski, Dawson, 1967). Разделив базу данных птиц на воробьиных и неворобьиных, эти авторы получили практически одинаковые показатели для этих двух групп (0,723 и 0,722, соответственно), то есть b уже ближе к $3/4$, но уравнения существенно различаются по коэффициенту a . С тех пор по умолчанию считается, что у птиц показатель степени равен $3/4$, хотя в уравнении для всех птиц он ближе к $2/3$ (0,667 — McNab, 2009).

Серьёзные трудности при сравнении значений BMR на единицу массы тела (аллометрического коэффициента a) у разных групп животных создаёт его сильная зависимость от единиц измерения, диапазона размеров тела в выборке и, особенно, от значения показателя степени b ; последний сильно различается между таксонами. В серии исследований мы разработали эффективный способ сравнения BMR представителей разных групп, независимо от размера тела (Gavrilov et al., 2021, 2022). В этих работах мы показали, что безразмерная величина BMR группы не зависит от филогении, поэтому в этой работе мы не будем приводить данные с использованием филогенетического

сигнала. Анализ метаболического скейлинга у ныне живущих эндотермных видов животных позволил нам показать, как развивалась взаимосвязь между массой тела и скоростью основного обмена (BMR) в истории эндотермных позвоночных. Мы сравнили 6 принципиальных групп по их энергетическим характеристикам и времени эволюционной дивергенции. Мы преобразовали наклон линий регрессии и привели его к общему значению, затем проанализировали три критерия сравнения BMR разных таксонов независимо от размера тела (табл. 1).

Таблица 1. Время дивергенции, изменение уровня метаболизма (три показателя) и средняя температура тела у шести групп млекопитающих и птиц

Группа	Время дивергенции, туа	a при общем наклоне $b = 0,7248$	Относительный BMR, a/a_{Pass} при $b = 0,7248$	L , $\log(\text{BMR}/m)$ в средней точке размерного ряда	Средняя T_B , °C
Monotremata	217	1,63	0,264	-0,796	30,9
Marsupialia	193	2,69	0,415	-0,201	35,5
Eutheria	115	3,53	0,571	-0,509	36,6
Paleognathae	110	3,29	0,532	-0,301	38,4
Non-Passeriformes	90	4,65	0,752	-0,018	40,7
Passeriformes	50	6,18	1	0,420	42,1

Мы сравнили 6 таксономических групп млекопитающих и птиц по их энергетическим характеристикам и геологическому времени эволюционного происхождения. Общая скорость метаболизма таксономической группы увеличивается с геологическим временем эволюционного происхождения. Плацентарные млекопитающие и палеогнаты (нелетающие птицы) имеют почти одинаковый уровень метаболизма, время их дивергенции почти совпадает. Чем выше уровень метаболизма в группе, тем меньше он увеличивается с увеличением размеров тела в этой группе. Повышение уровня метаболизма в принципиальных группах эндотермных животных отрицательно коррелирует с их эволюционным возрастом: чем позже группа отделилась от основного ствола позвоночных, тем выше скорость метаболизма.

Млекопитающие: $BMR = 3,248m^{0,735}$ ($n = 817$, $R^2=0,956$,
 $SE=0,006$).

Птицы: $BMR = 7,434m^{0,648}$ ($n = 1000$, $R^2 = 0,940$, $SE = 0,005$).

Наклоны регрессии, b ($t = 11,558$, $DF = 1862$) и аллометрические коэффициенты ($t = 617,235$, $DF = 1862$) для птиц и млекопитающих достоверно различны при $p < 0,05$.

В недавней статье с использованием современных филогенетических методов было показано, что как BMR, так и температура тела у млекопитающих и птиц независимо изменяются в течение геологического времени в зависимости от температуры окружающей среды (Avaria-Llautreó et al., 2019). Uyeda с соавторами (Uyeda et al., 2021) повторно проанализировали те же данные из работы Avaria-Llautreó с соавторами (2019), используя более биологически подходящие модели, и показали, что и температура тела, и BMR в эволюции эндотермных животных изменяются синхронно, подтверждая предыдущие выводы физиологов и палеонтологов. Мы также проверили эти заключения на взаимосвязи между BMR, температурой тела и геологическим временем дивергенции таксонов по основным группам птиц и млекопитающих и пришли к выводу, что они эволюционируют синхронно (табл. 1).

Таким образом, возникает вопрос: почему метаболический скейлинг птиц и млекопитающих различен?

Глубокие разрушения экосистем, вызванные пермско-триасовым массовым вымиранием, освободили множество экологических ниш и привели к самым значительным изменениям в мезозойской фауне. Среди четвероногих и синапсиды, и архозавры дожили до триаса, но их численность сильно сократилась. Самые ранние триасовые фауны включают темноспондилы (амфибии), проколофонидов (парарептилии), дицинодонтов и цинодонтов (синапсиды) и базальных архозавров (архозавроморфы). Темноспондилы и парарептилии никогда не достигали экологического значения, за исключением особых экологических условий. Самыми заметными кладами при восстановлении экосистем наземных четвероногих в мезозойский период были синапсиды (млекопитающие и их предки) и архозавроморфы (птицы и их предки). Именно между этими кладами шла «триасовая гонка вооружений» (*Triassic arms races* — Benton, 2020). Начиная с перми, у разных представителей этих групп появляются морфологически признаки, в той или иной степени указывающие на эндотермность (перья или шерсть, вторичное нёбо, диафрагма и многие

другие (Benton, 2020). Логично предположить, что первоначальная организация зауропсид позволяла лучше приспосабливаться к условиям засушливого и жаркого климата раннего триаса, о чём с известной долей вероятности можно судить по соответствующим характеристикам современных потомков. Современные зауропсиды (в широком смысле этот термин используется для объединения всех современных классов рептилий и птиц) характеризуются наличием целого комплекса приспособлений к жизни в условиях жаркого засушливого климата. Зауропсиды могут выдерживать значительно более высокие температуры тела, чем потомки ранних амниот — млекопитающие. Конечным продуктом белкового обмена у зауропсид является мочевая кислота, тогда как у млекопитающих — мочевины. Мочевая кислота может образовывать перенасыщенные растворы, поэтому для её выведения из организма требуется примерно в 10 раз меньше воды, чем для выведения мочевины. Очевидно, у зауропсид выделительная система гораздо лучше экономит воду для организма, чем у ранних амниот. Поскольку по этим показателям зауропсиды превосходили ранних амниот, звероподобных рептилий, последние были оттеснены в ещё сохранившиеся более прохладные и влажные местообитания. В неблагоприятных для них условиях, при жёсткой конкуренции со стороны зауропсид, численность звероподобных рептилий значительно упала, и большинство их групп вымерло. В немногих сохранившихся в триасе филогенетических стволах высших териодонтов продолжались изменения, наметившиеся ещё среди пермских терапсид. Общее направление этих морфологических эволюционных изменений, которые в отечественной литературе обозначают термином «маммализация», — развитие комплекса признаков, характерных для высших амниот (млекопитающих) и в той или иной степени указывающих на эндотермность (парасагиттальная поза, шерсть, вторичное нёбо, диафрагма и пр.). Следует подчеркнуть, что зауропсиды также приобретали морфологические эволюционные изменения, которые многие авторы связывают с эндотермностью (парасагиттальная поза, перья, вторичное нёбо и пр. — подробнее см. обзор Benton, 2020). Морфофизиологическую основу гомойотермии обеспечило эволюционное развитие систем, связанных с циркуляцией крови, дыханием и развитием термоизоляции покровов тела. Все эти системы позволили менять теплоотдачу без интенсификации испарения и развить эндотермию с обязательным образованием базальной метаболической мощности. Именно в организации этих

систем нужно искать различия, которые привели к различиям в метаболическом скейлинге.

Кровеносная система птиц и млекопитающих в основном схожи: четырёхкамерное сердце, редукция правой (птицы) или левой (млекопитающие) дуги аорты, разветвлённая капиллярная сеть. У млекопитающих маленькие безъядерные двояковогнутые эритроциты, у птиц эритроциты меньше, чем у рептилий, но сохранили ядра. Меньшие размеры эритроцитов и большее их количество обеспечивает большую плотность и разветвлённость тонких капилляров и более быструю кинетику поглощения кислорода (Snyder, Sheafor, 1999) и связаны 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. Ещё 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, разветвлённая и тонкая капиллярная сеть возможна у крупных млекопитающих, что обеспечивает им выгоды в снабжении кислородом всех систем организма и, в первую очередь, мозга.

Дыхательная система птиц уникальна, поскольку у птиц жёсткие лёгкие, объём которых при дыхании изменяется незначительно, и воздушные мешки, которые действуют как мехи, но не участвуют в газообмене. Такое разделение вентиляции и газообмена помогает увеличить общую площадь поверхности газообмена. Сильфонная система обеспечивает непрерывный поток газа, в отличие от приливного потока у млекопитающих. Таким

образом, у млекопитающих наклон линии зависимости метаболизма от массы тела в значительной степени определяется особенностями кровеносной системы, что хорошо укладывается в WEB-модель и её производные (West et al., 1997), а у птиц её наклон в большей степени определяется особенностями дыхательной системы и больше соответствует правилу поверхностей 2/3.

Модифицируя идею Бентона о триасовой гонке вооружений, можно представить следующий сценарий развития эндотермии у млекопитающих и птиц. Млекопитающие «заранее предусмотрели» широкие возможности для изменения параметров кровеносной системы, избавившись от ядер в эритроцитах. Птицы, как и все зауропсиды, имели первоначальное преимущество для обитания в жарком засушливом климате, и только в начале юры «изобрели» себе воздушные мешки (Brusatte et al., 2015). Huttenlocker и Farmer (2016) оценили взаимосвязь между размерами эритроцитов и костной гистометрией, используя данные микроструктуры, чтобы проследить эволюцию и филогению вымерших четвероногих. Уменьшение диаметра каналов, вмещающих эритроциты меньшего размера, предшествовало возникновению коронных млекопитающих на целых 70 миллионов лет. Это открытие предлагает новый показатель физиологического статуса стволовых групп млекопитающих и птиц и указывает на независимое происхождение их повышенной активности метаболизма. Предки млекопитающих в течение многих миллионов лет последовательно строили себе эндотермию, в то время как птицы, как бы «спохватившись», быстро придумали воздушные мешки, увеличили сердце, т.е. в значительной мере пошли силовым путём.

Диапазон размеров у млекопитающих с эмпирическим показателем массы при BMR $b = 0,735$ на два порядка выше, чем у птиц с показателем массы $b = 0,668$. BMR птиц на 30–40 % выше, чем BMR млекопитающих.

Литература

- Avaria-Llautre J., Hernández C.E., Rodríguez-Serrano E., Venditti C.* 2019. The decoupled nature of basal metabolic rate and body temperature in endotherm evolution // *Nature*. Vol. 572. P. 651–654.
- Benedict F.G.* 1938. *Vital Energetics. A Study in Comparative Basal Metabolism.* Carnegie Inst., Washington, DC, USA, 1.
- Bennett A.F., Ruben J.A.* 1979. Endothermy and activity in vertebrates // *Science*. Vol. 206. No. 4419. P. 649–654.

- Benton M.J.* 2020. The origin of endothermy in synapsids and archosaurs and arms races in the Triassic // *Gondwana Research*, <https://doi.org/10.1016/j.gr.2020.08.003>
- Brusatte S.L., O'Connor J.K., Jarvis E.D.* 2015. The Origin and Diversification of Birds // *Current Biology*. Vol. 2519. P. R888–R898.
- Dodds P.S., Rothman D.H., Weitz J.S.* 2001. Reexamination of the “3/4-law” of metabolism // *Journal of Theoretical Biology*. Vol. 209. P. 9–27.
- Farmer C.G.* 2006. On the origin of avian air sacs // *Respiratory Physiology & Neurobiology*. Vol. 154. No. 1–2. P. 89–106. doi:10.1016/j.resp.2006.04.014.
- Gavrilov V.M., Golubeva T.B., Bushuev A.V.* 2021. Evolution of metabolic scaling among the tetrapod: Effect of phylogeny, the geologic time of class formation, and uniformity of species within a class // *Integr. Zool*. P. 1–14. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12611>.
- Gavrilov V.M., Golubeva T.B., Warrack G., Bushuev A.V.* 2022. Metabolic Scaling in Birds and Mammals: How Taxon Divergence, Time, Phylogeny, and Metabolic Rate Affect the Relationship between Scaling Exponents and Intercepts // *Biology* 2022. Vol. 11. Art.1067. <https://doi.org/10.3390/biology11071067>
- Glazier D.S.* 2005. Beyond the ‘3/4-power law’: variation in the intra- and interspecific scaling of metabolic rate in animals // *Camb. Philos. Soc.* Vol. 80. doi:10.1017/S1464793105006834.
- 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. P. 121–130.
- Hemmingsen A.M.* 1950. The relation of standard (basal) energy metabolism to total fresh weight of living organisms // *Rep. Steno Mem. Hosp.* Vol. 4. P. 7–58.
- Hemmingsen A.M.* 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surface, and its evolution // *Rep. Steno Mem. Hosp.* Vol. 9. P. 1–110.
- 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.
- King J.R., Farner D.S.* 1961. Energy metabolism, thermoregulation, and body temperature // A.J. Marshall (ed.). *Biology and Comparative Physiology of Birds*. 2nd ed. New York, NY, USA: Academic Press. Vol. 2. P. 215–288.
- Lasiewski R.C., Dawson W.R.* 1967. A reexamination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds // *Condor*. Vol. 69. P. 13–23.

- McNab B.K.* 2009. Ecological factors affect the level and scaling of avian BMR // *Mol. Integr. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* Vol. 152. P. 22–45.
- Peters R.H.* 1983. *The Ecological Implications of Body Size.* New York: Cambridge University Press. xii + 329 p.
- Schmidt-Nielsen K.* 1984. *Scaling: Why is Animal Size So Important?* New York: Cambridge University Press. xi + 241 p.
- Snyder G.K., Sheafor B.A.* 1999. Red blood cells: centerpiece in the evolution of the vertebrate circulatory system // *Am. Zool.* Vol. 39. P. 189–198.
- Uyeda J.C., Bone N., McHugh S., Rolland J., Pennell M.W.* 2021. How should functional relationships be evaluated using phylogenetic comparative methods? A case study using metabolic rate and body temperature // *Evolution; International Journal of Organic Evolution.* Vol. 75. P. 1097–1105.
- West G.B., Brown J.H., Enquist B.J.* 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology // *Science.* Vol. 276. P. 122–126.
- White C.R., Kearney M.R.* 2014. Metabolic scaling in animals: methods, empirical results, and theoretical explanations // *Comprehensive Physiology.* Vol. 4. P. 231–256.

ГОЛОВНОЙ МОЗГ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПТИЦ: СХОДСТВО И РАЗЛИЧИЯ

Т.Б. Голубева

*Кафедра зоологии позвоночных, биологический факультет
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

THE BRAIN OF MAMMALS AND BIRDS: SIMILARITIES AND DIFFERENCES

T.B. Golubeva

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

Головной мозг представителей эндотермных животных — млекопитающих и птиц — самый большой среди позвоночных. Аллометрическая зависимость массы мозга от массы тела показывает, что мозг птиц и млекопитающих при равной массе тела занимает одну и ту же область, то есть у обоих классов эндотермных животных он практически одинаков и по массе примерно в 10 раз превышает мозг всех эктотермных животных. У мелких видов позвоночных масса мозга относительно массы тела больше, чем у крупных (Nealen, Ricklefs, 2001). Зависимость размера мозга от массы тела млекопитающих и птиц вместе описывается уравнением $W = 0,078m^{0,689}$, где W — масса мозга, а m — масса тела (Yu et al., 2014). Среди млекопитающих максимальную массу мозга по отношению к массе тела имеет человек, большую массу — высшие приматы старого света, дельфины и слоны (Smaers et al., 2021). Среди птиц наиболее крупный мозг у Psittaciformes (попугаеобразные) и Passeriformes (воробьиные), среди которых выделяются врановые (Franklin et al., 2014). В эту же группу птиц с большим мозгом добавлены Apodiformes (стрижи и колибри) и Coraciimorphae, включающие Coliiformes (птицы-мыши), Picidae (дятлы), Alcedinidae (зимородки) и Trogoniformes (трогоны) (Ksepka et al., 2020).

Из недавно полученных данных следует, что в мозге птиц содержится примерно в два раза больше нейронов, чем в таком же по массе мозге млекопитающих (Olkowicz et al., 2016). Мозг попуга-

ев и воробьиных содержит в среднем в два раза больше нейронов, чем мозг приматов той же массы. Это достигается, прежде всего, за счёт большего числа нервных клеток в паллиальных структурах конечного мозга и в мозжечке. Нервные клетки в мозге птиц плотнее упакованы, чем нейроны в мозге млекопитающих.

Если говорить об общей анатомии, то форма головного мозга млекопитающих гораздо разнообразнее, чем форма мозга современных птиц. Различия во внешнем виде мозга млекопитающих обуславливаются в основном разной степенью развития коры больших полушарий: от практически гладкой поверхности до сильной складчатости, многочисленных извилин и борозд. У птиц форма мозга относительно одинакова, на гладких больших полушариях имеется одна борозда, отделяющая *Wulst*, но положение мозга в черепе значительно варьирует: от параллельного положения его «вентральной» поверхности клюву у баклана, небольшого угла относительно линии клюва у большинства птиц, до почти перпендикулярного, «вертикального» у сов, и угла, превышающего 90° у бекасов и вальшнепов (Portman, Stingelin, 1967; Walsh, Milner, 2011; см. Fig. 1C в Ksepka et al., 2020). Несмотря на такое положение мозга у разных видов птиц, мы будем считать rostro-каудальной осью мозга направление от обонятельных долей к спинному мозгу, вентральной стороной — ту, где в мозг входит зрительный нерв, дорзальной стороной — сторону, противоположную вентральной поверхности полушарий.

Продолговатый мозг, средний мозг и мозжечок, образующие ствол головного мозга, у млекопитающих и птиц принципиально схожи, хотя при более детальном рассмотрении можно обнаружить и отличия, характерные для каждого класса, и видовые особенности в каждом классе, вызванные разной степенью развития структур, прежде всего, сенсорных систем. Эти различия с точки зрения анатомии не столь огромные, как, например, у рыб.

Уже в структурных связях ядер продолговатого и среднего мозга прослеживаются отличия, связанные с разным временем отделения этих двух классов от стволовой линии амниот. Так, у млекопитающих с их ранним происхождением строение слуховой системы на уровне ствола мозга в чём-то ближе к её строению у амфибий, чем у рептилий и птиц, структура и связи ствола мозга которых очень похожи. И в продолговатом мозге, и на уровне среднего мозга у млекопитающих хорошо развиты определённые структуры (например, бугры четверохолмия), гомологичные подобным структурам в мозге всех прочих позвоночных, и птиц

в том числе. Наружные бугры гомологичны *tectum* птиц и других позвоночных и связаны, прежде всего, со зрением; внутренние бугры гомологичны *torus semicircularis* и обслуживают органы акустико-латеральной системы. При этом уже на уровне *tectum* и *torus* происходит взаимодействие большинства сенсорных систем. Вопросы гомологии структур ствола мозга всех позвоночных встают редко. В литературе есть отчётливая тенденция заменять используемые на протяжении более ста лет названия отделов мозга позвоночных всех прочих классов, и прежде всего птиц, названиями, давно установившимися для млекопитающих.

Кардинально структура мозга млекопитающих и птиц различается на уровне конечного мозга — больших полушарий, точнее, на уровне паллиума. Это различие именно структурное; нейроны, расположенные в разных образованиях паллиума птиц, выполняют те же функции, что и нейроны определённых слоев коры, имеют аналогичные функциональные связи и молекулярную схожесть с нейронами соответствующих слоёв коры. Паллиум всех млекопитающих (*Monotremata*, *Marsupialia* и *Eutheria*) включает кору больших полушарий, неокортекс, который обычно считают высшим достижением эволюции (Dugas-Ford et al., 2012; Dugas-Ford, Ragsdale, 2015; Briscoe, Ragsdale, 2018). В неокортексе млекопитающих выделяются области, обслуживающие сенсорные и моторные системы; расположение их у всех млекопитающих весьма консервативно (например, см. Briscoe, Ragsdale, 2019).

Паллиум птиц включает дорзальные области, находящиеся над желудочком (эмбриональным), куда входит *Wulst* (эти области многие исследователи уверенно считают гомологом неокортекса млекопитающих), медиально расположенный гиппокамп, имеющий несколько иную, чем у млекопитающих, форму, и области, занимающие большую часть дорзальной части полушарий и расположенные вентральнее зоны *Wulst*, частью под желудочком. Эти области многие авторы раньше объединяли под названием «дорзальный вентрикулярный гребень» (DVR) и продолжают делать это сейчас. DVR есть у рептилий и очень мощно развит у птиц. Гомология гиппокампа и коры обонятельных луковиц у всех позвоночных не подвергается сомнению.

Изменения в представлении о структурах и функциональных свойствах конечного мозга птиц заставили иначе, чем было принято на протяжении более 100 лет, смотреть на эволюцию полушарий головного мозга позвоночных. Пересмотру этих представлений способствовал поток сведений о когнитивной деятель-

ности птиц, в чём-то не уступающих млекопитающим, и работы по структуре, функции и связях сенсорных систем (см., например, Karten, 2015; Зорина и др., 2021). Необходимо хорошо представлять, каковы эти изменения во взглядах на конечный мозг птиц, тем более, что переход на новую систему названий даётся не очень легко. Принятие новой системы было провозглашено 20 лет назад на форуме, посвящённом номенклатуре мозга птиц (Avian Brain Nomenclature Forum, 2002) и завершилось (казалось бы) через два года выходом статьи с подробным описанием этих изменений (Reiner et al., 2004a). Изменения были подготовлены исследованиями морфологии и функции мозга, ведущимися с конца 1960-х гг. (см. Reiner et al. 2004a; Jarvis, 2005; Wang et al., 2010; Wild et al., 2010; Karten, 2015).

Согласно старым взглядам и используемой с 1936 г. номенклатуре (Ariens-Kappers et al., 1936), большая часть структур конечного мозга птиц, включая дорзальный вентрикулярный гребень, считалась гомологичной базальным ганглиям млекопитающих. Это отражено в названиях палеостриатум, архистриатум, неостриатум, гиперстриатум. К началу XXI в. стало очевидно, что по связям нейронов, типам медиаторов, мембранным рецепторам, паттернам экспрессии некоторых генов при образовании конечного мозга в эмбриогенезе, а также по функциям структур этих подразделений все они, кроме палеостриатума, не имеют ничего общего со стриатумом млекопитающих и, возможно, гомологичны коре мозга млекопитающих (Reiner et al., 2004, см. обзор Jarvis, 2005). Серьёзному пересмотру подверглась именно номенклатура конечного мозга. Названия с корнем «стриатум» были заменены на *Hyperpallium apicale*, *Hyperpallium intercalatum*, *Hyperpallium densocellulare*, *Mesopallium dorsale* и аркопаллиум, заменивший архистриатум (Reiner et al., 2004a, b). Стриатум птиц сократился до размеров, сопоставимых с его размерами у млекопитающих. После этого поток статей о структуре и функциях конечного мозга чрезвычайно возрос: уточняли положение отдельных «ядер», их функций, выявляли новые связи и взаимоотношения определённых структур (Stacho et al., 2020; Jarvis et al., 2013).

Следует сказать, что не все исследователи приняли названия этих крупных областей. Не отрицая, что это паллиальные структуры, многие молекулярные биологи используют свои наименования (Dugas-Ford, Ragsdale, 2015; Briscoe, Ragsdale, 2018; Briscoe et al., 2019; Cárdenas, Borrell, 2019; обзоры Puelles et al., 2017, 2021). Эти авторы полагаются в основном на данные ран-

него нейрогенеза и роль в этом процессе определённых генов и модуляторов, что они считают более важным, чем структурно-функциональные связи.

Кора конечного мозга млекопитающих — это пластина серого вещества на поверхности полушарий, которая состоит из наружного, богатого волокнами слоя, считающегося первым, и нижележащих 5 слоёв, содержащих разные типы нейронов и глиальные клетки. Большую часть коры у млекопитающих занимает неокортекс, именно он состоит из 6 слоёв. Другие отделы коры головного мозга — трёхслойная кора гиппокампа с медиальной стороны, пириформная кора, расположенная латерально (4 слоя), и кора обонятельной луковицы (3 слоя). Для всех областей неокортекса характерно наличие относительно крупных пирамидных клеток с длинными аксонами, идущими в другие отделы мозга или другие части коры. Дендриты пирамидных нейронов перпендикулярно пересекают слои коры.

Пирамидные клетки неокортекса концентрируются в слоях 2 (3), 5 и 6, звёздчатые нейроны и другие интернейроны нескольких типов преобладают в слоях 2/3 и 4. На звёздчатых нейронах 4-го слоя устанавливают синаптическую связь аксоны, идущие от нейронов из таламуса, аксоны звёздчатых клеток связаны через интернейроны 2-го и 3-го слоёв с дендритами пирамидных нейронов. Пирамидные нейроны 5–6-го слоёв являются источниками проекций к таламусу (слои 5 и 6) и в ствол мозга (только слой 5). Пирамидные клетки 3-го слоя устанавливают связи с противоположным полушарием. Пирамидные нейроны 5-го слоя обеспечивают связь с нисходящими областями мозга и могут оканчиваться на моторных ядрах, как, например, в вокальной системе млекопитающих.

Каналов, доставляющих информацию от периферического отдела каждой сенсорной системы в неокортекс у млекопитающих или в паллиум у птиц, не меньше двух. В зрительной системе млекопитающих таламофугальный путь идёт от сетчатки к латеральному колленчатому телу таламуса, и затем к звёздчатым нейронам 4-го слоя первичной зрительной коры. Второй канал — тектофугальный, он идёт от сетчатки к наружным буграм четверохолмия, затем к определённому ядру в заднем таламусе, и наконец, к вторичной зрительной коре, тоже к звёздчатым нейронам 4-го слоя. Для всех сенсорных систем млекопитающих эта схема связей одинакова.

У птиц таламофугальный зрительный канал приходит в *Wulst (hyperpallium apicale)*, устанавливается связь нейронов на-

ружного коленчатого тела с нейронами ИНА (*nucleus interstitialis hyperpallii apicalis*). ИНА — это пластина между апикальным гиперпаллиумом и *hyperpallium intercalatum* (HI). Тектофугальный зрительный канал птиц проходит через круглое ядро таламуса и заканчивается в энтопаллиуме DVR.

Соматосенсорный лемнисковый канал у млекопитающих проходит через вентробазальный комплекс в таламусе и достигает первичной соматосенсорной коры. У птиц соматосенсорный путь от спинного мозга проходит через дорсальное промежуточное вентральное переднее ядро в таламусе к роstralной части зрительной территории ИНА в Wulst. В соматосенсорной системе тройничного нерва первичным центром является базоростральное ядро нидопаллиума.

Схемы основного слухового канала млекопитающих и птиц очень похожи. В обоих классах слуховой путь проходит через многие ядра ствола мозга, включая средний мозг, прежде чем достигнуть таламуса. У млекопитающих это вентральный отдел медиального коленчатого тела, аксоны нейронов которого идут к звёздчатым клеткам 4-го слоя первичной слуховой коры. У птиц в таламусе обработкой слухового потока занимается овоидальное ядро, аксоны его нейронов идут в поле L2 нидопаллиума (первичный слуховой центр).

Сенсорные системы птиц, таким образом, разбиваются на две группы. В первой вход от таламуса находится в нидопаллиуме, если двигаться по росто-каудальной оси мозга, это базолатеральное ядро соматосенсорной системы тройничного нерва, энтопаллиум тектофугальной зрительной системы и поле L2 слуховой системы. Интернейроны этих систем, аналогичные интернейронам 2/3 слоёв коры млекопитающих, расположены в отделах нидопаллиума и мезопаллиума, соседствующих с ядрами входов от таламуса. Нейроны, осуществляющие моторный выход на нижележащие отделы мозга для сенсорных отделов акустического поля L, зрительного тектофугального пути энтопаллиума (Fernández et al., 2019), и у воробьиных — высшего вокального центра (Reiner et al., 2005) расположены в передней части аркопаллиума, «моторном» ядре. Аркопаллиум находится в вентролатеральной части каудального конечного мозга и представляет собой гетерогенную многоядерную область паллиума птиц. Аркопаллиум состоит из двух основных частей: анатомически и функционально он подразделяется на центральную роstralную, «сенсомоторную» зону, и медиальную каудальную «висцеролим-

бическую» зону, которую многие авторы рассматривают как паллиальный компонент миндалевидного тела.

Во второй группе сенсорных систем птиц вход от таламуса получает ИНА Wulst, это соматосенсорная (обслуживающее тело) и таламофугальная зрительная системы. Нейроны, аксоны которых идут в таламус и нижележащие отделы мозга, расположены, по мнению Картена, в самом наружном слое Wulst, *hyperpallium apicale* (Karten, 2015).

Если посмотреть на вентро-дорзальное расположение сенсорных центров паллиума, то окажется, что центры Wulst каждой сенсорной системы расположены над центрами нидопаллиума и связаны между собой вертикальными связями. Горизонтальные связи выражены более мощно и простираются по всему переднему мозгу (Stacho et al., 2020). В строении паллиальных центров обнаруживается столбчатое распределение нейронов (Wang et al., 2010; Ahumada-Galleguillos et al., 2015; Stacho et al., 2020).

Сравнение центральных структур сенсорных систем млекопитающих и птиц показывает полную их структурную аналогию и одновременно демонстрирует различный эволюционный путь конечного мозга этих двух классов, столь различных по эволюционному возрасту.

Литература

- Зорина З.А., Обозова Т.А., Смирнова А.А. 2021. Высшие когнитивные способности птиц: сравнительно-эволюционный анализ // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. Т. 71. Вып. 3. С. 321–341.
- Ahumada-Galleguillos P., Fernández M., Marin G.J., Letelier J.C., Mpodozis J. 2015. Anatomical organization of the visual dorsal ventricular ridge in the chick (*Gallus gallus*): Layers and columns in the avian pallium // J. Comp. Neurol. Vol. 523. No. 17. P. 2618–2636. doi:10.1002/cne.23808
- Ariens-Kappers C.U., Huber G.C., Crosby E. 1936. The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man. New York: Hafner.
- Briscoe S.D., Ragsdale C.W. 2018. Homology, neocortex, and the evolution of developmental mechanisms // Science. Vol. 362. No. 6411. P. 190–193.
- Briscoe S.D., Ragsdale C.W. 2019. Evolution of the Chordate Telencephalon // Current Biology. Vol. 29. No. 13. P. R647–R662. doi:10.1016/j.cub.2019.05.026
- Cárdenas A., Borrell V. 2019. Molecular and cellular evolution of corticogenesis in amniotes // Cellular and Molecular Life Sciences. doi:10.1007/s00018-019-03315-x

- Dugas-Ford J., Rowell J.J., Ragsdale C.W. 2012. Cell-type homologies and the origins of the neocortex // PNAS. Vol. 109. No. 42. P. 16974–16979.
- Dugas-Ford J., Ragsdale C.W. 2015. Levels of Homology and the Problem of Neocortex // Annu. Rev. Neurosci. Vol. 38. No. 1. P. 351–368.
- Fernández M., Morales C., Durán E., Fernández-Colleman S., Sentis E., Mpodozis J., Karten H.J., Marín G.J. 2019. Parallel organization of the avian sensorimotor arcopallium: Tectofugal visual pathway in the pigeon (*Columba livia*) // J. Comp. Neurol. P. 1–27. <https://publons.com/publon/10.1002/cne.24775>.
- Franklin D.C., Garnett S.T., Luck G.W., Gutierrez-Ibanez C., Iwaniuk A.N. 2014. Relative brain size in Australian birds // Emu. doi:10.1071/MU13034.
- Jarvis E.D., Gunturkun O., Bruce L., Cillag A., Karten H., Kuenzel W., Medina L., Paxinos G., Perkel D.J., Shimizu T., Striedter G., Wild J.M., Ball G.F., Dugas-Ford J., Durand S.E., Hough G.E., Husband S., Kubikova L., Lee D.W., Mello C.V., Powers A., Siang C., Smulders T.V., Wada K., White S.A., Yamamoto K., Yu J., Reiner A., Butler A.B. 2005. Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution // Nat. Rev. Neurosci. Vol. 6. P. 151–159.
- Jarvis E.D., Yu J., Rivas M.V., Horita H., Feenders G., Whitney O., Jarvis S.C., Jarvis E.R., Kubikova L., Puck A.E.P., Siang-Bakshi C., Martin S., McElroy M., Hara E., Howard J., Pfenning A., Mouritsen H., Chen C.-C., Wada K. 2013. Global view of the functional molecular organization of the avian cerebrum: Mirror images and functional columns // Journal of Comp. Neurol. Vol. 521. No. 16. P. 3614–3665. doi:10.1002/cne.23404.
- Karten H.J. 2015. Vertebrate brains and evolutionary connectomics: on the origins of the mammalian ‘neocortex’ // Phil. Trans. R. Soc. B. Vol. 370. Art.20150060. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0060>
- Ksepka D.T., Balanoff A.M., Smith N.A., Bever G.S., Bhullar B.-A.S., Bourdon E., Braun E.L., Burleigh J.G., Clarke J.A., Colbert M.W., Corfield J.R., Degrange F.J., De Pietri V.L., Early C.M., Field D.J., Gignac P.M., Gold M.E.L., Kimball R.T., Kawabe S., Lefebvre L., Marugan-Lobon J., Monge C.S., Morhardt A., Norell M.A., Ridgely R.C., Rothman R.S., Scofield R.P., Tambussi C.P., Torres C.R., van Tuinen M., Walsh S.A., Watanabe A., Witmer L.M., Wright A.K., Zanno L.E., Jarvis E.D., Smaers J.B. 2020. Tempo and Pattern of Avian Brain Size Evolution // Current Biology. Vol. 3. No. 11. P. 2026–2036. e3. doi:10.1016/j.cub.2020.03.060
- Nealen P.M., Ricklefs R.E. 2001. Early diversification of the avian brain : body relationship // Journal of Zoology. Vol. 253. P. 391–404.
- Olkowicz S., Kocourek M., Lučan R.K., Porteš M., Fitch W.T., Herculano-Houzel S., Němec P. 2016. Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. Vol. 113. P. 7255–7260.

- Portmann A., Stingelin W. 1961. The central nervous system // A.J. Marshall (ed.). *The Biology and Comparative Physiology of Birds*. New York: Academic Press. Vol. 2. P. 1–36.
- Puelles L. 2021. Current Status of the Hypothesis of a Claustro-Insular Homolog in Sauropsids // *Brain. Behav. Evol.* Vol. 96. P. 212–241.
- Puelles L., Sandoval J.E., Ayad A., del Corral R., Alonso A., Ferran J.L., Martínez-de-la-Torre M. 2017. The Pallium in Reptiles and Birds in the Light of the Updated Tetrapartite Pallium Model // *Evolution of Nervous Systems* (2nd ed.). Oxford: Elsevier. Vol. 1. P. 519–555.
- Reiner A., Bruce L., Butler A., Csillag A., Kuenzel W., Medina L., Paxinos G., Perkel D., Powers A., Shimizu T., Striedter G., Wild M., Ball G., Durand S., Güntürkün O., Lee D., Mello C., White S., Hough G., Kubikova L., Smulders T., Wada K., Dugas-Ford J., Husband S., Yamamoto K., Yu J., Siang C., Jarvis E.D. 2004a. Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei // *J. Comp. Neurol.* Vol. 473. P. 377–414.
- Reiner A., Perkel D., Mello C., Jarvis J.D. 2004b. Songbirds and the revised avian brain nomenclature // H.P. Zeigler, P. R. Marler (eds.). *Behavioral Neurobiology of Birdsong*. Annals of the New York Academy of Sciences. Vol. 1016. P. 77–108.
- Reiner A., Yamamoto K., Karten H.J. 2005. Organization and evolution of the avian forebrain // *Anat. Rec. Part A. Discov. Mol. Cell. Evol. Biol.* Vol. 287. P. 1080–1102.
- Smaers J.B., Rothman R.S., Hudson D.R., Balanoff A.M., Beatty B., Dechmann D.K.N., de Vries D., Dunn J.C., Fleagle J.G., Gilbert C.C., Goswami A., Iwaniuk A.N., Jungers W.L., Kerney M., Ksepka D.T., Manger P.R., Mongle C.S., Rohlf F.J., Smith N.A., Soligo C., Weisbecker V., Safi K. 2021. The evolution of mammalian brain size // *Sci. Adv.* Vol. 7. P. 1–12. doi:10.1126/sciadv.abe2101.
- Stacho M., Herold C., Rook N., Wagner H., Axer M., Amunts K., Güntürkün O. 2020. A cortex-like canonical circuit in the avian forebrain // *Science*. Vol. 369. Art.eabc5534. doi:10.1126/science.abc5534
- Walsh S., Milner A. 2011. Evolution of the Avian Brain and Senses // G. Dyke, G. Kaiser (eds.). *Living Dinosaurs: The Evolutionary History of Modern Birds*. P. 282–305. doi:10.1002/9781119990475.ch11
- Wang Y., Brzozowska-Precht A., Karten H.J. 2010. Laminar and columnar auditory cortex in avian brain // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 107. P. 12676–12681.
- Yu Y., Karbowski J., Sachdev R.N.S., Feng J. 2014. Effect of temperature and glia in brain size enlargement and origin of allometric body-brain size scaling in vertebrates // *BMC Evol. Biol.* Vol. 14. <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/14/178>.

**МОРФОЛОГИЯ СКЕЛЕТА ХВОСТОВОГО ОТДЕЛА
В СВЯЗИ СО СПОСОБНОСТЬЮ К АВТОТОМИИ И
ЕГО ПРЕОБРАЗОВАНИЯ В ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ
ЛИНИЯХ ИГУАНОМОРФНЫХ ЯЩЕРИЦ (REPTILIA,
SQUAMATA, IGUANIA)**

Д.А. Гордеев¹, Н.Б. Ананьева²

¹ *Волгоградский государственный университет, Волгоград, Россия*

² *Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия*

**MORPHOLOGY OF THE TAIL REGION SKELETON IN
CONNECTION WITH THE ABILITY OF AUTOTOMY
AND ITS TRANSFORMATION IN PHYLOGENETIC
LINES OF IGUANOMORPHIC LIZARDS (REPTILIA,
SQUAMATA, IGUANIA)**

D.A. Gordeev¹, N.B. Ananjeva²

¹ *Volgograd State University, Volgograd, Russia*

² *Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg,
Russia*

e-mail: dmitriy8484@bk.ru

Каудальная автотомия — широко распространённое явление среди современных ящериц (Reptilia, Squamata, Lacertilia), заключающееся в произвольной потере хвоста и рассматривающееся как защитный механизм, ответная реакция на нападение хищника, или как результат внутривидовой борьбы. Длительная история изучения данного явления, накопление обширных сведений по анатомии хвостового отдела ящериц, механизмам и способам его утраты, особенностям процесса регенерации, с учётом данного явления у других животных, привели к тому, что значение термина в разное время варьировало, а также были описаны промежуточные случаи. Согласно наиболее поздним представлениям (Savage, Slowinski, 1996; Costa et al., 2014) различают: уротомию — любой тип отбрасывания хвоста; истинную автотомию — интравертебральный (внутрипозвоночный) тип разлома с последующей регенерацией утраченной части; псевдоавтотомию — межпозвоночный (интервертебральный) тип разлома без регенерации. Межпозвоночный разрыв с регенерацией, наблюдае-

мый у некоторых агамид, цитируемые авторы относят к «промежуточному состоянию». Здесь мы будем придерживаться указанной терминологии с некоторыми дополнениями (Ananjeva et al., 2022): специализированная псевдоавтотомия — не спонтанный способ отбрасывания хвоста, отмеченный с высокой частотой в природных популяциях, за которой может следовать регенерация нового придатка; неспециализированная псевдоавтотомия — потеря хвоста механическим способом.

Для ринхоцефалий (Rhynchocephalia: Sphenodontidae: *Sphenodon punctatus*), как сестринской группы по отношению к чешуйчатым рептилиям (Squamata), и большинства современных Lacertilia известна истинная автотомия (интравертбральный тип). Она отмечена у Gekkota (Gekkonidae, Diplodactylidae, Eublepharidae, Phyllodactylidae, Pygopodidae, Sphaerodactylidae), Scincomorpha (Scincidae, Lacertidae, Cordylidae, Gerrhosauridae, Xantusiidae), Gymnophthalmoidea (Teiidae, Gymnophthalmidae, Alopoglossidae), Diploglossa (Anguidae) и Dibamia (Dibamidae). Современные Platynota (Varanidae, Lanthonotidae, Helodermatidae) полностью утратили способность к уротомии или не имели её вовсе. Игуаноморфные ящерицы (Iguania) — уникальная группа, включающая рептилий со всеми перечисленными вариациями потери хвоста, вторично утративших эту способность, в том числе в онтогенезе (*Basiliscus vitatus*, *Ctenosaura*, *Cyclura*), что делает её перспективным объектом для рассмотрения филогенетических преобразований вариаций способности к различным типам уротомии, а также её утраты. Важным аспектом таких исследований становится выявление структур, связанных с определённым способом уротомии, которые могут сохраняться в палеонтологическом материале и делают возможным объективную реконструкцию филогенетических преобразований способности к каудальной автотомии у ящериц.

Цель нашего исследования — анализ строения хвостовых позвонков игуаноморфных ящериц с акцентом на способность к автотомии и регенерации придатка.

Материал и методы

Материалом для данного сообщения послужили образцы хвостовых позвонков остеологической коллекции (*Iguana iguana*, *Sceloporus* sp., *Uromastix* sp.) и образцы из герпетологической коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург).

Спиртовой материал (*Liolaemus tenuis*, ZISP 885; *Liolaemus nitidus*, ZISP 6931; *Leiolaemus carinatus*, ZISP 6706; *Phrynosoma braconneri*, ZISP 913; *Oplurus quadrimaculatus*, ZISP 21056; *Enyalius catenatus*, ZISP 784) сканировали на настольном томографе Neoscan N80, с последующей реконструкцией 3D изображений в CTVol. Детали строения хвостовых позвонков Iguanidae s.l. сравнивали с полученным нами ранее материалом по Agamidae (Gordeev et al., 2020; Ananjeva et al., 2021, 2022).

Результаты

Согласно современным морфологическим и молекулярно-генетическим представлениям, игуаноморфные ящерицы образуют две клады (Pyron et al., 2013; Zheng, Wiens, 2016): Acrodonta (2 семейства) и Pleurodonta (12 семейств). К первой относятся виды, утратившие способность к уротомии — Chamaelionidae, некоторые Agamidae (Uromasticinae, *Phrynocephalus*, *Trapelus* и др.), и восстановившие её в форме специализированной псевдоавтотомии представители родов *Intelagama*, *Stellagama*, многие *Agama*, все *Paralaudakia* и *Laudakia*, *Coryphophylax*, *Mantheyus phuwuanensis* и др. Во вторую кладу (Pleurodonta) входят виды, имеющие истинную автотомию или утратившие эту способность в онтогенезе.

Анализ морфологии хвостовых позвонков Iguania показал широкую вариабельность строения, что отражает таксономические различия, экоморфологический тип, спектр выполняемых функций (защита, коммуникация, использование в качестве дополнительной опоры и захвата и т.д.), способность к автотомии и её тип. Тем не менее, были выявлены общие признаки, зависящие от способа уротомии и возможности регенерации.

Виды с истинной (интравертебральной) автотомией (многие Pleurodonta). Хвостовые позвонки, как правило, с высоким задним невральным отростком, который заметно выше, чем *prezygapophysis* и *postzygapophysis* и уменьшается в каудальном направлении. *Neurapophysis* несёт хорошо развитый гребень, плоскость перелома проходит перед ним. В ряде случаев может присутствовать передний невральные отросток, характерный для многих Lacertidae (например, *Lacerta agilis*, *Zootoca vivipara*, *Eremias arguta*). *Prezygapophysis* и *postzygapophysis* с широкими суставными поверхностями, которые надёжно удерживают соседние позвонки и значительно затрудняют проведение межпозвонковой аутономии, а наличие плоскости перелома, прохо-

дящей через тело позвонка (в проксимальной части у изученных нами видов), обеспечивает истинную автотомию. Поперечные отростки крупные в проксимальной части хвоста и уменьшаются каудально. Их ориентация и число могут широко варьировать. Р. Этеридж (Etheridge, 1967) выделяет 4 типа каудальной последовательности у Iguanidae.

1. Все хвостовые позвонки несут одну пару поперечных отростков, кроме нескольких позвонков в кончике хвоста, но отдельные отростки отличаются по размеру и ориентации в разных частях хвоста. Большинство видов с этим типом позвонков способны к истинной автотомии, но у некоторых плоскость перелома может отсутствовать (*Crotaphytus*, *Hoplocercus*, *Leiosaurus*, *Phrynosoma*, *Uracenton*).

2. Хвостовые позвонки состоят из коротких серий с одной парой поперечных отростков, из которых только последний может иметь плоскость перелома, за которыми следует длинный ряд без поперечных отростков (автотомные или неавтотомные). Такое состояние встречается у некоторых видов рода *Anolis* и у *Basiliscus vitatus*.

3. Все позвонки с одной парой поперечных отростков, но их ориентация меняется в зависимости от расположения позвонка в серии. Плоскости автотомии, если они присутствуют, проходят впереди оснований поперечных отростков (например, виды рода *Anolis*). Плоскости перелома отсутствуют у *Chamaelionorops*, *Anisolepsis*, *Aptycholeamus*.

4. Пигальные позвонки с одной парой поперечных отростков, за которыми располагается ряд с расходящимися отростками, затем следует серия с одной парой одиночных отростков. Наиболее дистальные позвонки лишены поперечных отростков. Такое строение характерно для большинства крупных игуан. Плоскости перелома проходят между поперечными отростками второй серии, либо передними или задними их ветвями.

Детали строения хвостовых позвонков у видов с псевдоавтотомным типом отбрасывания хвоста (многие Agamidae из клады Acrodonta) были описаны нами ранее (Gordeev et al., 2020; Ananjeva et al., 2021), поэтому здесь кратко отметим только основные общие черты. Agamidae со способностью к специализированной псевдоавтотомии и регенерации несут узкие *postzygapophysis*, гребень на *neurapophysis* отсутствует, *neurapophysis* без переднего невральнoго отростка, тела позвонков древесных Agamidae более длинные, чем у ящериц, ведущих наземный образ жизни.

Agamidae, не способные к псевдоавтотомии и регенерации, могут развивать прочные *postzygapophysis* с широкими суставными поверхностями, надёжно удерживающие соседние позвонки и существенно затрудняющие интервертебральную автотомию (специализированную псевдоавтотомию), *neurapophysis* несёт продольный гребень.

Хвостовые позвонки Agamidae, способных к псевдоавтотомии, но не развивающие регенерат: *postzygapophysis* узкие, гребни на *neurapophysis* отсутствуют, по ширине суставных поверхностей *postzygapophysis* они занимают промежуточное положение между неавтотомными видами и другими Agamidae с псевдоавтотомией, *neurapophysis* в центральной части не образует переднего неврального отростка.

Акродонтная и плевродонтная клады игуаноморфных ящериц разошлись примерно 168,2 млн. лет назад (Zheng, Wiens, 2016). Дивергенция таксонов и филогенетические взаимоотношения надёжно реконструированы для Acrodonta, в отличие от Pleurodonta, для которых многие аспекты остаются не столь однозначными. Тем не менее, некоторые Tropiduridae (например, *Tropidurus hispidus*, *T. torquatus*), принадлежащие ко второй кладе и являющиеся сестринской группой по отношению к остальным плевродонтным ящерицам (в других реконструкциях — Leiocephalidae), обладают способностью к истинной автотомии (плезиоморфное состояние для чешуйчатых рептилий). Далее происходит утрата многими видами этой способности в онтогенезе через частичное (*Stenosaura acanthura*, некоторые виды рода *Cyclura*, все *Basiliscus*) или полное (*Iguana iguana*, *Anolis latifrons*) разрушение плоскости автотомии. При частичном разрушении плоскости автотомии она может сохраняться в наиболее дистальной (*Anolis caroliensis*) или проксимальной (все *Sauromalus*, *Anolis equestris*, *A. fuscoauratus*, *A. petersii*) части хвоста. У некоторых видов (*A. caroliensis*) при частичной утрате плоскости автотомии способность к потере хвоста сохраняется.

Акродонтные ящерицы полностью утратили способность к истинной автотомии. Все Chamaeleonidae (сестринская группа для остальных Acrodonta) не обладают способностью к уротомии. Радиация Agamidae на неавтотомных Uromastycinae и других агамид произошла около 119,8 млн. лет назад. Leiolepidinae, которые отделились от общего ствола Agamidae без Uromastycinae через 3,6 млн. лет (116,2 млн. лет назад), восстановили уротомию в форме специализированной псевдоавтотомии. Через 10,6 млн.

лет (105,6 млн. лет назад) появились две линии. Первая, вероятно, включала неавтотомных Hydrosaurinae и псевдоавтотомных Amphibolurinae (разошлись 95,8 млн. лет назад), некоторые из которых могут развивать регенераты. Вторая филогенетическая линия эволюционировала 100,7 млн. лет назад, что привело к разделению Agaminae и Draconinae. Две последние группы включают виды, способные к псевдоавтотомии и регенерации, к псевдоавтотомии без образования регенерата и утратившие способность к уротомии.

Интересно, что согласно представленной схеме, дивергенция внутри Acrodonta (с апоморфным состоянием рассматриваемого признака) произошла на 34,8 млн. лет раньше, чем у Pleurodonta (с плезиоморфным состоянием признака!). Вероятно, это связано с наличием исходного комплекса условий (образ жизни, поведенческие стратегии и т.д.), способствующих сохранению плоскости перелома в хвостовых позвонках, которые впоследствии стали ослабевать. Наиболее вероятной признаётся следующая последовательность эволюционных изменений способности к уротомии: внутривозвонковая аутономия, отсутствие аутономии, межпозвонковая аутономия.

Литература

- Ananjeva N.B., Gordeev D.A., Korost D.V. 2021. The review of the autotomy of Agamid Lizards with considerations about the types of autotomy and regeneration // Journal of Developmental Biology. Vol. 9. P. 1–32.
- Ananjeva N.B., Gordeev D.A., Nguyen T.T., Orlov N.L. 2022. Analysis of urotomy and regeneration in Agamid Lizards of the genus *Mantheyus* (Reptilia: Sauria: Agamidae: Draconinae) using X-ray methods and a computed microtomography // Biology Bulletin. Vol. 4. No. 49. P. 309–317.
- Costa H., Moura M., Feio R.A. 2014. Tale of lost tails: pseudoautotomy in the Neotropical snake genus *Drymoluber* (Serpentes: Colubridae) // Canadian Journal of Zoology. Vol. 92. P. 811–816.
- Etheridge R. 1967. Lizard caudal vertebrae // Copeia. Vol. 4. P. 699–721
- Gordeev D.A., Ananjeva N.B., Korost D.V. 2020. Autotomy and regeneration in Squamate Reptiles (Squamata, Reptilia): Defensive behavior strategies and morphological characteristics (using computer microtomography methods) // Biol. Bull., Russ. Acad. Sci. Vol. 47. P. 389–398.
- Pyron R.A., Burbrink F.T., Wiens J.J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes // BMC Evol. Biol. Vol. 13. No. 93. P. 1–53.

- Savage J.M., Slowinski J.B.* 1996. Evolution of coloration, urotomy and Coral Snake mimicry in the snake genus *Scaphiodontophis* (Serpentes: Colubridae) // *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 57. P. 129–194.
- Zheng Y., Wiens J.J.* 2016. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for Squamate Reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species // *Mol. Phylogenet. Evol.* Vol. 94. P. 537–547.

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ В СТРОЕНИИ
СКЕЛЕТА У ЛЯГУШЕК ПОДСЕМЕЙСТВА
MICROHYLINAЕ (AMPHIBIA: MICROHYLIDAE)**

В.А. Горин¹, Н.А. Поярков^{1,2}

¹ *Кафедра зоологии позвоночных, биологический факультет
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

² *Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский
центр, Ханой, Вьетнам*

**ECOLOGICAL ADAPTATIONS IN SKELETON OF
FROGS OF THE SUBFAMILY MICROHYLINAЕ
(AMPHIBIA: MICROHYLIDAE)**

V.A. Gorin¹, N.A. Poyarkov^{1,2}

¹ *Department of Vertebrate Zoology, Biological Faculty, Lomonosov
Moscow State University, Moscow, Russia*

² *Russian-Vietnamese Tropical Research and Technological Center, Hanoi,
Vietnam
e-mail: gorinvlad@gmail.com*

Азиатское подсемейство узкоротых лягушек Microhylinae Günther, 1858 (1843) (Anura: Microhylidae) представляет собой прекрасный объект для исследования закономерностей и процессов, обусловивших формирование и развитие биоразнообразия земноводных тропической Азии. Сегодня это подсемейство насчитывает 116 видов, объединённых в 10 родов, распространённых практически по всем тропическим регионам Южной, Юго-Восточной и Восточной Азии. Лягушки этого подсемейства отличаются значительной морфологической и экологической пластичностью, населяя различные биотопы и ландшафты от прибрежных песчаных равнин до горных вечнозелёных тропических лесов на высотах более 2000 м над ур. м. Виды Microhylinae демонстрируют разнообразные стратегии размножения и развития личинок: от размножения во временных водоёмах, при котором самки откладывают сотни мелких икринок, а из них быстро развиваются многочисленные головастики-фильтраторы, до значительной степени эмбрионизации, сопряжённой с откладкой небольшого числа крупных икринок в небольшие водоёмы, распо-

ложенные в растениях (фитотелматах). Кроме того, узкороты подсемейства *Microhylinae* крайне разнообразны по размерам (длине) тела, которые могут варьировать от относительно крупных (около 100 мм) до наименьших из известных для наземных позвоночных (взрослые самцы длиной около 10 мм). Строение скелета *Microhylinae* существенно различается у разных групп, демонстрируя, в том числе, особенности, которые редки или вовсе отсутствуют у других клад бесхвостых амфибий (Parker, 1934).

Мы проанализировали разнообразие скелетных признаков лягушек подсемейства *Microhylinae* по данным компьютерной микротомографии и дифференцирующего ализарин-альцианового окрашивания. Всего были изучены 72 вида из всех 10 родов подсемейства. Визуализация снимков компьютерной томографии была произведена в программе Amira-Avizo 3D Software. Терминология для описания остеологических признаков следовала работе Паркера (Parker, 1934). Для оценки родства разных видов и родов *Microhylinae* мы опирались на мультилокусную филогению подсемейства (Gorin et al., 2021), согласно которой роды *Micryletta* и *Mysticellus* группируются вместе, сестринские роды *Metaphrynella* и *Phrynella* объединяются в кладу с *Uperodon* и *Kaloula*, *Glyphoglossus* группируется с *Microhylla* и *Nanohyala*, а род *Chaperina* занимает наиболее обособленное положение в подсемействе. Образ жизни разных видов лягушек был упрощённо разделён на три основных типа: полудревесный, роющий и наземный.

Род *Chaperina* представлен единственным видом *C. fusca*, который ведёт полудревесный образ жизни, размножаясь в заполненных водой дуплах деревьев. Для лягушек этого рода характерно укорочение тел позвонков, причём первые два позвонка сливаются в один (рис. 1). Терминальные фаланги пальцев передних и задних конечностей Т-образной формы, образуют развитые пальцевые диски. *Prehallux* и *prepollex* развиты слабо. В плечевом поясе присутствуют ключицы.

Лягушки родов *Micryletta* и *Mysticellus* ведут наземный образ жизни, а строение их скелетов довольно консервативно. Позвоночный столб представлен 8 предкрестцовыми позвонками, тела передних позвонков укорочены. Терминальные фаланги пальцев передних и задних конечностей простые по форме, пальцевые диски не развиты. *Prehallux* и *prepollex* развиты слабо (рис. 2). Для всех видов рода *Micryletta* характерно наличие большого числа сесамовидных окостенений в передних и задних конечностях, наиболее заметны мощные костяные «пятки» — *os sesamoides tarsale*.

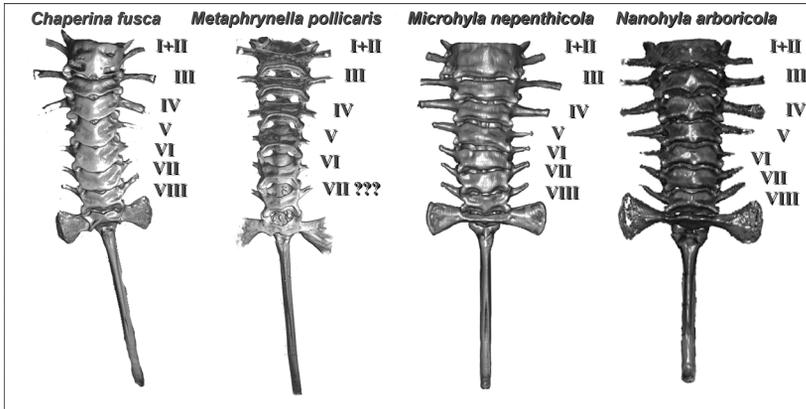


Рис. 1. Морфология позвоночных столбов полудревесных видов лягушек подсемейства Microhylinae.

Представители родов *Metaphrynella* и *Phrynella* ведут полудревесный образ жизни, размножаясь в дуплах деревьев. У *Phrynella* позвоночный столб представлен 8 позвонками, тела позвонков укорочены. У рода *Metaphrynella*, помимо укорочения тел позвонков, некоторые предкрестцовые позвонки сливаются; в результате их общее число уменьшается до семи (*M. sundana*) и даже шести (*M. pollicaris*) (рис. 1). Для лягушек обоих родов характерны удлинённые пальцы на передних конечностях; терминальные фаланги передних и, в меньшей степени, задних конечностей Т-образной формы, образуют развитые пальцевые диски (рис. 2). *Prepollex* крупный, хорошо окостеневающий, *prehallux* развит слабо.

Южноазиатский род *Uperodon* объединяет виды с различным образом жизни. Некоторые виды (*U. rohani*, *U. montanus*) ведут полудревесный образ жизни, но размножаются во временных или постоянных водоёмах на земле. При этом их позвоночник представлен 8 предкрестцовыми позвонками. Пальцы передних конечностей удлинены, терминальные фаланги передних конечностей имеют Т-образную форму и образуют развитые пальцевые диски, терминальные фаланги задних конечностей слегка раздвоенные. *Prehallux* и *prepollex* развиты слабо. Для других видов (*U. systoma*, *Uperodon* sp.) характерен роющий образ жизни. Позвоночный столб представлен 8 предкрестцовыми позвонками. Пальцы передних конечностей удлинённые, терминальные фалан-

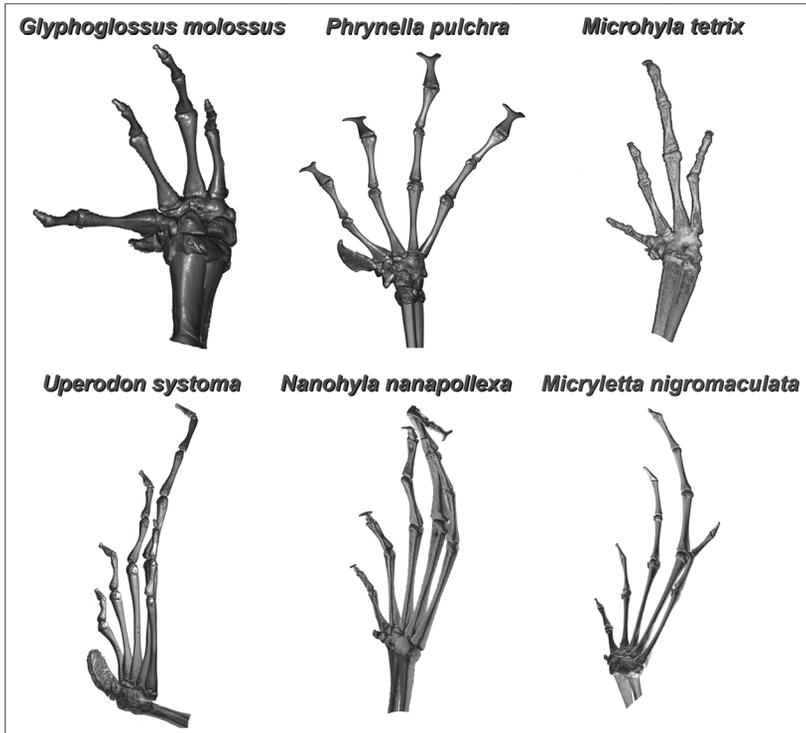


Рис. 2. Разнообразие строения передних (сверху) и задних (снизу) конечностей лягушек подсемейства Microhylinae.

ги передних и задних конечностей по форме простые, без развитых пальцевых дисков (рис. 2). *Prepollex* развит слабо, на задних конечностях — крупный, хорошо окостеневающий *prehallux*.

Род *Kaloula* также объединяет виды с различной морфологией и образом жизни. Большинство видов (*K. pulchra*, *K. kalingensis*, *K. indochinensis*, *Kaloula* sp.) ведёт наземный или полудревесный образ жизни. Их позвоночный столб представлен 8 предкрестцовыми позвонками. Пальцы передних конечностей удлинённые, терминальные фаланги пальцев передних конечностей Т-образной формы, образуют развитые пальцевые диски; терминальные фаланги пальцев задних конечностей либо простые по форме (*K. pulchra*), либо слегка раздвоенные (*K. kalingensis*, *K. indochinensis*, *Kaloula* sp.). Предпервый па-

лец на передних конечностях развит слабо, на задних либо крупный и хорошо окостеневающий (*K. pulchra*), либо развит слабо (*K. kalingensis*, *K. indochinensis*, *Kaloula* sp.). Некоторые виды *Kaloula* (*K. conjuncta*, *K. picta*, *K. pulchra*) могут зарываться в грунт. Их позвоночник представлен 8 предкрестцовыми позвонками. Пальцы передних конечностей удлинённые, терминальные фаланги пальцев передних конечностей Т-образные (*K. conjuncta*) или слегка раздвоенные (*K. picta*), терминальные фаланги пальцев задних конечностей простые по форме. *Prepollex* развит слабо, на задних конечностях — крупный, хорошо окостеневающий *prehallux*. Лягушки вида *K. rigida* ведут наземный образ жизни и имеют 8 предкрестцовых позвонков. Терминальные фаланги пальцев передних конечностей слегка раздвоены, задних — простые по форме. *Prehallux* и *prepollex* развиты слабо.

Лягушки рода *Glyphoglossus* хорошо адаптированы к рытью. Их позвоночный столб представлен 8 предкрестцовыми позвонками. Пальцы передних конечностей удлинённые, терминальные фаланги пальцев передних и задних конечностей простые по форме. *Prexallus* и *prepollex* развиты слабо. У *G. yunnanensis*, *G. guttulatus*, *G. brooksi* и *G. smithi* в плечевом поясе присутствуют ключицы. Радикально отличается морфология *G. molossus*: это наиболее крупный вид (длина тела до 10 см и более), с гипероссифицированным скелетом, большую часть года проводит под землёй. Позвоночный столб представлен 8 предкрестцовыми позвонками. Передние и задние конечности укороченные и мощные. Терминальные фаланги пальцев передних и задних конечностей простые по форме. *Prehallux* и *prepollex* хорошо развитые и окостеневающие (рис. 2). В плечевом поясе ключицы отсутствуют.

Большинство лягушек рода *Nanohyla* ведёт наземный образ жизни. Для этих миниатюризированных лягушек характерны укороченные тела позвонков, предкрестцовых позвонков обычно восемь. Терминальные фаланги пальцев передних и задних конечностей Т-образной формы, имеются пальцевые диски (рис. 2). Лягушки вида *N. arboricola* ведут полудревесный образ жизни, размножаясь в дуплах деревьев. Для них характерно наличие 7 предкрестцовых позвонков, так как первые два позвонка сливаются (рис. 1).

Род *Microhyla* насчитывает наибольшее число видов (48), которые весьма разнообразны по морфологии и образу жизни. Большинство видов *Microhyla* ведёт наземный образ жизни. Позвоночный столб представлен 8 предкрестцовыми позвонками. Терминальные фаланги пальцев передних и задних конечностей

могут быть простыми, раздвоенными или Т-образными по форме (рис. 2). *Prehallux* и *prepollex* развиты слабо. Ряд видов этого рода (*M. picta*, *M. fodiens*, *M. mihintalei*) ведёт роющий образ жизни. Позвоночный столб представлен 8 предкрестцовыми позвонками. Терминальные фаланги пальцев передних и задних конечностей простые по форме. *Prepollex* развит слабо, а *prehallux* более крупный. Вид *M. nepenthicola* отличается полудревесным образом жизни, размножаясь в заполненных водой кувшинчиках непентесов. Для этих лягушек характерны укороченные тела позвонков, предкрестцовых позвонков 7 из-за слияния первых двух (рис. 1). *Prehallux* и *prepollex* развиты слабо.

Филогенетические связи подсемейства Microhylinae предполагают, что разные эволюционные линии этих лягушек неоднократно адаптировались к полудревесному и роющему образу жизни независимо друг от друга. Можно предположить, что эти переходы происходили от более генерализированного наземного образа жизни, однако, палеонтологические находки Microhylinae не известны, так что с уверенностью рассуждать об образе жизни общего предка этих лягушек затруднительно. Не менее четырёх раз в ходе эволюции подсемейства независимо возникали полудревесные формы (род *Chaperina*, группировка *Kaloula-Uperodon-Phrynella-Metaphrynella*, *Microhyla nepenthicola* и *Nanohyla arboricola*). Не менее пяти раз независимо в ходе эволюции возникали роющие формы (ряд видов рода *Kaloula*, некоторые виды рода *Uperodon*, *Microhyla picta*, *M. fodiens*, *M. mihintalei*). По всей видимости, есть и обратные переходы к наземному образу жизни (у *Kaloula rigida* и, возможно, некоторых *Microhyla*).

Сравнительный анализ показывает, что переход к определённому образу жизни у Microhylinae связан со специфической морфологией. Так, у полудревесных лягушек, как правило, развитые передние конечности с крупными пальцевыми дисками, *prehallux* при этом развит слабо. Любопытно, что у лягушек, размножающихся в фитотелматах, заметны независимые изменения в строении позвоночника, выраженные как в укорочении тел позвонков, так и в полном сращении некоторых из них. По всей видимости, это может быть связано с эмбрионизацией, характерной для таких лягушек. В таком случае вследствие гетерохронии процессов развития разные элементы скелета нередко срастаются. Роющие лягушки характеризуются простыми по форме терминальными фалангами пальцев без развитых дисков; при этом у них хорошо развиты задние конечности, несущие крупные лопато-

видные *prehallux*, важные при копании. Наземные формы наиболее разнообразны по морфологии. По всей видимости, разнообразие состояний признаков у наземных форм объясняется тем, что этот образ жизни фактически объединяет большое число различных экологических специализаций, а разные признаки могут скорее определяться индивидуальными экологическими нишами, которые занимают те или иные виды, нежели общими трендами. Интересно, что среди всех родов только *Chaperina* и большинство видов *Glyphoglossus* имеют в плечевом поясе развитые ключицы. Одна из функций ключиц у бесхвостых земноводных — стабилизация плечевого сустава при приземлении. Поэтому ключицы являются очевидным кандидатом для редукции в ходе миниатюризации, поскольку при уменьшении массы тела не требуется большая жёсткость скелета (Emerson, 1984). Такое объяснение вполне приемлемо для миниатюрных лягушек родов *Microhyla*, *Nanohyla*, *Micryletta*, *Mysticellus*, *Metaphrynella* и *Phrynella*, однако плохо применимо к крупным лягушкам родов *Kaloula* и *Uperodon*, а также *Glyphoglossus*. Отсутствие биомеханической модели и каких бы то ни было палеонтологических находок не даёт возможности с уверенностью рассуждать об эволюции структур плечевого пояса у этих лягушек. Наши результаты показывают, что лягушки подсемейства Microhylinae — крайне привлекательная модельная группа не только для изучения частных вопросов становления её разнообразия, систематики и филогенетической истории, но и для исследования общих вопросов эволюции адаптивной морфологии, размеров тела, образа жизни и репродуктивной биологии бесхвостых земноводных.

Исследование было выполнено при поддержке Российского научного фонда (грант РНФ № 22-14-00037).

Литература

- Emerson S.B. 1984. Morphological variation in frog pectoral girdles: testing alternatives to a traditional adaptive explanation // *Evolution*. Vol. 38. No. 2. P. 376–388.
- Gorin V.A., Scherz M.D., Korost D.V., Poyarkov N.A. 2021. Consequences of parallel miniaturisation in Microhylinae (Anura, Microhylidae), with the description of a new genus of diminutive South East Asian frogs // *Zoosystematics and Evolution*. Vol. 97. No. 1. P. 21–54.
- Parker H.W. 1934. Monograph of the frogs of the family Microhylidae. 208 p.

**О НАХОДКАХ ДВОЯКОДЫШАЩИХ РЫБ
ИЗ НАРОВСКОГО ГОРИЗОНТА
ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ**

В.В. Гусовский, П.П. Скучас

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

**ON THE FINDS OF DIPNOANS FROM THE NAROVA
HORIZON OF LENINGRAD OBLAST**

V.V. Gusovsky, P. P. Skutschas

*Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia
e-mail: v.v.gusovsky@list.ru*

Двоякодышащие рыбы, или дипнои (Osteichthyes: Dipnoi) — группа саркоптеригий (Sarcopterygii), для которых характерна адаптация к обработке пищи в глубине ротовой полости с помощью специфического зубного аппарата. Он может содержать поля давящих дентиклей, а также уникальные по механизму развития и различные по морфологии зубные пластины (Denison, 1974; Smith et al., 2002; Крупина, 2004; Clack et al., 2011). Начальные этапы эволюционной истории двоякодышащих рыб приходятся на девонский период, когда происходила их ранняя радиация и углубление экологических специализаций (Clack et al., 2011; Johanson, Ahlberg, 2011).

Разнообразный и хорошо сохранившийся материал по дипноям российской части Главного девонского поля происходит из мергелей наровского (средний девон, вторая половина эйфельского века) горизонта, которые открываются вдоль рек Славянки и Лемовжи, протекающих по территории Ленинградской области (Эйхвальд, 1844, 1861; Eichwald, 1860; Agassiz, 1844; Pander, 1858; Woodward, 1891; Обручев, 1964; Крупина, 2004; Ivanov, Lebedev, 2011). Детальное изучение недавно обнаруженных в указанных отложениях ископаемых остатков, а также переопределение образцов, хранящихся в музейных коллекциях, позволяет уточнить видовой состав двоякодышащих рыб данных местонахождений. Это важно для понимания эволюции дипнои и палеобиогеографии среднего девона.

Строение всех известных из указанных отложений крыш черепа дипнои соответствует таковому у типового вида рода

Dipterus — *D. valenciennesi* Sedgwick & Murchison, 1828, описанного из среднедевонских местонахождений Шотландии (Sedgwick, Murchison, 1828; Traquair, 1878; Watson, Gill, 1923; White, 1965). Об этом позволяют судить сходные значения соотношений основных промеров крыши черепа, соответствие взаимного расположения костей, а также их относительные линейные размеры. Наиболее заметными сходными морфологическими признаками являются крупные размеры кости В относительно других пластин крыши черепа, сравнительно небольшие размеры парных костей I и J, крупные размеры ростро-каудально удлинённых парных костей С и Е, наличие небольшой хорошо заметной кости D, а также присутствие сплошного косминового покрова в загибающейся вентрально ростральной части крыши черепа, формирующей плотную «верхнюю губу». Наблюдаемые признаки позволяют отнести крыши черепов из Славянки и Лемовжи к виду *Dipterus valenciennesi*.

Однако присутствие в мергелях Славянки и Лемовжи зубных пластин и посткраниальных скелетных элементов значительно более крупного размера по сравнению с аналогичным материалом, известным для *D. valenciennesi* (Обручев, 1964; Крупина, 2004; Ivanov, Lebedev, 2011), может вызвать предположение о присутствии в тех же отложениях другого вида двоякодышащих рыб. С другой стороны, при исследовании общей геометрической формы зубных пластин двоякодышащих рыб изучаемых местонахождений была обнаружена незначительная изменчивость морфометрических показателей. С учётом изометричности роста зубных пластин дипной (Smith et al., 1993) при отсутствии наблюдаемой в конкретных таксонах резорбции их отдельных участков (Kemp, Molnar, 1981), результаты морфометрии указывают на присутствие единственного вида дипной в отложениях наровского горизонта Славянки и Лемовжи. Тем не менее, поскольку зубные пластины разных видов девонских двоякодышащих рыб иногда могут быть очень сходны по морфологии (Denison, 1974; Long, 1987), подобный вывод следует считать предварительным.

Палеобиоценоз, из которого происходило захоронение исследуемых ископаемых, представлял собой мелководный прибрежно-морской водоём (Lukševičs et al., 2010) с переменной солёностью (что, скорее всего, подтверждается обнаружением в исследуемых мергелях трохилисков — оогониев харовых водорослей, способных обитать в солоноводных водоёмах только при достаточном сезонном опреснении (Burne et al., 1980)). Возмож-

но, в этом палеобиоценозе насыщенность биогенными химическими элементами была выше (Odum, 1971), чем в озёрном палеобиоценозе, из которого происходят самые полные остатки типового вида рода *Dipterus* (Trewin, 1986). Можно предположить, что представители вида *D. valenciennesi* в благоприятных экологических условиях среднего девона восточной части Главного девонского поля могли достигать более крупных размеров, чем в типовом местонахождении.

Таким образом, по анатомии крыши черепа из отложений наровского горизонта Ленинградской области определён один вид двоякодышащих рыб — *Dipterus valenciennesi*, что дополняет ранее известные находки из шотландских локаций и говорит о значительном распространении данного вида в среднедевонских водных биоценозах континента Лавруссия. На основании обнаружения в изучаемых породах крупных зубных и посткраниальных скелетных элементов дипной мы также приходим к выводу о присутствии в данных местонахождениях более крупных двоякодышащих рыб, которые могут принадлежать к тому же виду.

Литература

- Воробьева Э.И., Обручев Д.В. 1964. Подкласс Sarcopterygii. Мясистолопастные // Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. М. 268 с.
- Крупина Н.И. 2004. Подкласс Діпної. Двоякодышащие // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. М. С. 373–409.
- Эйхвальд Э.И. 1844. О рыбах первобытного океана в окрестностях Павловска // Отечественные записки. Т. 36. Вып. 9. С. 1–22.
- Эйхвальд Э.И. 1861. Палеонтология России. Древний период. СПб. 521 с.
- Agassiz L. 1844. Monographie des poissons fossiles du vieux grès rouge ou Système Dévonien (Old Red Sandstone) des îles Britanniques et de Russie. Neuchatel. 220 p.
- Burne R. V., Bauld J., De Deckker P. 1980. Saline lake charophytes and their geological significance // Journal of Sedimentary Research. Vol. 50. No. 1. P. 281–293.
- Clack J.A., Sharp E.L., Long J.A. 2011. The fossil record of lungfishes // The biology of lungfishes. Enfield. P. 1–42.
- Denison R.H. 1974. The structure and evolution of teeth in lungfishes // Fieldiana: Geology. Vol. 33. No. 3. P. 31–58.

- Eichwald E. 1860. Lethaea rossica ou Paléontologie de la Russie. Stuttgart. Vol. 1. 1657 p.
- Ivanov A., Lebedev O. 2011. Devonian vertebrate localities in the Luga River basin (Leningrad Region, Russia). St. Petersburg. 37 p.
- Johanson Z., Ahlberg P.E. 2011. Phylogeny of lungfishes // The biology of lungfishes. Enfield. P. 43–60.
- Kemp A., Molnar R.E. 1981. *Neoceratodus forsteri* from the Lower Cretaceous of New South Wales, Australia // Journal of Paleontology. Vol. 55. No. 1. P. 211–217.
- Lukševičs E., Lebedev O.A., Zakharenko G.V. 2010. Palaeozoogeographical connections of the Devonian vertebrate communities of the Baltica Province. Part I. Eifelian–Givetian // Palaeoworld. Vol. 19. P. 94–107.
- Odum E.P. 1971. Fundamentals of ecology. Philadelphia. 574 p.
- Pander C.H. 1858. Über die ctenodipterinen des devonischen Systems. St. Petersburg. 64 S.
- Sedgwick A., Murchison R.I. 1828. IV. On the Structure and Relations of the Deposits contained between the Primary Rocks and the Oolitic Series in the North of Scotland // Transactions of the Geological Society of London. Vol. 2. No. 1. P. 125–160.
- Smith M.M., Krupina N.I., Cloutier R. 1993. Growth of the dental system of the Famennian dipnoan, *Andreyevichthys epitomus* from Russia: morphometrics and morphogenesis of the entopterygoid tooth plates // IGCP. Vol. 328. P. 15–16.
- Smith M.M., Krupina N.I., Joss J. 2002. Developmental constraints conserve evolutionary pattern in an osteichthyan dentition // Connective tissue research. Vol. 43. P. 113–119.
- Traquair R.H. 1878. I. On the Genera *Dipterus*, Sedgw. & Murch., *Palædaphus*, Van Beneden and De Koninck, *Holodus*, Pander, and *Cheirodus*, M'Coy // Journal of Natural History. Vol. 2. No. 7. P. 1–17.
- Trewin N.H. 1986. Palaeoecology and sedimentology of the Achanarras fish bed of the Middle Old Red Sandstone, Scotland // Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Vol. 77. No. 1. P. 21–46.
- Watson D.M.S., Gill E.L. 1923. The structure of certain Palaeozoic Dipnoi // Zoological Journal of the Linnean Society. Vol. 35. No. 233. P. 163–216.
- White E.I. 1965. The Head of *Dipterus valenciennesi*, Sedgwick & Murchison // The Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology. Vol. 11. No. 1. P. 1–45.
- Woodward A.S. 1891. Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History). Part II. London. 567 p.

**ТАКТИЛЬНЫЕ СТРУКТУРЫ В ЭПИДЕРМИСЕ
РЫБ — У СЛЕПОЙ И ЗРЯЧЕЙ ФОРМ АСТИАНАКСА
(*ASTYANAX FASCIATUS*)**

Г.В. Девицина, Т. В. Головкина

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

**MORPHOLOGICAL MODIFICATIONS OF
EPIDERMAL CELLS IN BLIND AND SIGHTED
CAVEFISH (*ASTYANAX FASCIATUS*)**

G.V. Devitsina, T.V. Golovkina

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

Зрение играет важнейшую роль в дистантной ориентации рыб (Мантейфель, 1980; Павлов, Касумян, 1990). Однако в силу определённых условий существования функция зрительной системы может быть утрачена. В таких случаях оставшиеся интактными сенсорные структуры компенсируют дефицит сенсорной информации. Проблемы компенсаторной изменчивости и межсистемного взаимодействия различных сенсорных каналов у рыб до настоящего времени остаются мало исследованными. В настоящей работе у двух форм вида астианакс (*Astyanax fasciatus*, Cuvier 1819) — слепой пещерной (4 особи TL 5,2–6,5 см) и зрячей (2 особи TL 5,3 и 7,1 см) — изучали морфологию поверхности эпидермиса с применением методов сканирующей электронной микроскопии.

Обнаружено, что у астианакса слепой формы в коже вентральной и дорзальной поверхностях головы и тела, а также в слизистой выстилке ротовой полости встречаются локальные скопления эпидермальных клеток с модифицированной апикальной мембраной различной формы. Так, «клетки-воронки» являются видоизменёнными эпидермальными клетками, у которых апикальная мембрана образует центральное углубление в форме воронки (рис. 1).

На поверхности апикальной мембраны таких клеток кольцевые рёбра меняют характер рисунка, превращаясь в пластины. Пластины образуют правильный спиралевидный рисунок, ко-



Рис. 1. Клетки-воронки и модифицированные клетки на теле слепого астианакса.

торый формирует воронку. Спускаясь в глубь воронки, пластины увеличиваются в размерах. В углублении воронки рёбра пластины лежат параллельно (рис. 2). Скопления «клеток-воронок» окружены обычными эпидермальными клетками. Возможно, эти необычные для кожи рыб клетки являются одной из форм механорецепторов. Такие скопления модифицированных эпидермальных клеток у слепых рыб особенно многочисленны в коже латеральных участков гулярной, кардиальной зон и у края жаберной полости, а также в коже между брюшными плавниками. Такая локализация не случайна, т.к. именно эти участки тела, богатые невромастами, играют важнейшую роль в ориентации слепых рыб пещерной форма астианакса (Holzman et al., 2014).

У особей зрячей формы астианаксов отдельные «клетки-воронки» встречались очень редко в тех же зонах, и чаще в коже дорзальной поверхности головы. Много «клеток-воронок» у слепой и зрячей форм астианакса в слизистой выстилке ротовой полости, особенно в челюстных зонах и на губах. Особенно крупные скопления «клеток-воронок» располагаются во вкусовых зо-

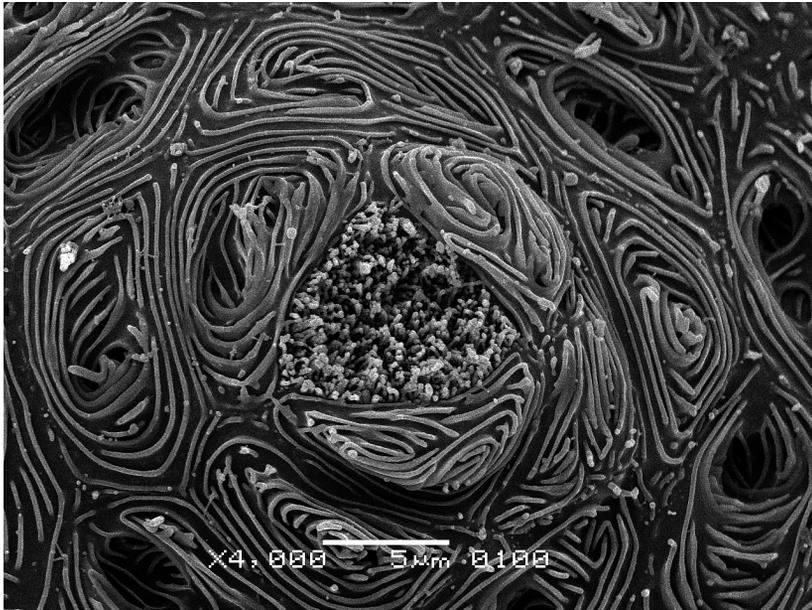


Рис. 2. Клетки-воронки и пластинчатые выросты вокруг вкусовой почки (в центре) в околоротовой зоне слепого астианакса.

нах и даже в эпителии вкусовых сосочков. «Клетки-воронки» многочисленны и в местах скопления невромастов. Определение функциональной значимости таких клеток требует физиологических исследований. Однако в соответствии с законами гидродинамики (Романенко, 2001), можно предположить, что в зоне контакта каждой «клетки-воронки» с потоком воды в пограничном слое происходит падение давления. Пластины внутри воронки можно рассматривать как датчики давления в пограничном слое.

Пластинчатые разрастания на апикальной мембране обычных эпидермальных клеток, которые часто встречаются в коже слепых рыб, позволяет им функционировать как тактильным рецепторам. Сходная локализация вкусовых почек, свободных невромастов и эпидермальных тактильных рецепторов указывает на синхронность их активации.

У слепых рыб модификации апикальной мембраны эпидермальных клеток могут проявляться в виде пластинчатых разрастаний кольцевых рёбер около вкусовых почек. Это многочисленные образования на поверхности эпидермальных клеток в виде

стопок из нескольких округлых дисков 1,0–1,5 мкм в диаметре и высотой 2,0–3,0 мкм. Возможно, такие структуры также можно рассматривать как одну из форм механорецепторов.

В коже зрячего астианакса «клетки-воронки» встречаются редко, но на эпидермальных клетках нигде не наблюдалось пластинчатых разрастаний, возвышений или провалов.

Можно полагать, что выключение зрительной рецепции стимулирует одновременно развитие тактильной, вкусовой и сейсмо-сенсорной рецепции, а также межсистемных вкусо-тактильных и сейсмо-тактильных взаимодействий. Выключение зрения приводит к усиленному развитию интегративных механизмов полисенсорной ориентации у рыб.

Литература

- Мантейфель Б.П.* 1980. Экология поведения животных. М. 220 с.
- Павлов Д.С., Касумян А.О.* 1990. Сенсорные основы пищевого поведения рыб // Вопросы ихтиологии. Вып. 3. С. 720–732.
- Романенко Е.В.* 2001. Гидродинамика рыб и дельфинов. М. 411 с.
- Holzman R., Perkol-Finkel S., Zilman G.* 2014. Blind cavefish use mouth suction to detect obstacles // J. Exper. Biology. Vol. 217. P. 1955–1962. doi:10.1242/jeb.098384

**РАЗНООБРАЗИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ИСКОПАЕМЫХ
ГУСЕОБРАЗНЫХ
(AVES: ANSERIFORMES) ЕВРАЗИИ**

Н.В. Зеленков

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

**THE DIVERSITY AND EVOLUTION OF FOSSIL
ANSERIFORMES (AVES)
IN EURASIA**

N.V. Zelenkov

*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow,
Russia
e-mail: nzelen@paleo.ru*

Гусеобразные, или пластинчатоклювые (Aves: Anseriformes) — одни из наиболее характерных представителей современных авифауны, имеющие длительную эволюционную историю и довольно богатую по сравнению с другими птицами палеонтологическую летопись в Евразии. Несмотря на хорошую представленность группы в ископаемом состоянии, её эволюция до настоящего времени остаётся изученной очень фрагментарно. Недавние находки новых форм и ревизия ранее описанных таксонов, обобщённые в этом сообщении, позволяют на новом уровне рассмотреть известное таксономическое разнообразие ископаемых гусеобразных и на основании этого более полно охарактеризовать как общую эволюцию группы в Евразии, так и некоторые её детали.

Дивергенция Anseriformes по молекулярно-генетическим данным оценивается поздним мелом – началом палеогена (Claramunt, Sracraft, 2015; Kuhl et al., 2021 и др.). Находки хорошо дивергировавших палеоценовых гусеобразных (Zelenkov, 2018; Tambussi et al., 2019; Mayr, 2022) указывают на то, что эволюционное становление отряда могло быть приурочено, по меньшей мере, к границе мела и палеоцена, но, скорее всего, происходило несколько ранее (в кампане – маастрихте). Тем не менее, все известные к настоящему времени предполагаемые меловые находки Anseriformes остаются дискуссионными. Presbyornithidae неоднократно определялись по крайне фрагментарным материалам из позднемеловых отложений

(Maуr, 2017, 2022), однако не только семейственная, но даже отрядная принадлежность этих меловых находок остаётся неподтверждённой. *Teviornis gobiensis* из маастрихта Монголии, по-видимому, представляет древнейших известных Anseriformes (Зеленков, Курочкин, 2015; De Pietri et al., 2015), однако отнесение этой формы к семейству Presbyornithidae может считаться только предварительным. Примечательно, что сходство с гусеобразными проявляется и у других меловых птиц (например, *Iaceornis*), принадлежность которых к кроновой группе современных птиц (Neornithes) остаётся под вопросом (Maуr, 2017, 2022).

Древнейшие кайнозойские Anseriformes Евразии (и одни из древнейших в мире) известны из наранбулакской свиты (поздний палеоцен – ранний эоцен) в Южной Монголии и представлены недавно описанной крупной (размером с лебедя) формой *Naranbulagornis khun* (Zelenkov, 2018), а также многочисленными Presbyornithidae (см. ниже). *Naranbulagornis* характеризуется необычной мозаикой продвинутых и плезиоморфных черт и отчасти схож с современными пеламедеями (Anhimidae). Остатки небольших по размеру птиц, морфологически сходных с Anhimidae, также известны из раннего эоцена Великобритании и Германии (Maуr, 2022).

Из отложений наранбулакской свиты известна одна из наиболее репрезентативных коллекций пресбиорнитид, на основании которой был установлен *Presbyornis mongoliensis* (Kurochkin, Dyke, 2010). Заметная размерная изменчивость монгольских пресбиорнитид объяснялась вероятной принадлежностью этих остатков к нескольким совместно существовавшим и перекрывающимся по размерам видам. Ревизия этих материалов показала (Зеленков, 2021), что значительная часть выборки в действительности представляет столовых фламинго и может относиться к вымершему семейству Juncitarsidae. *Presbyornis mongoliensis* также, скорее всего, представляет собой фламинго, в то время как другие материалы по крупному пресбиорнису из Монголии очень схожи с североамериканским раннеэоценовым *Presbyornis pervetus* и могут относиться к этому виду. Из этих же отложений описан ещё один довольно мелкий пресбиорнитид *Bumbalavis anatoides*, проявляющий продвинутое сходство с современными утиными (Зеленков, 2021). Примечательно отсутствие пресбиорнитид в палеогене Европы (Maуr, 2022).

Пресбиорнитиды, имевшие характерный расширенный клюв утиного типа, традиционно рассматривались как гусеобразные, способные к фильтрационному питанию (наподобие многих со-

временных утиных), а само фильтрационное питание, таким образом, принималось в качестве предковой адаптации Anseriformes. Морфо-функциональный анализ их челюстного аппарата, выполненный на основе разработанной Ф.Я. Дзержинским (1982, 1993) механической модели кинетики челюстного аппарата уток, показал, что кинематика верхней челюсти у этих птиц была сходна с таковой курообразных (Zelenkov, Stidham, 2018). *Presbyornis* не могли осуществлять эффективную фильтрацию мелких пищевых объектов посредством пистонообразных движений языка по типу современных уток, а общее строение их челюстного аппарата было сопоставимо с таковым у не фильтрующих *Anseranas*. По нашим представлениям, *Presbyornis* иллюстрирует этап в эволюции Anseriformes, когда представители этой филогенетической линии переключились с питания прикрепленными водными растениями (как у Anhimidae) на потребление плавающих объектов. Поначалу они могли фильтровать только относительно крупные пищевые объекты, захватывая своим расширенным клювом увеличенный объём воды вместе с кормом (Zelenkov, Stidham, 2018).

Продвинутые формы не крупных пресбиорнитид (такие, как *Bumbalavis*) представляются наиболее вероятными предками современных утиных (Anatidae s.l.). Это подтверждается плезиоморфной (отчасти сходной с таковой пресбиорнитид) морфологией древнейших уток Romainvilliidae, которые ранее были известны только из позднего эоцена – олигоцена Западной Европы (Maug, 2017, 2022), а недавно были найдены и позднем эоцене Казахстана (Зеленков, 2018). Эта находка позволила выдвинуть гипотезу азиатского происхождения Anatidae s.l. от позднеэоценовых потомков пресбиорнитид. Становление Anatidae s.l. могло быть связано с глобальным падением уровня мирового океана в позднем эоцене, приведшим к формированию обширных мелководий в Азиатской части Евразии. *Romainvillia* представляются потомками Presbyornithidae, освоившими питание очень мелкими объектами, при этом укороченные задние конечности *Romainvillia* указывают на выраженность локомоторных адаптаций утиного типа. Пресбиорнитиды использовали свои удлиненные ноги для добычи корма, связанного с субстратом: в этом случае, чем длиннее конечность, тем больший диапазон глубин доступен птице для сбора корма. При освоении фильтрационного питания птица может перейти к потреблению планктона и более не зависит от субстрата; способность к плаванию позволяет эксплуатировать практически безграничные площади водной по-

верхности. Это стимулирует переход от бродильной к плавательной локомоции и выработку соответствующих адаптаций (Зеленков, 2018).

Переход к плавательной локомоции открывает для представителей Anseriformes путь к освоению ныряния. Древнейшая попытка освоить гусеобразными эту экологическую нишу представлена недавно описанной позднеэоценовой *Cousteauvia kustovia* из восточного Казахстана (Zelenkov, 2020). У *Cousteauvia* специализация к нырянию базируется на примитивной морфологической основе, сопоставимой, судя по строению тарсометатарсуса, с современными Anseranatidae и, таким образом, фундаментально отличающейся от аналогичных адаптаций у Anatidae (Zelenkov, 2020).

Кроновые утиные Anatidae s.s., согласно молекулярно-генетическим оценкам, дивергировали в олигоцене (Sun et al., 2017); это подтверждается и палеонтологической летописью. Среди утиных первой половины олигоцена удаётся надёжно определить только мелких представителей Romainvilliidae (Mayr, 2022), однако в позднем олигоцене в летописи появляются также и представители Anatidae s.s. В этом отношении примечательна ранее не известная переходная фауна утиных конца раннего олигоцена Северного Казахстана, включающая как архаичные олигоценые, так и продвинутые миоценовые формы, такие как примитивные не ныряющие утки *Mionetta*, типичные для фаун раннего миоцена Европы. Предпринимались попытки включить *Mionetta* в подсемейство Oxyurinae, однако новые исследования свидетельствуют о базальном положении этого широко распространённого олигоцен-раннемиоценового рода (Worthy et al., 2022). Крупные гусеобразные позднего олигоцена – раннего миоцена Евразии представлены стволовыми утиными Paranyrociidae неясного систематического положения (Mayr, Smith, 2017; Mayr, 2022).

Относительно неплохо изучено таксономическое разнообразие утиных Евразии во время климатического оптимума неогена (конец раннего – средний миоцен). Этому геохронологическому интервалу соответствует ряд классических европейских фаун (в частности, из местонахождения Сансан во Франции) и изученные в рамках этой работы (см. Зеленков, 2012, 2019; Зеленков, Курочкин, 2012; Зеленков, Мартынович, 2013; Zelenkov et al., 2018) новые фауны из местонахождения Тагай на Байкале (> 15 млн. л. н.) и Шарга в Монголии (~ 13–12 млн. л. н.). Древнейшее фаунистическое сообщество подобного типа регистрируется в Тагае, откуда известно 9 таксонов, представляющих как

вымершие, так и современные роды, в частности, *Aix* и *Tadorna* (впервые в палеонтологической летописи гусеобразных). Сходные фауны утиных прослеживаются на протяжении всего среднего миоцена; по-видимому, они получили самое широкое распространение на территории современного умеренного пояса Евразии (Zelenkov, 2016; Zelenkov et al., 2018). В местонахождении Сансан, удалённом от Байкала на 7000 км, присутствуют общие с Тагаем виды, что указывает на дисперсию представителей фаун утиных из Азии в Европу по мере нарастания аридизации климата в среднем миоцене. В местонахождении Шарга в Западной Монголии присутствуют все те же роды утиных, что и в Тагае, хотя видовой состав несколько меняется. В фауне Шарги проявляется разнообразие нырковых уток, представленных вымершими родами *Sharganetta*, *Protomelanitta* и *Nogusunna*. В целом, средний и начало позднего миоцена могут характеризоваться как эпоха возникновения большинства современных филогенетических линий (родов) утиных (Sun et al., 2017), что находит подтверждение и в палеонтологической летописи.

Одни из наиболее характерных представителей обсуждаемых выше фаун утиных среднего миоцена Евразии — утки из ископаемых родов *Chenoanas* и *Mioquerquedula* (Зеленков, 2012; Зеленков, Курочкин, 2012; Zelenkov et al., 2018; Maуr et al., 2022), установленных нами по Монгольским материалам. Европейские виды, теперь включаемые в состав этих родов, первоначально были описаны как *Anas*. Род *Chenoanas* объединяет три вида довольно крупных (немного мельче кряквы) не ныряющих уток, морфологически сходных с современным *Chenonetta* (Zelenkov et al., 2018). Филогенетический анализ помещает *Chenoanas* в основание подсемейства Anatinae (наши данные). Род *Mioquerquedula* включает несколько видов мелких или очень мелких утиных (меньше современных чирков-свистунков), остеологически схожих с современными *Nettapus*. Сходство с *Nettapus* выражается не только в посткраниальной анатомии; оно может быть прослежено, что очень редко для неогеновых птиц, и в черепе (Зеленков, 2017). К роду *Mioquerquedula* удаётся отнести описанные ранее виды *Anas soporata* из среднего миоцена Монголии и «*Mionetta*» *nataator* из раннего миоцена Западной Европы. Примечательно, что *M. nataator*, как наиболее древний представитель рода, характеризуется и наиболее плезиоморфной морфологией. К *M. soporata* удаётся отнести материалы из французского местонахождения Сансан, идентичные голотипу этого вида из Мон-

голии. Мелкая утка из Сансана, известная под названием *Anas velox*, не идентична *M. saporata* и представляет другой таксон, по-видимому, относящийся к базальным Mergini. Самый мелкий представитель рода, *M. minutissima*, первоначально описанный из Шарги, теперь также установлен в фаунах Тагая и Сансана.

Существенная реорганизация фаун утиных умеренных широт Евразии происходит во второй половине позднего миоцена. В это время на смену нырковым уткам из трибы Mergini приходят представители трибы Aythiini, примитивные утиные *Chenoanas* и *Mioquerquedula* заменяются утками из рода *Anas* s.l., исчезают из летописи или становятся очень редкими Tadornini; место крупных утиных занимают представители родов *Anas* и *Branta*, а также их вымершие родственники; появляются лебеди (род *Cygnus*). Эти представления основаны на богатых фаунах утиных терминального миоцена и раннего плиоцена Западной Монголии (Zelenkov, 2016), а также отдельных (пока немногочисленных) находках утиных в позднем миоцене Центральной и Восточной Европы (например, Zelenkov, Panteleyev, 2015). В результате отмеченной реорганизации фауны утиных обретают, по сути, современный таксономический состав и экологический облик на родовом уровне (Zelenkov, 2016). В то же время детали становления фаунистических сообществ современного типа остаются неясными, поскольку значительная часть позднего миоцена (вплоть до самых его верхов) очень плохо представлена в палеонтологической летописи Евразии с точки зрения фаун утиных.

Завершающие этапы формирования современных фаун утиных Евразии приходится на поздний плиоцен – ранний и средний плейстоцен, однако эволюция фаун утиных Евразии этого геохронологического интервала остаётся слабо охарактеризованной палеонтологически. Примечательна находка очень мелкого ископаемого вида рода *Mareca* в раннем плейстоцене Прибайкалья. Важное палеобиогеографическое значение имеют обнаруженные в пещере Таврида древняя широконоска (*Spatula* sp. nov.) и ископаемый каменный огарь *Tadorna petrina* Kurochkin, 1985, ранее описанный из позднего плиоцена Монголии (Зеленков, в печати). Широконоска представляет собой древнейшую находку группы в палеонтологической летописи и, по всей видимости, относится к первой волне расселения этой линии утиных в Старом Свете. Появление широконосок в раннем плейстоцене позволяет предполагать, что их эволюционное формирование могло быть связано с нарастающей аридизацией климата и падением уровня Мирово-

го океана в гелазии. Широконоски становятся очень обычными по всей Европе в среднем плейстоцене. Их способность к эффективному питанию в относительно олиготрофных водоёмах могла в конечном счёте определить их эволюционный успех и широкое распространение в «холодных» фаунах позднего плейстоцена и современности.

В позднем плейстоцене – голоцене происходили флуктуации ареалов современных видов, при этом отдельные ископаемые виды утиных известны из Евразии вплоть до позднего плейстоцена (Зеленков, Курочкин, 2015; Зеленков, Боескоров, 2021). Недавно ископаемые позднплейстоценовые остатки утиных были впервые обнаружены в высокогорьях (4000 м) Восточного Памира (Zelenkov et al., 2021).

Исследование поддержано грантом РФФИ № 20-04-00975.

Литература

- Дзержинский Ф.Я. 1982. Адаптивные черты в строении челюстного аппарата некоторых гусеобразных птиц и вероятные пути эволюции отряда // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 7. С. 1030–1041.
- Дзержинский Ф.Я. 1993. Адаптация челюстного аппарата птиц в приложении к вопросам филогенетики класса. Дис. ... докт. биол. наук. М., 533 с.
- Зеленков Н.В. 2012. Новая утка из среднего миоцена Монголии и замечания по эволюции уток в неогене // Палеонтол. журн. Вып. 5. С. 74–85.
- Зеленков Н.В. 2017. Находки фрагментов скелетов птиц в среднем миоцене Северного Кавказа // Докл. РАН. Т. 477. Вып. 3. С. 372–374.
- Зеленков Н.В. 2018. Древнейшая утка (*Anseriformes*, *Romainvillia*) в Азии и происхождение *Anatidae* // Докл. РАН. Т. 483. С. 228–230.
- Зеленков Н.В. 2019. Эволюция утиных (*Aves*: *Anatidae* s.l.) Евразии в Кайнозойе // Журн. общ. биол. Т. 80. С. 323–333.
- Зеленков Н.В. 2021. Ревизия палеоцен-эоценовых монгольских *Presbyornithidae* (*Aves*: *Anseriformes*) // Палеонтол. журн. Вып. 3. С. 83–91.
- Зеленков Н.В., Боескоров Г.Г. 2021. Дюктайский гусь (*Anser djuktaiensis*) и черный журавль (*Grus monacha*) в плейстоцене центральной Якутии // Докл. РАН. Науки о жизни. Т. 499. С. 304–308.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. 2012. Речные утки (*Aves*: *Anatidae*) из среднего миоцена Монголии // Палеонтол. журн., 4: 88–95.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. 2015. Класс *Aves* // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3. М. С. 86–290.

- Зеленков Н.В., Мартынович Н.В. 2013. Богатая фауна птиц из миоценового местонахождения Тагай (остров Ольхон, Байкал) // Тр. Мензбир. орнитол. о-ва. Т. 2. С. 73–93.
- Claramunt S., Cracraft J. 2015. A new time tree reveals Earth history's imprint on the evolution of modern birds // Sci. Adv. Vol. 1. No. 11. Art. e1501005.
- De Pietri V.L., Scofield R.P., Zelenkov N.V., Boles W.E., Worthy T.H. 2015. The unexpected survival of an ancient lineage of anseriform birds into the Neogene of Australia: the youngest record of Presbyornithidae // R. Soc. Open Sci. Vol. 3. Art.150635.
- Kuhl H., Frankl-Vilches C., Bakker A., Mayr G., Nikolaus G., Boerno S.T., Klages S., Timmermann B., Gahr M. 2021. An unbiased molecular approach using 3'-UTRs resolves the avian family-level tree of life // Mol. Biol. Evol. Vol. 38. No. 1. P. 108–127.
- Kurochkin E.N., Dyke G.J. 2010. A large collection of *Presbyornis* (Aves, Presbyornithidae) from the late Paleocene and early Eocene of Mongolia // Geol. Journal. Vol. 45. No. 4. P. 375–387.
- Mayr G. 2017. Avian evolution. The fossil record of birds and its paleobiological significance. Chichester, West Sussex. 293 p.
- Mayr G. 2022. Paleogene fossil birds. Second edition. Berlin Heidelberg. 239 p.
- Mayr G., Smith T. 2017. First Old World record of the poorly known, swan-sized anseriform bird *Paranyroca* from the late Oligocene/early Miocene of France // N. Jahrb. Geol. Paläontol. Vol. 286. No. 3. P. 349–354.
- Mayr G., Lechner T., Böhme M. 2022. Nearly complete leg of an unusual, shelduck-sized anseriform bird from the earliest late Miocene hominid locality Hammerschmiede (Germany) // Histor. Biol.
- Sun Z., Pan T., Hu C., Sun L., Ding H., Wang H., Zhang C., Jin H., Chang Q., Kan X., Zhang B. 2017. Rapid and recent diversification patterns in Anseriformes birds: inferred from molecular phylogeny and diversification analyses // PLoS One. Vol. 12. Art.e0184529.
- Tambussi C.P., Degrange F.J., De Mendoza R.S., Sferco E., Santillana S. 2019. A stem anseriform from the early Palaeocene of Antarctica provides new key evidence in the early evolution of waterfowl // Zool. J. Linn. Soc. Vol. 186. P. 673–700.
- Worthy T.H., Scofield R.P., Salisbury S.W., Hand S.J., De Pietri V.L., Blokland J.C., Archer M. 2022. A new species of *Manuherikia* (Aves: Anatidae) provides evidence of faunal turnover in the St Bathans Fauna, New Zealand // Geobios. Vol. 70. P. 87–107.
- Zelenkov N.V. 2016. Evolution of bird communities in the Neogene of Central Asia, with a review of the fossil record of the Neogene Asian birds // Paleontol. J. Vol. 50. No. 12. P. 1421–1433.

- Zelenkov N.V.* 2018. A swan-sized anseriform bird from the late Paleocene of Mongolia // *J. Vertebr. Paleontol.* Vol. 38. Art.e1531879.
- Zelenkov N.V.* 2020. The oldest diving anseriform bird from the late Eocene of Kazakhstan and the evolution of aquatic adaptations in the intertarsal joint of waterfowl // *Acta Palaeontol. Polon.* Vol. 65. No. 4. P. 733–742.
- Zelenkov N.V., Panteleyev A.V.* 2015. Three bird taxa (Aves: Anatidae, Phasianidae, Scolopacidae) from the Late Miocene of the Sea of Azov (Southwestern Russia) // *Paläontol. Z.* Vol. 89. No. 3. P. 515–527.
- Zelenkov N.V., Stidham T.A.* 2018. Possible filter-feeding in the extinct *Presbyornis* and the evolution of Anseriformes (Aves) // *Zool. Zhurn.* Vol. 97. P. 943–956.
- Zelenkov N.V., Stidham T.A., Martynovich N.V., Volkova N.V., Li Q., Qiu Z.* 2018. The middle Miocene duck *Chenoanas* (Aves, Anatidae): new species, phylogeny and geographical range // *Papers in Palaeontology.* Vol. 4. No. 3. P. 309–326.
- Zelenkov N., Sayfulloev N., Shnaider S.V.* 2021. Fossil birds from the Roof of the World: The first avian fauna from High Asia and its implications for late Quaternary environments in Eastern Pamir // *PLoS One.* Vol. 16 (10). Art.e0259151.

**ВЛИЯНИЕ ГИБРИДИЗАЦИИ НА НЕКОТОРЫЕ
ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЧЕРЕПА
ЕВРОПЕЙСКОГО (*ERINACEUS EUROPAEUS*) И
ЮЖНОГО (*E. ROUMANICUS*) ЕЖЕЙ В МОСКОВСКОЙ
ОБЛАСТИ**

**Е.И. Золотарева¹, М.В. Рутовская², Л.А. Хляп²,
В.С. Лебедев³, А.А. Банникова¹**

¹ *Кафедра зоологии позвоночных, биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

² *Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия*

³ *Научно-исследовательский Зоологический музей, биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

**INFLUENCE OF HYBRIDIZATION ON SOME
FEATURES OF THE SKULL STRUCTURE OF
EUROPEAN (*ERINACEUS EUROPAEUS*) AND
SOUTHERN (*E. ROUMANICUS*) HEDGEHOGS IN THE
MOSCOW REGION**

**E.I. Zolotareva¹, M.V. Rutovskaya², L.A. Hlyap²,
V.S. Lebedev³, A.A. Bannikova¹**

¹ *Department of Vertebrate Zoology, Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

² *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

³ *Zoological Museum, Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*
e-mail: katenochek_mm@inbox.ru

Зона вторичного контакта двух видов — предмет пристального внимания и изучения исследователей как ключ к пониманию механизмов видообразования. Известно, что на территории Московской области есть достаточно широкая зона симпатрии двух видов ежей: европейского (*Erinaceus europaeus*) и южного (*E. roumanicus*).

Особенности строения черепов европейского и южного ежей вне зоны симпатрии были подробно описаны в работах М.В. Зайцева (1982, 1984). В них автор выделил ряд диагностических качественных и количественных признаков, с определённой степенью достоверности отличающих эти два вида. Он отмечает, что наиболее надёжными признаками для определения данных видов по черепу являются форма носовых костей, строение челюстно-предчелюстного шва, а также черепные индексы. Позже Ф.А. Темботова (1999) описала диагностическую значимость брегматической (вормиевой) кости у ежевых, выделив этот признак, как однозначно отличающий *E. roumanicus* от *E. europaeus* и белобрюхого ежа (*E. concolor*).

Однако особенности строения морфологических структур черепа не изучали в смешанной популяции, где оба вида не только населяют один ареал, но и скрещиваются, давая жизнеспособное потомство. Возможность скрещивания этих двух видов и появление гибридных особей (от F_1 до F_N) было неоднократно подтверждено с использованием кариологических и молекулярных данных (Богданов и др., 2009; Zolotareva et al., 2021). Особый интерес представляет вероятность влияния гибридизации на вариативность морфологических признаков в смешанной популяции.

Мы исследовали 3 параметра строения черепов 42 ежей из Московской области: наличие/отсутствие вормиевой кости, форму носовых костей, строение челюстно-предчелюстного шва, а также рассчитали нижнечелюстной (НЧИ) и носовой (НИ) индексы. Видовую принадлежность ежей определяли согласно ранее проведённому молекулярному типированию (Zolotareva et al., 2021). Полученные результаты сравнили с литературными данными из чистых популяций (табл. 1).

Морфологический анализ показал, что ежи из смешанной популяции по трём критериям (НЧИ и НИ, строение носовых костей) соответствуют выявленным ранее параметрам для чистых популяций. По двум другим критериям (строению челюстно-предчелюстного шва и наличию вормиевой кости), хотя и прослеживаются выявленные для чистых популяций тенденции, однако встречаемость признаков, характерных для другого вида, выше. Для чистых популяций *E. roumanicus* не характерно отсутствие вормиевой кости (этот признак выявлен лишь в 4,5 % случаев), а в смешанной популяции число черепов *E. roumanicus* без вормиевой кости составляет уже 19,2 %. В строении челюстно-предчелюстного шва мы также наблюдаем увеличение доли чере-

Таблица 1. Качественные и количественные признаки в строении черепов европейского и южного ежей в чистых популяциях (по данным М.В. Зайцева, 1982, 1984 и Ф.А. Темботовой, 1999) и в зоне симпатрии в Московской области (МО)

Вид	НЧИ	НИ	Строение носовых костей, %		Строение челюстно-предчелюстного шва, %			Вормиена кость, %	
			С перехватом	Без перехвата	Угол <45°	Угол >45°	Зубчатый	Есть	Нет
<i>E. europaeus</i> , чистые	≥ 0,79 0,81	≥ 9,0 13,14	100	—	92,5	7,5	—	—	100
<i>E. toumancus</i> , чистые	< 0,79 0,76	< 9,0 6,92	2,5	97,5	15,5	53,0	31,5	95,5	4,5
<i>E. europaeus</i> , МО	0,83	11,8	100	—	80	20	—	10	90
<i>E. toumancus</i> , МО	0,78	6,83	—	100	27,7	38,5	34,6	80,8	19,2
гибриды <i>Ee&Et</i> , МО	0,77	5,92	—	100	83	17	—	100	—

пов с нехарактерным для вида признаком с 15,5 % в чистой популяции до 27,7 % в смешанной.

Интересен тот факт, что особи со смешанным генотипом *Ee* & *Er* обнаруживают признаки *E. roumanicus* по 4 из 5 признаков (НЧИ, НИ, строение носовых костей и наличие вормиевой кости). А вот строение челюстно-предчелюстного шва у всех типированных особей скорее характерно для *E. europaeus*.

В ходе анализа мы выявили, что совместное обитание и гибридизация двух видов ежей в Московской области приводит к увеличению встречаемости нехарактерных для вида особенностей строения черепа по сравнению с таковыми у особей из чистых популяций. При этом ежи со смешанным генотипом тяготеют по краниологическим признакам к *E. roumanicus*. Данный факт может затруднять определение видовой принадлежности отдельно взятой особи в смешанной популяции и требовать использования дополнительных методов диагностики в спорных случаях.

Литература

- Богданов А.С., Банникова А.А., Пирусский Ю.М., Формозов Н.А. 2009. Первое генетическое свидетельство гибридизации обыкновенного и южного ежей (*Erinaceus europaeus* и *Erinaceus roumanicus*) в Подмосковье // Известия РАН. Серия биологическая. Вып. 6. С. 760–765.
- Зайцев М.В. 1982. Географическая изменчивость краниологических признаков и некоторые вопросы систематики ежей подрода *Erinaceus* (Mammalia, Erinaceinae) // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 115. С. 92–117.
- Зайцев М.В. 1984. К систематике и диагностике ежей подрода *Erinaceus* (Mammalia, Erinaceinae) фауны СССР // Зоологический журнал. Т. 63. Вып. 5. С. 720–730.
- Темботова Ф.А. 1999. Сверхкомплектность черепа ежей (Erinaceidae, Insectivora) России и прилежащих территорий // Зоологический журнал. Т. 78. Вып. 1. С. 69–77.
- Zolotareva K.I., Belokon M.M., Belokon Y.S., Rutovskaya M.V., Hlyap L.A., Strykov V.P., Politov D.V., Lebedev V.S., Bannikova A.A. 2021. Genetic diversity and structure of the hedgehogs *Erinaceus europaeus* and *Erinaceus roumanicus*: evidence for ongoing hybridization in Eastern Europe // Biological Journal of the Linnean Society. Vol. 132. P. 174–195.

ПРИМЕНЕНИЕ ОПТИЧЕСКОГО 3D-СКАНИРОВАНИЯ ПРИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ЧЕРЕПА ВОЛКА

**П.А. Казимиров, Ю.С. Белокопъ, А.В. Нечаева,
Д.В. Политов**

Институт общей генетики имени Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия

THE APPLICATION OF OPTICAL 3D SCANNING IN MORPHOLOGICAL STUDIES OF WOLF SKULL

P.A. Kazimirov, Yu.S. Belokon, A.V. Nechaeva, D.V. Politov

*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia
e-mail: farenklaw@mail.ru*

Морфолого-анатомические исследования были и остаются одним из основных методических подходов к анализу как межвидовой, так и внутривидовой изменчивости животных. Однако с развитием технологий встаёт необходимость модификации традиционных методов исследований для удовлетворения современным научным стандартам. Один из вызовов, стоящих в данный момент перед традиционной морфологией, — проблема воспроизводимости результатов и возможности использования уже опубликованных данных в новых исследованиях, включая метаанализ. Если в области генетических исследований возможна публикация исходных данных в открытом доступе в виде секвенированных фрагментов ДНК, то в случае с морфологическими измерениями можно опубликовать только проведённые исследователями измерения или фотографии объектов, то есть данные представляются с существенной редукцией размерности. В морфологических исследованиях часто используют различные наборы промеров, что затрудняет сравнение результатов и уменьшает объём данных, доступных для метаанализа. Повторный анализ уже исследованного материала с использованием иной системы промеров требует физического доступа к коллекции, в которой хранятся образцы, что часто бывает нерентабельно или логистически затруднено, особенно если материал хранится в другом городе. В качестве возможного решения проблемы глобализации в области морфологии и анатомии могут послужить тех-

нологии 3D-сканирования. В последнее десятилетие в области 3D-сканирования наблюдается значительный прогресс. В настоящее время существует возможность при относительно малых вложениях получать достаточно точные и детализированные модели физических объектов и даже воспроизводить их при помощи 3D-печати.

Технологии 3D-сканирования уже применялись в морфологических исследованиях (Sardella et al., 2014; Mhig et al., 2015) и имеют ряд преимуществ перед традиционными методами исследований:

- воспроизводимость и точность результатов: проведение измерений на 3D-моделях позволяет получать более точные и несмещённые оценки признаков и минимизировать человеческий фактор при проведении измерений;

- повышение доступности материалов: формирование открытой базы 3D-моделей позволит облегчить проведение масштабных морфологических исследований с использованием больших объёмов данных, а также повторное изучение материалов из ранее опубликованных работ с использованием других исследовательских методов.

В данной работе мы проверили оценку пригодности использования оптического 3D-сканера для проведения краниологических исследований на примере изучения морфологии черепа волка (*Canis lupus*) (рис. 1). Для сканирования черепов использовали оптический сканер RangeVision NEO (Красногорск, Московская обл., Россия), позволяющий получать 3D-модели с разрешением до 0,13 мм. Обработка сканов и построение 3D-модели проводились в поставляемом со сканером программном обеспечении ScanCenter NG. Были отсканированы 42 черепа из остеологических коллекций: 37 из Зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова (Москва) и 5 из Государственного Дарвиновского музея (Москва), происходящие из 15 субъектов Российской Федерации (собранные, в том числе, в советское время в РСФСР).

Измерение полученных 3D-моделей производили в бесплатной версии программы GOM Inspect Suite 2020 (Hotfix 4, Rev. 135965, build 2021-03-05). Использовалась схема краниологических измерений, приведённая в работе Н.Д. Оводова и Н.В. Мартыновича (2011) и включающая 58 измерений краниума и 23 измерения нижней челюсти. Два черепа были также измерены вручную с использованием цифрового штангенциркуля Giant DCPР-150 для верификации измерений. Обработку полученных

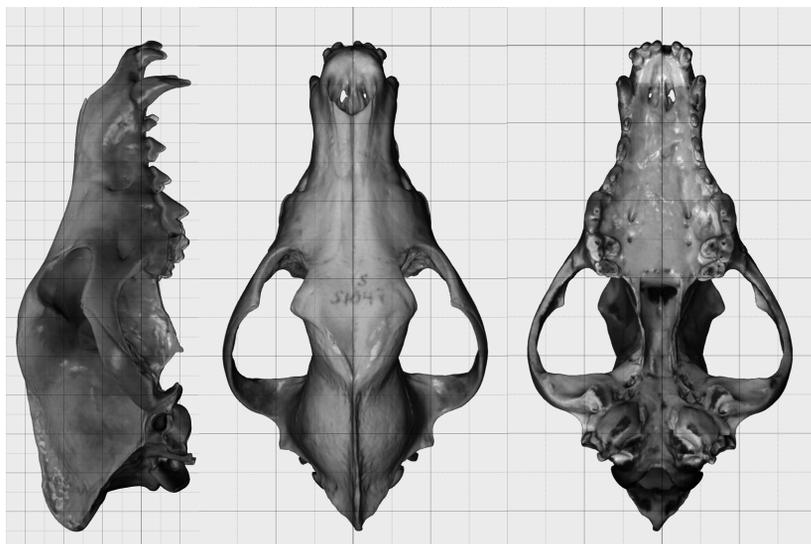


Рис. 1. 3D-модель черепа волка, полученная в результате оптического сканирования.

измерений, в том числе анализ главных компонент, проводили в программе STATISTICA 12. Разница в результатах, полученных при ручных и цифровых измерениях, составляла 0,03–3 мм (0,1–10 %) в зависимости от измерения. Примечательно, что большее значение отклонения показали измерения, которые сложнее точно измерить штангенциркулем из-за геометрии черепа, такие как промеры зубов, которые (по используемой методике) сложно осуществимы без извлечения зубов.

Так как для подавляющего большинства образцов не было доступно точных координат места сбора (в том числе в связи с поступлением материалов в коллекцию задолго до массового распространения системы GPS), для географической привязки образцов была использована широта географического центра субъекта РФ, в котором был произведён сбор. Мы осознаём низкую точность такого подхода, однако считаем его достаточным для целей данного исследования. Для анализа корреляции с географической широтой данные были стандартизированы внутри подгрупп по половой принадлежности. Факторный анализ проводили без стандартизации для оценки влияния пола на морфологическую изменчивость.

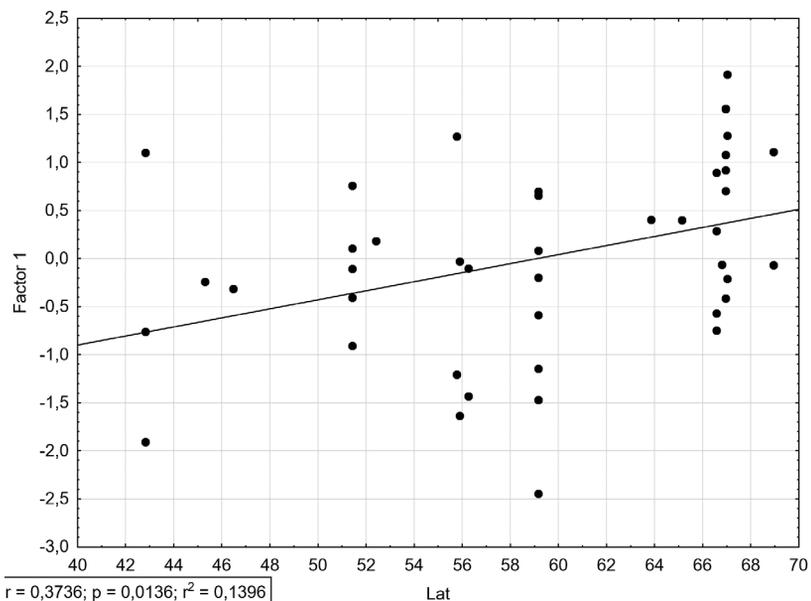


Рис. 2. Анализ корреляции фактора 1 и географической широты места сбора материала.

Была обнаружена значимая корреляция 21 промера с широтой места сбора. Такие результаты соотносятся с устоявшимися представлениями о широтной зависимости размеров волка. Стоит также отметить, что значительное число параметров коррелируют между собой, что ожидаемо, учитывая определённую избыточность набора измерений. Результаты факторного анализа показали, что основной вклад в первый фактор, описывающий 39,6 % вариаций, вносят параметры, связанные с длиной черепа. Фактор 1 (по результатам анализа главных компонент) также показывает связь с широтой на значимом уровне ($p = 0,013$) (рис. 2).

Результаты нашей работы продемонстрировали пригодность использования оптического 3D-сканирования для краниологических исследований. Хотя подобная методика требует больших временных затрат для получения первичных результатов, мы считаем рациональным дальнейшее развитие данного направления в рамках морфологических исследований.

Литература

- Оводов Н.Д., Мартынович Н.В. 2011. Плейстоценовые серые волки Алтая и Кузнецкого Алатау (сообщение 1) // Байкальский зоологический журнал. № 3 (8). С. 10–20.
- Mhig F.R., Beglane F., Nanova O. 2015. Discriminating metapodials in female cattle using 3D geometric morphometrics: a preliminary study // Grey Cattles, Rackas, Mangalitsas. Proceedings of the International Conference in Honour of Janos Matolesi. P. 55–63.
- Sardella R., Bertè D., Iurino D.A., Cherin M., Tagliacozzo A. 2014. The wolf from Grotta Romanelli (Apulia, Italy) and its implications in the evolutionary history of *Canis lupus* in the Late Pleistocene of Southern Italy // Quaternary International. Vol. 328–329. No. 1. P. 179–195.

О МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ АДАПТАЦИЯХ РОТОВОГО АППАРАТА ФРУКТОЯДНЫХ ПТИЦ

М.В. Калякин¹, Л.П. Корзун², В.Л. Трунов³

¹ *Научно-исследовательский Зоологический музей, биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

² *Кафедра зоологии позвоночных, биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

³ *Звенигородская биологическая станция имени С.Н. Скадовского, биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

MORPHO-FUNCTIONAL ADAPTATIONS OF THE JAW APPARATUS OF FRUGIVORIOUS BIRDS

M.V. Kalyakin¹, L.P. Korzun², V.L. Trunov³

¹ *Zoological museum, Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

² *Department of Vertebrate Zoology, Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

³ *Skadovsky Zvenigorod Biological Station, Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*
e-mail: kalyakin@zmmu.msu.ru

Общие замечания о феномене фруктоядности

Потребление мягких частей плодов без разрушения и переваривания семян представляет собой одну из широко распространённых трофических адаптаций птиц. Если среди обитателей умеренных широт эта трофическая адаптация свойственна незначительному числу видов (например, свиристелям *Bombycilla* spp. или рябинникам *Turdus pilaris*), то в тропических и субтропических лесных орнитокомплексах доля видов, в той или иной степени питающихся мягкими частями плодов, может достигать трети и более. Здесь же отметим, что феномен фруктоядности важен и как пример коэволюционных отношений между птицами и растениями, семена которых они, переварив перикарп, перено-

сят на разные расстояния от материнского растения. Это не только обеспечивает растениям расселение, но и повышает выживаемость отпрысков, которые оказываются вдали от материнского дерева и избегают, таким образом, и затенения, и конкуренции с его развитой корневой системой. Птицы, эффективно участвовавшие в дисперсии диаспор, способствовали исторической экспансии цветковых растений, создавали и поддерживали сложную (в отличие от голосеменных) полидоминантную структуру их сообществ. Многократно отмечалось, что поедаемые птицами плоды в целом удобны для проглатывания без специальной обработки, имеют округлую или овальную форму, лишены твёрдых выростов, имеют гладкую, относительно мягкую поверхность и нередко бывают ярко окрашены. Это легко обнаруживаемый, обычно весьма обильный пищевой ресурс, длительное время доступный потребителям в фиксированной точке пространства, богатый углеводами, а нередко также жирами и белком. Однако облигатных фруктоядов, полностью отказавшихся от потребления белковой пищи и питающихся исключительно плодами, кажется, не существует. Даже те виды, рацион которых почти целиком состоит из плодов, разнообразят его, потребляя в небольших количествах членистоногих и другой животный корм.

Фруктоядность свойственна представителям большого числа отрядов и семейств древесных лесных птиц, и морфофункциональный анализ ротового аппарата, выполненный к настоящему времени для значительного числа воробьиных и неворобьиных птиц, позволил обнаружить у многих из них наличие явных биомеханических адаптаций к такому варианту питания. Таким образом, для ряда групп птиц фруктоядность является ключевой, исторически сложившейся трофической адаптацией. Краткий обзор основных морфо-функциональных особенностей ротового аппарата фруктоядных птиц и выявление основных тенденций в становлении морфо-функциональной основы данной трофической адаптации и представляет собой содержание данного сообщения.

База для анализа

Разработанный Ф.Я. Дзержинским метод морфофункционального анализа челюстного аппарата птиц, дополненный Л.П. Корзуном в части анализа работы языка и подъязычного аппарата, был развит и уточнён при многократном применении

в ходе изучения трофических адаптаций, специфичных для конкретных групп птиц из нескольких десятков семейств. Нам представляется, что он не нуждается в очередном описании и достаточно зарекомендовал себя, чтобы мы могли сослаться на его использование в наших исследованиях неворобьиных (Л.П. Корзун, В.Л. Трунов) и воробьиных (М.В. Калякин) птиц. Помимо собственных материалов, мы располагаем сведениями о морфофункциональных адаптациях к поеданию плодов и, шире, других вариантов прикрепленного корма, содержащимися в работах Ф.Я. Держинского (1972, 1997 и др.) и ряда коллег, принадлежащих, как и авторы данного сообщения, к созданной им морфологической школе. Наша публикация имеет характер обзора, однако ради экономии места мы позволим себе не приводить здесь полный перечень ссылок на пул публикаций его учеников и указывать только на работы, содержащие конкретные описания или анализ тех или иных морфо-функциональных особенностей ротового аппарата фруктоядных птиц.

В нашем анализе морфо-функциональных адаптаций ротового аппарата фруктоядных птиц мы опирались на сведения о них, выявленных при изучении птиц-носорогов (Bucerotidae; азиатские и африканские виды; Корзун, Трунов, 1997; Baussart et al., 2007), голубей (Columbidae; Корзун, 2006; Korzun et al., 2008), момотов (Korzun et al., 2004), туканов (Baussart et al., 2009); трогонов (Trogonidae; 10 азиатских и американских видов; Корзун, 1996), гуахаро (*Steatornis caripensis*, Caprimulgidae; Корзун, 1991), птиц-мышей (Coliiformes; Корзун, 1986), бородастиков (Capitonidae; 4 вида рода *Megalaima*; Трунов и др., 1996), зелёного рогоклюва (*Calyptomena viridis*; Eurylaimidae; Зубкова, Корзун, 2014), бюльбюлей (Rusnonotidae; 16 азиатских видов; Калякин, Держинский, 1997; Калякин, 2002), тимелиевых (Timaliidae; 11 азиатских видов; Калякин, 2007, 2011; Kalyakin, 2015) и отдельных представителей врановых (Corvidae; *Temnurus temnura*), иволговых (Oriolidae; *Oriolus xanthornus*), иреновых (Irenidae; *Irena puella*), листовковых (Chloropseidae; *Chloropsis cochinchinensis*) и цветоедов (Dicaeidae; *Dicaeum concolor*) (Калякин, 2011; Kalyakin, 2015).

Механические задачи, решаемые различными группами фруктоядных птиц

При поедании плодов ротовой аппарат птиц обеспечивает такие специфичные действия, как отрывание прикрепленного объ-

екта или его частей и проглатывание максимально крупного объекта, иногда с его предварительной обработкой в клюве. Морфологические адаптации к таким манипуляциям у большинства современных неогнатных птиц сформировались вторично на основе внутренне подвижной конструкции (кинетизм черепа), обеспечивающей ловкое схватывание концом клюва небольших, в том числе подвижных кормовых объектов и последующие манипуляции с ними. Отрыв и проглатывание относительно мелких плодов, особенно в случае их слабеющего по мере созревания контакта с плодоножкой, фактически не требует модификации этой системы. Выраженные морфологические адаптации в строении ротового аппарата становятся заметны в случаях, когда отрывание (рис. 1) и/или проглатывание превращаются в серьёзную проблему и даже становятся критическими при питании плодами. Напомним, что именно адаптация к питанию прикрепленным растительным кормом стала базальной, ключевой для наиболее древней среди современных неогнат группы Gallo-Anseres, определившей глубокую специфичность их челюстного аппарата (разобъёмный мускульный контроль движений челюстей в терминологии Ф.Я. Дзержинского). В таком аппарате крыловидный мускул самостоятельно ретрагирует надклювье. Он эффективно решает главную биомеханическую проблему, возникающую при отрывании (и даже выкапывании) вегетативных частей растений — преодоление механического сопротивления, вызывающего пассивную протракцию надклювья и, соответственно, ослабление хватки и выскальзывание объекта. У фруктоядных птиц из других отрядов также обнаружен ряд специфичных черт строения ротового аппарата, предотвращающих пассивную протракцию верхней челюсти для отрыва корма, но сформировались они на другой морфо-функциональной основе (сопряжённый мускульный контроль движений челюстей). Здесь крыловидный мускул, как правило, играет «вспомогательную» роль, передавая на надклювье ретракционное усилие, исходящее от дорсальных аддукторов.

В тех случаях, когда срывание не встречает значительного сопротивления, необходимую силу, удерживающую надклювье, соответствующие дорсальные аддукторы могут создать и в генерализованном челюстном аппарате, функционирующем в режиме сопряжённого мускульного контроля. Некоторые воробьиные, например, бюль-бюли и тимелии, способны, кроме того, удерживать верхнюю челюсть благодаря произвольному в момент срывания каудальному смещению оси вращения в челюстном суста-

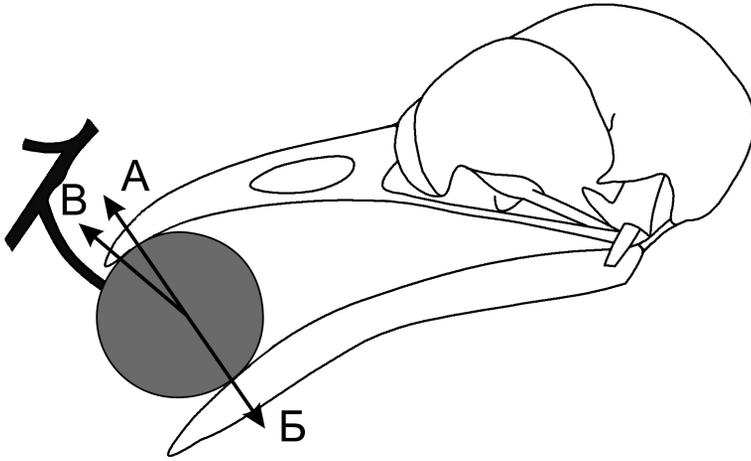


Рис. 1. Схема, иллюстрирующая направление сил челюстей, сжимающих плод (А и Б), и сила реакции черешка (В), которую нужно преодолеть при отрыве плода. При надёжном сжимании плодика силы А и Б равны, для его отрыва нужна дополнительная сила, развиваемая челюстной мускулатурой, равная силе В и направленная в противоположную сторону.

ве и/или частичному (временному) ослаблению связи между челюстями. Имеется в виду натяжение затылочно-челюстной связки *Lom* с одновременным «провисанием» наружной квадратно-челюстной связки *Lij*, то есть переносом точки опоры крыловидного мускула *m. pterigoideus* на осевой череп. Возникает состояние, при котором на верхнюю челюсть передаётся не только усилие ретрактора нёба *m. retractor palatine*, но в какой-то, возможно, весьма значительной степени — усилия и других порций крыловидного мускула. Глубокая адаптация к фруктоядности, которая была ключевой, анцестральной для некоторых неворобьиных птиц, потребовала серьёзной «настройки» такого челюстного аппарата именно на срывание прочно закреплённых плодов. Очень ярко это демонстрируют, например, голуби, птицы-носороги, бородастики. Не вдаваясь в морфофункциональные детали этой адаптации, выделим лишь самые заметные из них. У голубей (*Columbidae*, *Treronidae*, *Gouridae*) это уникальным образом ги-

пертрофированный поверхностный ложновисочный мускул, у птиц-носорогов — ограничение кинетизма, у трогонов — крыло-видный мускул, ставший эффективным самостоятельным ретрактором надклювья, у бородастиков — способность к запиранию челюстного сустава.

Размеры потребляемых плодов имеют значение

Мелкие плоды доступны для птиц любой размерной категории. Даже крупные птицы-носороги легко и охотно питаются ими. А вот адаптация к потреблению относительно крупных объектов потребовала формирования морфофункциональных особенностей, решающим образом определивших специфику строения ротовых аппаратов соответствующих групп птиц. Овладеть крупным плодом можно, либо проглотив его целиком, либо отчленивая удобные для проглатывания фрагменты, либо предварительно размяв в клюве. При проглатывании целиком размер плода ограничен расстоянием между ветвями нижней челюсти. По пути увеличения этого расстояния пошла, например, эволюция птиц-носорогов. Этот процесс у них зашёл так далеко, что скуловая дуга не пустила дорсальные аддукторы на боковую поверхность нижней челюсти. Аналогичная ситуация сложилась у гуахаро. Общее расширение черепа произошло у трогонов.

Вызывает удивление тот факт, что даже среди специализированных фруктоядов не получил распространения характерный для многих околоводных птиц, глотающих целиком относительно крупную добычу, механизм активного или пассивного увеличения просвета между ветвями нижней челюсти, так называемое «распяливание» (чайки, веслоногие, голенастые). Способность активно раздвигать ветви нижней челюсти для пропуска крупного плода в пищевод достоверно выявлена только у лесных голубей р. *Ducula* (рис. 2). Судя по строению челюстного аппарата, нельзя исключать, что при силовом проталкивании плода ветви нижней челюсти пассивно выгибаются наружу у некоторых трогонов (например, у кветзала). Источником проталкивающей силы является активно ретрагируемое надклювье. Эту ретракцию обеспечивают те же механизмы, которые удерживают верхнюю челюсть от пассивной протракции при срывании плода. У птиц-носорогов роль поршня играет нёбо, поверхность которого находится ниже верхнего края нижней челюсти.

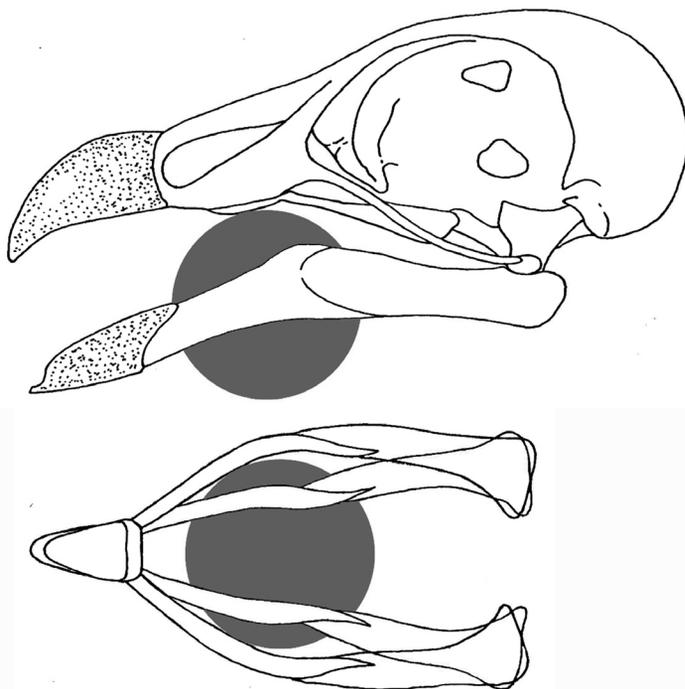


Рис. 2. Схема распяливания нижней челюсти, используемая крупным фруктоядным голубем *Ducula badia* при проглатывании крупного плода.

Бородастики, птицы-мыши и турако демонстрируют ярко выраженную адаптацию к фрагментации крупных плодов и других вегетативных частей. Их челюстной аппарат представляют собой своего рода ножницы, «бранши» которых образованы острыми притертыми краями рамфотеки. Специфические морфофункциональные особенности при разрезании обеспечивают надёжный контакт между «браншами» и предотвращают заклинивание объекта, «затирание» ножниц. У птиц-мышей, например, это вторичный сустав нижней челюсти, у турако это дополнительная уникальная косточка (*os uncinatum*), жёстко детерминирующая движения нижней челюсти.

Обработка плодов в клюве — редкое явление среди птиц, и обычно она происходит до попадания корма в ротовую полость. Иногда, например, у бородастиков, имеет место «пережёвывание» мягкого корма, облегчающее его проглатывание, и даже предварительная обработка мягкого перикарпа плодов до отрыва последних от веточек за счёт взрезания оболочек плода острыми краями рамфотеки (Трунов и др., 1996). Крупные виды мотов способны разминать объекты в клюве благодаря зубчатому краю рамфотеки и морфофункциональным особенностям, обеспечивающим размашистые протракционные и ретракционные движения надклювья (Korzun et al., 2004). Выклёвывание частей мягких, обычно сочных плодов отмечается реже, чем проглатывание плодов целиком, однако представителями ряда групп фруктоядных птиц (мелкие цветоеды, птицы-мыши, бородастики, иногда бюль-бюли и др.) используется относительно часто. Отметим, что в этом случае расселение семян возможно только при их мелких размерах, большом количестве и расположении в мякоти плода у его поверхности. Это вариант строения ягод у многочисленных видов фикусов (сем. Moraceae), привлекающих широкий спектр потребителей. В Юго-Восточной Азии это фактически все фруктоядные виды птиц, от крошечных цветоедов из рода *Dicaeum* до птиц-носорогов *Buceros bicornis*.

Общее заключение

Имеющиеся у нас на сегодня сведения о строении и функциях ротового аппарата птиц свидетельствуют о том, что такой вариант трофических адаптаций, как фруктоядность, сформировался у птиц вторично. Становление морфо-функциональных особенностей ротового аппарата фруктоядных птиц происходило за счёт адаптивных перестроек конструкции ротового аппарата, исходно

обеспечивавшей захват, надёжное удержание и проглатывание объектов животного происхождения, вероятнее всего — некрупных. Изучение представителей значительного числа таксонов фруктоядных птиц показало, что в каждой группе становление морфофункциональных особенностей ротового аппарата, обеспечивающих ту или иную степень приспособленности к питанию плодами, происходит на базе специфической для данной группы ключевой (исторически сложившейся) трофической адаптации. У трогонов и гуахаро это переход к потреблению плодов на базе адаптаций к ловле подвижной добычи в воздухе (Корзун, 1991, 1996), у бородастиков — на базе адаптаций к долблению и выщипыванию субстрата, свойственных дятлообразным (Трунов и др., 1996), у воробьиных птиц — на основе ключевой для отряда адаптации к потреблению мелкого животного корма (Калякин, 2011).

У голубей ключевая трофическая адаптация была связана с питанием относительно крупными прикрепленными плодами. Широкая адаптивная радиация этих птиц привела к освоению очень широкого спектра кормов растительного происхождения, но принципиальные, индикаторные морфофункциональные особенности, указывающие на эту анцестральную адаптацию, сохранились, судя по всему, у всех представителей отряда голубеобразных.

В свете наличия анализируемых морфо-функциональных адаптаций у значительного числа представителей многих отрядов древесных птиц нам представляется вполне оправданным считать это направление эволюции трофических адаптаций птиц в достаточной степени древним. При этом имеются примеры обратимости этой эволюции. Так, аридизация Африки привела к тому, что многие виды птиц-носорогов там практически отказались от питания плодами, ставшими узко сезонным кормом, и в значительной степени перешли на животный корм, а рогатые вороны и вовсе отказались от растительного корма. Но даже у всех этих видов сохранились яркие морфофункциональные особенности анцестральной фруктоядности. Аналогична и история исходно фруктоядных пантропических трогонов. Трогоны единственного сохранившегося в Африке р. *Apaloderma* не питаются плодами, сохранив при этом челюстной аппарат специализированных фруктоядов. Не исключено, что эти виды обречены на исчезновение из-за конкуренции с более адаптированными потребителями животного корма.

Наконец, отметим ещё раз тот факт, что крупные птицы, поедающие мелкие плоды, как и виды, имеющие необычно мощно развитую челюстную мускулатуру (например, врановые и некоторые

тимелиевые), способны использовать широкий спектр легко срываемых и проглатываемых плодов небольшого размера при отсутствии ярко выраженных морфологических адаптаций, упоминавшихся выше. У мелких фруктоядных птиц эти адаптации выражены в целом ярче и чётче. Имеющиеся у нас сегодня сведения о совокупности адаптаций птиц к потреблению плодов позволяют сделать вывод о том, что становление морфо-функциональных особенностей строения и функционирования ротового аппарата птиц проходило в наиболее выраженном виде у тех групп, которые специализировались на потреблении наиболее крупных (то есть наиболее выгодных с точки зрения потребителя) плодов. В целом же обращение к этому ресурсу для птиц, в первую очередь для обитателей тропического и субтропического пояса, представляется нам вполне закономерным следствием эволюции покрытосеменных растений и тропических (и субтропических) экосистем.

Литература

- Дзержинский Ф.Я. 1972. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М. 154 с.
- Дзержинский Ф.Я. 1997. Морфология челюстного аппарата и трофические адаптации птиц (о морфологических подходах к изучению экологии птиц) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т. 102. Вып. 5. С. 5–12.
- Зубкова Е.Н., Корзун Л.П. 2014. Морфофункциональные аспекты пищевой специализации фруктоядного рогоклюва *Calyptomena viridis* (Passeriformes, Eurylaimidae), сравнительный анализ // Зоологический журнал. Т. 93. Вып. 6. С. 754–767.
- Калякин М.В. 2002. Трофические адаптации и экология бюль-бюлей (Pycnonotidae, 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) // Докл. РАН. Т. 417. Вып. 5. С. 617–620.
- Калякин М.В. 2011. Морфо-функциональные особенности ротового аппарата певчих воробьинообразных птиц (Passeriformes) // Зоологический журнал. Т. 90. Вып. 7. С. 811–834.
- Калякин М.В., Дзержинский Ф.Я. 1997. Некоторые аспекты трофических адаптаций бюльбюлей (Passeriformes, Pycnonotidae) в свете функциональной морфологии челюстного аппарата // Зоологический журнал. Т. 76. Вып. 7. С. 836–844.

- Корзун Л.П.* 1986. Трофические адаптации древесных птиц. Некоторые морфо-функциональные аспекты пищевой специализации птиц-мышей // Зоологический журнал. Т. 65. Вып. 8. С. 1207–1217.
- Корзун Л.П.* 1991. Некоторые морфо-функциональные аспекты пищевой специализации гуахаро (*Steatornis caripensis*) // Зоологический журнал. Т. 70. Вып. 11. С. 87–95.
- Корзун Л.П.* 1996. Ключевая трофическая адаптация трогонов (Trogoniformes) и морфофункциональные особенности их челюстного аппарата // Зоологический журнал. Т. 75. Вып. 9. С. 1382–1393.
- Корзун Л.П.* 2006. Некоторые аспекты ключевой трофической адаптации голубей (Columbiformes) // Зоологический журнал. Т. 85. Вып. 3. С. 382–394.
- Корзун Л.П., Трунов В.Л.* 1997. Трофическая адаптация птиц-носорогов в свете морфофункционального анализа челюстного аппарата (Bucerotidae) // Биологическое разнообразие и современное состояние тропических экосистем Вьетнама. Т. 1. М.-Ханой: Российско-Вьетнамский Тропический центр. С. 114–134.
- Трунов В.Л., Корзун Л.П., Дзержинский Ф.Я.* 1996. Морфофункциональные особенности трофической адаптации бородастиков (*Megalaima*, Capitonidae) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т. 101. Вып. 5. С. 39–49.
- Baussart S., Korsoun L.P., Libourel P.-A., Bels V.* 2009. Ballistic food transport in toucans // Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology. Vol. 311. No. 7. P. 465–474.
- 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., Dzerzhinsky F.J.* 2003. Biomechanical features of the bill and jaw apparatus of cuckoos, turacos and the hoatzin in relation to food acquisition and processing // Ostrich: Journal of African Ornithology. Vol. 74. No. 1–2. P. 48–57.
- Korzun L.P., Erard Ch., Gasc J.-P., Dzerzhinsky F.J.* 2004. Morphofunctional study of the bill and hyoid apparatus of *Momotus momotus* (Aves, Coraciiformes, Momotidae): implications for omnivorous feeding adaptation in motmots // Comptes Rendus – Biologies. Vol. 327. P. 319–333.
- 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.

**РАЗНООБРАЗИЕ ОРГАНОВ ДЫХАНИЯ
В ОНТОГЕНЕЗЕ ПАНЦИРНЫХ СОМОВ РОДА
CORYDORAS (TELEOSTEI, SILURIFORMES)**

Д.В. Капитанова, Ф.Н. Шкиль

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

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва, Россия

**DIVERSITY OF RESPIRATORY ORGANS DURING
THE ONTOGENY OF ARMORED CATFISHES OF THE
GENUS *CORYDORAS* (TELEOSTEI, SILURIFORMES)**

D.V. Kapitanova, F.N. Shkil

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia*

*Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia*

e-mail: daryakapitanova@gmail.com

Нормальное развитие и существование рыб, как и подавляющего большинства многоклеточных организмов, невозможно без потребления кислорода, т.е. осуществления функции дыхания. Концентрация кислорода в разных участках мирового океана и пресноводных водоёмах крайне неоднородна, динамична и зависит от множества биотических и абиотических факторов. Возникающие периодически или существующие постоянно низкие концентрации растворённого кислорода требуют от рыб формирования специфических морфофункциональных, физиологических, биохимических и поведенческих адаптаций. Некоторые виды сформировали специфические органы дыхания, позволяющие дышать в том числе и атмосферным воздухом. Другие переживают условия гипоксии за счёт снижения уровня метаболизма, вплоть до ухода в диапаузы. Третьи в ответ на изменение концентрации растворённого кислорода меняют количество эритроцитов и частоту сердцебиений. Четвёртые демонстрируют поведенческие реакции, позволяющие избегать неблагоприятных зон, и т.д. У многих видов есть несколько адаптаций, служащих для минимизации негативных последствий гипоксии, и реализация того или иного сценария зависит от доступности кислорода в среде обитания.

Большинство рыб в качестве основного органа дыхания использует жабры. Однако во многих филогенетических линиях рыб в ходе параллельной или конвергентной эволюции сформировались специфические способы дыхания. Например, дыхание атмосферным воздухом возникало множество раз в различных группах современных костных рыб (как минимум 400 видов костных рыб из 50 семейств в 17 отрядах — Johansen, 1970; Graham, Wegner, 2010). При этом иногда даже у близкородственных видов могут проявляться различия в респираторных адаптациях, как это было показано на двух видах харациновых рыб *Piabucina festae* и *P. panamensis*: первый вид способен переходить на дыхание кислородом воздуха, используя видоизменённый плавательный пузырь, тогда как у второго вида такой морфофункциональной адаптации нет (Graham et al., 1978).

У многих видов существует и онтогенетическая диверсификация респираторной функции. В отсутствие хорошо развитых жабр на ранних стадиях онтогенеза у многих рыб формируются провизорные органы дыхания, исчезающие на более поздних этапах развития. Изучение разнообразия органов дыхания в онтогенезе даёт более полную картину путей и механизмов эволюции разных таксонов рыб. В настоящей работе мы представляем данные по изучению органов дыхания в разные моменты жизненного цикла панцирных сомов рода *Corydoras* (Siluriformes, Callichthyidae), большинство видов которых населяет мелкие слабопроточные ручьи, озёра и болота Южной Америки. Концентрация растворённого кислорода в этих водоёмах очень изменчива и зачастую снижается до критических значений. Взрослые сомы способны дышать атмосферным воздухом (Kramer, McClure, 1980; Armbruster, 1998), однако адаптации этих рыб на ранних стадиях развития к выживанию в обеднённой кислородом среде остаются малоизученными.

Объектом исследования послужил популярный аквариумный вид панцирных сомов — крапчатый сомик, *C. paleatus*. Постнатальный онтогенез этого вида, как и многих других представителей рода *Corydoras*, начинается со стадии свободного зародыша. Для этой стадии развития характерны отсутствие хорошо развитых жабр, слабо развитый краниальный и посткраниальный скелет, незавершённый сомитогенез, большой желточный мешок, большая недифференцированная плавниковая складка и очень большие относительно размеров тела (около 30 % от общей площади поверхности) грудные плавники (рис. 1А). Бельгийские ис-

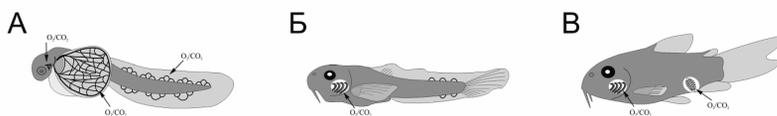


Рис. 1. Стадии онтогенеза крапчатого сомика *C. paleatus*: А — свободный зародыш; Б — личинка; В — взрослая рыба. O₂/CO₂ — органы газообмена.

следователи предположили, что основная функция грудных плавников — стабилизация рыбы в пространстве (Huysentruyt, 2008). Однако проведённый нами гистологический и иммунологический анализы в сочетании с методами современной световой и конфокальной микроскопии показали, что основная функция грудного плавника на ранних стадиях развития крапчатого сомика — дыхание.

Непосредственно перед выходом из яйцевых оболочек у эмбриона крапчатого сомика формируется скелетная основа будущего пояса грудных плавников: мембранное окостенение *cleithrum* с примыкающим к нему хрящом *scapulocoracoideum*, заходящим своей дистальной частью в лопасть плавника. Одновременно с этим появляется личиночная мускулатура грудного плавника, представленная внешним и внутренним слоями мышц (*abductor* и *adductor*), расположенными вдоль внешней и внутренней стороны дистальной части хрящевой пластинки *scapulocoracoideum*. В отличие от плавников эмбрионов многих костистых рыб, в том числе *Danio rerio* (Thorsen, Hale, 2007) и африканского клариевого сома *Clarias gariepinus* (Shkil et al., 2022), плавник крапчатого сомика хорошо иннервирован: густая нервная сеть охватывает как мускулатуру плавника, так и его дистальную часть.

Сосудистая сеть плавника у эмбриона крапчатого сомика гипертрофирована по сравнению с плавниками эмбрионов и личинок костистых рыб (Paulissen et al., 2022). Она состоит из ветви спинной аорты, входящей в плавник в его вентральной части (под хрящевой пластиной *scapulocoracoideum*), и мелких капилляров, образующих густую сеть в дистальной части плавника, которая составляет около 90 % от его общей площади. Сеть капилляров собирается в крупный сосуд в дорзальной части плавника, впадающий в Кювьеров проток. Ответвление Кювьерова протока, приходящее из плавника, значительно больше, чем его вентраль-

ная ветвь, распадающаяся на несколько небольших сосудов, расположенных на поверхности желточного мешка.

Сразу после выхода зародыша из яйцевых оболочек плавник крапчатого сомика начинает ритмично двигаться, обеспечивая ток воды вдоль поверхности тела. Плавниковая складка свободного зародыша крапчатого сомика так же, как и у ранних личинок многих костистых рыб, пронизана капиллярами. Однако плотность капиллярной сети плавниковой складки несколько ниже, чем в лопасти грудного плавника. Кожа на всей поверхности тела свободного зародыша имеет специфические особенности, значительно увеличивающие площадь соприкосновения с водой и интенсифицирующие газообмен (рис. 2А).

В течение нескольких дней после выхода из яйцевых оболочек у крапчатого сомика происходит активный морфогенез. В этот период завершается сомитогенез, происходит формирование хрящевого скелета и мускулатуры головы, в том числе жаберного аппарата, и хвоста; в голове появляются покровные кости спланхнокраниума, связанные прежде всего с функциями питания и дыхания (челюсти, жаберная крышка, бранхиостегальные лучи), развиваются органы чувств — усы и глаза. Во время активного морфогенеза головы происходит формирование густой сосудистой сети в кожной складке жаберной крышки. По всей видимости, она также участвует в респираторной функции, но в очень короткий период развития.

В грудных плавниках крапчатого сома не происходит каких-либо существенных изменений, за исключением формирования множества сенсорных структур на его поверхности и увеличения

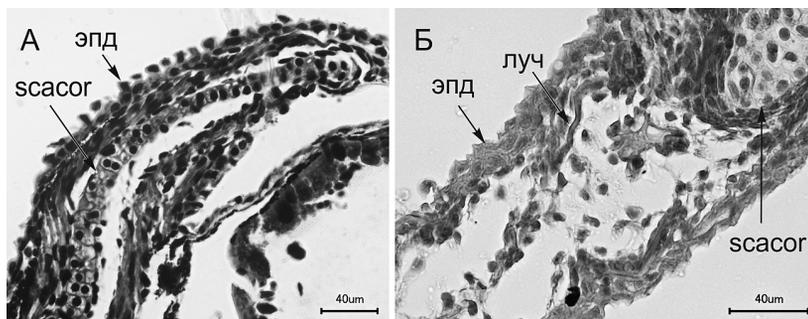


Рис. 2. Микрофотографии кожи (стадии А и Б, см. рис. 1): эпд — эпидермис; scacor — хрящевой *scapulocoracoideum*.

плотности иннервации. Большинство сенсорных структур грудного плавника, вероятнее всего, являются механосенсорными (Hardy et al., 2016; Aiello et al., 2018). Иммунологическими методами было установлено, что часть из них содержат нейроэпителиальные клетки, характеризующиеся высокой концентрацией серотонина — маркера клеток, чувствительных к концентрации растворённых в воде газов (O_2 и CO_2) (Hockman et al., 2017).

На следующем этапе онтогенеза, начало которого совпадает с началом активного питания и активной оссификацией черепа, происходит стремительная трансформация грудных плавников (рис. 1Б). Начинают формироваться лучи грудного плавника, происходит качественное изменение хрящевой основы плавника — рост и начало оссификации проксимальной, примыкающей к *cleithrum*, части *scapulacoracoideum*, появление радиалий. Одновременно изменяется и мускулатура грудного плавника, происходит дифференцировка уже имеющихся *abductor* и *adductor*, появляются взрослые мышцы (*musculus abductor superficialis 1/2*, *m. adductor superficialis*, *m. adductor profundus*, *m. arrector ventralis*, *m. arrector dorsalis*). Нервная система плавника трансформируется в нервную систему взрослого типа, характерную для большинства костистых рыб, с отдельными нервными волокнами, отходящими от латерального кольца и расположенными вдоль формирующихся лучей плавника, и упорядоченной иннервацией отдельных мышц.

Кровеносная система плавника претерпевает существенные изменения. Происходит редукция капиллярной сети в лопасти плавника и трансформация в сосудистую систему взрослого типа с хорошо выраженным латеральным плексусом и плексусом лучей плавника. Грудной плавник сома на этом этапе развития разворачивается относительно своей оси (дорзальный край становится передним, а вентральный — задним) и перестаёт совершать ритмичные движения, обеспечивающие ток воды вдоль поверхности тела сома. Плавниковая складка начинает дифференцироваться. Появляются непарные плавники (спинной, анальный и жировой), не имеющие густой капиллярной сети. Кожа также претерпевает существенные изменения: поверхностные клетки эпидермиса отмирают, сохраняясь лишь в виде слоя остатков ороговевших клеточных мембран (рис. 2Б). На данном этапе основным органом дыхания сома становятся жабры, которые сохраняют за собой эту функцию у мальков и взрослых рыб. Описанные выше состояния и трансформации грудного плавника и плавниковой складки на ран-

них этапах онтогенеза мы наблюдали и у других представителей рода *Corydoras*: *C. sterbai*, *C. aeneus* и *C. panda*.

Однако жабры не являются единственным органом дыхания взрослых сомов. Известно, что взрослые панцирные сомы рода *Corydoras* плохо переносят недостаток кислорода в воде и в таких условиях способны компенсировать его путём заглатывания пузырьков воздуха с последующим газообменом в задних отделах кишечника. В экспериментах на *C. aeneus* было показано, что в условиях пониженного содержания кислорода в воде рыбы, лишённые доступа к поверхности воды и, соответственно, возможности заглатывать воздух, умирали в 100 % случаев (Kramer, McClure, 1980). Мы обнаружили в стенках заднего отдела кишечника личинок *C. paleatus* множество нейроэпителиальных клеток, содержащих большое количество серотонина и, согласно предыдущим исследованиям, чувствительных к концентрации растворённых в воде газов (Hockman et al., 2017). Наличие этих специфических сенсорных клеток, вкупе с гипертрофированно развитой нервной и сосудистой сетью, а также характерное строение стенок заднего отдела кишечника указывают на использование такого типа дыхания и крапчатым сомиком (рис. 1B).

Полученные данные наглядно демонстрируют онтогенетическое разнообразие органов дыхания крапчатого сомика и его высокий потенциал к переживанию условий, характеризующихся низкими концентрациями растворённого в воде кислорода, на разных стадиях развития. На ранних этапах онтогенеза в качестве важнейших органов дыхания выступают грудные плавники, плавниковая складка и на очень коротком этапе онтогенеза — жаберная складка. Все эти органы имеют хорошо развитую капиллярную сеть, редуцирующуюся после формирования жаберного аппарата. На более поздних этапах онтогенеза основными респираторными органами служат жабры и задний отдел кишечника.

Обнаруженные нами морфофункциональные адаптации к существованию в обеднённых кислородом условиях не являются в полной мере уникальными. Интенсивная васкуляризация той или иной поверхности тела — одна из наиболее типичных адаптаций на ранних этапах онтогенеза многих костистых рыб (Крыжановский, 1933; Pelster, 2008). Однако в большинстве случаев васкуляризация захватывает поверхность желточного мешка и/или плавниковую складку. Способность дышать за счёт грудного плавника долгое время обсуждалась в литературе, но до настоящего момента считалось, что грудной плавник участвует в процессе дыхания

лишь опосредованно, обеспечивая ток воды вдоль тела (Zimmer et al., 2020). Наши данные показывают, что грудной плавник может выступать в роли провизорного органа дыхания.

Примечательно, что хорошо развитая капиллярная сеть отмечалась в грудных плавниках личинок у некоторых видов слитножаберниковых (болотных угрей — Synbranchidae), населяющих сходные по условиям водоёмы (Taylor, 1913; Favorito et al., 2005). Было выдвинуто предположение, что грудной плавник может быть органом дыхания, позволяющим переживать личинкам слитножаберниковых конец сухого сезона — период, когда концентрация растворённого кислорода в воде очень низка (Favorito et al., 2005). Заслуживает внимания и тот факт, что богатая капиллярами жаберная крышка, служащая органом дыхания личинки и питающая кислородом развивающиеся мозг и глаз, типична для костных ганоидов (Holostei): амии (*Amia calva*; Amiiformes) и панцирных шук (*Lepisosteus*; Lepisosteiformes) (Крыжановский, 1933). Оба эти представителя костных ганоидов, подобно панцирным сомам, населяют водоёмы с нестабильными, зачастую критически низкими концентрациями кислорода и выходят из яичевых оболочек с недоразвитыми жабрами (Johansen, 1970; Ballard, 1986; Long, Ballard, 2001), не способными в полной мере обеспечить развивающийся организм кислородом. Во взрослом состоянии амия и панцирные шуки сочетают дыхание жабрами с дыханием атмосферным воздухом, которое осуществляется за счёт видоизменённых отделов плавательного пузыря (Rahn et al., 1971; Hedrick, Jones, 1999). Использование различных отделов кишечника в качестве органов дыхания встречается в разных группах сомообразных (Nelson, 2014) и в других таксонах рыб, в том числе и достаточно филогенетически удалённых, таких как карпообразные (Cypriniformes) и слитножаберниковые (Synbranchiformes) (Johansen, 1970; McMahon, Burggren, 1987; Favorito et al., 2005).

Таким образом, изучение онтогенетического разнообразия органов дыхания панцирных сомов позволило обнаружить прекрасные примеры конвергентной и параллельной эволюции органов дыхания на разных стадиях онтогенеза.

Литература

- Крыжановский С.Г. 1933. Органы дыхания личинок рыб и псевдобранхия // Труды лаборатории эволюционной морфологии АН СССР. Т. 1. Вып. 2. С. 49–54.

- Aiello B.R., Hardy A.R., Cherian C., Olsen A.M., Orsbon C.P., Hale M.E., Westneat M.W. 2018. A comparison of pectoral fin ray morphology and its impact on fin ray flexural stiffness in labriform swimmers // *Journal of Morphology*. Vol. 279. P. 1031–1044.
- Armbruster J.W. 1998. Modifications of the digestive tract for holding air in loricariid and scoloplacid catfishes // *Copeia*. No. 3. P. 663–675.
- Ballard W.W. 1986. Stages and rates of normal development in the holostean fish, *Amia calva* // *J. Exp. Zool.* Vol. 238. P. 337–354.
- Favorito S.E., Zanata A.M., Assumpção M.I. 2005. A new *Synbranchus* (Teleostei: Synbranchiformes: Synbranchidae) from ilha de Marajó, Pará, Brazil, with notes on its reproductive biology and larval development // *Neotrop. Ichthyol.* Vol. 3. No. 3. P. 319–328.
- Graham J.B., Kramer D.L., Pineda E. 1978. Comparative respiration of an air-breathing and a non-air-breathing characoid fish and the evolution of aerial respiration in characins // *Physiological Zoology*. Vol. 51. No. 3. P. 279–288.
- Graham J.B., Wegner N.C. 2010. Breathing air in water and in air: the air-breathing fishes // *Respiratory Physiology of Vertebrates: Life With and Without Oxygen*. P. 174–221.
- Hardy A.R., Steinworth B.M., Hale M.E. 2016. Touch sensation by pectoral fins of the catfish *Pimelodus pictus* // *Proc. Biol. Sci. B*. Vol. 283. No. 1824. Art.20152652.
- Hedrick M.S., Jones D.R. 1999. Control of gill ventilation and air-breathing in the bowfin *Amia calva* // *J. Exp. Biol.* Vol. 202. No. 1. P. 87–94.
- Hockman D., Burns A.J., Schlosser G., Gates K.P., Jevans B., Mongera A., Fisher S., Unlu G., Knapik E.W., Kaufman C.K., Mosimann C., Zon L.I., Lancman J.J., Dong P.D.S., Lickert H., Tucker A.S., Baker C.V. 2017. Evolution of the hypoxia-sensitive cells involved in amniote respiratory reflexes // *Elife*. Vol. 6. Art.e21231.
- Huysentruyt F. 2008. Early development of *Corydoras aeneus* (Siluriformes, Callichthyidae): a case study for understanding the evolutionary basis of patterns in loricarioid ontogeny. PhD Thesis. Ghent. 199 P.
- Johansen K. 1970. Air breathing in fishes // *Fish Physiology*. Vol. 4. P. 361–411.
- Kramer D.L., McClure M. 1980. Aerial respiration in the catfish, *Corydoras aeneus* (Callichthyidae) // *Can. J. Zool.* Vol. 58. P. 1984–1991.
- Long W.L., Ballard W.W. 2001. Normal embryonic stages of the longnose gar, *Lepisosteus osseus* // *BMC Dev. Biol.* Vol. 1. No. 1. Art.6.
- McMahon B.R., Burggren W.W. 1987. Respiratory physiology of intestinal air breathing in the teleost fish *Misgurnus anguillicaudatus* // *J. Exp. Biol.* Vol. 133. No. 1. P. 371–393.

- Nelson J.A. 2014. Breaking wind to survive: fishes that breathe air with their gut // J. Fish Biol. Vol. 84. No. 3. P. 554–576.
- Paulissen S.M., Castranova D.M., Krispin S.M., Burns M.C., Menéndez J., Torres-Vázquez J., Weinstein B.M. 2022. Anatomy and development of the pectoral fin vascular network in the zebrafish // Development. Vol. 149. No. 5. Art.dev199676.
- Pelster B. 2008. Gas exchange // Fish Larval Physiology. P. 91–118.
- Rahn H., Rahn K.B., Howell B.J., Gans C., Tenney S.M. 1971. Air breathing of the garfish (*Lepisosteus osseus*) // Respiration Physiology. Vol. 11. No. 3. P. 285–307.
- Shkil F., Kapitanova D., Borisov V., Veretennikov N., Roux N., Laudet V. 2022. Direct development of the catfish pectoral fin: An alternative pectoral fin pattern of teleosts // Developmental Dynamics. P. 1–18.
- Taylor M. 1913. The development of *Synbranchus marmoratus* // Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. 233. P. 1–52.
- Thorsen D.H., Hale M.E. 2007. Neural development of the zebrafish (*Danio rerio*) pectoral fin // J. Comp. Neurol. Vol. 504. P. 168–184.
- Zimmer A.M., Mandic M., Rourke K.M., Perry S.F. 2020. Breathing with fins: do the pectoral fins of larval fishes play a respiratory role? // American journal of physiology. Regulatory, integrative and comparative physiology. Vol. 318. No. 1. P. R89–R97.

**ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ЭПИФИЗА
У ТРЁХ ВИДОВ ЛЕСНЫХ ПОЛЁВОК
(CLETHRIONOMYS, RODENTIA, CRICETIDAE)**

А.А. Киселёва, Л.Б. Кравченко

*Национальный исследовательский Томский государственный
университет, Томск, Россия*

**FEATURES OF MORPHOLOGY OF THE EPIPHYSIS
IN THREE SPECIES OF FOREST VOLES
(CLETHRIONOMYS, RODENTIA, CRICETIDAE)**

A.A. Kiselyova, L.B. Kravchenko

*National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia
e-mail: vulpes_vagus@list.ru*

Сезонность размножения — отличительная адаптивная особенность животных, позволяющая им осваивать территории с суровым климатом в условиях, где пригодный для размножения период ограничен по времени. У бореальных мышевидных грызунов описано два альтернативных варианта онтогенеза: для одних животных характерен быстрый рост и половое созревание, продолжительность жизни 3–6 месяцев; у других половое созревание происходит только на следующий год, скорость их старения значительно ниже, а продолжительность жизни 12–15 месяцев. Контроль сезонных ритмов репродукции осуществляется за счёт специального сигнального фактора — динамики фотопериода (Whitten et al., 1993; Штайнлехнер, Пухальский, 1999). Шишковидная железа (*corpus pineale*, *epiphysis cerebri*) получает симпатическую иннервацию от верхних шейных ганглиев (Axelrod, 1974), куда по ретиноталамическому пути приходит информация от особых светочувствительных ганглиозных клеток сетчатки. Главная функция её секретирующих клеток пинеалоцитов — выделение мелатонина (N-ацетил-5-метокситриптамина), благодаря чему происходит координация циркадных ритмов, а также контроль сезонных ритмов у млекопитающих (Hoffmann et al., 1981; Kalsbeek et al., 2000). Уровень именно этого гормона чаще всего используют для оценки функциональной активности эпифиза. Однако измерение такого показателя является очень дорогостоящим методом и требует применения сложного оборудования.

Вместе с тем, многочисленные исследования подтверждают положительную зависимость количества продуцируемого эпифизом мелатонина от размеров железы и числа пинеалоцитов (Coop et al., 1999; Brunet et al., 2002), что говорит о возможности использования для оценки его активности морфометрических показателей.

Род рыжих лесных полёвок (*Clethrionomys*) — хорошая модель для изучения этого вопроса: красно-серая полёвка (*Cl. rufocanus* Sundevall, 1846), несмотря на систематическую близость и сходство экологических требований, значительно отличается от красной (*Cl. rutilus* Pallas, 1779) и рыжей (*Cl. glareolus* Schreber, 1780) более ранним появлением в популяции зимующей генерации (Kaneko et al., 1998; Kravchenko et al., 2012; Кравченко и др., 2016). Морфология и функции шишковидной железы у животных этой группы изучены крайне слабо. Для данного исследования использовали 145 особей красной, 130 рыжей и 98 красно-серой полёвки, отловленных с 2014 по 2021 г. Оценивали форму и параметры верхней части эпифиза, его положение относительно промежуточного мозга и свода костей черепа, а также размеры ядер пинеалоцитов.

Выявлены видовые различия по форме железы (рис. 1): у 82 % рыжих полёвок она была треугольной формы, у 82,5 % красных и 63,5 % красно-серых — каплевидной. У трети особей красно-серой полёвки обнаружена веретеновидная шишковидная железа, не встречающаяся у других видов. Свыше 80 % красных и рыжих полёвок имели однотипную поверхностную железу, треугольной формы у рыжей и каплевидной — у красной. Положение железы у всех особей было поверхностным. Красно-серая полёвка выделялась максимальным разнообразием эпифиза, обусловленным его смещением у части особей (39,1 %) ближе к третьему желудочку. Глубина расположения железы у красно-серой полёвки не зависела от пола животного, но зависела от физиологического возраста. Рыжая полёвка отличалась от красной максимальными размерами самого эпифиза и ядер пинеалоцитов, а от красно-серой — только размерами ядер пинеалоцитов. Увеличение размеров железы у рыжей полёвки и увеличение размеров ядер пинеалоцитов у красно-серой полёвки вызывала высокая плотность населения, влияние которой наиболее заметно у животных, родившихся в июне – июле. У красной полёвки отсутствовала реакция на данный социальный стресс, но наблюдался рост размеров эпифиза у быстро растущих и созревающих в усло-

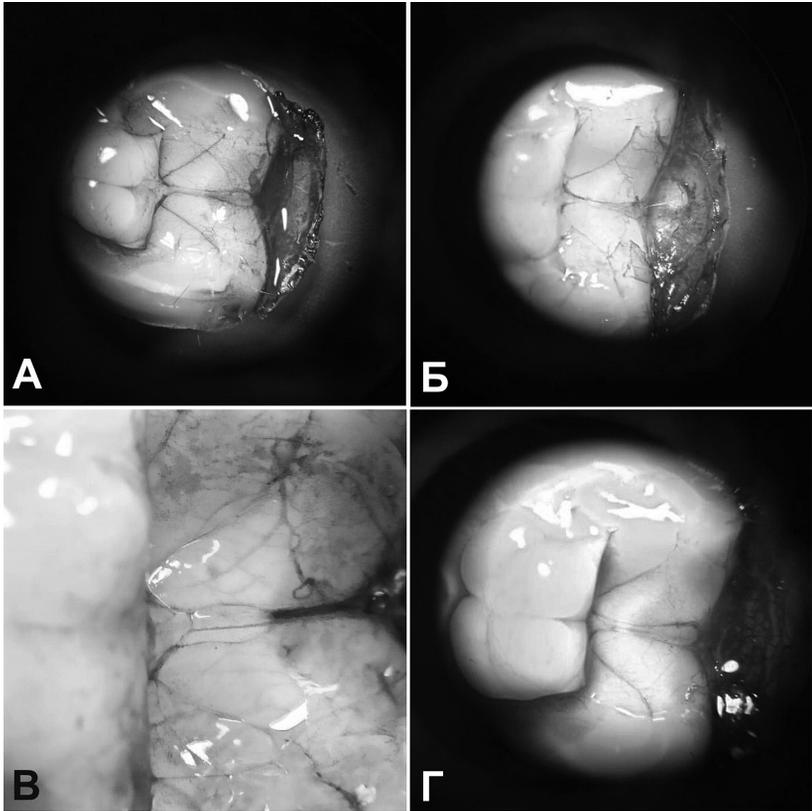


Рис. 1. Различные варианты формы и расположения эпифиза у лесных полёвок: А — красная полёвка (*Clethrionomys rutilus*), каплевидная форма эпифиза, верхнее положение; Б — рыжая полёвка (*Cl. glareolus*), треугольная форма, верхнее положение; В — красно-серая полёвка (*Cl. rufocanus*), веретеновидная форма, нижнее положение; Г — красно-серая полёвка (*Cl. rufocanus*), каплевидная форма, верхнее положение. Фото Л.Б. Кравченко

виях низкой плотности майских особей. Напротив, у красной полёвки размер эпифиза не изменяется при стрессе, связанном с ростом плотности населения, однако увеличивается в условиях повышенной физиологической нагрузки, вызванной ускоренным ростом и созреванием особей. Таким образом, параметры железы, определяемые количеством и размером составляющих её пи-

неаллоцитов, несомненно, можно рассматривать в качестве одного из критериев её активности.

Литература

- Кравченко Л.Б., Москвитина Н.С., Завьялов Е.Л. 2016. Изменчивость содержания кортикостерона в фекалиях при созревании у трёх видов лесных полёвок (*Myodes*, Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 95. Вып. 4. С. 465–475.
- Штайнлехнер С., Пухальский В. 1999. Сезонная регуляция размножения мелких млекопитающих // Сиб. экол. журн. Вып. 1 (23). С. 23–35.
- Axelrod J. 1974. The pineal gland: a neurochemical transducer. Chemical signals from nerves regulate synthesis of melatonin and convey information about internal clocks // Science. Vol. 184. P. 1341–1348.
- Brunet A.G., Malpoux B., Daveau A., Taragnat C., Chemineau P. 2002. Genetic variability in melatonin secretion originates in the number of pinealocytes in sheep // J. of Endocrinology. Vol. 172. P. 397–404.
- Coon S.L., Zarazaga L.A., Malpoux B., Ravault J.-P., Bodin L., Voisin P., Weller J.L., Klein D.C., Chemineau Ph. 1999. Genetic variability in plasma melatonin in sheep is due to pineal weight, not to variations in enzyme activities // Amer. J. of Physiology-Endocrinology and Metabolism. Vol. 277. No. 5. P. E792–E797.
- Hoffmann K., Illnerová H., Vaněček J. 1981. Effect of photoperiod and of one-minute light at night-time on the pineal rhythm on N-acetyltransferase activity in the Djungarian hamster *Phodopus sungorus* // Biology of Reprod. Vol. 24. No. 3. P. 551–556.
- Kalsbeek A., Garidou M.L., Palm I.F., Van der Vliet J., Simonneaux V., Pévet P., Buijs R.M. 2000. Melatonin sees the light: blocking GABAergic transmission in the paraventricular nucleus induces daytime secretion of melatonin // Europ. J. of Neuroscience. Vol. 12. No. 9. P. 3146–3154.
- Kaneko Y., Nakata K., Saitoh T., Stenseth N.C., Bjørnstad O.N. 1998. The biology of the vole *Clethrionomys rufocanus*: a review // Reseraches in Population Ecology. Vol. 40. No. 1. P. 21–37.
- Kravchenko L.B., Zavjalov E.L., Moskvitina N.S. 2012. Sexual maturation and age-related dynamics of corticosterone in *Clethrionomys rutilus* and *Cl. rufocanus* voles (Rodentia, Cricetidae) under experimental conditions // Biology Bulletin. Vol. 39. No. 7. P. 627–633.
- Whitten R.D., Youngstrom T.G., Bartness T.J. 1993. Hyperprolactinemia does not promote testicular recrudescence in photoregressed Siberian hamsters // Physiology & behavior. Vol. 54. No. 1. P. 175–178.

ЧЕРЕПА КРОКОДИЛОВ И КРОКОДИЛОМОРФ: ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АСПЕКТ

Б.Э. Кувшинский

Независимый исследователь

THE SKULLS OF CROCODILES AND CROCODILOMORPHS: THE FUNCTIONAL DIMENSION

B.E. Kuvshinskiy

Independent researcher

e-mail: kuvshins@mail.ru

Череп — наиболее комплексная структура скелета позвоночных, различные элементы которой координационно связаны, а отдельные подсистемы создают разного рода взаимные ограничения. В работе обсуждаются функциональные связи мышц-аддукторов и DM (расшифровку сокращений см. в конце текста) в связи со структурой скелета крокодилов и крокодилморф. Строение этого функционального комплекса современных крокодилов в деталях описано Н.Н. Иорданским (Iordansky, 1964, 1973), Г. Шумахером (Schumacher, 1973) и другими исследователями.

Мы не ставим перед собой задачу исследовать все скелетно-мышечные адаптации челюстного комплекса крокодилморф, ограничившись исключительно первичным функциональным анализом. Преимущество будет отдано крупным представителям, у которых интересующие нас адаптации выражены более явно (см. ниже).

Нелишне напомнить интересующие нас черты костно-мышечного комплекса современных крокодилов, демонстрирующих ряд внутренних противоречий.

1. Представители этого отряда амфибиотических засадников имеют сплюснутый дорсо-вентрально череп, что резко ограничивает длину мышечных волокон MAEx, MAP, MAPst. Мышцы сдвинуты к челюстному суставу, а значит, их рычаг и сила относительно невелики. Возможно, именно с этим связана малая дифференцированность этих мышц и их сравнительно небольшой объём. Верхнее височное окно уменьшено вплоть до исчезновения, а нижнее находится в заглублённой узкой височной вырезке (Иорданский, 1990). Получается, что эти эффективные, основные

для других отрядов рептилий аддукторы у крокодилов выполняют скорее второстепенную роль, поскольку ограничены и в объёме, и в длине, и в величине рычага.

2. Необходимость молниеносного отведения подчас широкой и длинной (в любом случае довольно инерционной) челюсти в воде требует и значительной силы, и амплитуды сокращения DM. Поскольку сила мышцы в первом приближении зависит от площади её поперечного сечения, а при увеличении охотника вес и инерция жертвы подчиняется кубической зависимости, то у крупных представителей увеличение DM (как и аддукторов) вынужденно отстаёт от массы жертв, что особенно актуально для макрофагов. Поэтому вступают в действие аллометрические закономерности, и некоторые мышцы имеют тенденцию гипертрофироваться, в то время как другие могут терять свою эффективность.

Низкий череп — важный ограничитель длины волокон DM, а от последнего прямо зависит амплитуда (угол) раскрытия челюстей. Судя по современным представителям, мезозухии и эзухурии выходят из положения следующим образом: их нижняя челюсть в каудальном направлении длиннее верхней, квадратные кости наклонены назад, из-за чего череп оказывается скошен. Задний край уплощённой крыши черепа даёт проксимальную опору для DM, а дистальной точкой прикрепления служит ZO нижней челюсти. Он гипертрофирован, что позволило значительно увеличить длину волокон DM, резко расширить площадь её прикрепления, а также увеличить её рычаг. Таким образом, мышца получает достаточную длину, даже если крючковидный ZO направлен вверх (рис. 1).

3. У крокодилов не отводится не столько нижняя челюсть, сколько обе челюсти, и даже отдельно верхняя челюсть. Морфологически это обусловлено укорочением нейрокраниума, затылочный край которого поднимается DM относительно ZO. DM строго ограничен задним краем черепа, в то время как у ряда тетрапод он может захватывать первые 1–3 шейных позвонка. Впрочем, в отведении верхней челюсти у крокодилов участвует также собственно мускулатура шеи.

Более сложна ситуация с челюстными аддукторами.

MARtA проксимально крепится к передней части височной ямы, нижней части глазницы и заходит намного ростральнее последней, достигает большой величины и относительно сложно дифференцирован. Н.Н. Иорданский (1990) считает названную мышцу основным, наиболее развитым аддуктором челюстей кро-

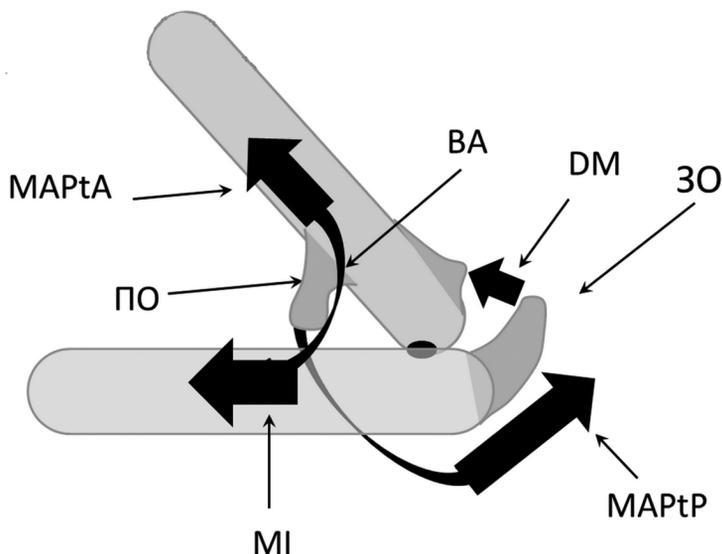


Рис. 1. Упрощённая схема морфофункционального комплекса крокодилов. DM — *m. depressor mandibulae*, MAPtA — *m. adductor pterygoideus anterior*, MI — *m. intramandibularis*, MAPtP — *m. adductor pterygoideus posterior*, BA — венечный апоневроз, ZO — засочленовный отросток, ПО — пteryгоидный отросток; апоневрозы сильнейших аддукторов переброшены через блоки; большинство мышц работают как рычаги «первого рода», MAPtP работает как рычаг «второго рода».

кодилов. Его апоневроз перекидывается через дистальный фланг ПО, как через блок, и крепится к ВА (рис. 2).

К последнему же сверху крепятся волокна MAP и MEprof, а снизу — крупная MI, располагающаяся внутри объёмной аддукторной ямы далеко впереди, ростральнее глазницы. Её волокна крепятся на латеральной стороне аддукторной ямы, имеющей у крокодилов в этой области хорошо развитые окна. Значение этой мышцы обсуждается многими исследователями, и в целом понимание её функционала находится в неудовлетворительном состоянии. Её роль в аддукции как принимается (например, Andersen, 1936), так и полностью отвергается (Иорданский, 1990).

Вопросы вызывает также положение и функционирование MAPtP. Он чрезвычайно развит у крокодилов, и его зна-

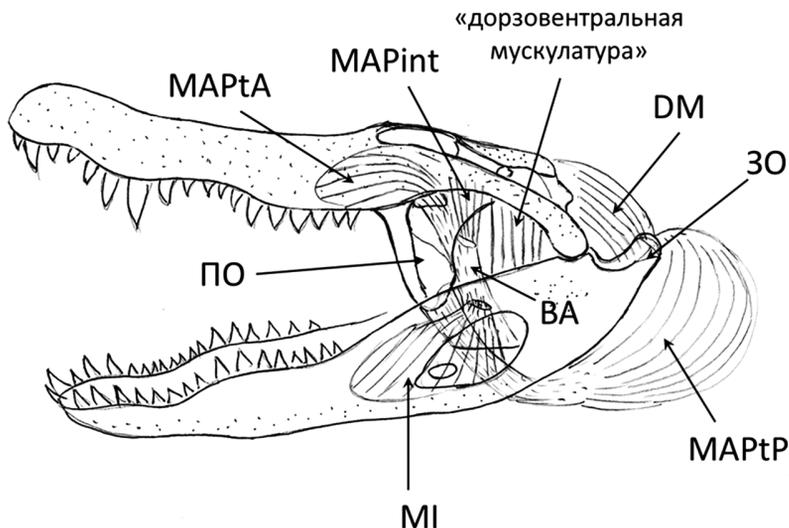


Рис. 2. Расположение челюстных мышц и их апоневрозов у крокодилов. DM — *m. depressor mandibulae*, MAPint — *m. adductor posterior internus*, MAPtA — *m. adductor pterygoideus anterior*, MAPtP — *m. adductor pterygoideus posterior*, MI — *musculus intramandibularis*, ZO — засочленовый отросток, ПО — пteryгоидный отросток, ВА — венечный апоневроз.

чение активно обсуждается многими исследователями (например, Schumacher, 1973). На верхней челюсти эта мышца крепится, в частности, к вентральной и каудальной сторонам значительно развитого ПО. Тянущийся от него апоневроз перебрасывается через вентральную поверхность нижней челюсти, где MAPtP крепится к вентро-каудальному краю ZO, продолжая треугольник нижней челюсти скрытыми в шее огромными мышечными подушками. Из-за необычности положения и направления её волокон относительно угла смыкания челюстей исследователи (например, Iordansky, 1964) не считают эту мышцу основным аддуктором крокодилов. К MAPtP примыкает меньшая MAPint, роль которой здесь вынужденно опускается.

Итак, аддукторы крокодилов демонстрируют ряд необычных черт: столь развитые у черепах или лацертид (Иорданский, 1990)

МАЕх, МАР, МАРst с «дорзовентральным»¹, эффективным для приведения челюстей положением волокон у крокодилов развиты слабее, а подходящие под острым углом волокна МАРtА и МАРtР — сильнее. Значение же Мl в аддукции, несмотря на его размеры, часто отвергается. Налицо кажущееся противоречие.

Как мы видим, наиболее крупные аддукторы имеют волокна, ориентированные не в дорзо-вентральном направлении, а скорее вдоль оси черепа. Этот очевидный парадокс приводит в смущение исследователей и вызывает споры и недопонимание (см. выше). Вероятно, это характерная особенность форм с плоским и длинным черепом с явной нехваткой как внутреннего объема для размещения мышц, так и поверхностей для их крепления в височной области черепа. Это, в свою очередь, связано с описанным укорочением верхней челюсти относительно нижней.

Обсуждаемые морфофункциональные «вызовы», как мы увидим, стояли и перед древними крокодиломорфами и были очень по-разному разрешены в их разных ветвях.

В целом «крокодиловый паттерн» с изменениями опознаётся и у крокодиломорф. Нижняя челюсть у таких форм имеет большие аддукторные ямы и хорошо развитые окна. Заглазничная область у них укорочена, крыша черепа плоская и квадратная, височные окна небольшие, череп скошен. Имеются хорошо выраженные ПО и ЗО. Последний мог быть прямым или изогнутым, в зависимости от специализации (см. ниже), достигая особого развития у сверхкрупных «саблезубых» форм, видимо, обладавших большой силой укуса.

Для первичного анализа адаптивной специализации крокодиломорф особо остановимся на строении «сложных» для исследователя мускулов — МАРtА, МАРtР и Мl.

МАРtА у крокодилов имеет значительный рычаг и сложно дифференцирован. При этом он очень вытянут в роstralном направлении, захватывая под- и предглазничную области. Можно думать, что таким образом достигается необходимая для широкой амплитуды движения длина волокон и одновременно большая сила приведения.

МАРtР также обладает значительным рычагом; но это рычаг «второго рода», что вводит в заблуждение исследователей. Длинный отросток, расположенный с другой стороны от озубленной части челюсти, позволяет сохранить большую длину волокон.

¹ С этого момента мы будем называть эти мышцы «дорзовентральными», не имея возможности разобрать их положение и конкретную роль детальнее.

Это также позволяет достигать большой силы (из-за размера и рычага) и амплитуды сокращения мускула.

Более сложным представляется вопрос о направлении вектора силы аддукции. Его часто оценивают ошибочно, считая совпадающим с направлением волокон МАРtА и МАРtР. Но в данном случае создаётся принципиально неверная картина, поскольку в случае приложения силы через блоки нужно учитывать именно угол подхода апоневроза к скелетному элементу. Апоневроз МАРtА перекинут через фланг ПО, соединяясь там с ВА, расположенным почти дорзо-вентрально. Поэтому угол подхода МАРtА приближен к прямому, что говорит об эффективности этого важнейшего аддуктора.

Ситуация с МАРtР сложнее: можно думать, что он наиболее эффективен как аддуктор при широко раскрытых челюстях. В качестве своего рода «блока» здесь выступает вентральная поверхность нижней челюсти, а апоневроз МАРtР, крепящейся к ПО, подходит под эффективным углом, также приближенном к прямому. Интересно, что МАРtР, единственный из всех аддукторов, потенциально не имеет ограничений по размеру, находясь снаружи от черепа. Можно думать, что МАРtР — один из основных аддукторов у крупных хищников, таких как пурозавр, капрозух и других, имеющих очень крупные ПО и ЗО. В таком случае логично предположить, что ПО и ЗО должны быть развиты или неразвиты одновременно, что и подтверждается у большинства форм.

Наиболее сложна интерпретация работы МI. Как уже указывалось, в литературе можно встретить самые разные, в том числе и противоречивые гипотезы о его функционировании. Мы принимаем предположение о том, что МI участвует в аддукции челюстей, натягивая и даже втягивая нижнюю часть ВА в примордиальный канал (Andersen, 1936). Поскольку ВА перекидывается через расширенные фланги ПО, как через блок, то МI может подтягивать его в вентро-ростро-латеральном направлении. Мы полагаем, что МI является частью системы аддукторов, ассоциированных с венычным апоневрозом, и работает совместно с МАРtА, МАР и МEprof. С первым из них, наиболее крупным, МI образуют «подкову», прикрепленную обоими концами, соответственно, к нижней и к верхней челюсти далеко впереди «дуги», образованной ВА. Это позволяет дополнительно увеличить рычаг этих и без того мощных мышц.

Нижняя челюсть крокодилов, в которой располагается МI, очень велика, имеет значительную полость и крупные окна на ме-

диальной и латеральной сторонах. Но у ряда форм (пурусзавр) наблюдается ещё более значительное увеличение нижней челюсти и её окон. Это, скорее всего, отражает специализацию к питанию крупной добычей, требующей аллометрического увеличения площади сечения мускулов-аддукторов.

Кратко обрисовав морфофункциональный комплекс челюстных аддукторов и депрессора, попробуем проанализировать возможные пути специализации этого комплекса в разных филогенетических линиях крокодиломорфов.

Основными характеристиками, которые мы будем отмечать, являются: (1) высота черепа; (2) форма каудальной стороны затылочной части черепа; (3) длина височной области; (4) аллометрические изменения в связи с увеличением размеров; (5) приспособления, связанные с увеличением длины волокон для увеличения угла раскрытия челюстей; (6) сохранение/появление окон; (7) размеры ПО и ЗО.

У большинства мезозуухий мы видим разные вариации «крокодилового паттерна», связанные с гипер-развитием тех или иных мышц, отростков и окон.

Так, у *Purussaurus* можно предполагать значительное развитие МАРtА и Мl, сопровождаемое «вздутием» соответствующей части нижней челюсти с её окнами, крупным ПО при очень робуственном, но сравнительно плоском черепе с небольшим височным отделом. ЗО сравнительно невелик, не слишком изогнут, что, вероятно, подтверждает идею о том, что именно МАРtА и Мl выполняли здесь роль основных аддукторов.

У *Caprosuchus* мы наблюдаем очевидную специализацию в направлении обеспечения очень широкого угла раскрытия рта (предположительно связанного с элементами «саблезубости»). Оно обеспечивается возможностью удлинения волокон DM, соединяющего отогнутые дорзальный край крыши черепа и ЗО и оставляющего для DM максимальное среди всех изученных форм пространство. Височный отдел не сплюснут, оставляя пространство для МАЕх, МАР, МАРst. ПО и ЗО длинные, кинжальные, достигающие наибольшей величины среди известных нам форм. Челюсть не удлинена, что должно было обеспечивать значительную силу аддукции челюстей с помощью МАРtР. Судя по сравнительно небольшому объёму полости черепа в под- и предглазничном пространстве и небольшой аддукторной ямке, МАРtА и Мl не были главными аддукторами у этих форм.

Иное направление развития принимают челюсти у ихтиофага *Griposuchus* из фolidозухий. Височный отдел удлинён, но всё же

пространство для мышц невелико, в то время как ЗО очень развит и изогнут. Видимо, именно МАРtP выполнял здесь функцию основного аддуктора при сохранении развитых МАЕх, МАР, МАРst.

У длиннорылых талаттозухий *Gracilineustes* эволюция черепа также, по-видимому, шла по пути увеличения височного отдела путём удлинения и некоторого расширения височных окон. У *Teleosauridae*, например, височный отдел черепа вытесняет глазницы далеко вперёд, оставляя мало места для МАРtA. Вероятно, преимущественное значение у этих форм обретают аддукторы с дорзовентральной ориентацией мышечных волокон, захватывающих пространство височного отдела роstralнее ВА. При этом ЗО велик, слегка загнут вверх, а череп по-крокодилу скошен, что свидетельствует о способности поднимать верхнюю челюсть относительно нижней. Поскольку ихтиофагия предъявляет высокие требования не к силе укуса, а к высокой скорости движения челюстей, аддукторы могут крепиться ближе к углу челюсти, чем у крокодилов. С этим коррелирует и длинный прямой ЗО, который был необходим и для увеличенного ДМ, и для МАРtP.

Интересное направление развития представляют черепа короткомордых *Dacosaurus*. Они резко отличаются от остальных талаттозухий и, вероятно, вторично теряют скелетно-мускульный аддукторный «крокодиловый паттерн». Среди крокодиломорф встречаются и другие активные хищники с высокими черепами и крупными височными окнами. Однако *Dacosaurus* гораздо дальше отступает от крокодиловой специализации, теряя (или изначально не имея?) и ПО, и пространство для МI в нижней челюсти, а крупные орбиты практически не оставляют места для МАРtA, так что аддукция должна была, вероятно, в главной степени обеспечиваться дорзовентральными МАЕх, МАР и МАРst.

Наконец, *Phytosaurus* демонстрируют другую траекторию развития: сравнительно высокий череп, ноздри сближены с глазницами, наличие предглазничного и крупного нижнего височного окна, развитая фенестрация нижней челюсти обеспечивает широкие возможности размещения всех аддукторов, кроме, может быть, МАРtP. Поскольку о развитии ЗО на известных черепах фитозаврид судить трудно, а ПО не развит, то характерная для «крокодилового паттерна» ведущая роль МАРtP здесь не подтверждается. Это является лишним свидетельством параллельности филогенетических ветвей фитозавров и зузухий.

Приведём, наконец, два примера того, как анализ описываемого функционального комплекса может быть использован для

уточнения представлений о филогенезе в условиях глубоких конвергенций эволюционных ветвей крокодиломорф.

Как известно, положение *Ornitosuchia* спорно: их относили как к круроторзальной ветви, так (чаще) и к орнитодирам, или даже к ранним карнозаврам (Татаринов, 2009). Однако можно предположить, что развитые у этих форм ПО и ЗО, укороченная височная область, развитые пред- и подглазничные области и сходство аддукторного пространства нижней челюсти с таковым представителей крокодиломорф могут свидетельствовать о том, что сходство с орнитодирами, скорее всего, конвергентно. Предполагаемый нами для *Ornitosuchus* комплекс аддукторов, скорее всего, сохраняет узнаваемые «крокодиловые» черты.

Второй пример касается сближения баурузухид и себецид (Татаринов, 2009). На первый взгляд, эти крупные наземные хищники с высокими черепами имеют сходный облик. Однако даже беглый анализ позволяет предположить, что черепа себецид имеют типичные «крокодиловые» черты, в то время как челюстной комплекс баурузухид более своеобразен. У них сохраняется крупная аддукторная яма в нижней челюсти для МІ, пред- и подглазничная области дают большое пространство для МАРtA, есть височные окна в робустной височной области, короткие ПО и широкий, короткий и прямой ЗО. Это позволяет предполагать, что МАРtP не являлся у этих форм основным аддуктором. Если это так, то для баурузухид можно предполагать другой, конвергентный вариант развития в сравнении с себецидами, что не позволяет тесно сближать между собой эти семейства.

Завершая этот беглый обзор, мы можем констатировать, что при высоком уровне параллелизма в разных линиях ихтиофагов, морских, полуводных и сухопутных крокодиломорф и крокодилов развитие описанного морфофункционального комплекса позволяет детальнее проследить конкретные «тактические приёмы» каждой филогенетической ветви и их возможные экологические валентности.

Использованные сокращения: МІ — *m. intramandibularis*; DM — *m. depressor mandibulae*; МАEx — *m. adductor externus*; МАР — *m. adductor posterior*; МАРint — *m. adductor posterior internus*; МАРst — *m. adductor pseudotemporalis*; МАРtA — *m. adductor pterygoideus anterior*; МАРtP — *m. adductor pterygoideus posterior*; ЗО — засочленовный отросток; ПО — птеригоидный отросток; ВА — венечный апоневроз.

Литература

- Иорданский Н.Н.* 1990. Эволюция комплексных адаптаций: челюстной аппарат амфибий и рептилий. М. 310 с.
- Татаринов Л.П.* 2009. Очерки по эволюции рептилий. Архозавры и зверообразные. М. 377 с.
- Andersen H.* 1936. The jaw musculature of the phytosaur, *Machaeroprosoopus* // J. Morphol. Vol. 59. No. 3. P. 549–589.
- Iordansky N.N.* 1964. The jaw muscles of the crocodiles and some relating structures of the crocodylian skull // Anat. Anz. Vol. 115. No. 3. P. 383–413.
- Iordansky N.N.* 1973. The skull of the Crocodylia // C. Gans (ed.). Biology of Reptilia. Vol. 4. Morphology. L.-N.Y. P. 201–262.
- Schumacher G.H.* 1973. The head muscles and the hiolaryngeal skeleton of turtle and crocodylians // C. Gans (ed.). Biology of Reptilia. Vol. 4. Morphology. L.-N.Y. P. 101–200.

ИССЛЕДОВАНИЕ РАЗМЕРОВ ГОЛОВНОГО МОЗГА И ГИППОКАМПА

ШЕСТИ ВИДОВ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

**В.А. Лукьянова¹, О.И. Ефимова², М.А. Абакумов³,
В.М. Малыгин¹, М.Г. Плескачева¹**

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

² *Центр нейробиологии и нейрореабилитации, Сколковский институт
науки и технологий, Москва, Россия*

³ *ЦКП Медицинские и биотехнологические нанотехнологии,
Российский национальный исследовательский медицинский
университет им. Н.И. Пирогова, Москва, Россия*

THE SIZE OF THE WHOLE BRAIN AND HIPPOCAMPUS IN SIX SPECIES OF RODENTS

**V.A. Lukyanova¹, O.I. Efimova², M.A. Abakumov³,
V.M. Malygin¹, M.G. Pleskacheva¹**

¹ *Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

² *Center for Neurobiology and Brain Restoration, Skolkovo Institute of
Science and Technology, Moscow, Russia*

³ *Medical and biological nanotechnologies Core Facility, Pirogov Russian
National Research Medical University, Moscow, Russia;
e-mail: mpleskacheva@yandex.ru*

В настоящее время усилился интерес к работе мозга животных, которые не являются традиционными объектами в лабораторных экспериментах. Эти исследования позволили обнаружить функциональные особенности мозга, значительно отличающиеся от того, что обычно наблюдали у лабораторных мышей и крыс (Yartsev, Ulanovsky, 2013; Finkelstein et al., 2018). Использование в научных исследованиях видов животных, адаптированных к конкретным условиям среды, даёт дополнительное преимущество для понимания фундаментальных основ работы мозга, благодаря возможности оценки естественных видоспецифических особенностей морфологии и физиологии мозга.

Мелкие грызуны разных видов хорошо различаются по биологии, по особенностям пространственного поведения, что по-

зволяет проводить сравнительные исследования мозга, в частности, гиппокампа (Pleskacheva et al., 2000). Несмотря на явные преимущества такого подхода, исследования мозга грызунов из природных популяций немногочисленны (Yaskin, 1984; Jacobs, Spenser, 1994; Jacobs, 1995; Galea et al., 1999; Яскин, 2013, 2018; Zorenko et al., 2020). Для большинства распространённых видов грызунов практически полностью отсутствуют данные об особенностях строения и вариабельности структур мозга в зависимости от возрастных и половых различий. Необходимо применение новых методологических подходов, расширение списка исследуемых видов, проведение межвидовых сравнений в сочетании с оценкой влияния факторов пола и возраста.

Первой задачей нашей работы было оценить массу головного мозга у представителей двух семейств грызунов: мышинных (Muridae) — желтогорлой (*Sylvaemus flavicollis*), малой лесной (*S. uralensis*) и полевой мыши (*Apodemus agrarius*) и хомяковых (Cricetidae) — рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus*) и полёвки-экономки (*Microtus oeconomus*). Дополнительно было проведено сравнение размера мозга грызунов из природных популяций и широко используемой в лабораторных экспериментах линии C57BL/6 домово́й мыши (*Mus musculus*).

Вторая задача — оценка размеров гиппокампа разных видов с использованием магнито-резонансной томографии. Гиппокамп — структура переднего мозга, ключевая для контроля процессов навигации, исследовательской активности и пространственной памяти (O'Keefe, Nadel, 1978).

Мышевидные грызуны были отловлены живоловками на Звенигородской биостанции МГУ в период с конца мая по сентябрь. Использовали образцы мозга, фиксированные транскардиальной перфузией раствором формальдегида по стандартному протоколу. Для анализа параметров мозга были отобраны особи возрастных категорий subadultus и adultus. Рыжие полёвки, малые лесные и желтогорлые мыши были пойманы в смешанном лесу (за исключением нескольких особей желтогорлых мышей, отловленных в домах на территории биостанции), полёвки-экономки и полевые мыши — в травянистой пойме р. Москвы.

Проведено сравнение показателей массы мозга и соотношения масса мозга / масса тела у грызунов разных видов. У представителей всех групп обнаружена линейная зависимость массы мозга от массы тела с той или иной степенью достоверности. Линейная корреляция хорошо выражена у более крупных видов (масса тела от 18 до 60 г).

У полёвки-экономки регрессия выглядит как: $y = 0,5329 + 0,002 * x$; $r = 0,59$; $p < 0,001$; $r^2 = 0,35$; у желтогорлой мыши: $y = 0,6694 + 0,0038 * x$; $r = 0,56$; $p < 0,001$; $r^2 = 0,31$ (y — масса мозга, г, x — масса тела, г). Среди более мелких видов (масса тела от 12 до 34 г) отчётлива корреляция у полевой мыши: $y = 0,4355 + 0,0043 * x$; $r = 0,64$; $p < 0,001$; $r^2 = 0,41$. Напротив, у лесной мыши, также, как у рыжей полёвки, корреляция выражена слабее ($p < 0,01$).

Анализ половых различий выявил у самок всех лесных видов более значимые корреляции массы мозга и тела, чем у самцов. Для грызунов, обитающих в пойме реки, такие различия не выявлены. У полёвки-экономки корреляция массы мозга и тела выше у самцов.

У мелких видов (рыжие полёвки, полевые и лесные мыши) наибольшие показатели массы мозга были у самцов лесной мыши ($n = 36$) и рыжей полёвки ($n = 74$). Полевая мышь ($n = 36$) значительно уступала им по этому показателю ($p < 0,05$ и $p < 0,01$, критерий Манна-Уитни). Масса мозга самцов лесных мышей и рыжих полёвок часто превышала 0,56–0,58 г, у полевых мышей это было в единичных случаях, обычно их мозг весил менее 0,55 г. Анализ массы мозга с учётом массы тела животных не выявил значимых половых различий у лесных и полевых мышей, тогда как у молодых самцов рыжих полёвок масса мозга была больше, чем у самок. У взрослых (перезимовавших) рыжих полёвок не обнаружены половые различия по массе мозга, что согласуется с данными других авторов (Яскин, 2013). В нашем случае масса мозга таких животных достигала 0,58–0,61 г. Масса мозга у самок лесных мышей ($n = 22$) оказалась выше, чем у самок полевых мышей ($n = 13$) ($p < 0,05$) и самок рыжих полёвок ($n = 68$) ($p < 0,01$).

Крупные виды (желтогорлая мышь и полёвка-экономка), сходные по массе тела, значительно различались по массе мозга. У самцов желтогорлой мыши ($n = 17$) этот показатель достигал 0,80 г и выше, у самцов полёвки-экономки ($n = 20$) не превышал 0,65 г ($p < 0,001$). Соответственно, индекс масса мозга / масса тела у самцов полёвки-экономки был ниже, и он оказался наименьшим среди всех исследуемых видов. У желтогорлой мыши половые различия найдены только в группе молодых особей (масса тела до 37 г). Масса мозга у самок была значительно ниже, чем у самцов, но с возрастом различия нивелировались. У полёвок-экономок различия обнаружены у крупных особей. Самцы достигали больших размеров, чем самки и имели больший размер мозга ($p < 0,05$); соотношение масса мозга / масса тела у самцов и самок не различалось.

Масса мозга лабораторных мышей ($n = 10$) была самой низкой среди исследованных видов (0,44–0,48 г), несмотря на то, что по массе тела (20–23 г) они были крупнее многих особей других видов — рыжих полёвок, лесных и полевых мышей.

Для исследования размеров гиппокампа были отобраны группы молодых самцов, по 6 особей каждого вида. Оценку объёма осуществляли по серии томограмм фиксированных образцов мозга, которые сканировали с использованием магнитно-резонансного томографа ClinScan 7T (Bruker Biospin, США) во фронтальной и горизонтальной проекциях. По томограммам оценивали площади гиппокампа и полушарий переднего мозга, а также подсчитывали объём этих структур мозга. Наименьшие значения абсолютного и относительного объёма гиппокампа (относительно объёма полушарий, $\times 1000$) отмечены у лабораторных мышей ($18,9 \pm 0,3$ и $56,5 \pm 0,7$ мм³), они значительно отличаются от других видов ($p < 0,001$). Эти же показатели у рыжей полёвки: $36,4 \pm 1,6$ и $86,0 \pm 1,6$ мм³; у лесной мыши: $31,5 \pm 0,8$ и $76,3 \pm 1,8$ мм³; у полевой мыши: $31,3 \pm 0,9$ и $78,3 \pm 1,6$ мм³; у желтогорлой мыши: $48,9 \pm 1,8$ и $81,0 \pm 3,0$ мм³; у полёвки-экономки: $30,6 \pm 1,1$ и $69,3 \pm 1,4$ мм³.

Оба эти показателя у рыжих полёвок были значительно выше, чем у лесных и полевых мышей ($p < 0,01$ в обоих случаях) и у полёвок-экономок ($p < 0,001$), а по относительному объёму гиппокампа выше, чем у желтогорлых мышей (только по горизонтальной проекции, $p < 0,001$). Полёвки двух видов различались по относительному объёму гиппокампа гораздо больше, чем мыши разных видов между собой. Различие по сложности проводящих путей гиппокампа рыжих полёвок и полёвок-экономок было описано нами ранее (Pleskacheva et al., 2000), в связи с чем обсуждалась биология этих видов, в частности, особенности пространственного поведения (меньший размер индивидуальных участков у полёвки-экономки, более сложное пищедобывательное поведение у лесной рыжей полёвки, нуждающейся в разнообразном корме, неравномерно распределённом на участке обитания). Результаты нашего исследования с помощью МРТ подтвердили меньшее развитие гиппокампа у полёвки-экономки, по относительному объёму гиппокампа уступавшей представителям всех исследуемых видов, но не лабораторной мыши. Исследование показало возможность применения метода МРТ для сравнительного анализа размеров мозга мелких мышевидных грызунов. Использование томографии может выявлять и более мелкие осо-

бенности морфологии мозга при увеличении разрешающей способности метода (Yee et al., 2016).

Литература

- Яскин В.А. 2013. Половой диморфизм массы гиппокампа у рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Rodentia // Зоол. журн. Т. 92. Вып. 10. С. 1253–1258.
- Яскин В.А. 2018. Особенности роста головного мозга у красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, Rodentia) разных сезонных генераций // Зоол. журн. Т. 97. Вып. 3. С. 343–347.
- Finkelstein A., Derdikman D., Rubin A., Foerster J.N., Las L., Ulanovsky N. 2015. Three-dimensional head-direction coding in the bat brain // Nature. Vol. 517. No. 7533. P. 159–164.
- Galea L.A., McEwen B.S. 1999. Sex and seasonal differences in the rate of cell proliferation in the dentate gyrus of adult wild meadow voles // Neuroscience. Vol. 89. P. 955–964.
- Jacobs L.F. 1995. The ecology of spatial cognition. Adaptive patterns of space use and hippocampal size in wild rodents // E. Alleva, A. Fasolo, H.P. Lipp, L. Nadel, L. Ricceri (eds.). Behavioural Brain Research in Naturalistic and Semi-Naturalistic Settings: Possibilities and Perspectives P. 301–322.
- Jacobs L.F., Spencer W.D. 1994. Natural space-use patterns and hippocampal size in kangaroo rats // Brain Behav. Evol. Vol. 44. No. 3. P. 125–132.
- O'Keefe J., Nadel L. 1978. The hippocampus as a cognitive map. Oxford University Press. 570 p.
- Pleskacheva M.G., Wolfer D.P., Kupriyanova I.F., Nikolenko D.L., Scheffrahn H., Dell'Omo G., Lipp H.P. 2000. Hippocampal mossy fibers and swimming navigation learning in two vole species occupying different habitats // Hippocampus. Vol. 10. No. 1. P. 17–30.
- Yartsev M.M., Ulanovsky N. 2013. Representation of three-dimensional space in the hippocampus of flying bats // Science. Vol. 340. No. 6130. P. 367–372.
- Yaskin V.A. 1984. Seasonal changes in brain morphology in small mammals // Carnegie Museum Publ. No. 10. P. 183–191.
- Yee J.R., Kenkel W.M., Kulkarni P., Moore K., Perkeybile A.M., Toddes S., Amacker J.A., Carter C.S., Ferris C.F. 2016. BOLD fMRI in awake prairie voles: A platform for translational social and affective neuroscience // Neuroimage. Vol. 38. P. 221–232.
- Zorenko T., Kagainis U., Barashkova L. 2020. Does the geometric and linear morphometry of the brain reflect the divergence in the “guentheri” group (Arvicolinae, *Sumeriomys*)? // Russian J. Theriol. Vol. 19. No. 1. P. 45–57.

РАЗМЕРЫ АДГЕЗИОННОЙ ПОВЕРХНОСТИ В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ ГЕККОНОВ

О.С. Лучкина, Р.А. Назаров, Ю.Ф. Ивлев

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

ADHESIVE AREA DIMENSIONS IN GECKOS' POSTNATAL ONTOGENY

O.S. Luchkina, R.A. Nazarov, Yu.F. Ivlev

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

Значительная часть гекконовых ящериц обладает характерным адгезионным аппаратом на подошвенной поверхности пальцев (Irschick et al., 1996). Адгезионный аппарат представляет собой видоизменённые чешуи (ламеллы, скансоры), покрытые кератиновыми фибриллами (щетинками) микронного и субмикронного размера. Адгезионные образования такого же типа имеются и у других представителей Lacertilia — анолисов и сцинков (Williams, Peterson, 1982; Garner et al., 2021).

Адгезионный аппарат должен удерживать тело животного на наклонных и вертикальных поверхностях, противодействуя силе тяжести. Вес тела и площадь адгезионных поверхностей зависят от размеров животного. Поэтому изучение различных аспектов влияния размеров тела на строение и функционирование адгезионного аппарата ящериц – это одно из популярных направлений в современных морфо-функциональных и биомеханических исследованиях (Labonte, Federle, 2015; Лучкина и др., 2018). Интерес к размерным аспектам в немалой степени подогревает тем, что адгезионный аппарат гекконов рассматривается как прототип при создании искусственных биоподобных фибриллярных адгезивов для использования в технических устройствах (Autumn et al., 2014), массо-габаритные и силовые характеристики которых заведомо шире, чем у ящериц.

С морфо-функциональными аспектами в изучении адгезионного аппарата естественным образом пересекаются вопросы возникновения и эволюции этого аппарата, а также использования

его морфологических особенностей для целей таксономии. Например, в целом ряде исследований число адгезионных ламелл используется в качестве диагностического признака (Grismer et al., 2018; Vásquez-Restrepo, Lapwong, 2018). Надёжность такого признака может вызвать сомнения, с учётом существующих данных об эволюции адгезионных структур у Lacertilia, а также ряда сведений об их вариативности на меж- и внутривидовом уровне и в постнатальном онтогенезе. Адгезионный аппарат у ящериц возникал и исчезал неоднократно, причём в эволюционных масштабах это происходило мгновенно (Gamble et al., 2012; Gamble et al., 2017; Russell, Gamble, 2019).

В ряде работ отмечена заметная индивидуальная изменчивость внешней структуры адгезионного аппарата у гекконов и анолисов (Hecht, 1952; Russell, Bergmann, 2003; Dufour et al., 2019). При этом характер индивидуальной изменчивости в разных возрастных группах, например, у представителей рода *Aristelliger* даёт основания предполагать, что структура адгезионного аппарата (в частности, число ламелл) находится под постоянным разнонаправленным давлением естественного отбора (Hecht, 1952). Стремительные (за 20 поколений в течение 3 лет) генетически закреплённые изменения размеров адгезионных площадок у каролинских анолисов (*Anolis carolinensis*) в условиях островной конкуренции с другим представителем этого рода *A. sagrei* (Stuart et al., 2014) не только подтверждают это предположение, но и указывают на высокую морфологическую пластичность адгезионных структур.

Эту пластичность и связанную с ней изменчивость до настоящего момента практически не принимали во внимание при рассмотрении вопросов о влиянии размеров тела на структуру и функции адгезионного аппарата, а также при оценке его пригодности для таксономической диагностики. Определённое внимание уделяли лишь изменчивости на межвидовом уровне; индивидуальная изменчивость и, тем более, возрастная изменчивость практически выпали из рассмотрения. Мы пытаемся отчасти восполнить этот пробел на основе данных о размерах адгезионной поверхности у представителей 9 видов ящериц, в том числе у отдельных экземпляров, за развитием которых в лабораторных условиях наблюдения проводили в течение нескольких лет с момента их вылупления.

Использованный нами материал позволяет не только определить общую тенденцию в изменениях адгезионных поверхностей

с изменением размеров животных, но и оценить соответствующие изменения для каждого пальца на всех четырёх конечностях. Кроме того, у некоторых животных по различным причинам отсутствовали один или два пальца. Эти животные стали естественными моделями для оценки возможных компенсаторных изменений в размерах адгезионной поверхности на оставшихся пальцах.

Работа выполнена на представителях двух семейств инфраотряда Gekkota (Sauria, Squamata, Reptilia). Семейство Gekkonidae: 37 экземпляров геккона токи (*Gekko gecko* (Linnaeus 1758)), 53 экземпляра *Hemidactylus triedrus* (Daudin 1802), 13 экземпляров *Hemidactylus frenatus* (Dumeril et Bibron 1836), семейство Phyllodactylidae: 25 экземпляров *Ptyodactylus hasselquistii* (Donndorf 1798), 19 экземпляров *Ptyodactylus togoensis* (Tornier 1901), 17 экземпляров *Ptyodactylus dhofarensis* (Nazarov, Melnikov et Melnikova 2013), 23 экземпляра *Ptyodactylus oudrii* (Lataste 1880), 1 экземпляр *Tarentola chazaliae* (Mocquard 1895). Также были использованы данные от 11 экземпляров каролинского анолиса (*Anolis carolinensis* (Voigt 1832), Dactyloidea, Iguania).

Площадь адгезионной поверхности и количество ламелл на пальцах ящериц определяли на макрофотографиях контакта подошвенной поверхности каждого пальца с прозрачной опорой. Животных помещали на горизонтально расположенное прозрачное стекло с масштабной сеткой и фотографировали их с вентральной стороны. На макрофотографиях адгезионные площадки хорошо отличимы от остальных участков пальца за счёт характерного серебристого блеска, обусловленного рассеиванием света на микрофибрилярном адгезионном покрытии. Обработка полученных изображений и морфологические промеры на их основе выполнены в программе ImageJ (Abramoff et al., 2004). Площадь адгезионной поверхности измеряли в квадратных миллиметрах. Перед каждой процедурой определяли размеры животных — массу и длину тела. Масса животных при внутривидовом сравнении отличалась не менее, чем на порядок; не меньшим был и диапазон изменения размеров тела у животных, развитие которых отслеживали индивидуально. От всех подопытных животных регулярно собирали линный эпидермис с подошвенной поверхности пальцев для анализа адгезионного покрытия с помощью электронного микроскопа (TESCAN MIRA 3 LMN в ЦКП «Инструментальные методы в экологии» при ИПЭЭ РАН).

Изменения общей площади адгезионной поверхности (S) с увеличением размеров (массы, M) у изученных животных хоро-

шо описывается степенной зависимостью типа $M = aS^b$. Степенной коэффициент этого уравнения b ожидаемо варьировал у разных видовых групп и отдельных экземпляров от 0,54 (в выборке каролинских анолисов) и 0,53 (при десятикратном увеличении массы в процессе роста у экземпляра *T. chazaliae*) до 0,83 (в выборке *Pt. dhofarensis*). При значениях $b = 2/3$ суммарная площадь адгезионных поверхностей растёт изометрически с ростом размеров тела. Отклонения коэффициента b в ту или иную сторону от этого значения означает нарушение изометрии, которое, как обычно предполагается, вызвано теми или иными морфофункциональными ограничениями. На данный момент не предложена однозначная функциональная интерпретация наблюдаемых аллометрических зависимостей между размерами тела и площадью адгезионных структур у ящериц (Лучкина и др., 2018). Однако сам факт различия аллометрических уравнений сигнализирует о вероятных различиях в функционировании адгезионного аппарата. При рассмотрении его отдельных частей также можно использовать аллометрические сигналы. Адгезионный аппарат является иерархической модульной структурой, и различия в аллометрии отдельных однотипных модулей могут говорить как о разной функциональной нагрузке на них, так и о различиях в механизме их развития в онтогенезе.

Наши данные не позволяют говорить о сколько-нибудь значимых различиях между теми аллометрическими зависимостями, которые получены при внутривидовом сравнении адгезионных площадок у животных разного размера, и зависимостями, которые прослеживаются при индивидуальном росте отдельных животных того же вида.

Не обнаружены и отличия степенных коэффициентов b , которые получены для отдельных конечностей, от аналогичных коэффициентов, описывающих изменения общей площади адгезионной поверхности. Это, в частности, означает, что с ростом размеров тела площадь адгезионных поверхностей на передних и задних конечностях меняется по единому закону.

Иную картину демонстрируют размерно-зависимые изменения адгезионной поверхности на отдельных пальцах. С увеличением размеров тела площадь адгезионной поверхности на одних пальцах может расти достоверно быстрее, чем на других пальцах той же конечности (темп этих изменений отличается от темпа изменений суммарной поверхности всех адгезионных ламелл). Данный эффект выражен у видов, у которых пальцы заметно раз-

личаются по размеру — у *A. carolinensis*, *G. gecko* и у обоих представителей рода *Hemidactylus*. Неожиданностью оказалось то, что тенденция к увеличению адгезионной поверхности с ростом размеров тела тем выше, чем меньше сам палец. Этот эффект отмечен как при анализе внутривидовых выборок, так и при прослеживании индивидуального развития (рис. 1). Тенденцию к более выраженному увеличению площади адгезионной поверхно-

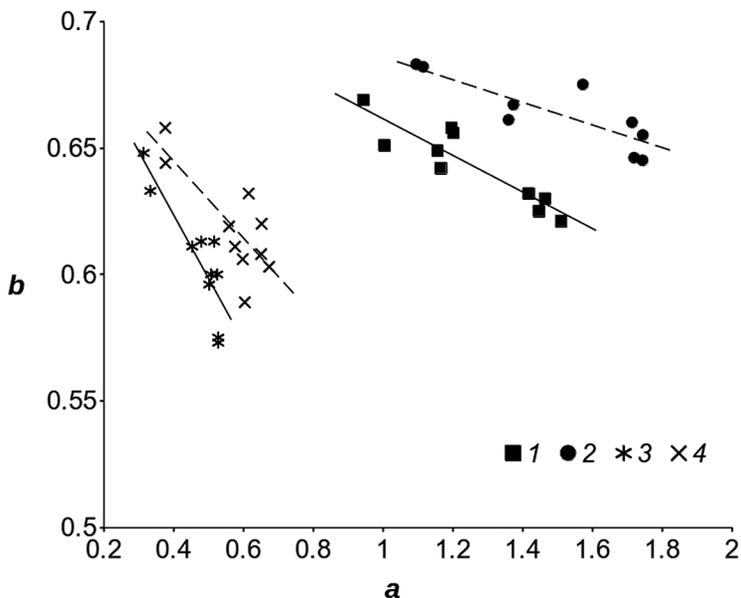


Рис. 1. Зависимость между коэффициентами a и b уравнения, описывающего связь площади адгезионной поверхности S с массой тела M ($S = aM^b$) у 36 экземпляров геккона-токи (*Gekko gecko* — 1 и 2) и в процессе роста одного из гекконов *Hemidactylus triedrurus* (3 и 4); прямые линии обозначают линейные зависимости между коэффициентами a и b , которые получены для адгезионных площадок на передних конечностях (1 и 3), штриховые линии — аналогичные зависимости для задних конечностей (2 и 4); коэффициенты линейной регрессии во всех случаях достоверно отличаются от нуля ($p < 0,001$); увеличение коэффициента b при малых значениях a означает, что чем исходно меньше адгезионная поверхность на пальце, тем быстрее она увеличивается с ростом размеров тела.

сти у наименее крупных пальцев можно рассматривать как косвенное подтверждение гипотезы о вторичном развитии «радиальной симметрии» автоподия ящериц, на пальцах которых имеется адгезионный аппарат (Russell et al., 1997). У представителей р. *Ptyodactylus* и у *T. chazaliae* — видов, у которых такая «радиальная симметрия» хорошо заметна, — различий в аллометрии адгезионных поверхностей на разных пальцах не обнаружено.

Подсчёт адгезионных ламелл показывает, что их общее число может заметно варьировать. Диапазон варьирования числа ламелл

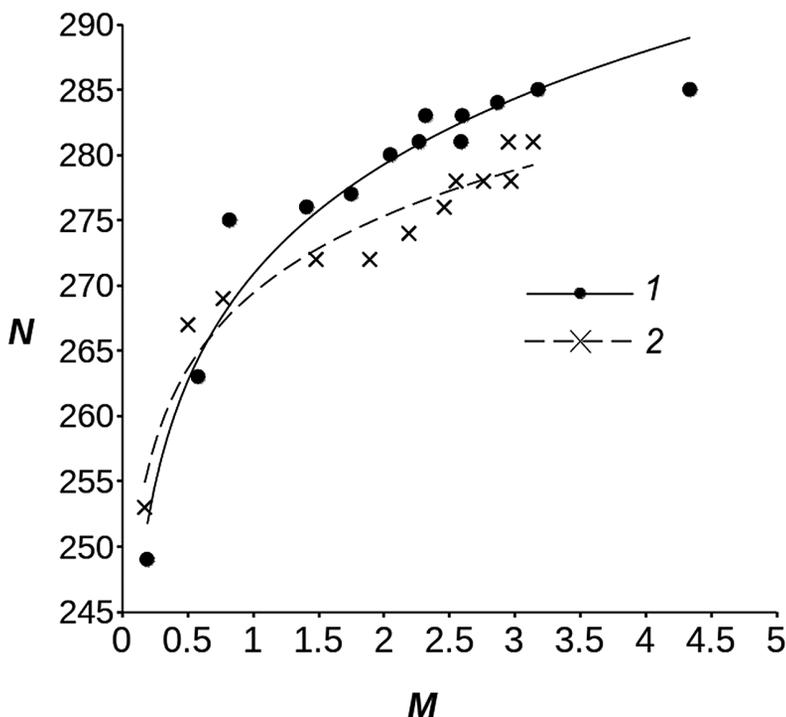


Рис. 2. Увеличение числа адгезионных ламелл в процессе роста в постнатальном онтогенезе у двух разных (1 и 2) экземпляров *Hemidactylus frenatus*; по оси абсцисс — масса животных (M) в граммах, по оси ординат — число ламелл (N); зависимость между N и M в обоих случаях хорошо описывается степенной зависимостью: $N = 271M^{0,044}$ для животного 1 ($R^2 = 0,93$); $N = 269M^{0,032}$ для животного 2 ($R^2 = 0,94$).

составляет от 15 у *T. chazaliae* до 79 у *Pt. togoensis* и в целом коррелирует с общим числом ламелл (в выборке *T. chazaliae* общее число ламелл в среднем составляет 150, в выборке *Pt. togoensis* — 430). Диапазон варьирования указывает на то, что изменение числа адгезионных ламелл может составлять ± 4 в пересчёте на один палец. О причинах такого варьирования в настоящий момент судить трудно. При внутривидовом анализе сколько-нибудь выраженной зависимости числа ламелл от размеров тела обнаружить не удаётся. Однако такая зависимость хорошо прослеживается в индивидуальном развитии животных (рис. 2), что говорит об определённой размерно-зависимой онтогенетической детерминации модульного строения адгезионного аппарата. При этом механизмы такой детерминации допускают достаточно гибкую настройку. Об этом свидетельствуют подсчёты числа адгезионных ламелл у животных, по разным причинам потерявших пальцы. Например, у 3 взрослых экземпляров *Pt. oudrii*, у двух из которых отсутствовал палец на передней левой конечности, а у третьего не

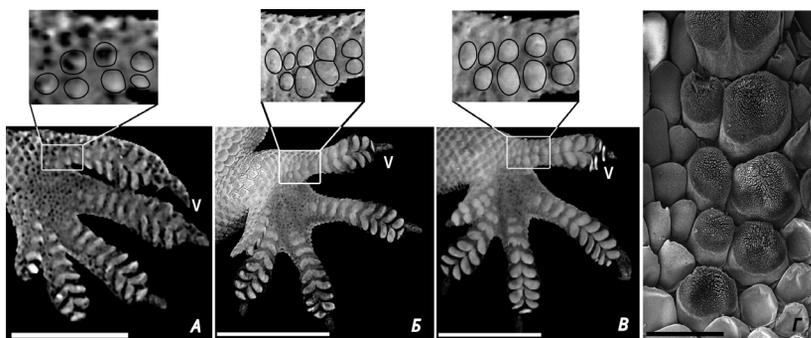


Рис. 3. Изменение числа ламелл с возрастом в проксимальной части V пальца задней правой лапы у *Hemidactylus frenatus*; А — 4 дня после вылупления, самые проксимальные 7 ламелл, обведённые на выноске чёрными контурами, почти неотличимы от остальных подошвенных чешуй; в возрасте 8 мес. (Б) и 3 года (В) в проксимальной части пальца присутствуют ещё две дополнительные ламеллы; Г — электронная микрофотография 9 ламелл в проксимальной части пальца, которые обозначены на рисунках Б и В, у животного в возрасте 3 года и 2 мес., ламеллы надежно обособлены от остальных чешуй подошвы и несут хорошо развитое адгезионное покрытие; размеры масштабных линеек: рисунок А — 2 мм, Б и В — 5 мм, Г — 0,5 мм.

было двух пальцев (IV и V) на задней правой конечности, общее число ламелл составляло 321, 314 и 312 при том, что среднее число ламелл у нормальных животных в нашей выборке равно 305. Данный факт можно рассматривать как свидетельство способности к восстановлению структуры и корректировке функциональных возможностей адгезионного аппарата. Это подтверждается также и тем, что у одного из гекконов *Pt. hasselquistii*, утратившего в процессе исследований 4-й палец на задней правой конечности, за 9 месяцев после этого на оставшихся пальцах появились 11 новых ламелл (рис. 2).

За счёт чего изменяется число адгезионных ламелл в постнатальном онтогенезе, на данный момент не ясно. Можно, однако, предполагать, что в основе этих изменений лежат те же механизмы, которые обеспечивают закладки ламелл в эмбриогенезе в направлении от дистального конца пальца к проксимальному (Khannoon, 2015). Рисунок 3 иллюстрирует появление двух новых проксимальных ламелл на 5-м пальце геккона *H. frenatus* в течение нескольких месяцев после вылупления. Но в отличие

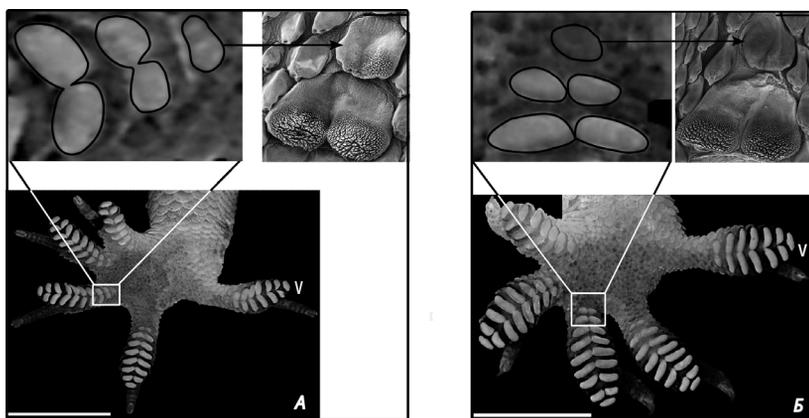


Рис. 4. Изменения адгезионного покрытия с возрастом в проксимальной части III пальца задней правой лапы у *Hemidactylus triedrus*; *A* — в возрасте 8 мес. на непарной проксимальной ламелле имеется адгезионное покрытие (электронная микрофотография в верхнем правом углу); *Б* — у животного в возрасте 4 года и 2 мес. адгезионное покрытие на непарной проксимальной ламелле отсутствует (микрофотография в верхнем правом углу); размер масштабной линейки на нижней фотографии каждого рисунка — 5 мм.

от эмбрионального развития, в постнатальном онтогенезе действие этих механизмов, по-видимому, обратимо. Рисунок 4 иллюстрирует деградацию адгезионного покрытия на проксимальной ламелле с возрастом у *H. triedrurus*. Нельзя исключить того, что исчезновение адгезионного покрытия на таких ламеллах может сопровождаться их трансформацией в формы, напоминающие обычные подошвенные чешуи. Очевидная лабильность и возможная обратимость в формировании адгезионного аппарата ящериц на проксимальных участках пальцев делает эти участки перспективным объектом для исследования механизмов развития адгезионных структур.

Литература

- Лучкина О.С., Назаров Р.А., Ивлев Ю.Ф. 2018. О размерах адгезионных площадок у гекконов // Зоол. журн. Т. 97. Вып. 9. С. 1164–1170.
- Abramoff M., Magalhaes P., Ram S. 2004. Image Processing with ImageJ // Biophotonics Int. Vol. 11. No. 7. P. 36–42.
- Autumn K., Niewiarowski P.H., Puthoff J.B. 2014. Gecko Adhesion as a Model System for Integrative Biology, Interdisciplinary Science, and Bioinspired Engineering // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. Vol. 45. No. 1. P. 445–470.
- Dufour C.M.S., Donihue C.M., Losos J.B., Herrel A. 2019. Parallel increases in grip strength in two species of *Anolis* lizards after a major hurricane on Dominica // J. Zool. Vol. 309. No. 2. P. 77–83.
- 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 (6). Art.e39429.
- 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 // J. Evol. Biol. Vol. 30. No. 7. P. 1429–1436.
- Garner A.M., Wilson M.C., Wright C., Russell A.P., Niewiarowski P.H., Dhinojwala A. 2021. The same but different: setal arrays of anoles and geckos indicate alternative approaches to achieving similar adhesive effectiveness // J. Anat. Vol. 238. No. 5. P. 1143–1155.
- Grismer L.L., Wood P.L. Jr., Thura M.K., Zin T., Quah E.S., Murdoch M.L., Grismer M.S., Lin A., Kyaw H., Lwin N. 2018. Twelve new species of *Cyrtodactylus* Gray (Squamata: Gekkonidae) from isolated limestone habitats in east-central and southern Myanmar demonstrate high localized diversity and unprecedented microendemism // Zool. J. Linn. Soc. Vol. 182. No. 4. P. 862–959.

- Hecht M.K. 1952. Natural Selection in the Lizard Genus *Aristelliger* // Evolution. Vol. 6. No. 1. P. 112–124.
- Irschick D.J., Austin C.C., Petren K., Fisher R.N., Losos J.B., Eilers O. 1996. A comparative analysis of clinging ability among pad-bearing lizards // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 59. No. 1. P. 21–35.
- Khannoon E.R. 2015. Developmental stages of the climbing gecko *Tarentola annularis* with special reference to the claws, pad lamellae, and subdigital setae // J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.) Vol. 324b. No. 5. P. 450–464.
- Labonte D., Federle W. 2015. Scaling and biomechanics of surface attachment in climbing animals // Phil. Trans. Roy. Soc. Lon. B. Vol. 370. No. 1661: 0027.
- Russell A., Bergmann P. 2003. Lamella and scansor numbers in *Thecadactylus rapicauda* (Gekkonidae): Patterns revealed through correlational analysis and implications for systematic and functional studies // Amphibia-Reptilia. Vol. 24. No. 3. P. 379–385.
- Russell A.P., Gamble T. 2019. Evolution of the Gekkotan Adhesive System: Does Digit Anatomy Point to One or More Origins? // Int. Comp. Biol., Vol. 59. No. 1. P. 131–147.
- Russell A.P., Bauer A.M., Laroïya R. 1997. Morphological correlates of the secondarily symmetrical pes of gekkotan lizards // J. Zool. Vol. 241. No. 4. P. 767–790.
- Stuart Y.E., Campbell T.S., Hohenlohe P.A., Reynolds R.G., Revell L.J., Losos J.B. 2014. Rapid evolution of a native species following invasion by a congener // Science. Vol. 346. No. 6208. P. 463–466.
- Vásquez-Restrepo J.D., Lapwong Y. 2018. Confirming the presence of a fourth species of non-native house gecko of the genus *Hemidactylus* Oken, 1817 (Squamata, Gekkonidae) in Colombia // Check List. Vol. 14. No. 4. P. 665–669.
- Williams E.E., Peterson J.A. 1982. Convergent and Alternative Designs in the Digital Adhesive Pads of Scincid Lizards // Science. Vol. 215. No. 4539: P. 1509–1511.

ФОРМИРОВАНИЕ НАПРАВЛЕННОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ДЛИНЫ ТЕЛА В ПРОЦЕССЕ ПОСТМЕТАМОРФОЗНОГО РОСТА ТРАВЯНОЙ И ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШЕК

С.М. Ляпков

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

THE FORMATION OF DIRECTIONAL GEOGRAPHIC VARIATION OF BODY LENGTH DURING POSTMETAMORPHIC GROWTH IN COMMON AND MOOR FROGS

S.M. Lyapkov

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

Два широкоареальных евразийских вида бурых лягушек, травяная и остромордая, представляют собой удобные модельные объекты, поскольку сильно различаются по длине тела взрослых особей и характеризуются видоспецифичной географической изменчивостью длины тела. Задачей нашей работы было исследование у этих двух видов направленных межпопуляционных различий по длине тела, формирующихся в процессе постметаморфозного роста и обусловленных сокращением длительности сезона активности при переходе от более южной к более северной части их ареалов.

Материал и методы

Выборки половозрелых особей травяной и остромордой лягушек были собраны в период размножения, в течение ряда лет, как в более южных, так и в более северных регионах их обширных ареалов, в нескольких популяциях, местообитания которых различались длительностью сезона активности. Местообитания исследованных популяций травяной лягушки:

1. Окрестности дер. Хоромск, вблизи Туровского р-на Гомельской обл., Беларусь, (далее — Туров), длительность сезона активности (далее для краткости — **T**) 7,5 мес.;

2. Окрестности с. Конюхи, Копыльский р-н, Минская обл., Беларусь (далее — Минск. обл.), $T = 7$ мес.;

3. Охранная зона заповедника Брянский лес, Брянская обл., РФ (далее — Брянск. обл.), $T = 7$ мес.;

4. Звенигородская биостанция МГУ (далее — ЗБС), $T = 6$ мес.;

5. Окрестности дер. Кипеневщина, Орловский р-н, Кировская обл., РФ (далее — Киров. обл.), $T = 5$ мес.;

6. Березовский р-н Ханты-Мансийского автономного округа – Югры, РФ (далее — ХМАО), $T = 3,7$ мес.

7. Юг Камчатки, правый берег среднего течения р. Голыгина (далее — Камчатка), где в результате завоза небольшого числа неполовозрелых особей сформировалась единственная в регионе популяция вида (см.: Ляпков, 2016, 2019, 2020), $T = 4$ мес.

Местообитания популяций остромордой лягушки:

1. 30-км зона Чернобыльской АЭС и прилегающая территория Киевской обл., Украина (далее — Чернобыль), $T = 7,5$ мес.;

2, 3, 4 и 5 — см. выше: те же местообитания, что и у популяций травяной лягушки;

6. Пригородная зона г. Томска (далее — Томск), $T = 4,5$ мес.;

7. Окрестности дер. Юган, ХМАО – Югра (далее — Юган), $T = 3,7$ мес.;

8. Городские популяции г. Сургут, ХМАО – Югра (далее — Сургут), $T = 3,7$ мес.;

9. Северная граница ХМАО – Югры (далее — ХМАО), $T = 3,5$ мес.

Подробное описание этих местообитаний и особенностей населяющих их популяций см.: Ляпков, 2019, Ляпков и др., 2009, 2010.

Возраст лягушек определяли с помощью стандартной скелетохронологической методики (обзор см.: Sinsch, 2015). Поперечные срезы изготавливали из середины диафиза декальцинированных костей голени с помощью микротомы с замораживающим столиком и затем окрашивали гематоксилином Эрлиха. Ретроспективную оценку длины тела проводили с помощью наиболее часто используемого уравнения Даля-Лео (Marunouchi et al., 2000). По рассчитанным длинам тела перед данной (SVL_{i+1}) и предыдущей (SVL_i) зимовками были вычислены ежегодные приросты: $SVL_{i+1} - SVL_i$, а по ним — скорость прироста за данный сезон: $V(I \rightarrow i+1) = (SVL_{i+1} - SVL_i)/T$, где T (мес.) — длительность сезона активности в местообитании данной популяции.

Результаты

1. Травяная лягушка

Минимальная скорость прироста в период от завершения метаморфоза до ухода в первую зимовку (V_{0-1}) была выявлена у самок и самцов популяции Камчатки, что, вероятно, связано с поздними сроками завершения метаморфоза и сравнительно мелкими размерами метаморфов (подробнее см.: Ляпков, 2020). Максимальное значение V_{0-1} было у особей популяции Киров. обл., и по мере увеличения длительности сезона активности среднопопуляционные значения V_{0-1} снижались. Следует также отметить, что только у самок популяции Киров. обл. скорость прироста V_{0-1} была ненамного выше, чем скорость прироста за первый полный сезон, V_{1-2} , т.е. между 1-й и 2-й зимовками (рис. 1А и 1Б). У особей всех остальных популяций V_{0-1} была ниже, чем V_{1-2} , причём максимальное различие обнаружено в популяции Камчатки, а минимальное — в популяции Брянск. обл.

Самки популяции Камчатки характеризовались максимальной скоростью ежегодных приростов, в течение первого полного (т.е. V_{1-2}) и второго полного (V_{2-3}) сезонов активности, по сравнению со всеми остальными популяциями, т.е. ХМАО, Киров. обл., ЗБС, Брянск. обл., Минск. обл. и Турова, у которых V_{1-2} тоже была сравнительно выше, чем во всех следующих (рис. 1А). Максимальным значением V_{2-3} отличались также самцы Камчатки (рис. 1Б). V_{2-3} оставалась высокой у популяции ХМАО, замедлялась, но оставалась сравнительно высокой у популяций Камчатки, Кирова и ЗБС и сильно замедлялась у особей южных популяций, т.е. Брянск. обл., Минск. обл. и Турова. V_{3-4} в популяции Камчатки продолжала замедляться, но оставалась выше, чем у остальных популяций. V_{4-5} всех популяций снижались до минимальных.

Таким образом, по сезонной динамике скорости приростов все исследованные популяции можно разделить на две группы. 1. У 4 условно более северных популяций (ХМАО, Камчатка, Киров. обл., ЗБС) заметное снижение скорости приростов начинается только в сезоне между 3-й и 4-й зимовками, и «лидирующее» положение занимает популяция Камчатки. 2. Условно более южные популяции (Брянск. обл., Минск. обл. и Туров) отличаются тем, что сильное снижение скорости приростов происходит уже между 2-й и 3-й зимовками, и в следующих сезонах активности эта скорость остаётся самой низкой. Такую особенность южных

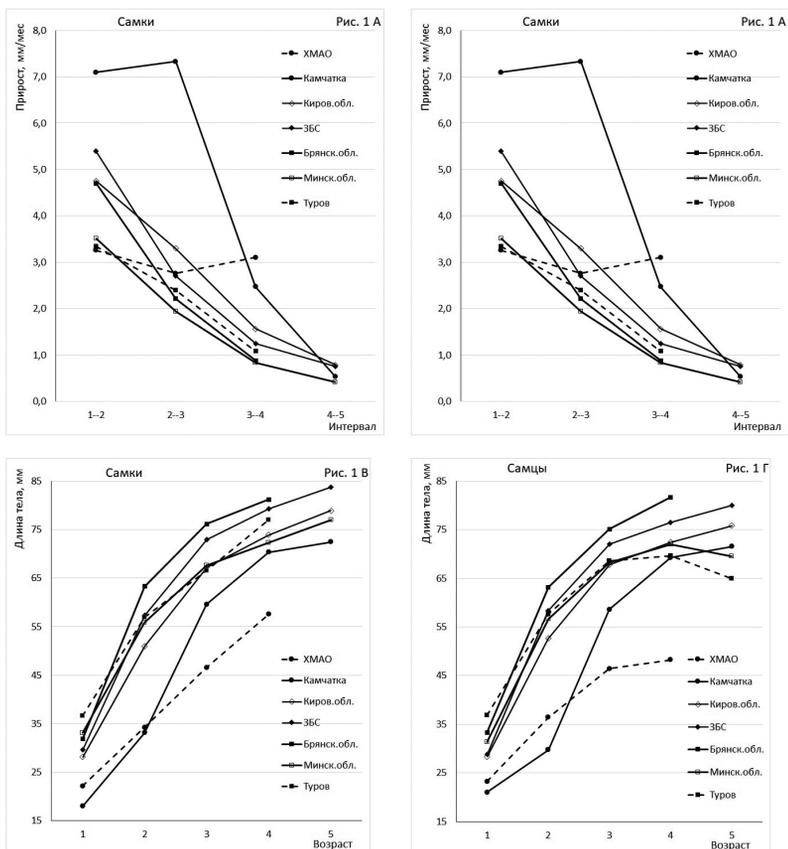


Рис. 1. А, Б — средневозрастные значения скорости ежегодных приростов длины тела (А — самки, Б — самцы), В, Г — средневозрастные значения рассчитанной длины тела исследованных популяций травяной лягушки (В — самки, Г — самцы).

популяций можно объяснить ранним достижением половой зрелости (уже перед 2-й зимовкой) значительной части самцов и самок этих популяций и, соответственно, — высокой долей ресурсов, перераспределяемой на репродукцию.

Выявленные межпопуляционные различия по среднему возрасту, усиливающиеся в направлении увеличения длительности сезона активности, дают основания предположить, что у травя-

ной лягушки сходным образом могут изменяться и размеры, достигнутые ко времени ухода в каждую очередную зимовку. И самки, и самцы популяции Камчатки (рис. 1В и 1Г) характеризовались минимальной длиной тела перед уходом в первую зимовку (значимо отличающейся от длины тела лягушек популяции ЗБС и всех трёх южных популяций). В следующем сезоне их приросты увеличивались, и уже перед 3-й зимовкой они были крупнее особей двух других северных популяций, а к 4-й зимовке они догоняли все остальные популяции, кроме «лидирующих» популяций Брянск. обл. и ЗБС. С другой стороны, и самки, и самцы трёх южных популяций перед 1-й зимовкой занимали по размерам лидирующее положение, но уже ко 2-й зимовке двух из них догоняли особи популяции ЗБС (рис. 1В и 1Г). После 3-й зимовки «лидирующее» положение продолжали удерживать только популяции Брянск. обл. и ЗБС, в то время как особи популяций Турова, Минск. обл., Киров. обл. и Камчатки продолжали занимать промежуточное положение между группами «лидеров» и «аутсайдеров». Таким образом, зависимость средневозрастных значений длины тела от длительности сезона активности была противоположно направлена по отношению к зависимости скорости ежегодных приростов от T . В итоге наблюдаемое увеличение скорости приростов в процессе постметаморфозного роста в северных популяциях либо совсем не компенсирует (ХМАО), либо не компенсирует полностью (Камчатка) длительность сезона активности, близкую к минимальной.

2. Остромордая лягушка

Максимальная скорость прироста в период от завершения метаморфоза до ухода в первую зимовку (V_{0-1}) была выявлена и у самок, и у самцов популяции Киров. обл., что, вероятно, объясняется компенсацией мелких размеров метаморфов. Следует также отметить, что только у самок этой популяции V_{0-1} была выше, чем V_{1-2} , т.е. скорость прироста за первый полный сезон. У всех остальных популяций V_{0-1} была ниже, чем V_{1-2} , или, реже, — сходной (рис. 2А и 2Б).

И самцы, и самки всех трёх северных популяций характеризовались максимальной скоростью ежегодных приростов, начиная с первого полного сезона активности, по сравнению со всеми остальными популяциями (рис. 2А и 2Б). Вместе с тем, V_{1-2} была высокой по сравнению со скоростью приростов во всех последующих сезонах. Минимальная V_{1-2} была и у самок, и у самцов популяции Чернобыль. V_{2-3} оставалась такой же высокой в популя-

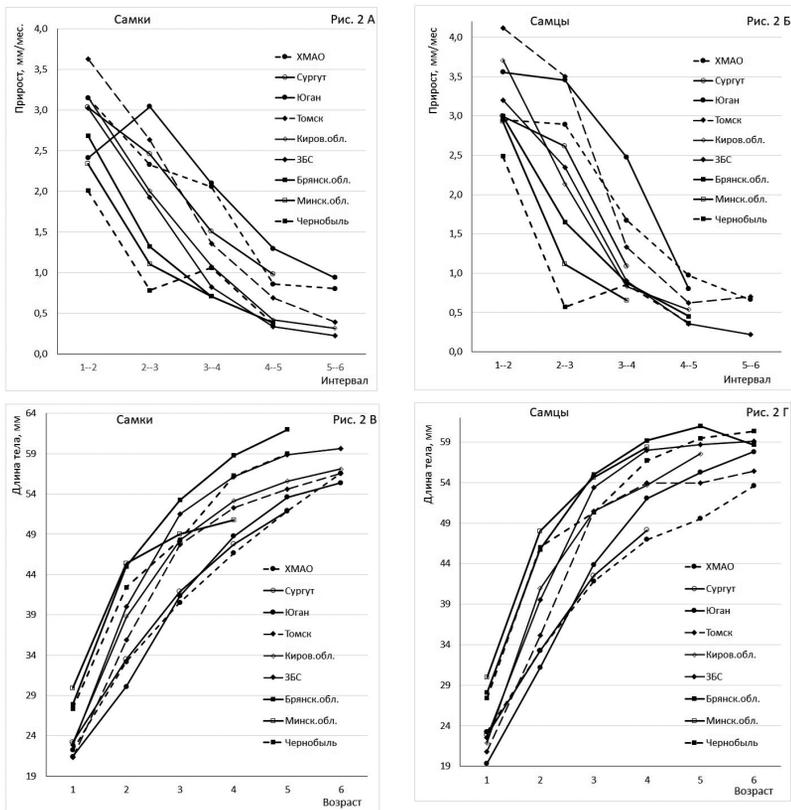


Рис. 2. А, Б — средневозрастные значения скорости ежегодных приростов длины тела (А — самки, Б — самцы), В, Г — средневозрастные значения рассчитанной длины тела (В — самки, Г — самцы) исследованных популяций остромордой лягушки. Данные по популяции Чернобыль — оценка на основе средневозрастных значений измеренной длины тела (подробнее см.: Ляпков и др., 2010).

ции Юган (у самок — даже увеличивалась), замедлялась у двух других северных популяций и популяции Томска и оставалась самой низкой в популяции Чернобыль. V_{3-4} в популяции Юган начала замедляться, но оставалась выше, чем у остальных популяций. Низкие скорости приростов и самцов, и самок популяции Чернобыль можно объяснить ранним достижением ими по-

ловой зрелости уже перед 2-й зимовкой и, соответственно, — высокой долей ресурсов, перераспределяемых на первое размножение (Ляпков и др., 2010).

Кроме того, и самки, и самцы трёх северных популяций характеризовались сравнительно высокой скоростью ежегодных приростов в более широком диапазоне возрастов по сравнению со всеми более южными популяциями (рис. 2А и 2Б). В двух южных популяциях (Брянск. обл. и Минск. обл.) $V_{2,3}$ существенно снижалась, $V_{3,4}$ снижалась также в популяциях ЗБС и Киров. обл., в то время как у всех трёх северных популяций темпы роста оставались сравнительно высокими. Наиболее очевидное объяснение этих различий состоит в том, что в южных популяциях большинство особей (причём не только самцов, но и самок) достигает половой зрелости уже перед 2-й зимовкой и в дальнейшем растёт существенно медленнее, поскольку ежегодно перераспределяет существенную долю ресурсов на размножение. В популяциях с более коротким сезоном активности (ЗБС, Киров. обл. и Томск) остромордые лягушки достигают половой зрелости перед 3-й зимовкой, а в трёх северных популяциях (ХМАО, Сургут и Юган), с самым коротким сезоном активности, — только перед 4-й зимовкой.

Особи популяции Юган характеризовались минимальными размерами перед уходом в 1-ю и во 2-ю зимовки (рис. 2В и 2Г). В дальнейшем их рост ускорялся, и перед 4-й зимовкой они были уже крупнее особей двух других северных популяций. И самки, и самцы популяций ХМАО и Сургута значимо не различались между собой по средним размерам ни перед 1-й зимовкой, ни в каждом из старших возрастов, вплоть до 5 лет. С другой стороны, и самки, и самцы трёх южных популяций перед 1-й и 2-й зимовками занимали по размерам «лидирующее» положение и удерживали его вплоть до 4-й или 5-й зимовки. Отметим также, что особи популяции Чернобыль отставали от особей двух других южных популяций в возрасте 2 и 3 лет (самки) или 3 и 4 лет (самцы), что соответствует изменениям скорости их приростов в этих интервалах. После 3-й зимовки эту «группу лидеров» догоняли особи популяция ЗБС, в то время как особи популяций Киров. обл. и Томска продолжали занимать промежуточное положение между группами «лидеров» и «аутсайдеров». Таким образом, в целом, изменение средневозрастных значений длины тела по мере увеличения длительности сезона активности было направлено противоположно изменению скорости ежегодных приростов. В итоге, как и у травяной лягушки, увеличение скорости приростов в

процессе постметаморфозного роста в северных популяциях не компенсирует полностью короткий сезон активности.

Обсуждение

Данные по скоростям ежегодных приростов у травяной лягушки в литературе отсутствуют, и поэтому мы можем сравнивать популяции этих видов из разных регионов только по возрастной динамике размеров, т.е. по средневозрастным значениям измеренной длины тела, причём даже таких данных в литературе немного (Ляпков, 2012). Согласно нашим результатам, травяные лягушки двух исследованных северных популяций (ХМАО и Камчатка) характеризовались низкими ежегодными приростами и, соответственно, сравнительно небольшими средними значениями длины тела в каждом из возрастов (рис. 1В и 2Г) и среднепопуляционными значениями длины тела (Ляпков, 2019). Такие же различия были выявлены при сравнении литературных данных по северным популяциям с данными по популяциям других регионов с более длительным сезоном активности лягушек.

В отличие от выявленной нами неполной компенсации сравнительно невысоких приростов в большинстве исследованных популяций с коротким периодом активности, у травяной лягушки была выявлен один случай почти полной такой компенсации — в популяции Камчатки. Для сравнения, рассмотрим также особенности роста лягушек популяции ХМАО, наиболее близкой к популяции Камчатки по длительности сезона активности. Рост особей ХМАО тоже медленный, они характеризовались большими размерами перед 1-й зимовкой, чем камчатские (различия значимые), но также достигали небольших размеров ко времени ухода во 2-ю зимовку. В дальнейшем рост особей ХМАО замедлялся (рис. 1А и 1Б), и их размеры перед 3-й и 4-й зимовками были значимо меньше, чем у камчатских (рис. 1В и 1Г). И у самок, и у самцов Камчатки скорость приростов была рекордно высокой и, как следствие, ко времени ухода в 4-ю зимовку они догоняли по размерам животных всех остальных популяций (в том числе и двух южных) и продолжали отставать только от представителей популяций ЗБС и Брянск. обл. Кроме того, большинство особей популяция Камчатки впервые размножались уже после 3-й зимовки, а не после 4-й, как особи популяции ХМАО со сходной длительностью сезона активности. Существенно более мелкие среднепопуляционные размеры особей Камчатки по сравнению с популяци-

ями Киров. обл. и ЗБС связаны с различиями в возрастном составе и средних возрастах. Другими словами, если бы все эти популяции были представлены только 4-летними половозрелыми особями, различия в размерах были бы незначительны. Таким образом, эта популяция Камчатки занимала некое промежуточное положение и по темпам постметаморфозного роста, и по возрасту первого размножения между «материнской» популяцией Московской обл. с длительностью сезона активности 6 мес. и «настоящей» северной популяцией (ХМАО), сезон активности которой короче на 2 мес.

Как и для травяной лягушки, данные по скорости ежегодных приростов у остромордой лягушки (кроме наших, частично опубликованных ранее — Ляпков и др., 2009) в литературе отсутствуют, и поэтому мы можем сравнивать популяции вида из разных регионов только по возрастной динамике размеров. Согласно нашим результатам, особи трёх исследованных северных популяций характеризовались не только низкими ежегодными приростами, но и сравнительно небольшими средними значениями длины тела в каждом из возрастов и среднепопуляционными значениями длины тела (рис. 2В и 2Г). По литературным данным (Ляпков, 2013), при сравнении северных популяций с популяциями других регионов с более длительным сезоном активности были выявлены такие же различия, которые усиливались по мере удлинения сезона активности.

Материалы по межпопуляционной изменчивости скорости роста амфибий по данным скелетохронологии в литературе встречаются редко (см. обзор Sinsch et al., 2015). Один из немногих примеров полной компенсации — результаты исследования нескольких горных популяций *Bufo minshanicus* (Yu et al., 2019): с увеличением высоты местообитаний у обоих полов увеличиваются средние значения не только возраста и длины тела, но и средняя скорость ежегодных приростов. Это означает, что компенсация сокращения длительности сезона активности осуществляется за счёт увеличения не только возраста, но и скорости роста — редкий случай выявленных эффектов отбора против градиента среды в постметаморфозном периоде жизненного цикла. При исследовании большего числа популяций *Rana kukunoris*, населяющих более широкий диапазон высот (Yu et al., 2022), была выявлена противоположная закономерность, т.е. снижение и скорости приростов, и среднепопуляционных значений длины тела по мере увеличения высоты местообитаний.

Итак, главное размерное различие видов обусловлено динамикой средневозрастных размеров и скорости ежегодных приростов. У остромордой лягушки (рис. 2), в отличие от травяной (рис. 1), намного ниже и скорость приростов, и средневозрастные значения длины тела. Особенно отчётливо эти различия выражены в первые два года наземной жизни. У условно северных популяций обоих видов выявлены компенсации сравнительно короткого сезона активности, проявляющиеся как увеличение скорости ежегодных приростов, которые близки к максимальным значениям также в первые два года. Результатом такой компенсации у обоих видов является достижение половой зрелости уже после 3-й зимовки, но при сравнительно мелких размерах, хотя в популяциях с минимальной длительностью сезона активности доля таких возрастов (и особенно у самок) крайне низкая. Однако у травяной лягушки такая ростовая компенсация может быть близкой к полной (как у особой популяции Камчатки), чего никогда не наблюдалось в популяциях остромордой лягушки.

Литература

- Ляшков С.М. 2012. Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у травяной лягушки: формирование и закономерности проявления // Принципы экологии. Вып. 2. С. 21–44.
- Ляшков С.М. 2013. Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у остромордой лягушки: формирование и закономерности проявления // Праці Українського герпетологічного товариства. Т. 4. С. 64–86.
- Ляшков С.М. 2016. Травяная лягушка (*Rana temporaria*) на Камчатке: формирование первой популяции // Современная герпетология. Т. 16. Вып. 3/4. С. 123–128.
- Ляшков С.М. 2019. Возрастной состав и особенности постметаморфозного роста травяной лягушки (*Rana temporaria*) из популяций с экстремально коротким сезоном активности // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. Вып. 1. С. 96–104.
- Ляшков С.М. 2020. Первая популяция травяной лягушки (*Rana temporaria*) на Камчатке: межводоемная изменчивость размеров метаморфов и времени их личиночного развития и особенности постметаморфозного роста // Матер. 21 межд. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский. С. 93–97.

- Ляпков С.М., Ибрагимова Д.В., Наконечный Н.В. 2022. Возрастной состав и особенности постметаморфозного роста остромордой лягушки (*Rana arvalis*) из местообитаний с коротким сезоном активности // Известия РАН, серия биол. Вып. 4. С. 274–284.
- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Сербинова И.А., Корзун Е.В., Новицкий Р.В. 2009. Формирование направленной географической изменчивости особенностей жизненного цикла бурых лягушек // Современная герпетология. Т. 9. Вып. 3/4. С. 103–121.
- Ляпков С.М., Черданцев В.Г., Черданцева Е.М. 2010. Географическая изменчивость полового диморфизма остромордой лягушки (*Rana arvalis*) как результат различия репродуктивных стратегий // Журн. общ. биол. Т. 71. Вып. 4. С. 337–358.
- Marunouchi J., Kusano T., Ueda H. 2000. Validity of back-calculation methods of body size from phalangeal bones: an assessment using data for *Rana japonica* // Current Herpetology. Vol. 19. P. 81–89.
- Sinsch U. 2015. Skeletochronological assessment of demographic life-history traits in amphibians // The Herpetological Journal. Vol. 25. No. 1. P. 5–13.
- Yu T.L., Jia G., Sun H.Q., Shi W.H., Li X.L., Wang H.B., Huang M.R., Ding S.Y., Chen J.P., Zhang M. 2022. Altitudinal body size variation in *Rana kukunoris*: The effects of age and growth rate on the plateau brown frog from the eastern Tibetan Plateau // Ethology Ecology & Evolution. Vol. 34. No. 2. P. 120–132.
- Yu T.L., Wang D.L., Busam M., Deng Y.H. 2019. Altitudinal variation in body size in *Bufo minshanicus* supports Bergmann's rule // Evolutionary Ecology. Vol. 33. No. 3. P. 449–460.

ЭНДОКРАНИАЛЬНАЯ АНАТОМИЯ СОВРЕМЕННЫХ И ИСКОПАЕМЫХ ГАВИАЛОИДОВ

**Е.В. Мазур¹, И.Т. Кузьмин^{1,2}, Э. Пуэртолас-Паскуаль^{3,4},
В.А. Гомболевский⁵, П.П. Скучас^{1,2}**

¹ *Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*

² *Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия*

³ *Университет Сарагосы, Сарагоса, Испания*

⁴ *Лиссабонский университет NOVA, Лиссабон, Португалия*

⁵ *Институт искусственного интеллекта, Москва, Россия*

ENDOCRANIAL ANATOMY OF EXTANT AND FOSSIL GAVIALOIDS

**E.V. Mazur¹, I.T. Kuzmin^{1,2}, E. Puértolas-Pascual^{3,4},
V.A. Gombolevskiy⁴, P. P. Skutschas^{1,2}**

¹ *Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia*

² *Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia*

³ *Universidad de Zaragoza, Zaragoza, Spain,*

⁴ *University Lisbon, Lisbon, Portugal*

⁵ *Artificial Intelligence Research Institute, Moscow, Russ
e-mail: mazur_gesha@yahoo.com*

Крокодилы (Crocodylia) — группа крупных полуводных хищников-засадчиков, в современности представленная тремя надсемействами (Alligatoroidea, Crocodyloidea, Gavialoidea). По последним данным, крокодилы появились на планете около 100 миллионов лет назад в позднем меловом периоде (Kuzmin, 2022). Согласно последним опубликованным морфологическим и молекулярным исследованиям, самым базальным надсемейством является Alligatoroidea, а Gavialoidea и Crocodyloidea сближаются в крупную кладу Longirostres (Rio, Mannion, 2021).

Несмотря на длительную историю изучения и богатую палеонтологическую летопись группы, ряд аспектов эволюции крокодилов остаётся малоизученным. К таким аспектам относит-

ся морфология и эволюция мозговой коробки и её внутренних полостей, содержавших мозг, органы чувств (внутреннее ухо), черепно-мозговые нервы и сосуды, а также пневматические полости. Строение мозговой коробки и её содержимого у современных крокодилов хорошо изучены (Witmer et al., 2008; Lessner, Holliday, 2020; Kuzmin et al., 2021); в то же время, общие тренды в эволюции эндокраниальной анатомии *Crocodylia* остаются во многом неизвестными. Заполнить этот пробел позволяют исследования с использованием современных методов, таких как компьютерная томография (КТ) и трёхмерное моделирование. Эти методы позволяют изучать внутреннее строение черепа без его разрушения и получать слепки (эндокасты) его внутренних полостей. Изучение строения эндокастов позволит расширить наши представления об эволюции *Crocodylia* и, возможно, прольёт свет на филогенетические связи внутри группы.

Данная работа посвящена подробному исследованию эндокраниальной анатомии представителей одной из основных ветвей *Crocodylia* — *Gavialoidea*. На сегодняшний день известно описание эндокастов для двух современных представителей — *Gavialis gangeticus* и *Tomistoma schlegelii* (Pierce et al., 2017; Serrano-Martínez, 2019a,b) и двух ископаемых — *Gryposuchus neogaeus* (Bona et al., 2017) и *Thoracosaurus isorhynchus* (Lemoine, 1883). Мы работали с собственными томографиями современных представителей *Crocodylia* и ископаемых *Thoracosaurus borissiakii* (верхний мел, Крым) и *Portugalosuchus azenhae* (верхний мел, Португалия), полученными в медицинских центрах России и Испании. Данные КТ *T. borissiakii* были получены с помощью медицинского томографа Philips iCT (964 среза с разрешением 1024×1024 , толщина среза 0,7 мм, сила тока 66 мА, мощностью 140 кВт); данные КТ *P. azenhae* с помощью Phoenix V/Tome/X s 240 (1599 срезов с разрешением 2048×2048 , сила тока 250 мА, мощностью 140 кВт). Все данные КТ обрабатывались вручную в специальной программе Amira 6.3.0 (FEI-VSG Company). Использование КТ и трёхмерного моделирования позволило впервые для базальных представителей *Gavialoidea* детально реконструировать эндокаст эндокраниальной полости с прилежащими к нему нервами, сосудами, внутренним ухом и пневматическими полостями.

Эндокаст эндокраниальной полости гавиалоидов дорсовентрально уплощён и имеет вытянутую форму, характерную для остальных крокодилов. В нём можно выделить несколько частей, соответствующих основным отделам головного мозга. Наи-

более выраженными отделами у гавиалоидов являются удлинённые обонятельные тракты, которые оканчиваются обонятельными луковицами, округлые большие полушария и задний мозг. Как и у современных крокодилов, на эндокасте ископаемых гавиалоидов плохо выражены отделы среднего и продолговатого мозга вследствие налегания обширных венозных синусов (Jirak, Janacek, 2017; Lessner, Holliday, 2020). Для всех изученных таксонов удалось реконструировать пути прохождения II–XII черепно-мозговых нервов, а также каналы внутренних сонных артерий.

В целом, строение эндокаста эндокраниальной полости гавиалоидов сходно с таковым у других крокодилов. Однако для представителей клады Gavialoidea, за исключением *T. Schlegelii*, — *G. gangeticus*, *P. azenhae* и *T. borissiaki* — был найден ряд характерных признаков. Среди них можно выделить следующие.

1. При виде сверху соотношение наибольшей ширины больших полушарий к наибольшей ширине заднего мозга у Gavialoidea меньше 1,5, в то время как у Crocodyloidea и Alligatoroidea оно больше ($\approx 1,5$ –2).

2. Углы изгибов мозга (cephalic/pontine flexure) между большими полушариями и задним мозгом равны 150 – 160° у гавиалоидов; у других Crocodylia они меньше (135 – 150°). Высота мозжечка примерно равна высоте больших полушарий у Gavialoidea, что совсем не характерно для представителей Crocodyloidea и Alligatoroidea. В результате эндокаст гавиалоидов имеет наиболее вытянутую форму и демонстрирует наименее выраженную разницу между отделами мозга среди других крокодилов.

3. Место впадения сонных артерий в гипофизарную ямку находится ниже уровня продолговатого мозга, что также встречается у некоторых представителей Crocodyloidea (Serrano-Martínez, 2019a).

Для *T. borissiaki*, *P. azenhae* и современных крокодилов удалось полностью реконструировать анатомию лабиринта внутреннего уха. Строение внутреннего уха, в частности, соотношение высоты полукружных каналов, отражает образ жизни крокодилов (Georgi, 2008; Schwab et al., 2020). Для *T. borissiaki* характерно особенное строение полукружных каналов: просвет, образованный задним каналом, примерно в 2 раза меньше того, который образован передним. В то же время, у остальных представителей Crocodylia эта разница в размерах просвета существенно больше (в 2–3 раза). Это может свидетельствовать об ином образе жизни *T. borissiaki* (полностью водном). У *P. azenhae* и *T. schlegelii*

передний полукружный канал выше заднего, в то время как у *G. gangeticus*, *G. neogaeus* и *T. borissiaki* высота полукружных каналов примерно одинаковая.

Эндокраниальная полость всех крокодилов окружена системой пневматических полостей, которая связана со средним ухом. Для представителей Gavialoidea (и в общем для Longirostres) характерна тенденция к значительной редукции системы пневматических полостей. В теменной кости есть полость, которая сообщается с междушной пневматической полостью (*intertympanic recess*) в верхней затылочной кости. В квадратной кости есть небольшая квадратная пневматическая полость (*quadrate recess*) и длинная трубка (*siphonium*), которая открывается небольшим отверстием (*foramen aereum*) на дорсальной поверхности медиального мыщелка. Основная клиновидная и основная затылочная кости окружают парные Евстахиевы трубы и непарный медиальный глоточный канал (*median pharyngeal canal*). Тело основной клиновидной кости содержит редуцированную центральную пневматическую полость (*median pharyngeal recess*). Отсутствуют полости в боковой клиновидной и крыловидной костях.

Для всей группы Gavialoidea характерно отсутствие передних пневматических полостей (*infundibulum recess*) в квадратной кости, что отличает их от остальных Crocodylia. Однако пневматизация мозговой коробки *T. borissiaki* имеет ряд особенностей: лицевая пневматическая полость отсутствует, в то же время есть дополнительные полости в основной клиновидной кости. Система пневматических полостей *T. borissiaki* имеет промежуточное строение между таковой у Alligatoroidea и прочих Longirostres.

Исследование выполнено при поддержке РФФИ, грант № 19-14-00020-П.

Литература

- Bona P., Paulina Carabajal A., Gasparini Z. 2017. Neuroanatomy of *Gryposuchus neogaeus* (Crocodylia, Gavialoidea): a first integral description of the braincase and endocranial morphological variation in extinct and extant gavialoids // Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Vol. 106. P. 235–246.
- Georgi J.A. 2008. Semicircular canal morphology as evidence of locomotor environment in amniotes. PhD Thesis. Stony Brook University, New York.
- Jirak D., Janacek J. 2017. Volume of the crocodylian brain and endocast during ontogeny // PLoS One. Vol. 12. Art.e0178491.

- Kuzmin I.T.* 2022. Crocodyliform remains from the Upper Cretaceous of Central Asia — evidence for one of the oldest Crocodylia? // *Cretaceous Research*. Art.105266. DOI: 10.1016/j.cretres.2022.105266
- Kuzmin I.T., Boitsova E.A., Gombolevskiy V.A., Mazur E.V., Morozov S.P., Sennikov A.G., Skutschas P.P., Sues H.-D.* 2021. Braincase anatomy of extant Crocodylia, with new insights into the development and evolution of the neurocranium in crocodylomorphs // *Journal of Anatomy*. Vol. 239. P. 983–1038.
- Lemoine V.* 1883. Note sur l'encéphale du gavial du Mont-Aimé, étudié sur trois moulages naturels // *Bulletin de la Société Géologique de France*. Vol. 3. P. 158–162.
- Lessner E.J., Holliday C.M.* 2020. A 3D ontogenetic atlas of Alligator mississippiensis cranial nerves and their significance for comparative neurology of reptiles // *The Anatomical Record*. P. 1–29.
- Pierce S.E., Williams M., Benson R.B.J.* 2017. Virtual reconstruction of the endocranial anatomy of the early Jurassic marine crocodylomorph *Pelagosaurus typus* (Thalattosuchia) // *PeerJ*, 5: P. e3225.
- Rio J.P., Mannion P.D.* 2021. Phylogenetic analysis of a new morphological dataset elucidates the evolutionary history of Crocodylia and resolves the long-standing gharial problem // *PeerJ*. Vol. 9. Art.e12094.
- Schwab J.A., Young M.T., Neenan J.M., Walsh S.A., Witmer L.M., Herrera Y., Allain R., Brochu C.A., Choiniere J.N., Clark J.M., Dollman K.N., Etches S., Fritsch G., Gignac P.M., Ruebenstahl A., Sachs S., Turner A.H., Vignaud P., Wilberg E.W., Xu X., Zanno L.E., Brusatte S.L.* 2020. Inner ear sensory system changes as extinct crocodylomorphs transitioned from land to water // *PNAS*. Vol. 117. P. 10422–10428.
- Serrano-Martínez A., Knoll F., Narváez I., Lautenschlager S., Ortega F.* 2019a. Inner skull cavities of the basal eusuchian *Lohuecosuchus megadontos* (Upper Cretaceous, Spain) and neurosensorial implications // *Cretaceous Research*. Vol. 93. P. 66–77.
- Serrano-Martínez A., Knoll F., Narváez I., Ortega F.* 2019b. Brain and pneumatic cavities of the braincase of the basal alligatoroid *Diplocynodon tormis* (Eocene, Spain) // *Journal of Vertebrate Paleontology*. Vol. 39. Art.e1572612.
- Witmer L.M., Ridgely R.C., Dufeau D.L., Semones M.C.* 2008. Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and nonavian dinosaurs // *H. Endo, R. Frey (eds.). Anatomical imaging: towards a new morphology*. P. 67–87.

ДВУХБЛОЧНОЕ УСТРОЙСТВО ЧЕРЕПА SARCOPTERYGII КАК ВОЗМОЖНАЯ ПРИЧИНА ОСОБОГО СТРОЕНИЯ ИХ ПЛАВНИКОВ

Д.Н. Медников

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

THE TWO-BLOCK STRUCTURE OF THE SKULL OF SARCOPTERYGII AS A POSSIBLE REASON FOR THE SPECIAL STRUCTURE OF THEIR FINS

D.N. Mednikov

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

Латимерии (2 вида из рода *Latimeria*) — единственные до наших дней обладатели черепа, состоящего из двух подвижно сочленённых блоков: переднего (этносфероидного) и заднего (отикоокципитального). Снизу блоки мозговой коробки латимерии соединяет пара уникальных подчерепных мышц (*m. subcephalicus*; Millot, Anthony, 1958). Подчерепная мышца, сокращаясь, опускает вниз этносфероидный блок черепа, а вот мускулов-антагонистов, осуществляющих поднятие рыла вверх, у латимерии обнаружено не было. Между тем, по данным Robineau и Anthony (1973), рыло у латимерии может поворачиваться от положения покоя на 15° вверх и только на 5–6° вниз. Вопрос о том, каким образом этносфероидный блок поднимается вверх, долгое время составлял мучительную загадку (Держинский, 1998).

Естественно, эта загадка не могла оставить равнодушным Феликса Яновича Держинского, который уже, по крайней мере, с 1981 г. демонстрировал на своих лекциях по сравнительной анатомии выполненную с помощью ручного лобзика из ДСП и оргалита шарнирную модель черепа латимерии, объясняя, каким образом рыло этой удивительной рыбы поднимается вверх (Кузнецов, 2018). Но первые краткие наброски своей идеи Феликс Янович опубликовал лишь спустя много лет в учебнике по сравнительной анатомии позвоночных (Держинский, 1998, 2005).

А большая статья про латимерию была опубликована, к глубокому сожалению, уже после смерти Ф.Я. Дзержинского (Dzerzhinsky, 2017, Дзержинский, 2018). Феликс Янович пришёл к заключению, что у этой рыбы есть «конструктивные приспособления не к задиранию рыла, а к его опусканию, как будто задирание представляет собой некое навязанное извне влияние, которое необходимо преодолевать». Это «навязанное извне влияние», по мысли Ф.Я. Дзержинского, осуществляется за счёт переднего конца хорды, расположенного между блоками черепа латимерии (Дзержинский, 1998). Хорда латимерии представляет собой полую, покрытую однослойным эпителием трубку, заполненную жидким содержимым и окружённую сверху толстым чехлом из соединительно-тканых волокон (Locket, 1980), обеспечивающих её продольную несжимаемость. Это свойство хорды также помогают обеспечивать продольные мышечные волокна париетальной мускулатуры. Они образуют вокруг хорды латимерии сплошной чехол, кроме её переднего конца, расположенного между блоками черепа, где нет миомеров. Именно в этой части хорды её оболочка, лишённая помощи продольных мышечных волокон, поддаётся давлению, создаваемому внутренним жидким содержимым хордальной полости под действием мощной париетальной мускулатуры туловища. Стремясь вырваться вперёд, «как джин из бутылки», напор внутренней жидкости удлиняет передний конец хорды, который напирает на атмосферный блок и поднимает вверх рыло латимерии. Получается, что антагонистом мощного подчерепного мускула является могучая париетальная мускулатура всего тела латимерии, а хорда — это своеобразный гидропривод, за счёт которого осуществляется передача мускульного усилия на череп рыбы (Дзержинский, 2018).

У такого замысловатого механизма поднимания рыла и удивительного двухблочного устройства черепа должен быть глубокий адаптивный смысл, благодаря чему эта конструкция просуществовала, заметно не меняясь, более 400 млн. лет. Он, видимо, заключается не только в том, что при охоте полезно открывать рот навстречу добыче, одновременно опуская нижнюю челюсть и поднимая рыло (Moу-Thomas, Miles, 1971). Гораздо важнее, что поднимание рыла за счёт напряжения всех миомеров тела создаёт мощнейший засасывающий эффект, что весьма полезно для помимки мелкой добычи в водной среде (Кузнецов, 2018).

Однако если механизм всасывания добычи у латимерии понят верно и действительно функционирует в природных условиях

по указанной выше схеме, он должен приводить к одному очень важному последствию. Во время спокойного плавания при помощи хвоста, когда рот раскрывать не нужно, благодаря передаче по хорде усилия париетальной мускулатуры, обслуживающей хвостовой плавник, рыло будет продолжать вздыматься вверх. Рыбе придётся напрягать не только мощнейшую подчерепную мышцу, но и задействовать другие мышцы головы, чтобы держать челюсти сомкнутыми. Чтобы избежать лишних энергозатрат, латимерия должна как можно реже пользоваться своим хвостовым плавником. В качестве альтернативы хвосту латимерия может использовать свои сильные мясистые плавники, причём как парные, так и непарные: второй спинной и анальный. Плавники имеют автономную от париетальных мышц мускулатуру, её сокращение не оказывает давления на хорду и не порождает ненужного побочного эффекта в виде задиранья рыла. А благодаря монобазальному устройству плавники латимерии очень подвижны и могут обеспечить рыбе хорошую маневренность. Мощная париетальная мускулатура должна задействоваться только в двух случаях: когда нужно махнуть хвостом для стремительного рывка и когда нужно быстро всосать в рот воду для поимки добычи (Кузнецов, 2018).

Неоднократно проводившиеся наблюдения за живыми латимериями полностью подтверждают редкость использования хвоста как основного средства продвижения вперёд. Из двенадцати выявленных различных типов плавания латимерии лишь один — быстрый старт (*fast start*) — происходит за счёт мощного гребка хвостом. В остальных случаях париетальная мускулатура тела латимерии, как правило, остаётся не задействованной, а плавание осуществляется за счёт подвижных и мускулистых парных и непарных плавников (Fricke, Hissmann, 1992). Интересно, что очень важную роль во время спокойного небыстрого плавания играют непарные мясистые второй спинной и анальный плавники, чей скелет и детали строения мускулатуры очень напоминают таковые парных плавников (Fricke, Hissmann, 1992). Действуя в унисон, мясистые непарные плавники латимерии, расположенные один над другим, образуют эффективный локомоторный модуль, который работает подобно спинному и анальному плавникам рыбы-луны. Фактически, анальный и второй спинной плавники латимерии образуют новый (второй) хвостовой плавник, который работает при медленном плавании, не воздействует напряжением своих мышц на хорду-гидропривод и не вызывает своей работой ненужных энергозатрат, связанных с противодействием

хорде. «Старый» хвост латимерии (собственно хвостовой плавник), использующийся при быстрых рывках вперёд, имеет своеобразное строение. Он у этой рыбы трёхлопастный и состоит из мощной эпихордальной лопасти, равной ей по величине и форме гипохордальной лопасти, а также небольшой средней лопасти, в которую заходит конец хорды. Хорда в области хвостового плавника заметно уменьшается в диаметре, постепенно превращаясь в тонкий тяж, проходящий через центральную лопасть. Этот тонкий конец хорды уже не содержит полости, заполненной жидкостью, а полностью состоит из вакуолизированных клеток, как «нормальные» хорды остальных позвоночных (Locket, 1980). Центральная лопасть может жить самостоятельной от остального хвоста жизнью, поворачиваясь влево и вправо на 90° относительно главной оси корпуса рыбы, в то время как остальной хвост остаётся неподвижным (Fricke, Hissmann, 1992). Возможно, трёхлопастное устройство хвоста латимерии с относительно автономной центральной лопастью, так же как и повышенная подвижность и мясистость её остальных плавников, могло возникнуть как средство экономии использования мускулатуры миомеров тела. Центральная лопасть служит в качестве автономного весла, полезного при спокойном маневрировании и медленных поворотах. Поскольку хорда в этой области истончается и не имеет заполненной жидкостью полости, сокращение небольших миомеров центральной лопасти хвоста не оказывает на хорду заметного воздействия и не приводит к лишнему напряжению противодействующей хорде челюстной мускулатуры. Таким образом, многие странные и необычные черты анатомического строения и поведения латимерии становятся понятными в свете разгаданного Феликсом Яновичем механизма подвижности её черепа и связанных с неерокинетизмом ограничений, оказавших направляющее влияние на эволюцию целакантов. В свете всего вышесказанного интересно посмотреть на особенности строения многочисленных вымерших родственников латимерии — саркоптеригий, многие из которых также обладали двухблочным устройством черепа. Уже у древнейших саркоптеригий, таких как представители верхнесилурийского рода *Guiyu*, череп обладал хорошо выраженным двухблочным устройством и, судя по большой площадке для прикрепления подчерепающей мышцы, хорошо развитым внутричерепным суставом (Qiao, Zhu, 2010). Поскольку хорда вымерших саркоптеригий прободала отикоокципитальный отдел черепа насквозь и упиралась в этмосфеноидный блок (Дзержинский,

1998), то очень возможно, что у этих рыб, как и у современной латимерии, рыло поднималось вверх благодаря напору хорды. А значит, действовали те же ограничения, определявшие специфику локомоции и морфологического строения.

У саркоптеригий с двухблочным устройством черепа всегда присутствует полный набор хорошо развитых парных и непарных плавников. Парные плавники у подавляющего числа вымерших форм, подобно плавникам латимерии, имеют хорошо развитые мясистые лопасти и монобазальное с членистой осью мезомеров устройство внутреннего скелета (Мой-Thomas, Miles, 1971), обеспечивавшего плавникам дополнительную подвижность, гибкость и способность к ротации. Можно предположить, что монобазальное строение и мясистость парных плавников большинства саркоптеригий являются, как и у латимерии, эволюционным следствием тех ограничений, которые накладывал на организм этих рыб процесс реализации их неэрокинетизма. Монобазальность обеих пар конечностей унаследовали от саркоптеригий и их потомки — тетраподы. Возможно, именно благодаря ограничениям, накладываемым двухблочным устройством черепа на использование туловищной мускулатуры, естественному отбору удалось «протащить верблюда тетраподизации» через игольное ушко эволюции.

Второй спинной и анальный непарные плавники саркоптеригий, скорее всего, представляли собой, как и у латимерии, особый локомоторный модуль, игравший роль заместителя хвостового плавника (второго хвоста). У многих мясистолопастных рыб с развитым неэрокинетизмом второй спинной плавник похож на анальный размерами, формой лопасти и особенностями строения внутреннего скелета. Оба плавника, как правило, сходным образом расположены на теле рыбы: они сдвинуты к хвосту и располагаются один над другим. У плавающих за счёт согласованных взмахов спинного и анального плавников современных рыб — латимерии, рыбы-луны (*Mola mola*), рыб-спиногогов (*Balistidae*) — оба эти плавника также имеют сходную форму, размеры, внутреннее устройство и расположены один над другим. Подобный тип плавания, видимо, был характерен и для многих палеозойских саркоптеригий. То, что второй спинной и анальный плавники саркоптеригий представляли собой очень важный локомоторный модуль, начинавший функционировать на самых ранних этапах жизни рыбы, ясно указывают данные по развитию скелета у *Eusthenopteron foordi*. В результате исследования серии из 27 экземпляров эусте-

ноптерона разных возрастов оказалось, что самые первые окостенения посткраниального скелета возникали в хвостовом, втором спинном и анальном плавниках (Cote, Cloutier, 2002). То есть первыми начинали оссифицироваться жизненно важные для локомоции области тела, которые обеспечивали рыбе быстрый старт (хвостовой плавник) и режим спокойного плавания (второй спинной и анальный плавники). Оссификация скелетных элементов во втором спинном и анальном плавнике эустеноптерона происходила практически синхронно и напоминала синхронное появление окостенений в конечностях одной пары. Эти плавники у эустеноптерона функционально и являются парными плавниками, только развёрнутыми по отношению к обычным парным плавникам на 90°. Поясами конечностей в этих плавниках выступают базальные пластинки, а элементами скелета свободной конечности — радиалии. У латимерии и многих вымерших целакантов сходство скелета непарных плавников с парными конечностями ещё более полное: базальные пластинки удивительно похожи на тазовый пояс, а вместо радиалий фактически присутствует точно такой же скелет с осью мезомеров, как в парных плавниках. Целаканты фактически являются «шестилапыми» челюстноротыми.

Хвостовой плавник целого ряда примитивных саркоптеригий имеет трёхлопастное, как у латимерии, строение, которое, как отмечено выше, хорошо функционально сочетается с особенностями кинетизма двухблочной мозговой коробки. Данные по развитию хвоста у целакантов свидетельствуют в пользу его первичной трёхлопастности. Обычно в онтогенезе дифицеркального хвостового плавника сохраняются следы его бывшей гетероцеркальности. У самых маленьких личинок карбонового целаканта из рода *Rabdoderma* хвостовой плавник имел типичное трёхлопастное строение с симметричными верхней и нижней лопастями и очень длинной центральной лопастью (Schultze, 1972). У эмбрионов латимерии хвостовой плавник также имеет типичное трёхлопастное устройство, так что нет серьёзных онтогенетических аргументов против того, что хвост целакантов изначально имел трёхлопастное строение. А поскольку двухблочное устройство черепа, скорее всего, является плезиоморфным признаком всех саркоптеригий, логично предположить, что и трёхлопастное устройство хвостового плавника является плезиоморфным состоянием для мясистолапастных рыб в целом.

Ограничения в использовании париетальных мышц для движения, вытекающие из разработанной Ф.Я. Дзержинским био-

механической модели кинетизма черепа латимерии, хорошо объясняют особенности биологического разнообразия двухблочных саркоптеригий. Среди них отсутствовали высокоскоростные пелагические формы типа скумбрии (р. *Scomber*) или тунца (триба *Thunnini*), способные к длительному быстрому плаванию, при котором основным источником движения является мускулатура миомеров. Также среди саркоптеригий с двухблочным устройством черепа отсутствовали угреобразные или муренообразные формы со слившимися с хвостовым плавником непарными плавниками и сильно редуцированными парными плавниками. Настоящие аналоги угрей и мурен среди саркоптеригий появляются в тех группах, где исчез неэрокинетизм, и мозговая коробка стала монолитной — среди двоякодышащих рыб и тетрапод. А быстрые пелагические пловцы скомброидного типа, опять же, появляются в стволе саркоптеригий лишь на уровне лишённых неэрокинетизма вторичноводных тетрапод — ихтиозавров и китообразных.

Если хорошо развитый внутричерепной сустав был уже у самых ранних, силурийских саркоптеригий, то не является ли такое состояние признака плезиоморфным не только для мясистолопастных рыб, но и для челюстноротых в целом? Многие данные биологии развития и палеонтологии говорят о том, что граница между двумя блоками черепа — отикоокципитальным и этмосфеноидным — очень древняя. Черепная коробка всех челюстноротых в эмбриогенезе проходит двухблочную стадию, причём скелетные основы этих блоков имеют разное эмбриональное происхождение и сильно различаются особенностями экспрессии генов сегментарной идентичности. Исходя из данных биологии развития, получается, что граница между блоками черепа челюстноротых соответствует границе между сегментами мезоцеля и метацеля полухордовых (Ястребов, 2018). А границы между сегментами — это всегда изначально подвижные зоны. У акантод, наиболее примитивных хрящевых и лучепёрых рыб остатки первичной двухблочности могли сохраняться в виде вентральной черепной щели. А саркоптеригии в лице современной латимерии сохранили древнюю двухблочную конструкцию ствольных челюстноротых до наших дней в практически неизменном виде.

Если двухблочная мозговая коробка, обеспечивающая неэрокинетизм черепа — изначальная черта строения древнейших ствольных челюстноротых, а механизм подымания рыла за счёт хорды-гидропривода начал действовать у самых первых гнатостомат сразу после образования черепных блоков, то хорда латиме-

рии должна была сохранить в своём строении черты глубокой архайки. И такие черты, по-видимому, действительно сохранились. Хорда взрослой латимерии, прободающая задний черепной блок насквозь и доходящая почти до гипофиза, демонстрирует состояние, через которое проходит в раннем развитии хорда фактически у всех челюстноротых. Содержащая эластичные волокна оболочка хорды латимерии по своему химическому составу больше всего похожа на оболочку хорды миксин (Mathews, 1975), наиболее примитивных среди рецентных позвоночных. А заполненная жидкостью трубчатая хорда латимерии больше всего напоминает по своему устройству полую хорду личинок оболочников — наиболее близкого к черепным подтипа хордовых животных. Интересно, что внутренняя клеточная обкладка полую хорды латимерии представляет собой настоящий эпителий с развитыми десмосомами между отдельными клетками (Locket, 1980). Оболочка полностью развитой хорды личинки асцидии также представляет собой эпителий, правда, в отличие от эпителия хорды латимерии, состоящий из весьма малочисленных и сильно уплощённых клеток (Katz, 1983). Если сходство хорды оболочников и латимерии не является поверхностным, то получается, что латимерия в строении своего осевого скелета сохранила черты допозвоночного уровня организации.

Трифицеркальный симметричный хвост был характерен не только для ряда саркоптеригий. Трёхлопастное устройство хвоста было и у самой базальной из известных лучепёрых рыб — *Dialipina* (Schultze, Cumbaa, 2001). Можно предположить, что трёхлопастный хвост саркоптеригий и дьялипины унаследован от общего предка всех костных рыб и, возможно, представляет собой исходное для всех челюстноротых состояние хвостового плавника.

Если с самого начала возникновения челюстноротости хвостовой плавник как основной движитель оказался слишком энергоёмким из-за сопряжённого с движениями хвоста постоянного напряжения подчерепной мышцы, противостоящей давлению хорды, то уже на первых этапах эволюции челюстноротых возникла потребность в развитии альтернативной хвостовому плавнику локомоторной системы. Причём эта система должна была стать достаточно мощной и эффективной, чтобы обеспечить все основные потребности движения рыбы, кроме резких бросков при поимке добычи и бегстве, при которых роль основного движителя возвращалась к хвостовому плавнику. Успешным эволюционным решением этой проблемы стало возникновение у челюстноротых допол-

нительно к хвостовому плавнику семи (двух пар парных и трёх непарных) плавников, снабжённых внутренним скелетом и мускулатурой, автономной от париетальных мышц туловища. Эти плавники стали второй по отношению к хвосту локомоторной системой гнатостомат. Саркоптеригии, сохранив в большинстве групп неэрокинетизм черепа, на протяжении всей своей долгой истории сохраняли и полный набор плавников, и их мясистость, и характерное расположение на теле. Серьёзные отклонения от консервативной плавниковой схемы наблюдаются среди саркоптеригий только у дипной, эллистостегалий и тетрапод — групп, утративших неэрокинетизм и двухблочную организацию черепа.

Таким образом, раскрытие тайны механизма действия двухблочного черепа латимерии Феликсом Яновичем Дзержинским может иметь очень далеко идущие последствия, помогающие пролить свет на ранние этапы эволюции челюстноротых.

Литература

- Дзержинский Ф.Я. 1998. Сравнительная анатомия позвоночных животных. М. 208 с.
- Дзержинский Ф.Я. 2005. Сравнительная анатомия позвоночных животных. Изд. 2-е. М. 304 с.
- Дзержинский Ф.Я. 2018. Загадка двухблочного черепа представителей Sarcopterygii. Ловушка для функциональных морфологов // Зоологический журнал. Т. 97. Вып. 8. С. 882–896.
- Кузнецов А.Н. 2018. Пояснения к статье Ф.Я. Дзержинского «Загадка двухблочного черепа представителей Sarcopterygii. Ловушка для функциональных морфологов» // Зоологический журнал. Т. 97. Вып. 8. С. 897–903.
- Ястребов С.А. 2018. Метамерия головы позвоночных: современное состояние проблемы // Зоологический журнал. Т. 97. Вып. 8. С. 904–915.
- Cote S.M., Cloutier R. 2002. Vertebral development in the Devonian Sarcopterygian fish *Eusthenopteron foordi* and the polarity of vertebral evolution in non-amniote tetrapods // Journal of Vertebrate Paleontology. Vol. 22. No. 3. P. 487–502.
- 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.
- Fricke H., Hissmann K. 1992. Locomotion, fin coordination and body form of the living coelacanth *Latimeria chalumnae* // Envir. Biol. of Fishes. Vol. 34. P. 329–356.

- Katz M.J. 1983. Comparative anatomy of the tunicate tadpole *Ciona intestinalis* // Biol. Bull. Vol. 164. P. 1–27.
- Locket N.A. 1980. Some advances in coelacanth biology // Proc. R. Soc. Lond. Vol. 208. P. 265–307.
- Mathews M.B. 1975. Connective Tissue. Macromolecular structure and evolution. Berlin: Springer Verlag. 320 p.
- Millot J., Anthony J. 1958. Anatomie de *Latimeria chalumnae*. Tome 1. Squelette, muscles et formations de soutien. Paris: Centre National de la Recherche Scientifique. 122 p.
- Moy-Thomas J.A., Miles R.S. 1971. Palaeozoic fishes. NY: Springer New York. 260 p.
- Robineau D., Anthony J. 1973. Biomécanique du crâne de *Latimeria chalumnae* (poisson, crossoptérygien, coelacanthidé // Compte Rendu Hebdomadaire des Seances de l'Academie des Sciences, Paris. Ser. D. Vol. 276. No. 8. P. 1305–1308.
- Schultze H.-P. 1972. Early growth stages in coelacanth fishes // Nature New Biology. Vol. 236. P. 90–91.
- Schultze H.-P., Cumbaa S.L. 2001. *Dialipina* and the characters of basal actinopterygians // Major Events in Early Vertebrate Evolution. Systematics Association Special Volumes. Vol. 61. P. 315–332.
- Qiao T., Zhu M. 2010. Cranial morphology of the Silurian sarcopterygian *Guiyu oneiros* (Gnathostomata: Osteichthyes) // Science China Earth Sciences. Vol. 53. P. 1836–1848.

ОПЫТ ПРОВЕДЕНИЯ ЛАБОРАТОРНЫХ РАБОТ ПО ЗООЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ В ДИСТАНЦИОННОМ ФОРМАТЕ

В.Н. Мельников

Ивановский государственный университет, Иваново, Россия

EXPERIENCE IN CARRYING OUT LABORATORY TRAINING COURSES IN VERTEBRATE ZOOLOGY IN A REMOTE FORMAT

V.N. Melnikov

Ivanovo State University, Ivanovo, Russia

e-mail: ivanovobirds@mail.ru

В связи с пандемией коронавируса COVID-19 и введёнными ограничениями 2019/2020 учебный год стал организационно чрезвычайно сложным и потребовал быстрого поиска новых решений для проведения учебного процесса в дистанционном формате. С чтением лекций всё довольно быстро решилось, и из имевшегося арсенала доступных ресурсов для проведения онлайн-занятий оптимальным для нас на тот момент оказалась платформа Zoom. Бесплатный вариант вполне устраивал: проведение лекций в два этапа по 40 минут, что соответствует имеющимся ограничениям платформы. В среде Zoom удобно организовывать демонстрации презентаций, имеется возможность производить их запись, число слушателей курса не превышает количественное ограничение участников. Презентации для лекций были подготовлены и демонстрировались в программе PowerPoint из пакета Microsoft Office. При этом имеется достаточный арсенал штатных инструментов для использования при демонстрации слайдов графического планшета, что позволяет в ходе лекций в режиме online делать непосредственно на демонстрируемом слайде указатели, надписи, даже несложные рисунки.

Стратегия и тактика проведения лабораторных работ по курсу «Зоология позвоночных» в дистанционном формате очень неочевидна. При их разработке мы решили сохранить традиционную схему — проведение опроса по теме занятия и инструктажа по выполнению практической части, непосредственное выполнение работы, отчётность в виде оформленных в альбоме ри-

сунков с необходимыми подписями, комментариями и разъяснениями. Вся информация по выполнению работы давалась в среде ЭИОС «Мой университет» в виде отдельных заданий (<https://uni.ivanovo.ac.ru/exercises>), выполнение которых ограничено по времени в рамках двухчасового занятия — «пары» в соответствии с имеющимся расписанием. Во избежание накладок из-за сбоя системы и возможных технических накладок задание дублировалось в групповой «беседе» в социальной сети «ВКонтакте».

Курс зоологии позвоночных структурирован по систематическому признаку, где классу хордовых животных соответствуют одна или две двухчасовые лекции и одна или две трёхчасовые лабораторные работы. Кроме этого, по блокам проводится 5 больших срезовых опроса, которые в ИвГУ традиционно называют «коллоквиумами»: «Низшие хордовые» (бесчерепные, оболочники, круглоротые), «Рыбы», «Земноводные и пресмыкающиеся», «Птицы», «Млекопитающие».

Типичный алгоритм проведения занятия в дистанционном формате был следующим.

1. Опрос. Он проводился в виде теста в среде Академиктест (<https://academtest.ru/>), где имеется возможность создавать тесты с самым широким диапазоном типов тестовых вопросов, задавать ограниченное время прохождения теста каждым тестируемым, временные рамки доступа к тесту, а также удобно контролировать результат выполнения и ряд других удобных функций. Вопросы система даёт студентам вразнобой (эта опция также настраиваемая). Положительным аспектом использования этой развивающейся системы оказалось наличие группы в ВК, быстрый контакт с авторами, что позволило оперативно решать возникающие вопросы и даже сделать ряд предложений по совершенствованию системы. Результат теста публиковался в Задание ЭИОС в формате выставленной системой оценки и процента правильных ответов.

2. Топография внутренних органов и кровеносная система — видеосюжет по вскрытию объекта. Видеосюжеты с вскрытием представителей основных групп позвоночных были подготовлены на кафедре зоологии позвоночных МГУ. Вскрытие проводит проф. Ф.Я. Дзержинский. По ходу вскрытия Феликс Янович даёт комментарии о технологии проведения вскрытия и особенностях для данного объекта, показывает внутренние органы, обращает особое внимание на ход кровеносной системы (предварительно было произведено инъекционное окрашивание кровеносной системы).

шенным желатином). Видеосюжеты были представлены на сайте <https://vimeo.com>, но на момент написания этой статьи, к сожалению, недоступны.

При просмотре видеосюжета студенты должны были выполнить задание. Задания для разных групп варьируют: выписать все демонстрируемые артерии/вены/все сосуды в порядке демонстрации. Задание выполняется рукописно, подписывается студентом и фото размещается в ЭИОС, как ответ на данное задание. Время на выполнение задания регламентировано: продолжительность сюжета плюс 5–10 минут на фотографирование и размещение ответа.

3. Топография внутренних органов и кровеносная система, скелет — выполняются рисунки в альбоме. В этом задании в ЭИОС даётся инструктаж по выполнению рисунков, перечисляются необходимые ракурсы и элементы строения животного (органы, кровеносные сосуды, нервы, кости и т.п.), которые необходимо изобразить. Рисунок выполняется на основе руководства *Карташев Н.Н., Соколов В.Е., Шилов И.А. Практикум по зоологии позвоночных М., Высшая школа. 1981 г.* Книга доступна в электронной форме в разных форматах, в т.ч. на сайте Зоометод она представлена в удобной онлайн версии: https://zoomet.ru/prac/practicum_oglav.html. Это позволяет в Задании ЭИОС давать прямую ссылку на нужный раздел. К окончанию занятия в ЭИОС как ответ на Задание прикрепляются фотографии выполненных рисунков — в том состоянии, в каком они были сделаны в ходе занятия. Окончательная сдача доработанных рисунков (так же — фотографии страниц альбома) производится к началу следующего занятия. В альбоме студент подписывает каждый лист: фамилия, имя, группа.

Такой подход позволил регламентировать и контролировать деятельность студентов в ходе проведения дистанционных занятий, стимулировать их к выполнению работы строго по расписанию, при этом максимально предотвратив возможность копирования ответов.

Экзамен по предмету проводился также в дистанционном формате и состоял из двух этапов: тестирования в среде Академиктест и собеседования по результатам теста. Результаты коллоквиумов и экзамена, а также последующее изучение частью студентов предмета «Сравнительная анатомия позвоночных» показали успешность освоения материала большинством студентов, но и выявили более глубокое, чем при очном обучении, расхождение студентов по успешности. К сожалению, дистанцион-

ные занятия расслабили многих студентов, и «тянуться» за более сильными, находясь от них на удалении, такие студенты не смогли. Для не сдавших коллоквиумы они повторно проводились также дистанционно, в среде Академиктест, но вход в систему осуществлялся на платформе Zoom в режиме демонстрации экрана, что предотвратило возможность недобросовестного тестирования — сдачи тестов более сильными студентами, свободными в это время от занятий.

В сложившейся экстремальной ситуации проведение лабораторных работ по зоологии позвоночных в дистанционном формате оказалось вполне возможным, но полноценно заменить классические лабораторные работы оно не может, и в обычном формате очного обучения таких вариантов нужно избегать.

**СОХРАНЕНИЕ АНЦЕСТРАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ
В ТОПОГРАФИИ СЛЕДОВ ВНУТРЕННИХ
СОННЫХ АРТЕРИЙ У РАННЕТРИАСОВОЙ
ТЕМНОСПОНДИЛЬНОЙ АМФИБИИ
*VLADLENOSAURUS ALEXEYEV***

Б.И. Морковин¹, А.В. Подлеснов¹, Ф.Б. Исаходжаев²

¹ *Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва,
Россия*

² *Научно-аналитический центр, Апрелевское отделение, Всероссийский
научно-исследовательский геологический нефтяной институт,
Апрелевка, Россия*

**PRESERVATION OF THE ANCESTRAL STATE
IN THE TOPOGRAPHY OF TRACES OF INTERNAL
CAROTID ARTERIES IN THE EARLY TRIASSIC
TEMNOSPONDYL AMPHIBIAN *VLADLENOSAURUS
ALEXEYEV***

B.I. Morkovin¹, A.V. Podlesnov¹, F.B. Isakhodzhaev²

¹ *Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia*

² *Scientific-Analytical Center, Aprelevka Branch of All-Russian Research
Geological Oil Institute, Aprelevka, Russia
e-mail: prodeo27@yandex.ru*

Введение

Следы внутренних сонных артерий (рис. 1) на теле парасфеноида или внутри него у темноспондильных амфибий позднего палеозоя и раннего мезозоя интерпретируются достаточно однозначно (Romer, 1947; Shishkin, 1968; Шишкин, 1973). В примитивном состоянии, характерном для палеозойских форм (Watson, 1919; Конжукова, 1955; Watson, 1962; Шишкин, 1973), прослеживается вхождение сонной артерии снизу в тело парасфеноида в непосредственной близости от нёбных окон, спереди от базиптеригоидного сочленения. В ходе эволюции независимо у разных линий наблюдается постепенное врастание артерий в парасфеноид; при этом оставляемые ими желобки и отверстия (*fci*) на вен-

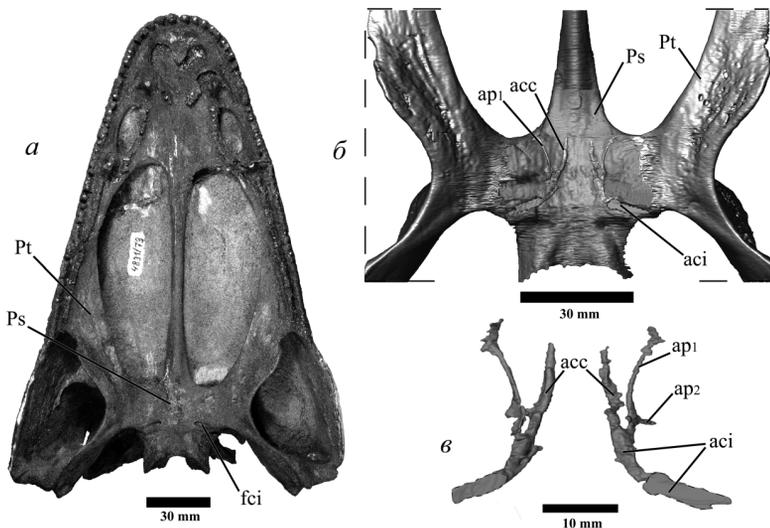


Рис. 1. Особенности топографии внутренней сонной артерии у капитозаврида *Vladlenosaurus alexeyevi* (экз. ПИН № 4831/73): а — общий вид вентральной стороны черепа; б — трёхмерная модель пteryго-парасфеноидной области с вентральной стороны; в — трёхмерная модель внутренних сонных артерий и их ответвлений.

Условные обозначения: Pt — *pterygoideum*; Ps — *parasphenoideum*; fci — входное отверстие *arteria carotis interna*; aci — *arteria carotis interna*; acc — *arteria carotis cerebialis*; ap1, ap2 — ветви *arteria palatina*.

тральной поверхности кости преобразуются во внутренние каналы, удлиняющиеся спереди назад в ходе филогенеза. В свою очередь, сами отверстия вхождения в парасфеноид смещаются спереди назад.

У среднепермских архегозавроидных амфибий следы желобков видны снизу, хотя они уже расположены более каудально, что можно назвать промежуточным состоянием, например, у *Platyposaurus* (Губин, 1991).

Для триасовых форм типична ситуация, при которой отсутствуют желобки на вентральной поверхности тела парасфеноида. Здесь входное отверстие расположено сбоку, артерия проходила через дистальный конец параптеригойдного гребня (который маркирует в черепе границу с ушной капсулой спереди). На доступных для изучения стадиях развития у триасовых таксонов от-

сутствуют следы трансформации пространственных отношений тела парасфеноида и внутренней сонной артерии. Следует отметить, что такой тип соотношений, вероятно, достигался уже у некоторых позднепермских форм, например, у ринезухид. У ринезухида *Muchocephalus* также не заметно практически никаких отверстий и следов от артерий на вентральной стороне парасфеноида (Shishkin, Rubidge, 2003).

Нормальная топография парасфеноидных каналов внутренних сонных артерий у триасовых темноспондилов Восточно-Европейской платформы описана в ряде работ (Быстров, Ефремов, 1940; Shishkin, 1968; Очев, 1972; Шишкин, 1973).

У *Benthosuchus sushkini* парасфеноидные каналы берут начало на дистальном конце параптеригоидного гребня (*cpp*). Таким образом, идя внутри него по направлению к центру окостенения парасфеноида, сонная артерия поворачивает вперёд примерно на 110°. Далее каналы выходят на дорсальную поверхность кости в районе основания *processus cultriformis*, продолжаясь в виде продольных желобков (Быстров, Ефремов, 1940). Ближе к месту выхода позади уровня базиптеригоидного отростка от сонной артерии латерально отделяется *arteria palatina*. Подобное ответвление внутренней сонной артерии отмечается и у других трематозавридов (*Thoosuchus*, *Yarengia*, *Trematosaurus* и др.) и капитозавридов (*Wetlugasaurus*, *Parotosuchus* и др.).

Из современных публикаций, в которых рассматривается положение каналов внутренней сонной артерии и её ветвей внутри парасфеноида, стоит выделить детальное томографическое исследование капитозаврида *Stanocephalosaurus amenasensis* из нижнего – среднего триаса Алжира (Arbez et al., 2017). Проведённый анализ этой формы показал обычное для триасовых таксонов расположение каналов внутренней сонной артерии по отношению к телу парасфеноида и их вхождение в последний через параптеригоидный гребень (*cpp*).

На фоне приведённых выше данных, характеризующих типичное расположение проходов внутренних сонных артерий в основании черепа у мезозойских темноспондилов, достаточно необычной оказалась картина соотношений у раннетриасового ветлугозаврина *Vladlenosaurus alexeyevi*. На фоне той же основной модели расположения артерий у него обнаружили также множественные вариации, отчасти напоминающие соотношения у позднепалеозойских форм. Это было выяснено при исследовании черепного материала по названному таксону вместе с ис-

пользованием методики компьютерной томографии. Результаты исследования рассматриваются ниже.

Материал и методика

Основой проводимых томографических исследований послужила находка черепа капитозаврида *Vladlenosaurus alexeyevi* из нижнетриасового (верхи ветлужской серии) местонахождения Скоба на р. Луза (Республика Коми, Россия).

В ходе экспедиционных работ, проводившихся в августе 2016 г. отрядом Палеонтологического института РАН, в конкреции песчаника был обнаружен почти полный череп (экз. ПИН № 4831/73), принадлежащий единственной известной отсюда амфибии *Vladlenosaurus alexeyevi*, которая представлена в коллекциях ПИН РАН серией черепов хорошей сохранности.

Образец был очищен от вмещающей породы методом химического травления в слабом растворе уксусной кислоты (до 10 %). Для общей консолидации нёба и крыши черепа недостающие части были замещены композитным пластиком.

Предварительное изучение образца показало наличие выраженных желобков на вентральной стороне парасфеноида (рис. 1а). Было проведено изучение этой области с помощью метода рентгеновской компьютерной томографии (СТ scan). Исследование проводили на базе Всероссийского научно-исследовательского геологического нефтяного института при помощи микро-нано томографа ProCon X-Ray CT-Compact. Были заданы следующие параметры съёмки: размер вокселя — 69,056 мкм, напряжение — 160 кВ., сила тока — 350 мкА. Реконструкция стека изображений произведена с использованием программного обеспечения CERA. Конвертация файлов «*.raw» в «*.tiff» произведена в GeoDict, сегментирование модели выполнено в Avizo 9. Исследование методом компьютерной томографии черепных структур триасовых амфибий Восточно-Европейской платформы проводится впервые.

Для сравнительного анализа (изучения изменчивости следов сосудов), помимо серии из 10 образцов *Vladlenosaurus alexeyevi*, были использованы также краниальные материалы, состоящие из 86 полных и фрагментарных черепов, принадлежащие нескольким основным таксонам раннетриасовых капитозавроморф Восточно-Европейской платформы из коллекции ПИН РАН, включая капитозаврида *Wetlugasaurus angustifrons* и трематозаврид *Benthosuchus korobkovi*, *B. sushkini* и *Thoosuchus yakovlevi*.

Краниальные выборки для отдельных видов были разделены на несколько возрастных групп по осевой длине черепа (см. Морковин, 2015, 2017); полученные данные обобщены в таблице 1.

Таблица 1. Проявления желобков и отверстий (*fci*) внутренней сонной артерии на вентральной поверхности парасфеноида в группах разных возрастных стадий у нескольких таксонов раннетриасовых капитозавроморф Восточно-Европейской платформы

Таксон	Размерная группа			Общее количество во всех размерных группах
	2	3	4–5	
<i>Vladlenosaurus alexeyevi</i>	–	80 % (4 экз.)	33 % (1 экз.)	50 % (5 экз.)
<i>Wetlugasaurus angustifrons</i>	–	–	–	–
<i>Benthosuchus korobkovi</i>	–	–	–	–
<i>B. sushkini</i>	–	–	–	–
<i>Thoosuchus yakovlevi</i>	20 % (2 экз.)	11 % (3 экз.)	17 % (1 экз.)	14 % (6 экз.)

* Прочерк означает отсутствие рассматриваемого признака; *n* %' — предполагаемые следы нутритивных (питающих) сосудов.

Результаты и обсуждение

Как упоминалось выше, конфигурация главных конечных ветвлений внутренней сонной артерии и их пространственные соотношения с парасфеноидом обычно единообразны у триасовых форм. Но на этом фоне выделяется *Vladlenosaurus alexeyevi*, у которого присутствуют вариации, напоминающие соотношения у поздних палеозойских таксонов. Этот вариант мы анализируем ниже на основании морфологических и томографических исследований (рис. 1).

Оценка трёхмерной модели птериго-парасфеноидной области черепа (экз. ПИН № 4831/73), полученной в результате сегментирования стеков изображений, показала, что общая конфи-

гурация топографии внутренней сонной артерии и её ветвей в целом сходна с остальными нормальными триасовыми формами (рис. 1б). На участке, отвечающем области тела парасфеноида на экз. ПИН № 4831/73, наблюдается её прохождение сначала вдоль параптеригоидного гребня, а затем поворот вперёд с ответвлением нёбной артерии. При дальнейшем анализе топографии отмечается наличие дополнительных ответвлений нёбной артерии, её разделение на переднюю и заднюю ветви (*ap1* и *ap2*) (рис. 1в).

Эта картина, непосредственно видимая на томограмме, косвенно подтверждается также для тех образцов *V. alexeyevi*, где есть входное отверстие артерии на параптеригоидном гребне, обычное для разных триасовых форм, у которых установлена подобная модель ветвления артерии. Однако пространственные отношения артерии и тела парасфеноида, выявленные на экз. ПИН № 4831/73, отличаются от стандартных. Здесь не обнаруживается типичного для триасовых форм вхождения артерии в парасфеноид сбоку через дистальный конец параптеригоидного гребня. Вместо этого, перед вхождением в парасфеноид артерия сначала оставляет короткий желобок на его вентральной поверхности, и лишь затем внедряется в кость антеродорсально, продолжаясь далее в канале внутри параптеригоидного гребня (рис. 1б).

Указанные соотношения напоминают картину промежуточного вставания артерии в парасфеноид, наблюдаемую у ряда пермских форм (Шишкин, 1973; Губин, 1991). Скорее всего, у *V. alexeyevi* они отражают случаи индивидуальной задержки развития, благодаря чему сохранялось раннее ювенильное состояние, отражавшее (рекапитулировавшее) соотношения у позднепалеозойских предков.

Результаты, полученные для экз. ПИН № 4831/73, дают основания для того, чтобы считать, что в случаях, когда вентральные парасфеноидные желобки, аналогичные встреченным на этом образце, обнаруживаются у других особей *V. alexeyevi*, они также принадлежат внутренним сонным артериям (табл. 1).

В свете этого достаточно неожиданным выглядит тот факт, что указанный тип вариаций обнаружен у 50 % (5 экз.) особей *V. alexeyevi*. В ранней возрастной группе 2 их проявления отсутствуют. Максимальный показатель в группе 3 достигает 80 % (4 экз.). Старшие возрастные группы 4–5 характеризуются его снижением до 33 % (1 экз.) особей.

Данная ситуация, в свою очередь, контрастирует с результатами наших наблюдений по ряду других одновозрастных капитозавроморф Восточной Европы (*Wetlugasaurus angustifrons*,

Benthosuchus korobkovi и *B. sushkini*), среди которых подобных вариаций не обнаружено вообще.

Отдельного упоминания заслуживает базальный трематозаврид *Thoosuchus yakovlevi*, 6 экземпляров которого (14 % от общей выборки образцов) были со следами парных желобков сосудов на вентральной поверхности парасфеноида. По своему заднему расположению и антеромедиальной направленности они напоминают следы внутренних сонных артерий у *V. alexeyevi*; но такая интерпретация для них исключена ввиду одновременного присутствия входных отверстий сонных артерий на краях параптеригоидных гребней. Кроме того, указанные желобки отличаются частой асимметрией. Скорее всего, мы имеем здесь дело со следами нутритивных (питающих) сосудов парасфеноида.

* * *

Описанное у *Vladlenosaurus alexeyevi* проявление аномального (архаичного) способа вхождения внутренней сонной артерии в парасфеноид со стороны его вентральной поверхности отмечается для раннетриасовых капитозавроморфных амфибий впервые. Как было сказано выше, такое расположение артерии выглядит промежуточным между её вентральной позицией по отношению к основанию черепа, свойственной древним палеозойским темноспондилам, и её последующим максимальным внедрением в тело парасфеноида у мезозойских форм. Наиболее логично предположить, что эта вариация является результатом сохранения у части взрослых особей *V. alexeyevi* тех соотношений, которые были характерны для их раннего развития и рекапитулировали состояние, типичное для палеозойских предков.

В этом случае мы видим проявление достаточно обычной эволюционной закономерности, когда последовательность выпадения поздних стадий развития в онтогенетическом цикле у потомков соответствует обратной последовательности их приобретения у предков (Северцов, 1939; Шишкин, 2018). В самом деле, в примере с рассмотренной нами необычной вариацией у *V. alexeyevi* речь идёт о дефинитивном сохранении вентральных желобков внутренних сонных артерий именно в заднем отделе тела парасфеноида, т.е. там, где названные сосуды в процессе филогенеза позднее всего внедрялись в кость.

Констатация неожиданно высокой частоты проявления рассмотренной необычной вариации в топографии внутренних сонных артерий у *V. alexeyevi*, при отсутствии её достоверно установ-

ленных аналогов у других родственных триасовых таксонов, позволяет высказать предположение, что данная особенность находилась у этого вида в процессе стабилизации, приобретая тем самым определённую таксономическую значимость.

Работа выполнена при поддержке проекта РФФИ № 20-05-00092.

Авторы высказывают свою благодарность д.б.н. М.А. Шишкину за ценные рекомендации и замечания в ходе подготовки публикации.

Литература

- Быстров А.П., Ефремов И.А. 1940. *Benthosuchus sushkini* Efr. лабиринтодонт из эотриаса р. Шарженги // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 10. Вып. 1. М. 102 с.
- Губин Ю.М. 1991. Пермские архегозавроидные амфибии СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 249. М. 140 с.
- Конжукова Е.Д. 1955. Пермские и триасовые лабиринтодонты Поволжья и Приуралья // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 49. М. С. 5–88.
- Морковин Б.И. 2015. О развитии покровного орнамента костей черепа в онтогенезе раннетриасовых бентозухид (*Amphibia, Temnospondyli*) // Палеонтол. журн. Вып. 1. С. 52–64.
- Морковин Б.И. 2017. Особенности эволюционных преобразований на рубеже перми и триаса на основе анализа изменчивости капитозавроморфных лабиринтодонтов (*Amphibia: Temnospondyli*) Восточно-Европейской платформы // Конф. «Эволюционная и функциональная морфология позвоночных». М. С. 227–232.
- Очев В.Г. 1972. Капитозавроидные лабиринтодонты юго-востока европейской части СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 269 с.
- Северцов А.Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л. 610 с.
- Шишкин М.А. 1973. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод // Тр. Палеонтол. инта АН СССР. Т. 137. М. 257 с.
- Шишкин М.А. 2018. О происхождении пионерной фауны амфибий раннего мезозоя // Тр. Палеонтол. о-ва. Т. 1. М. С. 176–185.
- Arbez T., Dahoumane A., Steyer J.-S. 2017. Exceptional endocranium and middle ear of *Stanocephalosaurus* (*Temnospondyli: Capitosauria*) from the Triassic of Algeria revealed by micro-CT scan, with new functional interpretations of the hearing system // Zoological Journal of the Linnean Society. Vol. 180. No. 4. P. 1–20.

- Romer A.S.* 1947. Review of the *Labyrinthodontia* // Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. 99. No. 1. P. 3–368.
- Shishkin M.A.* 1968. On the cranial arterial system of the labyrinthodonts // Acta zool. Bd 49. P. 1–22.
- Watson D.M.S.* 1919. The structure, evolution and origin of the Amphibia. The 'orders' *Rhachitomi* and *Stereospondyli* // Phil. Trans. R. Soc. London. Ser. B. Vol. 209. P. 1–73.
- Watson D.M.S.* 1962. The evolution of the labyrinthodonts // Phil. Trans. R. Soc. London. Ser. B. Vol. 245. P. 219–265.

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ЭВОЛЮЦИЯ И
ЭКОМОРФОЛОГИЯ ПЕСЦОВ (*VULPES LAGOPUS*,
MAMMALIA): ОБОБЩЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ
ИССЛЕДОВАНИЙ КРАНИУМА**

О.Г. Нанова

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

**VARIABILITY, EVOLUTION, AND
ECOMORPHOLOGY OF THE ARCTIC FOX (*VULPES*
LAGOPUS, MAMMALIA): A GENERALIZATION
OF THE RESULTS OF STUDIES OF THE CRANIUM**

O.G. Nanova

*Zoological Museum, Biological Faculty, Lomonosov Moscow State
University, Moscow, Russia
e-mail: nanovaolgag@gmail.com*

Изменчивость и эволюция животных из островных популяций привлекали внимание биологов ещё со времен появления эволюционной теории (Darwin, 1859; Wallace, 1869, 1880; Darlington, 1957; Grant, Grant, 2006; Geer et al., 2010). Островные виды и популяции являются удобными моделями для исследования закономерностей эволюционных процессов (MacArthur, Wilson, 1967; Geer et al., 2010).

Песцы (*Vulpes lagopus*) — выгодный модельный объект для такого рода исследований. Они заселяют как материковые части Евразии и Северной Америки, так и острова Тихого и Северного Ледовитого океанов (Командорские острова, острова Прибылова, Исландию, Гренландию, о. Святого Лаврентия, о. Св. Матвея, архипелаг Шпицберген, Алеутские острова).

В первую очередь мы исследовали географическую изменчивость размеров и формы черепа песцов (Martin-Serra, 2019; Нанова, 2022). Для этого мы использовали как линейные промеры черепа (32 промера, 326 черепов), взятые с помощью электронного штангенциркуля Sylvac (точность 0,01 мм), так и методы 3D геометрической морфометрии. Для 3D геометрической морфометрии использовали трёхмерные сканы черепов, полученные

с помощью лазерного сканера NextEngine HD (326 сканов черепов, 52 точки для геометрической морфометрии). Изучены экземпляры из материковой части Северной Америки, Евразии и большинства нативных островных популяций (Гренландия, Исландия, архипелаг Шпицберген, о. Св. Лаврентия, о. Св. Матвея, о-ва Прибылова — Сент-Пол и Сент-Джордж, Командорские о-ва — Беринга и Медный).

Показано, что все материковые песцы и из Евразии, и из Северной Америки, а также песцы с островов Св. Лаврентия и Св. Матвея, из Исландии и с архипелага Шпицберген не различаются по размеру и форме черепа. Песцы Гренландии достоверно мельче материковых песцов, но при этом не отличаются от них по форме черепа. Песцы о-вов Прибылова и Командорских о-вов значительно крупнее материковых песцов. Песцы Командорских о-вов, особенно песцы с о. Медный, очень специфичны по форме черепа. В целом песцы Командорских о-вов отличаются более робустным черепом, хорошо выраженными гребнями, широко расставленными скуловыми дугами, расширенными рострумом и костным нёбом. Кроме того, у песцов с о. Медный рострум ещё и укорочен, а зубы очень увеличены.

Далее в наши задачи входило выяснить причины, которые могли способствовать формированию специфичной морфологии черепа командорских песцов в условиях долгой островной изоляции. Мы тестировали две гипотезы: (1) влияние особенностей питания, или трофического фактора; (2) влияние климатического фактора.

Трофический фактор

Кормовая база песцов Командорских о-вов существенно отличается от кормовой базы основной части популяции материковых песцов (Гольцман и др., 2010). Если на большей части материкового ареала пищей песцам служат мелкие грызуны (лемминги, полёвки), то на Командорских о-вах их основной кормовой ресурс в летнее время — морские птицы (глупыши, бакланы, кайры, ипатки), а в зимнее — выбросы моря, в основном трупы морских млекопитающих (китов, сивучей, морских котиков). В историческое время грызуны на Командорских о-вах отсутствовали в силу их удалённости и изолированности незамерзающими водами Берингова моря. Но даже завезённая человеком на о. Беринга красная полёвка (*Myodes rutilus*) не является важным

компонентом в диете песцов на этом острове в силу консервативности сформировавшихся у них фуражировочных стратегий. Добыча песцов на Командорских о-вах в основном крупнее и/или обладает толстой шкурой по сравнению с добычей песцов на материке. Поэтому мы предположили, что наблюдаемые особенности черепа песцов Командорских о-вов — и увеличение размеров, и специфическая форма черепа — могут служить приспособлением к питанию более крупной и жёсткой добычей. Эту гипотезу мы тестировали с помощью методов компьютерного моделирования — анализа конечных элементов (Nanova et al., 2017), а также с помощью классических подходов функциональной морфологии (Nanova, Proa, 2017).

Анализ конечных элементов — компьютерный метод, позволяющий анализировать распределение нагрузок на объекте и характер деформации этого объекта при выполнении им какой-либо работы (Richmond et al., 2005; Panagiotopoulou, 2009; O’Higgins et al., 2011). Это метод, давно применяемый в промышленности для тестирования нагрузок в самолётостроении и машиностроении. В биологические исследования он проник относительно недавно в связи с большим скачком в производительности персональных компьютеров. Этот метод основан на использовании томограмм. Томограммы черепов превращаются в трёхмерные сети, состоящие из большого числа элементов — вокселей (трёхмерных пикселей). Процесс создания такой сети называется сегментацией. Далее для отсегментированных элементов задаются свойства тканей, такие, например, как эластичность. После создания таких базовых моделей моделируется воздействие на них внешних сил, например, воздействие мускулатуры при жевании. Исходя из заданных свойств сети, программы позволяют рассчитать распределение нагрузок на черепе и его мельчайшие деформации при заданном внешнем воздействии. Комбинация метода конечных элементов и геометрической морфометрии позволяет получать координаты деформаций в интересующих точках. Использованный метод компьютерного моделирования крайне трудоёмкий и времязатратный, поэтому в современных исследованиях сравнение проводится на единичных черепках, а не на выборках. Для избегания ошибок, связанных с использованием единичных экземпляров, их выбирают, основываясь на промерах из центра распределения в популяционной выборке.

Эти методы мы использовали для сравнения черепа песцов с островов Медный и Беринга и материкового песка. Из каждой вы-

борки было отобрано по взрослому самцу — среднему представителю популяции. Затем каждый череп был сегментирован, заданы средние свойства костной ткани — модуль Юнга (модуль продольной упругости) и соотношения Пуассона (величина отношения относительного поперечного сжатия к относительному продольному растяжению). Моделировали действие двух мышц — массетера *musculus masseter* и височной *m. temporalis*. Проанализировали распределение нагрузок и деформаций на черепах при унитаральном укусе на каждом из зубов верхнего зубного ряда: клыке С, премолярах Р1–Р4, молярах М1–М2.

Было обнаружено, что при равных нагрузках череп материкового песца деформируется сильнее по сравнению с черепами песцов с островов Медный и Беринга. Череп материкового песца также испытывает достоверно бóльшие нагрузки по сравнению с черепами песцов Командорских о-вов (Nanova et al., 2017). Особенно этот эффект выражен в области хищнического зуба (Р4) и в области моляров (М1–М2).

Полученные результаты показали, что череп командорских песцов более устойчив к нагрузкам по сравнению с черепами материковых песцов благодаря своей форме. Этот результат согласуется с предположением о том, что наблюдаемые изменения в морфологии сформировались именно как приспособление к использованию необычной для песцов кормовой базы. Такие изменения хорошо описаны на межвидовом уровне для хищников-гиперкарнивор, например, для гиеновых собак (*Lycaon pictus*) и красных волков (*Cuon alpinus*) (Dumont et al., 2005; Wroe et al., 2007; Wroe, 2008; Slater et al., 2009; Slater, Van Valkenburgh, 2009; Cox et al., 2012; Figueirido et al., 2014), но не были ранее описаны на внутривидовом уровне.

Далее трофическую гипотезу мы тестировали с помощью методики, предложенной П. Кристиансенем и С. Ро (Christiansen, Wroe, 2007). Согласно исследованиям этих авторов, у хищников, питающихся крупной добычей, нижняя челюсть открывается на больший угол по сравнению с хищниками, питающимися животными, значительно уступающими им в размерах. Эти авторы предложили методику оценки максимального угла зевка (gape angle) на костном материале. Для этого нижняя челюсть максимально отводится от черепа до момента, пока суставной отросток нижней челюсти не начинает выходить из суставной ямки височно-нижнечелюстного сустава. Далее кости фиксируются в таком положении, и измеряется угол, который образуют ниж-

няя челюсть и череп. Используя этот метод, мы измерили максимальные углы зевка на черепах песцов с о. Беринга (41 череп), с о. Медный (30) и материковых песцов (43). Мы обнаружили, что указанные углы достоверно выше у командорских песцов по сравнению с материковым ($50,72 \pm 5,42^\circ$), при этом у песка с о. Медный этот угол ($60,70 \pm 6,23^\circ$) немного больше, чем у песка с о. Беринга ($57,12 \pm 7,43^\circ$). Осмотр костного материала позволил предположить, что такая разница в величине угла зевка связана с различиями между материковыми и островными песцами в форме суставного отростка нижней челюсти; это предположение требует отдельного исследования с применением современных морфологических методов. Полового диморфизма по этому признаку не обнаружено ни в одной из популяций. Полученные данные согласуются с результатами компьютерного моделирования и ещё раз свидетельствуют в пользу того, что трофический фактор был ведущим в формировании морфологического облика песка командорских популяций.

Климатический фактор

Климат на Командорских о-вах мягче, чем в материковых областях, населённых песцами. Этому способствует то, что Командорские о-ва расположены южнее Полярного круга и круглый год омываются незамерзающими водами Берингова моря и Тихого океана. Влажность, среднегодовые и зимние температуры на островах выше по сравнению с этими параметрами за Полярным кругом на материке. Температура и влажность воздуха часто являются ключевыми факторами, оказывающими влияние на морфологические особенности респираторной системы млекопитающих. Такие исследования проводили на человеке и на хищных млекопитающих (Green et al., 2012; Marks et al., 2019). В более суровых условиях воздух должен согреваться и увлажняться в носовой полости (Keck et al., 2000; Mlynski et al., 2001). Для оценки влияния особенностей климата на респираторную систему командорских песцов была разработана система промеров черепа с привлечением специалистов в этой области (д.б.н. А.А. Евтеев). Всего были использованы 25 промеров, характеризующих хоаны, грушевидную апертуру, носовые кости, костное нёбо и роstralную часть черепа в целом (Никитина, 2021). Мы сопоставляли песцов с о. Беринга (40 черепов), с о. Медный (40), из материковой части Евразии (80) и из Гренландии (9). Корреляций между

особенностями респираторной системы, температурой и влажностью обнаружено не было. Результаты показали, что параметры черепа, характеризующие респираторную часть, сходны для всех изученных популяций. Примечательно, что уровень вариабельности признаков, характеризующих респираторный отдел черепа, оказался выше у песцов обоих популяций Командорских о-вов. Это говорит о том, что в условиях более мягкого климата исследуемая респираторная система находится под меньшим давлением отбора.

Выводы

В нашем многоуровневом исследовании было показано, что песцы Командорских о-вов наиболее специфичны по форме черепа среди популяций, обитающих на всём циркумполярном ареале вида. Этому способствовала долгая и полная изоляция в необычных для песка условиях. Мы исследовали влияние трофического и климатического факторов. Было показано, что трофический фактор играл ведущую роль в формировании облика командорских песцов. Влияния климата не обнаружено. Мягкий климат Командорских о-вов, по-видимому, напротив, способствовал снижению давления отбора, определяющего стабильность признаков строения респираторного отдела черепа песцов.

Использованный нами комплекс методов будет полезен для исследования других популяций песцов, например, песцов о-вов Прибылова, а также других видов млекопитающих.

Литература

- Гольцман М.Е., Нанова О.Г., Сергеев С.Н., Шиенок А.Н. 2010. Использование кормовых ресурсов репродуктивными семьями песцов (*Alopex lagopus* Semenovi Ognev, Mammalia: Canidae) на о-ве Медный (Командорские о-ва) // Зоологический журнал. Т. 89. Вып. 10. С. 1246–1263.
- Нанова О.Г. 2022. Циркумполярная изменчивость черепа песка *Vulpes lagopus* с уточнением таксономического положения островных популяций // Зоологический журнал. Т. 101. Вып. 3. С. 336–348.
- Никитина Т.А. 2021. Островная изоляция и морфологические изменения респираторного отдела черепа песцов (*Vulpes lagopus* Linnaeus, 1758) на Командорских островах. Магистерская диссертация (руководители Жигарев И.А., Нанова О.Г.). М. 101 с.

- 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. Art.e36299.
- Christiansen P., Wroe S. 2007. Bite force predicts feeding ecology in carnivorans // *Ecology*. Vol. 88. P. 347–358.
- Darlington P.J. 1957. *Zoogeography: The geographic distribution of animals*. New York. 675 p.
- Darwin C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London. 807 p.
- Dumont E.R., Piccirillo J., Grosse I.R. 2005. Finite-element analysis of biting behavior and bone stress in the facial skeletons of bats // *The Anatomical Record. Part A*. Vol. 283. P. 319–330.
- Figueirido B., Tseng Z.J., Serrano-Alarcón F.J., Martín-Serra A., Pastor J.F. 2014. Three-dimensional computer simulations of feeding behaviour in red and giant pandas relate skull biomechanics with dietary niche partitioning // *Biology Letters*. Vol. 10. Art.20140196.
- Geer A., Lyras G., Vos J., Dermitzakis M. 2010. Evolution of island mammals: adaptation and extinction of placental mammals on islands. Chichester. 479 p.
- Grant P.R., Grant B.R. 2006. Evolution of character displacement in Darwin's Finches // *Science*. Vol. 313. No. 5784. P. 224–226.
- Keck T., Leiacker R., Heinrich A., Kuhnemann S., Rettinger G. 2000. Humidity and temperature profile in the nasal cavity // *Rhinology*. Vol. 38. P. 167–171.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Monographs on Population Biology. Princeton. 224 p.
- Martín-Serra A., Nanova O., Varón-González C., Ortega G., Figueirido B. 2019. Phenotypic integration and modularity drives skull shape divergence in the Arctic fox (*Vulpes lagopus*) from the Commander Islands // *Biology Letters*. Vol. 15. Art.20190406.
- Mlynski G., Grutzenmacher S., Plontke S., Mlynski B., Lang C. 2001. Correlation of nasal morphology and respiratory function // *Rhinology*. Vol. 39. P. 197–201.
- Nanova O., Proa M. 2017. Cranial features of mainland and Commander Islands Arctic foxes *Vulpes lagopus* reflect their diverging foraging strategies // *Polar Research*. Vol. 36. Issue Sup 1. P. E68–E72.
- Nanova O., Proa M., Fitton L., Evteev A., O'Higgins P. 2017. Comparison of cranial performance between mainland and two island subspecies of the Arctic fox *Vulpes lagopus* (Carnivora: Canidae) during simulated biting // *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 121. No. 4. P. 923–935.
- O'Higgins P., Cobb S.N., Fitton L.C., Groning F., Phillips R., Liu J., Fagan M.J. 2011. Combining geometric morphometrics and functional

- simulation: an emerging toolkit for virtual functional analyses // *J. Anat.* Vol. 218. No. 1. P. 3–15.
- Panagiotopoulou O.* 2009. Finite element analysis (FEA): Applying an engineering method to functional morphology in anthropology and human biology // *Annals of Human Biology.* Vol. 36. No. 5. P. 609–623.
- Richmond B.G., Wright B.W., Grosse I., Dechow P.C. Ross C.F., Spencer M.A., Strait D.S.* 2005. Finite element analysis in functional morphology // *Anat. Rec.* Vol. 283A. P. 259–274.
- Slater G.J., Dumont E.R., Van Valkenburgh B.* 2009. Implications of predatory specialization for cranial form and function in canids // *Journal of Zoology.* Vol. 278. P. 181–188.
- Slater G.J., Van Valkenburgh B.* 2009. Allometry and performance: the evolution of skull form and function in felids // *Journal of Evolutionary Biology.* Vol. 22. P. 2278–2287.
- Wallace A.R.* 1869. *The Malay Archipelago: the Land of the orangutan and the bird of Paradise: a narrative of travel with studies of man and nature.* Scotland. 277 p.
- Wallace A.R.* 1880. *Island life, or the phenomena and causes of insular faunas and floras, including a revision and attempted solution of the problem of geological climates.* London. 608 p.
- Wroe S.* 2008. Cranial mechanics compared in extinct marsupial and extant African lions using a finite-element approach // *Journal of Zoology.* Vol. 274. P. 332–339.
- Wroe S., Clausen P., McHenry C., Moreno K., Cunningham E.* 2007. Computer simulation of feeding behaviour in the thylacine and dingo as a novel test for convergence and niche overlap // *Proceedings of the Royal Society. B Biological Sciences.* Vol. 274. P. 2819–2828.

**ЭВОЛЮЦИЯ ПЛИО-ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ
КРОКУТОИДНЫХ ГИЕН ЕВРАЗИИ НА ПРИМЕРЕ
ИЗУЧЕНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ
PLIOCROCUTA, *PACHYCROCUTA* И *CROCUTA*
ИЗ РОССИИ И БЛИЗЛЕЖАЩИХ СТРАН**

П.П. Никольская, М.В. Сотникова

Геологический институт РАН, Москва, Россия

**THE EVOLUTION OF PLIO-PLEISTOCENE
CROCUTOID HYAENIDS OF EURASIA BASED
ON THE STUDY OF *PLIOCROCUTA*, *PACHYCROCUTA*
AND *CROCUTA* REPRESENTATIVES FROM RUSSIA
AND NEARBY COUNTRIES**

P.P. Nikolskaia, M.V. Sotnikova

Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

e-mail: nikolskayapol@gmail.com

В настоящее время семейство Hyaenidae Gray состоит из четырёх моноспецифических родов, ареал которых ограничен Африкой, частью Ближнего Востока и юго-западной Азией. Однако в плиоцене и плейстоцене, а особенно в миоцене, географическое распространение гиен было значительно шире и охватывало большую часть Евразии и Африку. Единственный род *Chasmaporthetes* Nay смог проникнуть даже в Северную Америку (Werdelin, Solounias, 1991). Неогеновое биоразнообразие гиен было также велико, в общей сложности известно более 60 ископаемых видов. Первое появление гиенид фиксируется в среднем миоцене (MN 4); таким образом, стратиграфический интервал распространения гиен охватывает около 16 млн. лет (Vinuesa, 2018).

В семействе Hyaenidae крокутоидные гиены являются условной группой, в которую объединяются гиены, по морфологии сходные с представителями современного рода *Crocuta* Kaup. Помимо рода *Crocuta*, к этой группе относят плио-плейстоценовые рода *Pliocrocuta* Kretzoi и *Pachycrocuta* Kretzoi (Howell, Peter, 1980). Среди признаков крокутоидности следует отметить удлинение нижнего хищнического зуба m1, редукцию на нём метаконида и талонида, а также наличие уникаль-

ной тенденции к скачкообразному увеличению размеров и массивности третьих предкоренных зубов. Глобальное вымирание большого количества таксонов семейства *hyaenidae* на границе мио-плиоцена способствовало тому, что крокутоидные гиены стали практически основными представителями этой группы хищников на континенте. Это событие обычно связывают с появлением в терминальном миоцене представителей трибы *Canini*, которые в начале плиоцена быстро распространились из Америки и стали доминирующими в сообществах хищных млекопитающих Евразии, заполнив экологические ниши, ранее принадлежавшие гиенам (Werdelin, Solounias, 1991; Sotnikova, 2006; Sotnikova, Rook, 2010).

Сведения о плио-плейстоценовых крокутоидных гиенах получены преимущественно из Западной Европы и Восточной Азии. Европейские находки достаточно хорошо изучены и стратифицированы (Werdelin, Solounias, 1991; Vinuesa, 2018). Морфология азиатских форм подробно описана в нескольких работах (Qui, 1987; Tseng et al., 2016; Liu et al., 2021), однако геологическая база, особенно для плиоценовых находок из Китая, довольно слабо обоснована (Qui, 1987). На этом фоне хорошим дополнением к существующим знаниям о крокутоидных гиенах Евразии послужили материалы из российских коллекций, хранящиеся в ПИН РАН, ГИН РАН, ГИН СО РАН и Геологическом музее им. А.А. Штуkenберга. Эти материалы происходят из российских регионов (Забайкалье, Урал, Поволжье) и с близлежащих территорий: Украины, Таджикистана и Монголии. Эти находки никогда раньше не были описаны, за исключением коллекций из Таджикистана (местонахождения Куруксай и Лахути) (Сотникова, 1989) и Казани (Аверьянов и др., 1992), а также части коллекции Одесских катакомб, хранящейся в Одессе (Яцко, 1956). Все материалы из российских коллекций довольно многочисленны и найдены в известных и хорошо стратифицированных местонахождениях; изученные остатки *hyaenidae* были обнаружены на территории между Западной Европой и Китаем. Они включают все обсуждаемые таксоны и представляют хорошую основу для детального морфологического анализа.

В настоящей работе остатки рода *Pliocrocota* были изучены из плиоценовых местонахождений Одесские катакомбы (Украина, MN15), Удунга (Западное Забайкалье, Россия MN16a) и Шамар (Северная Монголия, MN16) и плейстоценового местонахождения Куруксай (Таджикистан, MN17) (рис. 1).

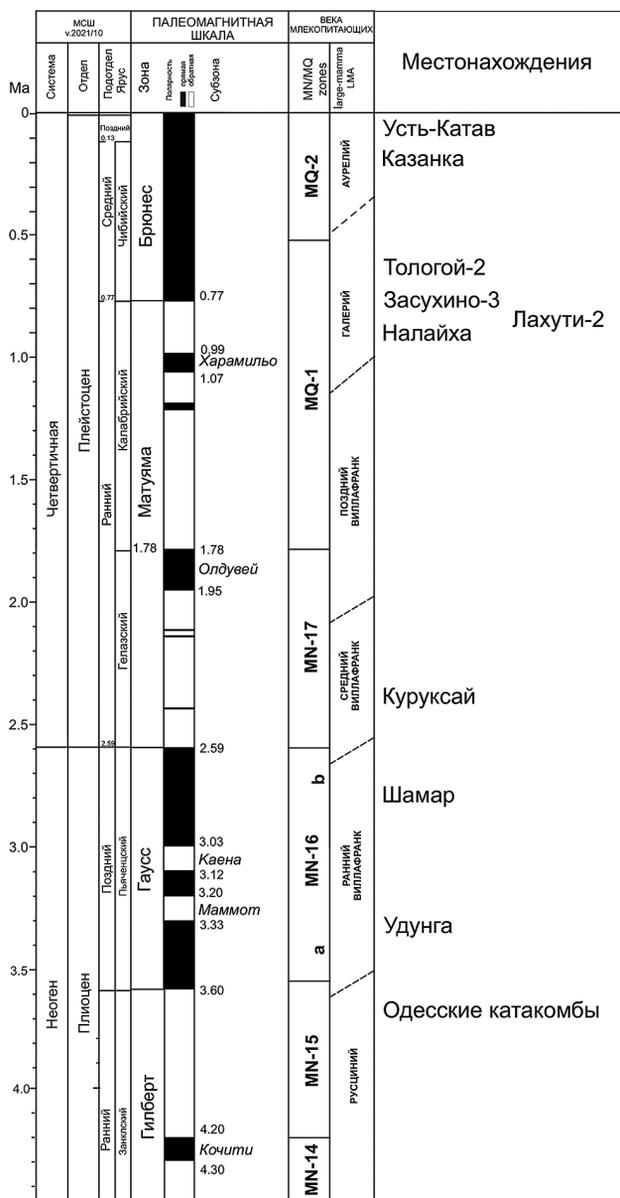


Рис. 1. Стратиграфическая позиция местонахождений изученного материала.

Род *Pliocrocota* был широко распространён в Евразии и существовал в узком стратиграфическом диапазоне от 4,5 до 2,0 млн. лет назад. Род известен из многих местонахождений крупных млекопитающих Евразии от Испании до Китая (Howell, Petter, 1980; Werdelin, Solounias, 1991). Основной проблемой при описании плиоокрокот является таксономический состав рода. Одни исследователи признают в его составе два хроновида: плиоценовый *P. pyrenaica* (Depéret) и раннеплейстоценовый *P. perrieri* (Croizet et Jobert) (Howell, Petter, 1980; Qiu, 1987). Другие считают, что все плиоокрокоты принадлежат к одному виду, а название плейстоценового таксона имеет приоритет (Werdelin, Solounias, 1991; Tseng et al., 2016; Vinuesa, 2018). Действительно, остатки раннеплейстоценовых *P. perrieri* в Европе известны из многих местонахождений, а находки плиоценовых плиоокрокот весьма малочисленны и слабо информативны (Howell, Petter, 1980). Поэтому в данный момент проблема видовой диагностики плиоокрокот не может быть решена на западноевропейском материале. На этом фоне серийный материал из Одесских катакомб, Удунги, Шамара и Куруксая дал возможность детального анализа признаков и особенностей их развития у плиоокрокот в эволюционном контексте в интервале 2,0 млн. лет.

Для решения таксономической проблемы рода *Pliocrocota* были применены морфологический и статистический методы. По нижним зубам плиоокрокот была выделена серия морфотипов, характеризующих этапы развития этих гиен в плиоцене и плейстоцене. Наиболее показательным оказался нижний хищнический зуб m1, для которого были выделены 4 морфотипа. Первые два, имевшие метаконид с разной степенью развития, были характерны для плиоценовых плиоокрокот из Одесских катакомб, Шамара и Удунги. Четвертый морфотип, у которого метаконид m1 полностью редуцируется, был обнаружен только у плейстоценовых форм из местонахождения Куруксай. Морфологический анализ предкоренных зубов также показал тенденцию к редукции у них цингулума в течение плио-плейстоценовой истории рода *Pliocrocota*. Аналогичная картина была прослежена у плиоокрокот из Западной Европы и Азии (по материалам, описанным Viret, 1954; Qiu, 1987; Tseng, et al., 2016; Vinuesa, 2018). Методами математической статистики было выявлено, что у плиоокрокот в течение плио-плейстоцена нижние щёчные зубы равномерно увеличивались в размерах, коронки этих зубов становились шире, а коронка нижнего хищнического m1 расширялась в боль-

шей степени, чем коронки предкоренных зубов р3 и р4. Изменения в ширине m1 показали его метрическую зависимость от наличия или отсутствия на зубе метаконида: зубы с метаконидом оказались более узкими, чем зубы без него. Таким образом, статистический анализ позволил зафиксировать прогрессивное развитие крокутоидности (усиление массивности предкоренных зубов, редукция цингулума и бугорков) у плиокрокут в течение времени их существования. Кроме того, наличие у плейстоценовых плиокрокут более продвинутых морфотипов m1, не зафиксированных у их плиоценовых аналогов, позволяет классифицировать евразийских плиокрокут в рамках двух хроновидов: плиоценового *P. pyrenaica* и раннеплейстоценового *P. perrieri*.

Следующий этап развития крокутоидных гиен в Евразии представлен моноспецифическим родом *Pachycrocuta* с единственным видом *P. brevirostris* (Gervais). Представители этого рода отличались от плиокрокут более крупными размерами, формой и параметрами нижней челюсти. Их большая, чем у плиокрокут, близость к крокутоидной специализации зубного аппарата выражалась в расширении щёчных зубов, увеличении третьего предкоренного зуба р3, а также в редукции бугорков на m1 и уменьшении размеров его талонида. Современный кладистический анализ указывает на отсутствие близких родственных связей между родами *Pliocrocuta* и *Pachycrocuta* и демонстрирует сестринский характер их отношений. Это заключение также косвенно подтверждается совместным нахождением представителей этих родов в нескольких наиболее древних местонахождениях на уровне 2,0 млн. л. н. (Лонгдан, Китай; Сивалики, Пакистан и Геракароу-1, Греция) (Werdelin, Solounias, 1991).

Вид *P. brevirostris* имел большой стратиграфический диапазон: 2,0–0,8 млн. лет в Европе и 2,0–0,6 млн. лет в Азии. В Европе гигантская гиена впервые появилась в Средиземноморском и Причерноморском регионах (Испания, Греция и др.). В конце раннего – начале среднего плейстоцена её ареал захватил также северные территории Европы (Англия, Германия, Словакия и др.) (Werdelin, Solounias, 1991; Iannucci et al., 2022). Её присутствие было также зафиксировано на юге России (Sotnikova, Titov, 2009). В Азии находки пахикрокут описывались из Китая, Таджикистана и Пакистана (Qiu, 1987; Сотникова, 1989; Iannucci et al., 2021; Liu et al., 2021). Основная проблема в изучении этих гиен заключается в установлении морфологических различий между пахикрокутами раннего плейстоцена (интервал от 2,0 до 1,2–0,99 млн.

л. н.) и их аналогами из более молодых отложений (переход от раннего к среднему плейстоцену, от 1,0 до 0,7–0,6 млн. л. н.). В этом плане важными являются изученные в данной работе находки гигантских гиен из 3 регионов: Западного Забайкалья (Тологой-2, Засухино-3), Северной Монголии (Налайха) и Таджикистана (Лахути-2) (рис. 1). Все эти находки происходят из хорошо известных местонахождений, возраст которых по комплексу геологических, палеонтологических и палеомагнитных данных определяется в 1,2–0,7 млн. л. н. Как и в случае с *Pliocrocota*, эти находки заполняют пробел в наших знаниях об азиатской истории пахикрокут; кроме того, они расширяют представления о северной границе азиатского ареала гигантских гиен, а также добавляют необходимые данные для детального морфометрического сравнения стратиграфически более ранних и более поздних представителей рода *Pachycrocota*.

Анализ азиатских находок был проведён по принципу выделения морфотипов для рода *Pliocrocota*. Для сравнения использовали коллекции из типового местонахождения Сензелье, а также фотоматериалы из других европейских и азиатских местонахождений, содержащих находки *P. brevirostris*. На основании анализа морфотипов предкоренных зубов р3 и р4, а также хищнического зуба m1 удалось установить, что изученные *P. brevirostris* конца раннего – начала среднего плейстоцена имеют признаки более продвинутые, чем гиены, известные из более древних стратиграфических интервалов.

В начале среднего плейстоцена род *Pachycrocota* вымирает в Евразии, а его экологическую нишу, по-видимому, занимают крупные псовые и представители современного рода *Crocota*, которые были наиболее специализированными формами по сравнению с остальными изученными таксонами крокутоидных гиен. Существующие в настоящее время взгляды на таксономию евразийских плейстоценовых крокут принимают концепцию о существовании в Европе двух видов рода *Crocota*: в среднем плейстоцене — вида *C. intermedia* (Serres, Dubreuil et Jeanjean), а в среднем и позднем плейстоцене — более крупного и гипсодонтного вида *C. spelaea* (Goldfuss). Дальневосточные и азиатские средне-позднеплейстоценовые крокуты выделяются в отдельный вид *C. ultima* Ewer (Lewis, Werdelin, 2022), который морфометрически слабо отличается от *C. spelaea* (Baryshnikov, 2014; Lewis, Werdelin, 2022), но демонстрирует отличия на молекулярном уровне (Westbury et al., 2020). Исследования по видовой дифференциация

ции Евразийских плейстоценовых крокут находятся в стадии развития, поэтому вопрос о географической границе между ареалами видов *C. ultima* и *C. spelaea* в настоящее время весьма актуален. В этом плане значительный интерес представляют впервые изученные нами остатки нижних челюстей крокуты из позднплейстоценовых отложений пещеры Усть-Катав на Южном Урале и материалы из среднеплейстоценовых отложений в бассейне р. Казанки (рис. 1) вблизи города Казань, описанные ранее в работе А.О. Аверьянова с соавторами (1992). Обе находки приурочены практически к центральной части Евразийского плейстоценового ареала рода *Crocota*, и установление их видовой принадлежности в какой-то мере может внести ясность в вопрос о границах распространения и европейского, и азиатского таксонов.

Установлено, что по метрическим признакам изученный материал находится в пределах изменчивости *C. spelaea* и *C. ultima*. Сравнительный метрический анализ был проведён с помощью методов математической статистики. Помимо наших материалов, к этому анализу были привлечены данные, приведённые Г.Ф. Барышниковым для описания и сравнения *C. ultima* из пещеры Географического общества на Дальнем Востоке России (Baryshnikov, 2014). Мы установили, что европейские *C. spelaea* имеют более узкий нижний хищнический зуб m1, чем дальневосточный вид *C. ultima*, в то время как пропорции третьего премоляра р3 у этих видов значимо не различаются. Морфологический анализ признаков нижней челюсти показал, что уральская и поволжская формы схожи между собой. Вместе они отличаются от дальневосточной *C. ultima* уменьшением высоты челюсти в области симфиза по отношению к её высоте под m1, большей изогнутостью нижнего зубного ряда, более узким нижним хищническим зубом m1, более высокой позицией m1 в челюсти относительно премоляров. По указанным признакам изученные формы близки к европейским *C. spelaea*, что подтверждает плейстоценовое распространение европейского вида вплоть до Урала.

Исследование соответствует плану научных работ ГИН РАН.

Литература

- Аверьянов А.О., Барышников Г.Ф., Гарутт В.Е., Гарутт Н.В., Фомичева Н.Л. 1992. Волжская фауна плейстоценовых млекопитающих в Геолого-минералогическом музее Казанского университета. Казань. 164 С.

- Сотникова М.В. 1989. Хищные млекопитающие плиоцена — раннего плейстоцена: стратиграфическое значение // Труды ГИН АН СССР. Т. 440. М. 123 с.
- Яцко И.Я. 1956. О находках гиен в древних карстовых пещерах г. Одессы // Ежегодник Всесоюзного палеонтологического общества Одессы. Вып. 15. С. 335–340.
- Baryshnikov G. 2014. Late Pleistocene hyena *Crocota ultima ussurica* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae) from the Paleolithic site in Geographical Society Cave in the Russian Far East // Proc. Zool. Inst. RAS. Vol. 318. No. 3. P. 197–225.
- Howell F.C., Petter G. 1980. The *Pachycrocota* and *Hyaena* lineages (Pliopleistocene and extant species of the Hyaenidae) // Geobios. Vol. 13. No. 4. P. 579–623.
- Iannucci A., Mecozzi B., Kahlke R.D., Sardella R. 2022 New results on hyaenids from the Early Pleistocene site of Untermassfeld // The Pleistocene of Untermassfeld near Meiningen (Thüringen, Germany). P. 5. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz. Vol. 40. No. 5. P. 1339–1354.
- Lewis M.E., Werdelin L. 2022. A revision of the genus *Crocota* (Mammalia, Hyaenidae) // Palaeontographica Abteilung A. Vol. 322. No. 1–4. P. 1–115.
- Liu J., Liu J., Zhang H., Wagner J., Jiangzuo Q., Song Y., Liu S., Wang Y., Jin C. 2021. The giant short-faced hyena *Pachycrocota brevirostris* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae) from Northeast Asia: A reinterpretation of subspecies differentiation and intercontinental dispersal // Quaternary International. Vol. 577. P. 29–51.
- Qiu Zh. 1987. Die Hyaeniden aus dem Ruscium und Villafranchium Chinas // Munchner Geowissenschaftliche Abh. Bd.9. S.1–108.
- Sotnikova M. 2006. A new canid *Nurocyon chonokhariensis* gen. et sp. nov. (Canini, Canidae, Mammalia) from the Pliocene of Mongolia // Cour. Forsch. Inst. Senckenberg. No. 256. P. 11–21.
- Sotnikova M., Rook L. 2010. Dispersal of the Canini (Mammalia, Canidae: Caninae) across Eurasia during the Late Miocene to Early Pleistocene // Quaternary International. Vol. 212. No. 2. P. 86–97.
- Tseng Z., Xiaoming Wang, Qiang Li, Guangpu Xie. 2016. Pliocene bone-cracking Hyaeninae (Carnivora, Mammalia) from the Zanda Basin, Tibet Autonomous Region, China // Historical Biology. Vol. 28. No. 1–2. P. 69–77.
- Vinuesa V. 2018. Bone-Cracking Hyenas (Carnivora, Hyaenidae) from the European Neogene and Quaternary: Taxonomy, Paleobiology and Evolution: PhD Thesis. Bellaterra, Universitat Autònoma de Barcelona. 283 p.

- Viret J. Le.* 1954. Loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drome) et sa faune de mammifères villafranchiens // Nouvelles archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon. P. 41–88.
- Werdelin L., Solounias N.* 1991. The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution // Fossils and strata. Vol. 306. P. 1–10.
- Westbury M.V., Hartmann S., Barlow A., Preick M., Ridush B., Nagel D., Rathgeber T., Ziegler R., Baryshnikov G., Sheng G., Ludwig A., Wiesel I., Dalen L., Bibi F., Werdelin L., Heller R., Hofreiter M.* 2020. Hyena paleogenomes reveal a complex evolutionary history of cross-continental gene flow between spotted and cave hyena // Sci. Adv. Vol. 6. 10 P.

ПРОЦЕСС МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ КАК РАЗВЁРТЫВАНИЕ «ПРОСТРАНСТВА ПРИЗНАКОВ» ВО ВРЕМЕНИ

Е.М. Образцова

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

THE PROCESS OF MORPHOLOGICAL EVOLUTION AS AN EXPANSION OF THE “SPACE OF FEATURES” IN TIME

E.M. Obraztsova

*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia
e-mail: Ekaterina.Obraztsova@zin.ru*

1. Принципы анализа морфологических эволюционных изменений.

Морфологическая эволюция — это изменение пространственной организации (формы) с течением времени. Есть три способа изменить форму объекта: увеличение, уменьшение и искривление. Все три типа являются вариациями процессов роста: увеличение — это линейный рост, уменьшение — «отрицательный» линейный рост, а искривление — рост одной части объекта вбок относительно другой части. Таким образом, любое изменение формы может быть отображено вектором, показывающим, в какой точке, в каком направлении и с какой интенсивностью происходит рост внутри объекта (рис. 1). Формально вектор роста можно поставить в соответствие любой точке объекта, даже если вектор нулевой (т.е. роста нет, и изменения формы в этой точке не происходит). Таким образом, любой объект, состоящий хотя бы из нескольких точек, может быть представлен как векторное поле с числом единичных векторов, соответствующих числу точек в объекте. Преобразование формы такого объекта — не унитарный процесс, а суперпозиция множества отдельных «локальных» процессов; и если каждый из них может прогрессировать (а также менять скорость и направление) независимо, то один и тот же исходный «предковий» набор векторов может породить существенное разнообразие производных форм, в зависимости от того, какие вектора будут прогрессировать с опережением, а какие — с отставанием (в биологии это явление известно как гетерохрония).

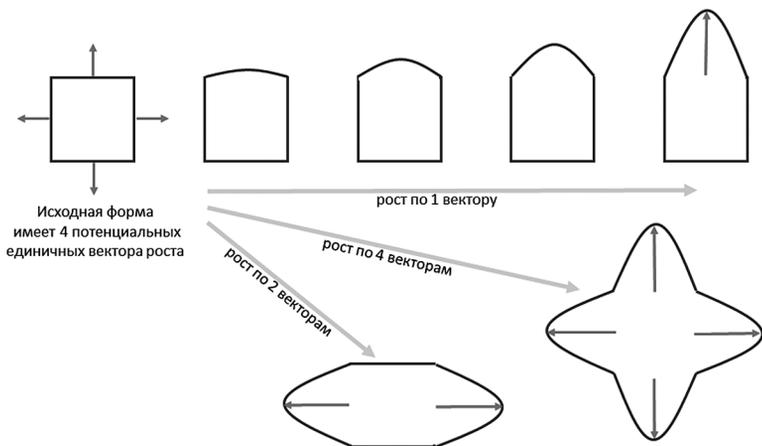


Рис. 1. Трансформации объекта с четырьмя независимыми векторами роста.

Полное разнообразие возможных производных форм, возникающих только за счёт гетерохронии, описывается моделью векторного «пространства признаков» (рис. 2), суть которой в следующем. Прогресс по любому отдельно взятому единичному вектору роста порождает непрерывный ряд переходных форм, в котором одна отдельно взятая структура (область, подверженная действию одного единичного вектора) поступательно прогрессирует; но когда векторов внутри объекта много, и каждый из них имеет свой ряд, вместе они составляют многомерное пространство, в котором ряд по каждому вектору — это отдельное измерение (следовательно, мерность пространства равна количеству независимо варьирующих векторов). Соответственно, «признаком» в данной модели является любой единичный независимый процесс роста, «носителем» признака — область объекта, прогрессирующая (растущая) по этому направлению¹.

В точке «0» «пространства признаков» находится исходная форма, у которой ещё не произошло роста ни по одному из векторов. В противоположащем точке «0» углу спектра — наиболее про-

¹ Это можно сравнить с концепцией «признака» в молекулярной биологии: процесс молекулярной эволюции — изменение последовательности ДНК — есть суперпозиция элементарных мутационных процессов отдельных нуклеотидов, а каждый нуклеотид — это «носитель» одного элементарного процесса, который может принимать пять значений [0, A, T, G, C].

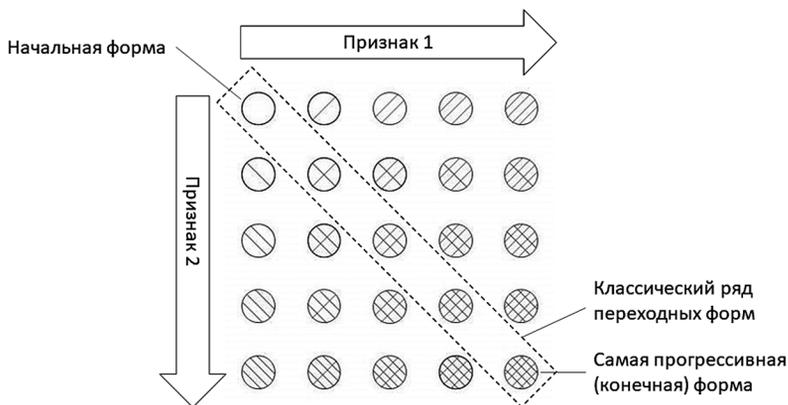


Рис. 2. Пространство переходных форм для двух признаков. Для простоты отображения в качестве «признаков» взят дискретный параметр — увеличение числа элементов, хотя в морфологии более частыми должны быть признаки с непрерывными рядами значений.

грессивная форма, у которой изменения по всем векторам достигли максимальных значений (если таковые существуют). Достичь наиболее прогрессивной формы (то есть развиться в неё) можно по любым «траекториям» внутри спектра, из которых крайние случаи — либо параллельное одновременное развитие обоих признаков (с построением классического ряда переходных форм), либо последовательное развитие сначала одного, затем другого признака.

Биологический объект со сложной пространственной организацией, претерпевающий морфогенез — как онтогенетический, так и филогенетический — является частным случаем трансформирующейся геометрической фигуры. В нём количество элементов с независимым «поведением» может достигать триллионов, если не более, однако принципы те же.

В онтогенезе пространственная организация развёртывается из одной точки (зиготы) через процессы роста непрерывно в течение всей жизни (в некоторых случаях замедляясь по достижении определённой формы). Зигота как нулевая точка этого поля содержит в себе в качестве потенциалов полный набор векторов роста и информацию об их топологической организации; затем потенциалы развёртываются в материальные структуры организ-

ма. По сути, онтогенез следует рассматривать как единый 4-мерный векторный объект, а наблюдаемый в реальном времени организм — как трёхмерную проекцию 4-мерного объекта. Онтогенез содержит полный набор морфологических данных биологического вида, которые можно получить, лишь пронаблюдав полную последовательность состояний развивающегося организма от зачатия до смерти. Набор и топология онтогенетических векторов роста видоспецифичны, как последовательность ДНК.

Онтогенез как единый объект воспроизводит себя в ряду поколений. При тиражировании механизм изменчивости как суперпозиции множества независимых процессов переносится из онтогенеза в филогенез: различие производных форм будет обуславливаться различием относительных скоростей единичных векторов роста.

2. Следствия (предсказания) модели:

– спонтанные массовые аномалии (Коваленко, 2003) — появление большого количества аномальных форм в одном пуле потомков от одного производителя без воздействия внешних стимулов. Явление может возникать вследствие неточной детерминации векторов роста в онтогенезе: если скорость допускает некоторый диапазон значений, тогда при тиражировании онтогенеза будет возникать спектр форм, реализующий весь допустимый диапазон;

– чередование диверсификаций и вымираний. Цикл из диверсификации и вымирания должен возникать при любом превращении начальной формы в конечную, если для такого превращения необходимо изменить более одного признака. В начальной фазе цикла разнообразие нарастает за счёт гетерохронии. Затем, если опережающие признаки стабилизируются, отстающие признаки догоняют их, и тогда формы в любых генетических линиях внутри спектра начинают приобретать всё больше сходства между собой, и общее разнообразие форм, таким образом, сокращается;

– мозаичная эволюция — случайное сочетание продвинутых и примитивных черт внутри группы. Неизбежное следствие гетерохронии в разгар превращения начальной формы в конечную;

– параллелизмы — независимое развитие одинаковых признаков в разных генетических линиях. Морфологические признаки передаются из поколения в поколение не в виде готовых структур, а в виде потенциалов; и если у предковой формы топология онтогенетического поля допускает развитие какой-либо структуры (даже если у самого предка она не развита), то эта структура будет возникать у всего пула потомков, не обязательно одновременно, благодаря гетерохронии;

– виды-двойники — идентичная морфология в разных генетических линиях. По сути, данное явление — лишь предельный случай параллелизма, когда одинаковые значения приобретают сразу все признаки;

– эволюционный стазис — сохранение неизменного строения в течение длительного времени (в предельных известных случаях — сотни миллионов лет): возникнет в случае, если удастся добиться 100 % точности детерминации и полного согласования всех векторов роста при самовоспроизведении онтогенеза. Изменчивость за счёт гетерохронии исключается, и форма сможет в точности воспроизводить себя неопределённо долго. Для такой формы единственным возможным источником изменчивости будут нарушения онтогенеза; однако они будут приводить к снижению приспособленности, из-за чего такие формы будут элиминироваться;

– стабильность партеногенетических видов: по тому же механизму, как стазис;

– виды-реликты — отдельные виды, надолго переживающие вспышку разнообразия своей группы. Стабилизированными являются конечные формы своих спектров (то есть вспышка разнообразия группы была лишь этапом превращения некоего предка в этот конечный вид).

– направленность эволюции. При отсутствии нарушений онтогенеза потомки не могут выйти за пределы спектра, детерминированного топологией начальной предковой формы, и все, так или иначе, будут двигаться к тому, чтоб превратиться в одинаковую конечную форму.

– большая дискретность таксонов высокого ранга по сравнению с видами. Таксоном высокого ранга следует считать группировку форм внутри одного спектра. В силу явлений мозаичности и параллелизмов морфологические границы видов внутри спектра размыты. Выйти из него можно только за счёт нарушения онтогенеза — добавления новых векторов; но представляется, что события такого рода, приводящие к успеху, а не к гибели, должны быть редкими. После события образуется новая топология онтогенеза и, соответственно, новый спектр.

Литература

Коваленко Е.Е. 2003. Эффект нормы признака и его теоретическое значение // Эволюционная биология: история и теория. Вып. 2. С.66–87.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ УХА ЧЕРЕПАХ

Е.М. Образцова

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

MORPHOFUNCTIONAL FEATURES AND EVOLUTIONARY TRANSFORMATIONS OF THE TURTLE EAR

E.M. Obraztsova

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia
e-mail: Ekaterina.Obraztsova@zin.ru

Характерной особенностью уха черепах является наличие в нём дополнительной полости — *cavum acustico-jugulare*, лежащей практически между полостью среднего уха (барабанной полостью *cavum tympani*) и полостью внутреннего уха (*cavum labyrinthicum*).

Традиционно *cavum acustico-jugulare* положено относить к среднему уху (например, Татаринов, 1959; Gaffney, 1979; Willis et al., 2013). Однако в узком смысле среднее ухо — это барабанная полость, производная от полости брызгальца и заполненная воздухом, а то время как *cavum acustico-jugulare* в эволюции черепах возникает вследствие разрастания квадратной кости кзади между барабанной полостью и мозговой коробкой, обособляющего между ними участок мягких тканей краниоквадратного прохода. Эти мягкие ткани препятствуют сближению барабанной полости и слуховой капсулы и, таким образом, делают невозможным сброс давления из полости внутреннего уха в воздушную среду барабанной полости (подобно тому, как это происходит, например, в ухе млекопитающих).

Данная проблема у черепах решена за счёт выпячивания перилимфатической цистерны из полости внутреннего уха в *cavum acustico-jugulare* через круглое окно (*fenestra rotunda*, у черепах называемое *fenestra perilymphatica* (Gaffney, 1979)) и обволакивания этим выростом основания стремечка, упирающегося в овальное окно (*fenestra ovalis*). При погружении стремечка в полость внутреннего уха освобождается место в *cavum acustico-jugulare*,

куда и происходит возвратный сброс давления через выпячивание перилимфы (Татаринов, 1959). Участок ушной капсулы, разделяющий овальное и круглое окна (*processus interfenestralis*), у черепах истончается и перестаёт окостеневать; соответственно, овальное и круглое окна сближаются, что можно интерпретировать как результат сокращения длины возвратного пути звуковой волны в перилимфе. Крыловидные, квадратные и боковые затылочные кости формируют общую вторичную костную капсулу вокруг *cavum labyrinthicum* и *cavum acustico-jugulare*. Таким образом, *cavum acustico-jugulare*, топологически находясь снаружи от ушной капсулы, функционально захвачена лимфатическими структурами внутреннего уха, и её правильно было бы рассматривать как особое «промежуточное ухо», функционально более близкое к внутреннему, чем к среднему уху.

С формированием *cavum acustico-jugulare* связаны наиболее существенные перестройки уха черепах, наблюдаемые в палеонтологической летописи. Барабанная полость у черепах является морфологически очень стабильной структурой, не меняющей своего объёма и размера относительно головы ни в разных филогенетических линиях, ни в разных экологических группах (Willis et al., 2013). Те же пропорции можно реконструировать у триасовой черепахи *Proganochelys quenstedti*, однако у неё барабанная полость лежала в основном в мягких тканях кзади от квадратной кости, лишь слабо налегая на неё передним краем; *cavum acustico-jugulare* как отдельная полость в костных структурах черепа не была обособлена, а круглое и овальное окна далеко разнесены друг от друга (Gaffney, 1990).

«Подползание» квадратной кости под барабанную полость отмечается лишь начиная со среднеюрских форм, таких как *Heckerochelys romani* и *Eileanchelys waldmani*, хотя степень развития этого признака ещё не так велика, как у современных черепах. У этих же форм *processus interfenestralis* становится заметно тоньше, чем у *Proganochelys quenstedti*; однако большая часть области, топологически соответствующей *cavum acustico-jugulare*, пока что не имеет собственных костных стенок. Уточнение *processus interfenestralis* у форм без оформленной *cavum acustico-jugulare* может говорить о том, что выпячивание перилимфы через круглое окно уже произошло на тот момент, и механизм сброса давления из внутреннего уха на основание стремечка заработал до окончательного оформления костных стенок *cavum acustico-jugulare*.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 20-04-00222 А «Ключевые морфологические преобразования черепа в эволюции черепах».

Литература

- Татаринов Л.П.* 1959. Особенности звукопроводящего аппарата ископаемых и современных черепах // Палеонтол. журн. Вып. 3. С. 112–116.
- Gaffney E.S.* 1979. Comparative cranial morphology of Recent and fossil turtles // Bulletin of the AMNH. Vol. 164. Article 2. URL: <http://hdl.handle.net/2246/565>
- Gaffney E.S.* 1990. The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys* // Bulletin of the AMNH. No. 194. URL: <http://hdl.handle.net/2246/884>
- Willis K.L., Christensen-Dalsgaard J., Ketten D.R., Carr C.E.* 2013. Middle ear cavity morphology is consistent with an aquatic origin for testudines // PLoS One. Vol. 8 (1). Art.e54086.

**РИСУНОК В МОРФОЛОГИЧЕСКОМ ОПИСАНИИ:
ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ И МЕТОДИКА
СОЗДАНИЯ, НА ПРИМЕРЕ ПОДГОТОВКИ
ОСТЕОЛОГИЧЕСКОЙ ИЛЛЮСТРАЦИИ**

Е.М. Образцова

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

**DRAWINGS IN THE MORPHOLOGICAL
DESCRIPTION: THEORETICAL PRINCIPLES AND
METHODS, ON THE EXAMPLE OF PREPARING
AN OSTEOLOGICAL ILLUSTRATION**

E.M. Obraztsova

*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia
e-mail: Ekaterina.Obraztsova@zin.ru*

Литература о научной иллюстрации в целом скудна. Иллюстрацию не принято рассматривать как часть научного знания, такую же, как текст. Обычно её относят в большей мере к сфере искусства, нежели науки (Цаценко, 2012; Сидорова, 2015; Гайсина и др. 2019; Донченко, 2020; Лисовский, 2020), а её функция определяется как «образовательно-коммуникативная», вспомогательная и вторичная относительно собственно науки — средство коммуникации науки с другими сферами человеческой деятельности, презентация и повышение наглядности научного знания. При этом по умолчанию предполагается, что к собственно «научному знанию» относится только текст. Соответственно, научная иллюстрация изучается в основном с позиций истории науки, искусствоведения и культурологии (Цаценко, 2012; Сидорова, 2015; Донченко, 2020), а рекомендации по технике исполнения рисунка (например, Гайсина и др. 2019) касаются больше художественных приёмов (какими приёмами передать объём, фактуру и т.д.), нежели требований к научно-содержательной стороне рисунка (в какой степени детализировать изображение, как различать существенные и несущественные детали строения и т.д.). Очень редко (например, Терёшкин, 2008) удаётся найти взгляд на научную иллюстрацию «изнутри» самой науки, когда сами учёные, создающие иллюстрации для своих работ, пытались бы рефлексивно осмыслить этот процесс и ответить на вопрос, каковую функ-

цию выполняет научная иллюстрация для самой науки, и что должно быть отражено на иллюстрации с точки зрения самой науки, а не сторонних потребителей.

По сути, данный вопрос относится к сфере методологии науки, и отсутствие его обсуждения закономерно приводит к отсутствию единого подхода к иллюстрированию, чем снижает информативность иллюстраций. В качестве примера можно привести сравнительно-анатомический атлас черепа черепах (Gaffney, 1979), в котором большинство элементов черепа описываются изолированными, а изображаются сочленёнными друг с другом, в результате чего соотношение тезисов описания с изображениями (а также и с реальными объектами) оказывается затруднено. Между тем, практика показывает, что, по меньшей мере, в палеонтологической работе иллюстрация является не дополнением к тексту, а наоборот, основой исследования, на которой составляется дальнейшее морфологическое описание.

В данной работе я пытаюсь ответить на вопросы: *зачем* нужны рисунки в морфологических описаниях и *как* создавать такие рисунки, чтобы они были информативны с научной точки зрения. Причинами послужили, с одной стороны, дефицит практических руководств по созданию научных иллюстраций (по меньшей мере, для палеонтологических и остеологических объектов), а с другой стороны, неудовлетворённость общим качеством и полнотой иллюстрирования научных работ в палеонтологии, которая представляется прямым следствием отсутствия дискуссии о методах создания научных изображений.

Рисунок как часть морфологического описания: философско-методологические принципы.

Чтобы описать метод, необходимы две вещи: (1) знать цель («Чего мы пытаемся добиться? Зачем нам это надо?»), (2) перечислить шаги (набор элементарных процедур), по прохождении которых цель окажется достигнута. Соответственно, чтобы описать методику создания морфологического рисунка, прежде всего надо знать, зачем рисунок нужен, какое место он занимает в структуре процесса научного познания.

Цель описания — создать отображение объекта в науке и включить его в систему научного знания. Создание описания есть не что иное, как процедура считывания морфологической информации с объекта, а итоговое описание — это первичный набор данных, который в дальнейшем используется на следующем этапе, в сравнительном анализе.

Почему в морфологическом описании нужен не только текст, но и изображения?

Текст представляет собой одномерную (линейную) организацию информации, а пространственная организация биологических объектов трёхмерна. Описать текстом пространственную организацию (взаиморасположение точек в n -мерном пространстве) возможно, но трудно. С точки зрения восприятия человеком такое описание получится слишком неудобным, и в некоторой степени даже неполноценным, так как потребует вводить множество пространственных операторов и координат, описывающих отношения каждой из подструктур объекта в трёх измерениях со всеми остальными подструктурами: избыток координат, повышая точность текстового описания, затрудняет восприятие такого описания. Конечный результат (мысленная модель объекта) в любом случае будет зависеть от способности читателя перевести текстовое описание координат в визуальный образ. Кроме того, к моменту «воссоздания» визуального образа по текстовому описанию информация проходит через два перевода — из визуальной формы в текст, потом обратно из текста в визуальную форму; а любой перевод — это потеря информации и накопление неточностей (Nida, 1976).

Изображение передаёт информацию о пространственной организации быстрее и точнее текста. Во-первых, по сравнению с текстом (1D) мерность рисунка (2D) ближе к мерности реального объекта (3D). В этом смысле активно развивающееся направление виртуального трёхмерного моделирования выглядит ещё более перспективным и пригодным для нужд морфологии. Во-вторых, создание отражения объекта в сознании субъекта — это постановка в соответствие реальному объекту некоего виртуального, существующего в сознании; таким виртуальным объектом может быть слово, а может быть аналоговый образ, в случае рисунка — линия. В описании с помощью морфологического рисунка в соответствие подструктурам описываемого объекта ставятся линии рисунка, пространственно организованные аналогично субструктурам описываемого объекта; поэтому рисунок может обойтись одним символом — линией — там, где тексту понадобилось бы много символов — слов.

Зачем нужен текст, если основой описания является изображение?

Познание состоит из двух «встречных» процессов — анализа и синтеза. Анализ — это разложение одного целого на составляющие его компоненты. Синтез — это сведение множества компо-

нентов обратно в единое целое — систему. Результатом станет новый взгляд на исходный объект как на систему компонентов и их взаимодействий (Левин, 2016). Синтез идёт в некотором смысле «после» анализа, ведь пока не выделены компоненты, составляющие объект, синтезировать не из чего. Однако без синтеза познание неполноценно, потому что без сведения в систему множество выделенных подструктур будет всего лишь хаосом случайностей. Текст лучше всего подходит именно для анализа в узком смысле — для разложения на компоненты, поскольку любому количеству выделенных деталей и свойств (в том числе непространственных, и/или таких, которые сложно отразить на рисунке) ставит в соответствие такое же количество слов, после чего все детали и свойства оказываются зафиксированы в мысленной модели объекта. Кроме того, текст позволяет управлять вниманием читателя, перемещая его по тем подструктурам, которые автор описания считает существенными. Зато синтез лучше осуществлять рисунком. Потому что результат синтеза — это системный образ объекта, а цельный образ воспроизводит именно рисунок, а не текст.

Почему нужен рисунок, если есть фотография?

Фотография — это документ. Рисунок — это результат анализа объекта. Фотография, по сути, является аналоговой копией объекта. Она механически переносит визуальную информацию с объекта на изображение, минуя сознание исследователя. Этим обусловлено её главное преимущество — объективность. К недостаткам фотографии можно отнести потерю объёма (перевод из 3D в 2D), из-за чего детали рельефа могут сливаться и становиться неразличимыми, что особенно критично для тонких структур типа слабых углублений или возвышений, плавных перегибов и т.п. Потенциально, при обладании должным уровнем фотоискусства можно добиться отображения тонких структур на фотографии; однако даже в этом случае остаётся третий недостаток фотографии: зашумлённость большим количеством избыточной информации. Рисунок же минималистичен, на нём запечатлён результат анализа (в широком смысле — вместе с синтезом) объекта. Поэтому представляется наиболее правильным сопровождать описание изображениями обоих типов — и фотографией, и рисунком.

Рисунок следует делать с натуры, но по шаблону фотографии.

Объект следует задокументировать прежде, чем анализировать. Нарисовать можно всё что угодно, а подтвердить, что нари-

сованное соответствует реальности, может лишь документ. Вдобавок к этому, использование шаблона минимизирует субъективное искажение пропорций и позволяет добиться максимального узнавания объекта на рисунке.

В то же время, как бы хорошо фотография ни была выполнена, на ней обязательно утрачивается часть первичной информации (из-за копирования и уменьшения мерности), поэтому создание рисунка по фотографии без сверки её с самим объектом приведёт к накоплению неточностей, а рисунок, по сути, окажется анализом фотографии, а не исходного объекта. Изображать на рисунке обязательно надо только то, что автор видит на самом объекте, а не на фотографии (то есть первично детали строения выискиваются на исходном объекте, затем эти же детали выискиваются на фотографии, а затем отображаются на рисунке).

Практические рекомендации по созданию рисунка для морфологического описания палеонтологического или остеологического объекта.

Научный рисунок не обязан обладать художественной выразительностью, зато в нём следует стремиться к максимальной информативности и объективности. Задача — проанализировать объект, разобрать его на подструктуры и отобразить их пространственные отношения (взаиморасположение). В некотором смысле, создание морфологического научного рисунка аналогично процедуре создания карты объекта.

Подготовительный этап: соотнесение фотографии и объекта. Определите ракурс, с которого объект был сфотографирован. Глядя на объект с этого ракурса, выявите на нём видимые подструктуры. Проговорите их про себя. Не обязательно сразу идентифицировать их; для начала достаточно просто проговорить наличие и взаиморасположение ямок, отверстий, гребней, бугорков, гладких поверхностей, складчатых поверхностей, изгибов, перегибов, рёбер, граней и т.п. Найдите все те же детали на фотографии. Идите «от объекта к фотографии», не пытайтесь искать сразу на фотографии, помните, что на фотографии какие-то детали могут быть плохо различимы, из-за чего останутся либо незамеченными, либо неправильно интерпретированными.

Многослойность рисунка как инструмент анализа. Многослойность рисунка (будь то калька или специальный инструмент в компьютерной программе) можно использовать как инструмент морфологического анализа, когда какой-то тип структур (например, выпуклые детали или впадины, шероховатые по-

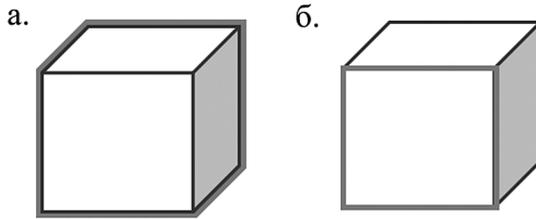


Рис. 1. Различия между контуром объекта на изображении (а) и контуром лицевой стороны объекта (б).

верхности или гладкие) зарисовывается в отдельный слой/рисунок, а затем эти слои сопоставляются. Это поможет уточнять границы смежных зон. Итоговый рисунок получается путём сведения серии слоёв.

Контурь. Контур изображения на фотографии не всегда совпадает с контуром реального объекта. Трёхмерные объекты имеют сложный контур: у каждой грани свой собственный (рис. 1).

Есть «лицевая сторона», обращённая к наблюдателю и видимая в прямой проекции; есть боковые стороны, которые могут быть видны по краям изображения в боковых проекциях. Если цель создания рисунка — дать представление о форме, то оконтуривать следует 3D-контуром, по реальным сторонам. Особенно сложно это может быть на боковых проекциях плоских костей, когда «лицевая сторона» представляет собой узкое ребро, обращённое к наблюдателю, а по бокам от неё — две уходящие «вглубь» крупные плоскости в боковых проекциях.

Рельеф поверхностей. Поверхности, выходящие на поверхность тела, выходящие во внутренние полости, и шовные поверхности, которыми кости соединяются друг с другом, могут различаться по характеру рельефа. Швы между покровными и между замещающими окостенениями также могут иметь разный характер поверхности. Соответственно, по характеру поверхности можно различить, где находились сочленения с соседними элементами. Границы зон следует определить как можно точнее, так как от этого будет зависеть точность дальнейших сравнений и реконструкций. Однако следует помнить, что в силу непрерывности морфологических объектов границы зон могут быть размытыми, а зоны — плавно переходящими одна в другую. Опреде-

лить место, где изобразить границу, может помочь изучение объекта с других ракурсов и сравнение проекций.

Отломы. Зоны, где костная ткань была сломлена или слущена, могут быть на первый взгляд неочевидны и напоминать нативную поверхность, однако их следует по возможности определить и указать на рисунке (как вариант — особой заливкой). На рисунке должно быть ясно, где нативная морфология не сохранилась.

Сравнение проекций. Сравнение проекций поможет лучше проанализировать объект. Подструктуры выявляются на объекте, а не на фотографиях. Результатом работы будет набор подструктур, который исследователь выявил на объекте; и этот набор не изменится от того, что объект был повернут к камере другим боком. Единственная причина, почему какие-то подструктуры на фотографии не видны — это потому, что они скрыты за другими подструктурами или на обратной стороне объекта. Поэтому, если в какой-либо проекции изображена какая-либо подструктура, следует следить, чтоб та же подструктура была изображена на всех проекциях, где она попадает в поле зрения. Иначе рисунки окажутся несоотносимы и несопоставимы друг с другом, а это уже повредит конечной цели всей работы — создать мысленный образ объекта.

Определение выявленных подструктур. После первичной разметки подструктур следует с помощью литературных данных и сравнительных материалов определить их академически: как подструктуры называются в официальном научном языке, что о них известно. Найти те же структуры у других видов и посмотреть, как они отличаются. Это поможет дополнительно выявить малозаметные неочевидные структуры (например, редуцированные или зачаточные) и особенности, а также включить рисунок (и сам объект) в текущую систему научного знания. В ходе сравнения и опознания подструктур рисунок, скорее всего, будет дополнительно усовершенствован, поскольку в нём окажутся отражены результаты сравнения, с акцентом на особенности описываемой формы (её отличия от других форм).

На конечном этапе можно выполнить сведение и получить итоговый рисунок.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 20-04-00222 А «Ключевые морфологические преобразования черепа в эволюции черепах».

Литература

- Гайсина Л.А., Джохансен Р.Д., Шейл К.* 2019. Научная иллюстрация в биологии: искусство для образования и науки // Высшее образование в России. Т. 28. Вып. 10. С. 118–127.
- Донченко А.И.* 2020. Научный ботанический рисунок в Китае в XX–XXI вв. // Восточная Азия: факты и аналитика. Т. 2. С. 66–76.
- Левин Г.Д.* 2016. Анализ и синтез // Вопросы философии. Вып. 2. С. 95–104.
- Лисовский Д.К.* 2020. Научная иллюстрация: от информационного сопровождения к культуре участия // Дискурс. Т. 6. Вып. 4. С. 95–105.
- Мамедова Н.Д., Нуржанова А.Б., Живайкина А.А.* 2012. Анатомический рисунок: синтез науки и искусства // Бюллетень медицинских интернет-конференций. Вып. 2 (11). С. 847.
- Сидорова Е.В.* 2015. Роль анатомических рисунков в эпоху русского классицизма // Вестник Томского государственного университета. Т. 398. С. 84–92.
- Терёшкин А.М.* 2008. Методика подготовки научных иллюстраций в энтомологии на примере наездников семейства Ichneumonidae (Hymenoptera) // Евразийский энтомологический журнал. Т. 7. Вып. 1. С. 1–9.
- Цаценко Л.В.* 2012. Роль научной иллюстрации в истории биологии // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. № 84.
- Gaffney E.S.* 1979. Comparative cranial morphology of Recent and fossil turtles // Bulletin of the AMNH. Vol. 164. Article 2. URL: <http://hdl.handle.net/2246/565>
- Nida E.A.* 1976. A Framework for the Analysis and Evaluation of Theories of Translation // R.W. Brislin (ed.). Translation: Applications and Research. NY. P. 47–91.

САМЫЕ СЕВЕРНЫЕ НАХОДКИ РАННЕМЕЛОВЫХ ЯЩЕРИЦ (REPTILIA: SQUAMATA) В АЗИИ

И.А. Парахин, П.П. Скучас

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

THE NORTHERNMOST RECORD OF EARLY CRETACEOUS LIZARDS (REPTILIA: SQUAMATA) IN ASIA

I.A. Parakhin, P. P. Skutschas

*Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia
e-mail: paraxin.igor@mail.ru*

Одна из основных особенностей местонахождения позвоночных Тээтэ (нижний мел, берриас – баррем), расположенного в Якутии, — его высокоширотное (приполярное) положение (реконструируемая палеоширота — 62° – $66,5^{\circ}$ с.ш.). Фауна Тээтэ включала костных рыб, хвостатых амфибий, черепах, хористодер, чешуйчатых, динозавров, тритилодонтов, маммалиформ (Averianov et al., 2018; Skutschas et al., 2021). Из данного местонахождения известны самые северные раннемеловые находки многих групп позвоночных животных, в том числе ящериц.

Немногочисленные остатки ящериц из Тээтэ представлены фрагментами отдельных костей черепа и посткраниального скелета. Материалы были собраны на этом местонахождении в ходе международных экспедиций палеонтологов из России (СПбГУ) и Германии (Боннский университет), проходивших в 2017–2019 гг. Чаще других элементов черепа встречаются верхнечелюстные и зубные кости с сохранившимися на них зубами. Также в ходе раскопок были найдены фрагменты позвонков и трубчатых костей конечностей. Большая часть образцов окружена породой, и они слишком хрупки, чтобы выполнять их препарирование для точного определения их таксономического положения. Чтобы решить эту проблему, остатки ящериц, заключённые в породу, были отсканированы на микротомографе Skyscan 1172 в ресурсном центре «Рентгенографические методы исследований» СПбГУ, после чего визуализированы в специализированной программе Amira 6.3.0.

В результате работы с трёхмерными моделями и образцами, свободными от породы, было выявлено наличие двух таксонов ящериц в фауне позвоночных Тээтэ. Особенности анатомии челюстей и детали строения зубов позволили определить ящериц из Тээтэ как *Paramacellodidae* indet. и *Dorsetisauridae* indet. Находки представителей *Paramacellodidae* встречаются в разных точках планеты (известны из Европы, Азии, Северной и Южной Америки) со средней юры по поздний мел (Evans, 2003; Simões, Pyron, 2021). Ящерицы семейства *Dorsetisauridae* известны из поздней юры – раннего мела Северной Америки и Европы (Seiffert, 1973; Evans, Chure, 1998; Evans, 2003). *Paramacellodidae* indet. и *Dorsetisauridae* indet. из Тээтэ являются самыми северными представителями своих семейств.

Важный этап изучения чешуйчатых из Тээтэ — сравнение местной фауны ящериц с более южными одновозрастными фаунами (местонахождения илекской свиты в Кемеровской области и Красноярском крае). Это позволяет выявить характер распространения азиатских чешуйчатых в раннем мелу, а также проследить, какие их группы могли заселять приполярные области. Находок ящериц в илекской свите намного больше, встречаются представители разных групп: несколько таксонов веретеницеобразных (*Anguimorpha*) и сцинкообразных (*Scincoidea*), а также представители гекконообразных (*Gekkota*) (Файнгерц, 2020). Предварительно *Paramacellodidae* indet. из Тээтэ и представитель *Paramacellodidae* из Шестаковского комплекса местонахождений (Кемеровская область) были отнесены к одному виду. Дальнейшее изучение таксономического состава чешуйчатых в раннемеловых фаунах России позволит выявить возможное наличие других общих таксонов для разных местонахождений.

Исследование выполнено при поддержке РФФ, грант № 19-14-00020-П.

Литература

- Файнгерц А.В. 2020. Стратиграфия и седиментология илекской свиты (нижний мел, юго-восток Западной Сибири). Автореферат дис. ... канд. геол.-минерал. наук: 25.00.02. Томск. 24 с.
- Averianov A., Martin T., Lopatin A., Skutschas P., Schellhorn R., Kolosov P., Vitenko D. 2018. A high-latitude fauna of mid-Mesozoic mammals from Yakutia, Russia // PLoS One. Vol. 13 (7). Art.e0199983.
- Evans S.E. 2003. At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards // Biological Reviews. Vol. 78. No. 4. P. 513–551.

- Evans S.E., Chure D.C.* 1998. Paramacellodid lizard skulls from the Jurassic Morrison Formation at Dinosaur national monument, Utah // *Journal of Vertebrate Paleontology*. Vol. 18. No. 1. P. 99–114.
- Seiffert J.* 1973. Contribuicao para o conhecimento de Fauna do Kimeridgiano do Mina de Lignito Guimarota (Leiria Portugal). III parte. Upper Jurassic lizards from Central Portugal // *Memorias dos Servicos Geologicos de Portugal (Nova Serie)*. Vol. 22. P. 7–88.
- Simões T.R., Pyron R.A.* 2021. The squamate tree of life // *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. Vol. 163. No. 2. P. 47–95.
- Skutschas P.P., Gvozdikova V.A., Averianov A.O., Lopatin A.V., Martin T., Schellhorn R., Kolosov P.N., Markova V.D., Kolchanov V.V., Grigoriev D.V., Kuzmin I.T., Vitenko D.D.* 2021. Wear patterns and dental functioning in an Early Cretaceous stegosaur from Yakutia, Eastern Russia // *PLoS One*. Vol. 16 (3). Art.e0248163.

**МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АСПЕКТ
МЕЖВИДОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ЧЕРЕПА
У СОНИ-ПОЛЧКА (GLIS: RODENTIA)**

Е.Г. Потапова

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

**MORPHOFUNCTIONAL ASPECT OF INTERSPECIFIC
DIFFERENTIATION OF THE SKULL IN THE FAT
DORMOUSE (GLIS: RODENTIA)**

E.G. Potapova

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

Цель исследования — оценить адаптивную составляющую в дифференциации черепа у видов сони-полчка (р. *Glis*). Работа основана на литературных данных по морфологии черепа этого рода, которые дополнены новыми материалами из нижнего Поволжья, Закарпатья и ряда точек западной части ареала полчка.

Род *Glis* Brisson, 1762 — один из самых древних родов семейства соневых (Gliridae): в Малой Азии известен со среднего олигоцена, в Европе со среднего плейстоцена (Daams, Bruijn, 1995; Kowalski, 2001). Широко распространён в материковой Европе, на островах Средиземного моря, на Кавказе, отчасти в Малой Азии и по всему Эльбурсу. Несмотря на значительное морфологическое разнообразие полчков, до настоящего времени считалось, что в современной фауне этот род представлен единственным видом *G. glis* (Linnaeus 1766) с множеством подвидов (Barrett-Hamilton, 1898; Сатунин, 1920; Огнев, 1947; Россолимо и др., 2001; Kryštufek, 2010; Holden-Musser et al., 2016; Gippoliti, Groves, 2018).

Проведённые молекулярно-генетические и морфологические исследования показали, что особое место в этом разнообразии форм занимают полчки, населяющие рефугиумы Гирканского леса, сохранившегося в горах Эльбурса в Иране и на территории Тальшских гор и Ленкоранской низменности в Азербайджане (Сатунин, 1920, Спангенберг, 1935; Огнев, 1947; Потапова, 2005;

Крыštufek, 2010; Попова и др., 2021). Совсем недавно эти сони были выделены в отдельный вид — *Glis persicus*, иранская соня-полчок (Крыštufek et al., 2021), который географически изолирован от номинативного вида *G. glis* (Шидловский, 1976; Крыštufek, 2010) и существенно отличается от него и генетически, и морфологически. У иранских полчков описаны две линии гаплотипов митохондриального гена цитохрома *b* (*cytb*), у европейских полчков пять. Иранские линии, с одной стороны, и европейские с другой хорошо различаются между собой и образуют две разные группировки (Hürner et al., 2010; Naderi et al., 2014; Ahmadi et al., 2018).

Морфологические различия между видами выявлены в строении генеративной системы, числе сосков, окраске хвоста, размерах подошвенных мозолей и пропорциях пальцев стопы и кисти (Крыštufek et al., 2021). В строении черепа к диагностическим признакам нового вида отнесены: (а) длинный верхний зубной ряд и (б) особое соотношение ширины носовых костей и лобных отростков предчелюстной кости на крыше роострума (рис. 1: 1, 2). К этой же категории признаков можно отнести (в) маленькие размеры ушной капсулы (рис. 1: 3, 4) и (г) некоторые функционально значимые характеристики нижней челюсти, выявленные у сонь из Ленкорани (Сатунин, 1920; Потапова, 2005, 2020; Потапова, Россоломо, 2008; Попова и др., 2021). Кроме этого, ленкоранские *G. persicus* статистически значимо отличаются от номинативного вида узким межглазничным промежутком, удлинённым костным нёбом, более узкой мозговой коробкой и более широким основанием роострума (Попова и др., 2021). К сожалению, нельзя сказать, являются ли эти характеристики видовыми, так как у сонь с территории Ирана эти параметры не изучены.

Нетрудно заметить, что многие краниометрические признаки, дифференцирующие виды *Glis*, относятся к характеристикам двух важных мофофункциональных узлов черепа: ушной капсулы и челюстного аппарата.

Ушная капсула

В эволюции соневых акустическая специализация играла очень важную роль и выразилась в особом строении их ушной капсулы. Преобразования этого отдела влияют на остроту слуха, а также обеспечивают настройку среднего уха к восприятию определённого спектра звуковых частот. Острота слуха определяет-

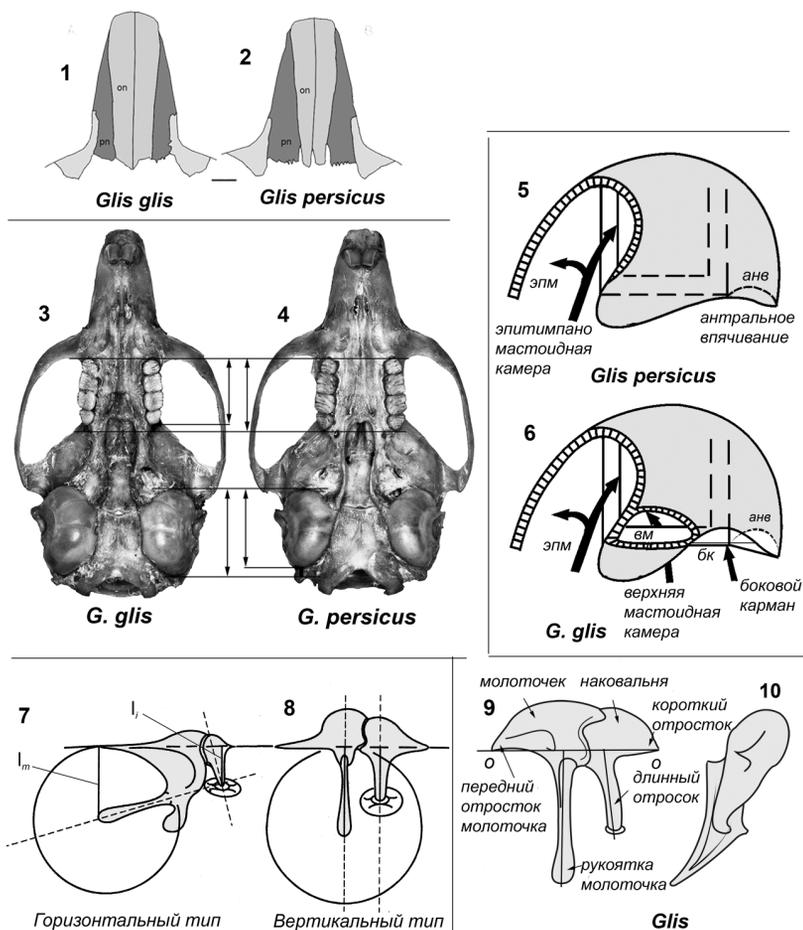


Рис. 1. Детали строения черепа у полчков рода *Glis*. 1, 2 — соотношение ширины носовых костей (*on*) и лобных отростков предчелюстной кости (*pn*) на крыше роострума; 3, 4 — череп снизу; 5, 6 — схема пневматизации мастоидного отдела слуховой капсулы; анв — антральное вдачивание, бк — боковой карман, вм — верхняя мастоидная камера, эпм — эптитимпано-мастоидная камера; 7, 8 — типы слуховых косточек; 9, 10 — слуховые косточки полчка, *Glis*: оо — ось вращения косточек 1–4 — по: Попова и др., 2021, с изменениями.

ся отношением рычагов слуховых косточек и площадей барабанной перепонки и перепонки овального окна. Частотная настройка слуха зависит от массы и жёсткости звукопроводящей системы, а именно, от объёма барабанной полости, размеров слуховых косточек и обслуживающих их мышц, жёсткости сцепления молоточка и наковальни друг с другом и степени подвижности их соединения с барабаном (Dallos, 1973; Mason, Farr, 2013). Уменьшение жёсткости системы за счёт увеличения объёма барабанной полости и (или) ослабления названных выше связей слуховых косточек, а также крупные размеры косточек и мышц говорят о настройке среднего уха на восприятие звуков низкой частоты. Свидетельством низкочастотной настройки среднего уха считается и вертикальный тип строения слуховых косточек (рис. 1: 7–10), в котором, в отличие от горизонтального типа, рукоятка молоточка и длинный отросток наковальни расположены перпендикулярно оси вращения косточек (Farr, Mason, 2008).

Все перечисленные выше признаки специализации среднего уха к восприятию звуков низкочастотного спектра характерны для соневых (Gliridae) (Wahlert et al., 1993, Россолимо и др., 2001; Potapova, 2001; Farr, Mason, 2008; Потапова, 2009 и др.). Низкочастотная настройка среднего уха — ключевая адаптация данной группы, определившая не только своеобразие ушной капсулы, но и морфологическую специфику черепа в целом. Эта адаптация формировалась на самых ранних этапах становления группы, и её базовые характеристики присущи всем членам семейства. Последующее развитие этой адаптации внутри группы сопровождалось дальнейшим вздутием капсулы. Оно происходило путём расширения полости барабана в соседние отделы (эпитимпанальный и мастоидный) и приводило к образованию в них дополнительных воздушных карманов и камер. В разных линиях соневых этот процесс осуществлялся разными путями и с разной скоростью.

У всех соневых, включая полчка, ушная капсула полностью сформирована, морфологически продвинута и обладает особым паттерном строения, который отличает её от ушной капсулы других грызунов (Россолимо и др., 2001; Potapova, 2001; Потапова, 2005). Важный элемент этого паттерна — довольно высокий уровень пневматизации капсулы, который характерен даже для наименее специализированных форм.

Среди соневых наиболее генерализованное строение ушной капсулы имеют иранские сони (*G. persicus*). Относительные размеры капсулы и объём барабанной полости у них минимальные.

При этом барабанный пузырь у них, как и у более продвинутых соневых, тоже вздут и разделён на сектора широкими перегородками. Барабанное кольцо закреплено прямо на стенке барабанного пузыря, никакой пневматизации вокруг него не отмечено. Внутренняя стенка барабана не доходит до промоториума сверху, поэтому ямка для напрягателя барабанной перепонки остаётся открытой. Барабанная полость в мастоид не проникает. Лишь изредка встречается маленькое антральное впаивание позади заднего полукружного канала (рис. 1: 5). Из пяти путей расширения барабанной полости, характерных для соневых, у *G. persicus* полноценно реализован только один — эптитимпанальный. Причём образованная таким путём эптитимпано-мастоидная камера (рис. 1: 5) довольно крупная даже по сравнению с таковой у других родов соневых.

У полчков номинативного вида (*G. glis*) морфологические адаптации ушной капсулы, отражающие повышение чувствительности среднего уха к низкочастотному спектру, выражены немного ярче, чем у иранской сони (*G. persicus*). Размеры барабана и ушной капсулы в целом у них более крупные (рис. 1: 3); у некоторых особей появляются элементы вздутия в зоне слухового прохода. Вариабельность мастоидной пневматизации у *G. glis* очень высокая. В отличие от *G. persicus*, у них реализованы все известные для сонь направления мастоидного вздутия, но, как правило, они представлены в разных наборах и очень редко у одной особи все они присутствуют одновременно (Потапова, 2005, 2020). В реальности пневматизация мастоида начинается с появления небольших, или иногда довольно глубоких впаиваний полости барабана в соответствующие участки мастоида, которые могут приобретать вид толстостенных карманов или полноценных воздушных камер. У *G. glis* образуется только одна небольшая дополнительная мастоидная камера — верхняя мастоидная (рис. 1: 6), которая возникает в результате расширения барабанной полости в мастоид изнутри бокового канала. Географическая изменчивость у *G. glis* проявляется в виде более или менее устойчивых тенденций в пневматизации мастоида в определённом направлении (Ротарова, 2001; Потапова, 2020; Попова и др., 2021). В одних популяциях преобладают центральные направления вздутия, в других пневматизация идёт преимущественно спереди или сзади, в третьих реализуется весь её возможный спектр.

Таким образом, роль мастоидной пневматизации в развитии акустической специализации у *G. glis* более значимая, чем у

G. persicus, но в сравнении с другими соневыми она несопоставимо мала. Низкочастотная настройка среднего уха и относительно высокая острота слуха у обоих видов полчка достигаются за счёт строения слуховых косточек и оптимального соотношения площади мембран (Farr, Mason, 2008). Крупные размеры слуховых косточек и барабанной перепонки, ослабление жёсткости связей косточек друг с другом и с барабаном, вертикальный тип их конструкции обеспечивают эффективное восприятие звуков низкочастотного спектра. Значительный суммарный коэффициент отношений площадей мембран и рычагов косточек свидетельствует о достаточно высокой остроте слуха у этих видов.

Нижняя челюсть

Выявленные у полчков межвидовые различия в длине зубного ряда и в строении нижней челюсти касаются адаптивно значимых элементов челюстного аппарата и могут быть связаны с особенностями трофической специализации этих видов. Строение нижней челюсти отражает её функциональную специфику, реализованную на базе характерного для таксона варианта её конструкции. При большом структурном разнообразии челюсти у соневых некоторые особенности её строения свойственны всем членам семейства и в совокупности составляют единый для группы «глиридный» морфотип челюсти (Потапова, Россоломо, 2008). Нижнюю челюсть полчка в структурном плане можно отнести к наиболее генерализованному (базовому) варианту этого типа. Она обладает основными чертами продвинутой «глиридной» челюсти и при этом имеет определённое сходство в строении углового отростка с конструктивно более «примитивной» челюстью хомяков и мышей.

Как и у других соневых, у полчка восходящая ветвь высокая, сдвинута назад; сочленовный отросток узкий с высоко поднятой головкой; венечный отросток выше сочленовного; нижнечелюстной угол нулевой, так как угловой отросток опущен, а симфиз сильно смещён вперёд. В отличие от других соневых у полчка нет чётко выраженного перегиба нижнего края челюсти, угловой отросток не перфорирован и сбоку выглядит почти плоским, как у хомяков. Этот отросток имеет нестандартный для Gliridae изгиб, его нижний край сглажен, и на виде сбоку у него нет чётко выраженного нижнего угла. Кроме того, по сравнению с другими сонями у полчка тело челюсти наиболее высокое, венечный отро-

сток наиболее вертикальный, а массетерные гребни начинаются более каудально. Помимо этого, у *Glis* представлены элементы, которые почти не выражены у большинства других родов сонь, в частности, у них есть альвеолярный бугор и ямка для крепления височного мускула на внутренней стороне венечного отростка.

В совокупности эти детали строения челюсти свидетельствуют о сохранении важной роли резцов в работе челюстного аппарата полчков и о высоком уровне морфофункциональной специализации этого узла в работе коренных зубов в режиме перетирания (Россолимо и др., 2001; Потапова, Россолимо, 2008, Потапова, 2009). Сочетание «продвинутых» и «примитивных» черт в строении челюсти у *Glis* говорит о раннем ответвлении этого рода от общего ствола соневых и об особом пути его адаптивной специализации. На этом пути базовые признаки челюсти, которые внешне выглядят как признаки структурной генерализованности, становятся элементами функционально продвинутой конструкции.

Строение нижней челюсти номинативного и иранского видов полчков полностью соответствует родовой специфике. Их челюстной аппарат эффективен в работе и в режиме грызения, и в режиме перетирания. Межвидовые различия челюсти выявляются по совокупности её функционально значимых характеристик, отражающих местоположение точек крепления мышц и режущих элементов зубной системы относительно оси вращения челюсти. На рассмотренном материале эти различия статистически высоко значимы (Потапова, Россолимо, 2008; Потапова, 2009), а их уровень сопоставим с межродовыми различиями лесной сони (*Dryomys nitedula*) и садовой сони (*Eliomys quercinus*).

Различия между видами проявляются, главным образом, в характеристиках, связанных с эффективностью продольного перетирания. Можно предположить, что иранская соня (*G. persicus*) в этом отношении более продвинута, чем обыкновенный полчок (*G. glis*).

Эти результаты следует рассматривать как сугубо предварительные, так как размах изменчивости челюсти очень большой, а использованный материал охватывают лишь малую часть ареалов обоих видов.

Работа выполнена по теме госзадания лаборатории экологии, физиологии и функциональной морфологии высших позвоночных ИПЭЭ РАН в рамках проекта № 0120-1356-032.

Литература

- Огнев С.И. 1947. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 5. М.-Л. 809 с.
- Попова Ю.В., Потапова Е.Г., Григорьева О.О., Стахеев В.В., Сычева В.Б., Орлов В.Н. 2021. Время изоляции и краниометрические различия популяций сони-полчка (*Glis glis* L., Gliridae, Rodentia) Кавказа и Гирканского леса южного Азербайджана // Зоологический журнал. Т. 100. Вып. 12. С. 1388–1400.
- Потапова Е.Г. 2005. Географическая изменчивость слуховой капсулы сонь *Glis glis* в Кавказском регионе // Млекопитающие горных территорий. Мат-лы межд. науч. конференции. М. С. 135–142.
- Потапова Е.Г. 2009. Внутривидовая изменчивость морфофункциональных систем черепа в связи с вопросом о роли адаптаций на начальных стадиях таксономической дифференциации // Эволюция и систематика: Ламарк и Дарвин в современных условиях. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 50. М. С. 337–366.
- Потапова Е.Г. 2020. Внутривидовая изменчивость функциональных узлов черепа у полчка, *Glis glis*, и лесной сони, *Dryomys nitedula*, (Rodentia, Gliridae) в кавказском регионе // Биологическое разнообразие Кавказа и юга России. Коллективная монография. Глава 2.3. Грозный–Махачкала. С. 357–360.
- Потапова Е.Г., Россолимо О.Л. 2008. Морфологическое разнообразие нижней челюсти сонеобразных Gliroidea (Rodentia): адаптивный и филогенетический аспект // Сборник Трудов Зоологического музея МГУ. Т. 49. М. С. 390–412.
- Россолимо О.Л., Потапова Е.Г., Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Волцит О.В. 2001. Сони (Muoxidae) мировой фауны. М. 229 с.
- Сатунин К.А. 1920. Млекопитающие Кавказского края // Тифлис: Travaux du Muséum de Géorgie (Труды музея Грузии). Т. 2. С. 142–164.
- Спангенберг Е.П. 1935. Соня-полчок, *Glis glis* L. // Тонкопалый суслик, соня-полчок, слепыш, бурундук. М.-Л. С. 37–70.
- Шидловский М.В. 1976. Определитель грызунов Закавказья. Тбилиси. 255 с.
- Ahmadi M., Naderi M., Kaboli M., Nazarizadeh M., Karami M., Beitollahi S.M. 2018. Evolutionary applications of phylogenetically-informed ecological niche modelling (ENM) to explore cryptic diversification over cryptic refugia // Molecular Phylog. and Evol. Vol. 127. P. 712–722.
- Barrett-Hamilton G.E.H. 1898. Note on the European dormice of the genera *Muscardinus* and *Glis* // Annals and Magazine of Natur. Hist. Vol. 2. P. 423–426.
- Daams R., Bruijn H. de. 1995. A classification of the Gliridae (Rodentia) on the basis of dental morphology // Hystrix (N.S.). Vol. 6. No. 1–2. P. 3–50.

- Dallos P.* 1973. The Auditory Periphery Biophysics and Physiology. N.-Y, L. 548 p.
- Farr M.R.B., Mason M.J.* 2008. Middle ear morphology in dormice (Rodentia: Gliridae) // *Mamm. Biol.* Vol. 73. P. 330–334.
- Gippoliti S., Groves C.P.* 2018. Overlooked mammal diversity and conservation priorities in Italy: Impacts of taxonomic neglect on a Biodiversity Hotspot in Europe // *Zootaxa*. Vol. 4434. No. 3. P. 511–528.
- Holden-Musser M.E., Juškaitis R., Musser G.M.* 2016. Family Gliridae (Dormice) // *Wilson D.E., Lacher T.E., Mittermeier R.A. (eds.). Handbook of the mammals of the world. Vol. 6. Lagomorphs and rodents I.* Barcelona. P. 838–889.
- Hürner H., Krystufek B., Sarà M., Ribas A., Ruch T., Sommer R., Ivashkina V., Michaux J.R.* 2010. Mitochondrial phylogeography of the edible dormouse (*Glis glis*) in the Western Palearctic Region // *J. Mamm.* Vol. 91. No. 1. P. 233–242.
- Kowalski K.* 2001. Pleistocene rodents of Europe // *Folia Quaternaria*. Vol. 72. P. 3–389.
- Kryštufek B.* 2010. *Glis glis* (Rodentia: Gliridae) // *Mammal. Species*. Vol. 42. No. 865. P. 195–206.
- Kryštufek B., Naderi M., Janžekovič F., Hutterer R., Bombek D., Mahmoudi A.* 2021. A taxonomic revision of fat dormice, genus *Glis* (Rodentia) // *Mammalia*. Vol. 85. No. 4. P. 1–17.
- Mason M.J., Farr M.R.B.* 2013. Flexibility within the middle ears of vertebrates // *J. Laryngol. Otol.* Vol. 127. P. 2–14.
- Naderi G., Kaboli M., Koren T., Karami M., Zupan S., Rezaei H.R., Krystufek B.* 2014. Mitochondrial evidence uncovers a refugium for the fat dormouse (*Glis glis* Linnaeus, 1766) in Hyrcanian forests of northern Iran // *Mammal. Biol.* Vol. 79. No. 3. P. 202–207.
- Potapova E.G.* 2001. Morphological patterns and evolutionary pathways of the middle ear in dormice (Gliroidea, Rodentia) // *Trakya Univ. J. of Sci. Research. Ser. B. Natural and Applied Sciences*. Vol. 2. No. 2. P. 159–170.
- Wahlert J.H., Sawitzke S.L., Holden M.E.* 1993. Cranial anatomy and relationships of dormice (Rodentia, Myoxidae) // *Amer. Mus. Novit.* No. 3061. P. 1–32.

**ХАРАКТЕРИСТИКА ЭМАЛИ ЗУБОВ СЛОНОВ
НА ЮГЕ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ
В РАННЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ**

П.Б. Ранджан¹, В.В. Титов²

¹ *Геологический институт РАН, Москва, Россия*

² *Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, Россия*

**ENAMEL CHARACTERISTICS OF ELEPHANT
TEETH IN SOUTHEASTERN EUROPE
IN THE EARLY PLEISTOCENE**

P.B. Ranjan¹, V.V. Titov²

¹ *Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

² *Southern Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don,
Russia*

e-mail: pranavranjan42@gmail.com

Изучение микроструктуры эмали стало важным методом в понимании таксономии и филогении класса млекопитающих (Boyde, 1965, 1969; Koenigswald, 1980; Koenigswald, Sander, 1997; Ferretti 2003; Virág et al., 2014). Такие исследования сосредоточены на изучении не только индивидуальной изменчивости структуры эмали зубов, но и изменений, происходящих в ходе онтогенеза и филогенеза (Koenigswald, Sanders, 1997; Ferretti, 2003). Для слонов характерна сложная структура эмали зубов, и её изучение важно для понимания таксономии и филогении хоботных (Maglio, 1973). Относительная толщина эмали у представителей семейства Elephantidae является важным диагностическим признаком не только для уточнения систематического положения высокоранговых таксонов, но и для внутривидовой таксономии (Ferretti, 2007; Virág et al., 2014). В Европе много исследований было посвящено изучению эмали представителей линии *Mammuthus*, но южные слоны из Восточной Европы в этом отношении изучены слабо. Мы впервые изучили и сравнили эмали моляров всех 4 подвидов южного слона.

В работе исследована эмаль зубов восточноевропейских меридионалоидных слонов рода *Archidiskodon* из разных плейстоценовых местонахождений: микроструктура эмали, характер износа и внутренняя призматическая структура. Образ-

цы эмали были взяты от образцов из нескольких раннеплейстоценовых местонахождений европейской части юга России (Синяя Балка, Ливенцовка, Сабля, Псекупс и др.). Из этих местонахождений имеется уникальная коллекция материала, относящегося к разным подвидам *Archidiskodon meridionalis* (позднеплиоценовый *A. m. rumanus*, ранне-раннеплейстоценовый *A. m. gromovi*, средне-раннеплейстоценовый *A. m. meridionalis*, поздне-раннеплейстоценовый *A. m. tamanensis*) (Громов, 1948; Титов, 2008; Baigusheva, Titov, 2012; Baigusheva et al., 2016).

Образцы эмали щёчных зубов помещали в эпоксидную смолу, а затем распиливали в сагиттальном направлении. Плохо сохранившиеся образцы сначала проклеивали, а затем пилили для дальнейшего исследования. Срезы всех образцов эмали исследовали под световым микроскопом и сканирующим электронным микроскопом (СЭМ).

Некоторые образцы эмали были вырезаны для изучения внутренних слоёв под световым микроскопом, а некоторые были дополнительно помещены в эпоксидную смолу для изучения под СЭМ. Для получения качественных изображений и изучения внутренней призматической структуры перед помещением образцов под СЭМ на них наносили золото-палладиевое напыление под давлением $1 \cdot 10^{-1}$ мбар в течение 4 мин при напряжении 20 мА (рис. 1). Образцы изучали в лабораториях СЭМ Палеонтологического и Геологического институтов РАН. Для каждого образца было сделано несколько фотографий: около эмаль-цементной (ЕСJ) и эмаль-дентиновой (EDJ) границ (рис. 2). Помимо этого, были получены изображения общего вида эмали и деталей призматических структур под большим увеличением.

Под световой микроскоп помещали образцы для изучения и измерения толщины внутренних слоёв. Были сделаны фотографии эмали от EDJ до ЕСJ. Все три внутренних слоя были измерены и сравнены.

Внутреннее строение большинства образцов было одинаковым. Это подтверждает идею о том, что у одних и тех же видов/подвидов из одного и того же места, обитавших в одинаковых условиях и имевших сходные пищевые привычки, тип стирания зубов и пространственное распределение эмалевых структур в зубе (*Schmelzmuster*) были сходными. Большинство образцов имело аркообразный призматический рисунок, который располагался горизонтальными рядами, характерными для хоботных. В образцах преобладала трёхмерная эмаль, а в некоторых были обнаружены полосы Хантера-Шрегера и радиальные

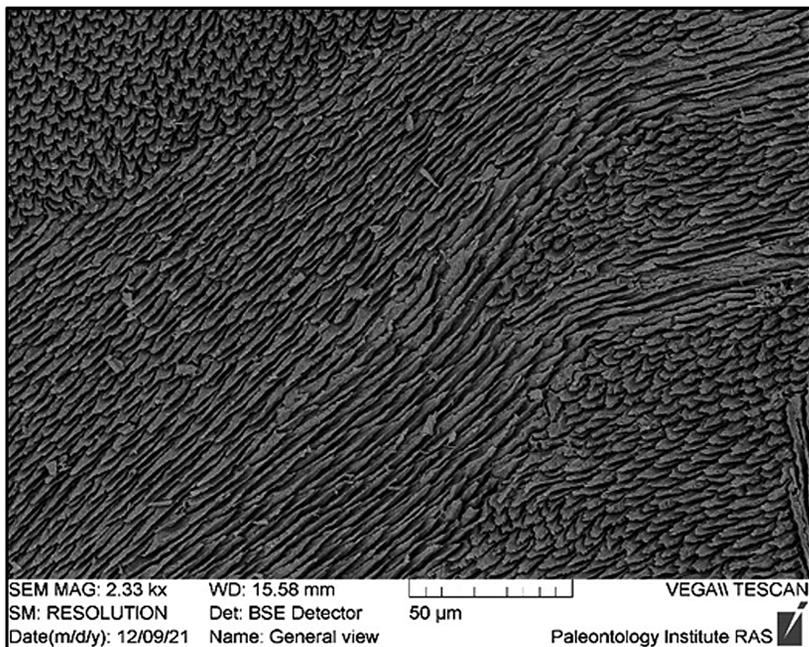


Рис. 1. Фотография эмали зубной пластины *Archidiskodon* sp. из Синей Балки под СЭМ, показывающая ориентацию призмы на жевательной поверхности.

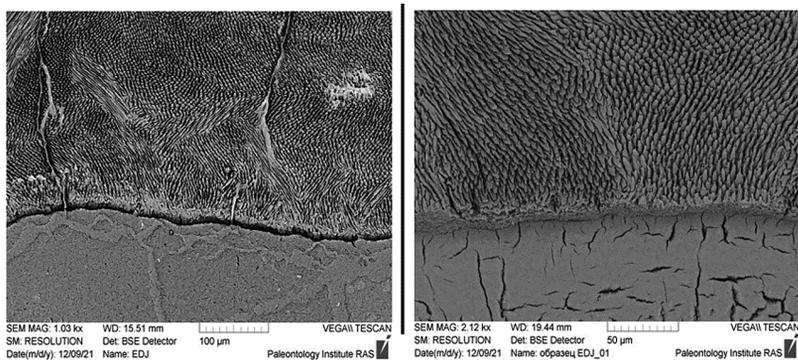


Рис. 2. Фотография зуба *Archidiskodon* sp. под СЭМ. Слева — граница между эмалью и цементом; справа — граница между эмалью и дентином.

типы эмали. На микрофотографиях наиболее отчётливо виден рисунок эмали в виде листьев гинкго (*ginkgo-leaf pattern*) и замочной скважины (*key-hole pattern*) (рис. 3).

Изученные образцы заметно различались по толщине внутреннего слоя. В образцах из более «молодых» (геологически) находок средний слой эмали был шире, чем в образцах из более древних отложений. Во всех ранее опубликованных работах говорится, что эмаль следует разрезать в сагиттальной плоскости. Мы сравнили результаты изучения как сагиттального, так и поперечного срезов, и они оказались одинаковыми. Поэтому мы хотели бы предложить использование поперечных срезов для изучения микроструктур эмали.

Эволюция 4 подвидов южного слона охватывает примерно 2,2 миллиона лет. Моляры за это время претерпели морфологические изменения: увеличение высоты коронки, увеличение общего числа эмалевых пластин и истончение эмали. Это служило адаптацией к увеличению доли травянистой растительности и абразивного материала в пище на фоне постепенной аридизации ландшафтов.

Что касается микроструктуры эмали, то у рассмотренных 4 подвидов южных слонов наблюдается та же тенденция, что и у представителей рода *Mammuthus*. В частности, относительная толщина самого внешнего слоя, в котором эмалевые призмы параллельны жевательной поверхности и, соответственно, эмаль менее износостойка (Ferretti, 2003), уменьшилась при переходе от *A. m. rumanus* к *A. m. tamanensis*. Напротив, относительная ширина среднего слоя, образованного призмами, которые располо-

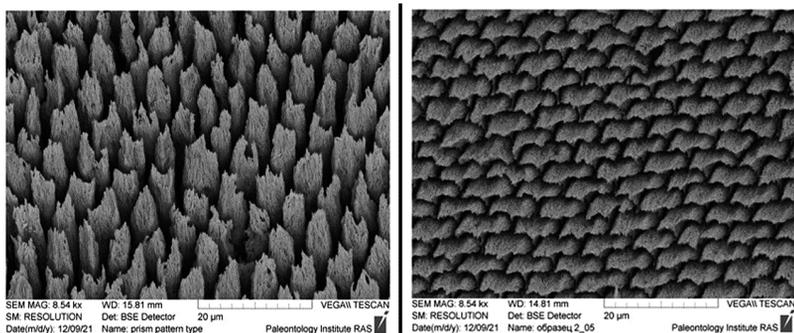


Рис. 3. Разные призматические рисунки эмали зуба *Archidiskodon* sp. из Синей Балки под СЭМ. Слева — форма «замочной скважины» (*key-hole pattern*); справа — форма «листа гинкго» (*ginkgo-leaf pattern*).

жены под углом к жевательной поверхности (что делает эмаль более износостойкой), увеличивается. Это может быть адаптацией к минимизации скорости износа по мере того, как эмаль становится тоньше, а пища становится более абразивной.

Литература

- Громов В.И.* 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (млекопитающие палеолиты) // Труды Института геологических наук. Т. 64. Вып. 17. С. 1–520.
- Титов В.В.* 2008. Крупные млекопитающие позднего плиоцена северо-восточного Приазовья. Ростов-на-Дону. 262 с.
- Baigusheva V.S., Titov V.V., Foronova I.V.* 2016. Teeth of early generations of Early Pleistocene elephants (Mammalia, Elephantidae) from Sinyaya Balka/Bogatyr site (Sea of Azov Region, Russia) // Quaternary International. Vol. 420. P. 306–318.
- Baygusheva V.S., Titov V.V.* 2012. The evolution of Eastern European meridionaloid elephants' dental characteristics // Quaternary International. Vol. 255. P. 206–216.
- Boyde A.* 1965. The structure of developing mammal enamel // M.V. Stack, R.W. Fearnhead (eds.). Tooth enamel. Bristol. P. 163–194.
- Boyde A.* 1969. Electron microscopic observations relating to the nature and development of prism decussation in mammalian dental enamel // Bulletin du Groupement Internationale pour la Recherche Scientifique en Stomatologie. Vol. 12. P. 151–207.
- Ferretti M.P.* 2003. Structure and evolution of mammoth molar teeth // Acta Palaeontologica Polonica. Vol. 48. No. 3. P. 383–396.
- Ferretti M.P.* 2007. Enamel Structure of *Cuvieronius hyodon* (Proboscidea, Gomphotheriidae) with a Discussion on Enamel Evolution in Elephantoids // J. Mammal Evol. Vol. 15. P. 37–58.
- Koenigswald W., von.* 1980. Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia) // Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Bd.359. S.1–129.
- Koenigswald W., von., Sanders P.M.* 1997. Tooth Enamel Microstructure. Rotterdam. 280 p.
- Maglio V.J.* 1973. Origin and evolution of the Elephantidae // Transactions of the American Philosophical Society. Vol. 63. No. 3. P. 1–144.
- Virág A., Kellner L.M., Vasile S.* 2014. Taxonomic identification of mammoth molars based on enamel microstructure // VI International Conference on Mammoths and their Relatives. Grevena and Siatista. Poster.

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ
ВИСЦЕРАЛЬНОГО АППАРАТА ХИМЕРОВЫХ РЫБ
(CHIMAERIFORMES)**

**А.В. Романов¹, К.Б. Герасимов¹, Л.П. Корзун¹,
В.В. Шахпаронов^{1,2}**

¹ *Кафедра зоологии позвоночных, биологический факультет
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

² *Институт эволюционной физиологии и биохимии имени
И.М. Сеченова РАН, Санкт-Петербург, Россия*

**FUNCTIONAL MORPHOLOGY OF VISCERAL
APPARATUS OF CHIMAEROID FISHES
(CHIMAERIFORMES)**

**A.V. Romanov¹, K.B. Gerasimov¹, L.P. Korzun¹,
V.V. Shakhparonov^{1,2}**

¹ *Department of Vertebrate Zoology, Biological Faculty, Lomonosov
Moscow State University, Moscow, Russia*

² *Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, Russian
Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia
e-mail: nedyus.q@gmail.com*

Химеры представляют древнюю обособленную и крайне специализированную линию хрящевых рыб, корнями уходящую глубоко к истокам древа челюстноротых позвоночных (Mallatt, 1996). Несмотря на почти всеветное распространение, из-за крайней недоступности большинства видов химеры остаются относительно плохо изученными животными, о многих особенностях биологии и экологии которых практически ничего не известно (Didier, 2012). Одной из загадок химер является механизм прокачивания воды через жаберные мешки.

Долгое время о механизме дыхания химер выдвигались лишь общие предположения. Большая часть авторов (Dean, 1906; Luther, 1909; Шмальгаузен, 1947; Mallatt, 1996) не предполагала отличий от механизма, описанного для акул или костистых рыб (Hughes, 1960; Hughes, Ballintijn, 1965; Ferry-Graham, 1999; Brainerd, Ferry-Graham, 2005; Kryukova, 2017).

Первое исследование, посвящённое изучению механизма дыхания химер, было опубликовано в 2012 г. (Dean et al., 2012). Важным результатом работы явились данные об изменении давления в процессе дыхания в ротоглоточной полости и в полости, включающей жаберные мешки и парабранхиальную полость химер (в работе авторы не разделяют их, а обозначают обе последние полости как парабранхиальную полость, хотя традиционно парабранхиальной называется только полость снаружи от жабр). Оказалось, что половину дыхательного цикла химер составляет фаза, при которой одновременно регистрировалось отрицательное (относительно давления внешней среды) давление в ротоглоточной полости и положительное — в парабранхиальной. При таком градиенте давлений ток воды должен был бы осуществляться из парабранхиальных камер (в том числе жаберных мешков) в ротоглоточную полость, то есть в «неправильном направлении». Ещё одной интересной особенностью химер оказалось дыхание на низких градиентах давления, на порядок меньших таковых у акул и костистых рыб.

Предложенная авторами работы оригинальная модель («accordion model»), предполагающая большое значение рострокаудального растягивания и сжимания жаберной решётки, не была подкреплена детальным морфологическим исследованием висцерального аппарата. В то же время известно, что эпибранхиальные элементы жаберных дуг химер укорочены, плотно соединены хрящевыми отростками и связками между собой (Воскобойников, 1914), что не позволяет осуществлять предложенные в работе продольные деформации жаберной решётки.

В итоге выдвинутая М. Дином с соавторами гипотеза не объясняет, как именно вода перемещается между двумя камерами (ротоглоточной и парабранхиальной) и как решается возникающая проблема обратного тока, что признают и сами авторы (Dean et al., 2012).

Для разрешения возникших противоречий мы предприняли собственное исследование, базирующееся на скрупулёзном изучении морфологии висцерального аппарата одного экземпляра *Chimaera monstrosa* (Linnaeus, 1758) и двух экземпляров *Chimaera phantasma* (Jordan, Snyder, 1900), предложив на базе морфофункционального анализа гипотезу о возможном способе дыхания химер.

В результате препарирования висцерального аппарата химеры мы обнаружили описанные М. Джолли (Jollie, 1962) клапаны, идущие вдоль переднего и заднего краёв жаберных дуг. Эти кла-

паны перекрывают внутренние жаберные отверстия при расширении ротоглоточной полости, предотвращая обратный ток воды из полостей жаберных мешков. Полость глотки химеры, таким образом, оказывается поделённой клапанами на собственно ротоглоточную полость и полость жаберных мешков.

Жаберная крышка (оперкулум) химер имеет упругий скелет, представленный хрящевыми лучами жаберной перегородки подъязычной дуги. Эти лучи накрыты широким тонким констриктором (*m. constrictor superficialis*), способным прижимать жаберную крышку. Под жаберной крышкой расположены 4 обособленных жаберных мешка, лишённых мускулатуры и упругого скелета. Мы не обнаружили мышц, способных активно отгибать жаберную крышку, и поэтому считаем, что её армированная хрящами часть лишь предотвращает сминание жаберных мешков, а кожистый край играет роль клапана, перекрывающего набор воды в полость жаберных мешков через оперкулярное отверстие. Роль жаберной крышки как клапана также предполагал А. Риббинк (Ribbink 1972).

Полость глотки химер (ротоглоточная + полости жаберных мешков) занимает большую часть объёма жаберного аппарата. Парабранхиальная камера (полость снаружи жаберных мешков), играющая большую роль в прокачке воды через полость жаберного мешка у многих акул (Hughes, Ballintijn, 1965), у химер крайне мала по объёму и, по-видимому, не способна к упругому расширению, так как сформирована в основном кожной складкой жаберной крышки.

В упрощённом виде жаберный аппарат химеры можно представить в виде двух «трубок» (объёмов), вложенных одна в другую (рис. 1). Внутренняя «трубка» ограничена жаберной решёткой и имеет сообщение с наружной через внутренние жаберные щели; её объём — это объём ротоглоточной полости. Наружная «трубка» ограничена жаберными крышками, её объём — это объём полостей жаберных мешков плюс объём парабранхиальной камеры. Наружная «трубка» сообщается с окружающей средой оперкулярным отверстием, прикрытым кожистой складкой. Жаберные клапаны, расположенные на жаберных дугах, способны перекрывать ток воды из полостей жаберных мешков в полость глотки.

Поскольку у химер нет мускулов, отгибающих жаберную крышку, наружная «трубка» оказывается неспособна к активному расширению. Жаберная решётка (внутренняя «трубка»),

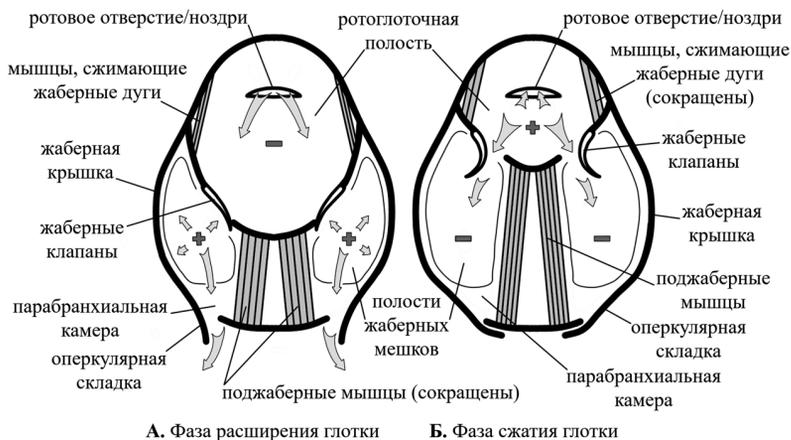


Рис. 1. Схематичное представление дыхательного цикла химеры. Срез на уровне глотки в плоскости, перпендикулярной оси тела. Ротовое отверстие показано условно, как вход в ротоглоточную камеру. Стрелки иллюстрируют направление тока воды. Повышенное и пониженное давление в полостях относительно окружающей среды показано знаками «+» и «-», соответственно.

Сжимающие жаберные дуги мышцы: *mm. adductores arcuum branchialium*, *mm. arcuales dorsales*; поджаберные мышцы: *m. coracohyoideus*, *mm. coracobranchiales*.

наоборот, имеет хорошо развитое мускульное оснащение, позволяющее ей эффективно менять объём.

При расширении внутренней «трубки» (ротоглоточной полости) объём наружной (жаберных мешков) будет автоматически уменьшаться, при этом давление во внешней «трубке» станет выше, чем во внутренней. Жаберные клапаны не позволят воде попасть во внутреннюю «трубку», и вода будет изгоняться наружу через оперкулярное отверстие (рис. 1А). При сжатии внутренней «трубки» вода будет беспрепятственно выжиматься в полость наружной «трубки» (полость жаберных мешков). При этом ток воды снаружи через оперкулярное отверстие будет невозможен, т.к. давление в наружной «трубке» вследствие её расширения упадёт, и кожистая складка, формирующая парабранхиальную камеру, закроет оперкулярное отверстие (рис. 1Б).

Мы не обнаружили у исследованных нами химер ротового клапана, однако предполагаем, что обратный ток воды через рот при сжимании глотки будет незначительным, вследствие возникающего разрежения в полостях жаберных мешков, куда и устремится основной поток воды. Небольшой выброс воды через открытое ротовое отверстие при дыхательных движениях отмечает М. Дин с соавторами (Dean et al., 2012).

Такая упрощённая схема прокачки воды является двухфазным насосом, где две помпы работают в противофазе. И именно наличие жаберных клапанов делает такой механизм возможным.

Дополнительным аргументом в пользу предлагаемого механизма является отмечаемая рядом авторов поверхностность дыхательных движений химер (Dean, 1906; Dean et al., 2012). В описываемой схеме деформации жаберной крышки («стенки наружной трубки») будут незначительными.

М. Дин с соавторами (Dean et al., 2012) предположили, что незаметность дыхательных движений и дыхание на малых градиентах давления связано с небольшой амплитудой движений объёмной глотки. Однако результаты наших исследований показывают способность глотки химеры к осязательным изменениям объёма, что позволяет её мускульное оснащение. Исходя из нашей модели, объясняющей механизм дыхания химер, причиной малых градиентов давления при дыхании может оказаться наличие жаберных клапанов, пассивно перекрывающих обратный ток воды из полостей жаберных мешков в ротоглоточную полость. Поскольку клапаны представлены никак не укрепленными кожными складками, можно предположить, что при повышении давления выше предела их сопротивления они окажутся не способны выдержать давление воды, что приведёт к нарушению в работе всего механизма дыхания.

По всей видимости, на базе висцерального аппарата химер нельзя реализовать механизм дыхания в виде механизма двойной прокачки с обеспечением непрерывного тока воды через жаберы за счёт синхронного расширения и сжатия ротоглоточной и парабранхиальных камер (Hughes, Ballintijn, 1965; Ferry-Graham, 1999). Если даже предположить, что химеры способны создавать под жаберной крышкой большее разрежение, чем создаёт расширяющаяся глотка, становится непонятным наличие жаберных клапанов, которые в этом случае будут избыточны.

До сих пор неизвестно, первично ли наличие кожистой жаберной крышки, или оно является вторичным приобретением

(Gillis et al., 2011). В свете гипотезы Маллетта (Mallatt, 1996) кажется естественным предположить, что изначально у предков химер парабранхиальные камеры были вовлечены в процесс прокачивания воды так же, как у акул, и должны были быть снабжены упругим скелетом (хрящевыми лучами жаберной перегородки и экстрабранхиальными хрящами). Однако у современных химер первые крайне слабо развиты у самого основания перегородок, а от последних мы не наблюдаем и следа. Причина отказа от «первичного» для всех челюстноротых механизма дыхания является очень интересной загадкой эволюции.

Литература

- Воскобойников М.М.* 1914. Очерки по бранхиомерии позвоночных // Записки Киевского общества естествоиспытателей. Т. 24. Вып. 1. С. 1–178.
- Шмальгаузен И.И.* 1947. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М. 541 с.
- Brainerd E.L., Ferry-Graham L.A.* 2005. Mechanics of respiratory pumps // *Fish physiology*. Vol. 23. P. 1–28.
- Dean B.* 1906. Chimaeroid fishes and their development. Washington, D.C. No. 32. 156 p.
- Dean M.N., Summers A.P., Ferry L.A.* 2012. Very low pressures drive ventilatory flow in chimaeroid fishes // *Journal of Morphology*. Vol. 273. No. 5. P. 461–479.
- Didier D.A., Kemper J.M., Ebert D.A.* 2012. Phylogeny, biology, and classification of extant holocephalans // *Biology of sharks and their relatives*. P. 97–122.
- Ferry-Graham L.A.* 1999. Mechanics of ventilation in Swellsharks, *Cephaloscyllium ventriosum* (Scyliorhinidae) // *Journal of experimental biology*. Vol. 202. No. 11. P. 1501–1510.
- Gillis J.A., Rawlinsonb K.A., Belle J., Lyond W.S., Bakera C.V.H., Shubine N.H.* 2011. Holocephalan embryos provide evidence for gill arch appendage reduction and opercular evolution in cartilaginous fishes // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Vol. 108. No. 4. P. 1507–1512.
- Hughes G.M.* 1960. A comparative study of gill ventilation in marine teleosts // *Journal of Experimental Biology*. Vol. 37. No. 1. P. 28–45.
- Hughes G.M., Ballintijn C.M.* 1965. The muscular basis of the respiratory pumps in the dogfish (*Scyliorhinus canicula*) // *Journal of Experimental Biology*. Vol. 43. No. 2. P. 363–383.
- Jollie M.* 1962. Chordate morphology. N.-Y. 478 p.

- Kryukova N.V.* 2017. Functional analysis of the musculo-skeletal system of the gill apparatus in *Heptranchias perlo* (Chondrichthyes: Hexanchidae) // Journal of Morphology. Vol. 278. No. 8. P. 1075–1090.
- Luther A.* 1909. Beitrage zur Kenntniss von Musculatur und Skelett des Kopfes des Haies *Stegostoma tigrinum* Gm. und der Holocephalan mit einem Anhang über die Nasenrinne // Acta Societatis Scientiarum Fennicae. Tom. 37. No. 6. S.1–60.
- Mallatt J.* 1996. Ventilation and the origin of jawed vertebrates: a new mouth // Zoological Journal of the Linnean Society. Vol. 117. No. 4. P. 329–404.
- Ribbink A.J.* 1971. Contributions to the functional morphology of fishes part VI: the jaw mechanism and feeding of the Holocephalan, *Callorhynchus capensis* Dumeril // African Zoology. Vol. 6. No. 1. P. 45–73.

МЕХАНИЗМ ЗАДИРАНИЯ ГОЛОВЫ У ХИМЕРОВЫХ РЫБ (CHIMAERIFORMES)

А.В. Романов, К.Б. Герасимов, Л.П. Корзун

*Кафедра зоологии позвоночных, биологический факультет
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

THE MECHANISM OF CRANIUM ELEVATION IN CHIMAEROID FISHES (CHIMAERIFORMES)

A.V. Romanov, K.B. Gerasimov, L.P. Korzun

*Department of Vertebrate Zoology, Biological Faculty, Lomonosov Moscow
State University, Moscow, Russia
e-mail: nedys.q@gmail.com*

Способность задирать голову в момент броска на добычу характерна для представителей разных групп рыб. Она реконструирована для плакодерм (Arthrodira) (Anderson, 2010; Johanson et al., 2013), описана для пластиножаберных (Wilga et al., 2007) и костистых рыб (Therapsid, 1948; Carrol, 2004; Camp, Brainerd, 2014; Camp, 2021). Сходная адаптация есть у мясистолапастных рыб (Dzerzhinsky, 2017). Для химеровых рыб эта способность не была отмечена никем, кроме Д. Хубера с соавторами (Huber et al., 2011).

М. Дин с соавторами (Dean et al., 2012), наблюдавшие *Hydrolagus colliei*, не обнаружили у этой рыбы задираания головы во время кормёжки, однако отметили, что в момент броска на добычу в ротоглоточной полости химеры создаётся разрежение на порядок большее, чем во время дыхательных движений. Механизм увеличения подсасывающего эффекта авторы не объяснили.

Если обратиться к морфологии головы химеры, можно обнаружить наличие у неё сложного, гетероцельного синаркуального сочленения с затылочным отделом черепа (Jollie, 1962; собственные наблюдения). Гетероцельность выражается в форме сочленовной поверхности: при взгляде сбоку она вогнутая, а при взгляде снизу — выпуклая (рис. 1). Затылочно-синаркуальный сустав крайне специализирован: через него не проходит хорда, полностью заключённая внутри позвоночной части синаркуалии, и даже сформированы своеобразные «презигапофизы» (рис. 1), расположенные выше уровня прохождения спинного мозга, что

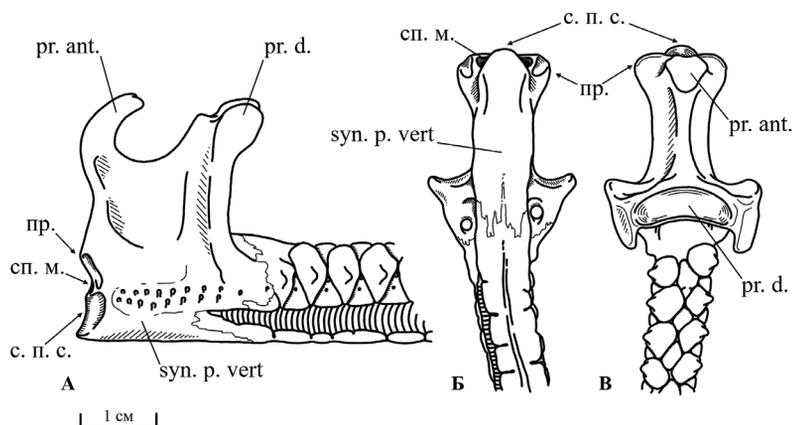


Рис. 1. Синаркуалия европейской химеры (*Chimaera monstrosa*): А — вид сбоку; Б — вид снизу; В — вид сверху.

Обозначения: pr. ant. — *processus anterior*; pr. d. — *processus dorsalis*; syn. p. vert. — *synarcuale pars vertebralis*; пр. — презигапофиз, с. п. с. — сочленовная поверхность синаркуалии; сп. м. — спинномозговой канал.

обеспечивает размещение точки вращения нейрокраниума относительно синаркуалии в центре спинномозгового канала для предотвращения травм спинного мозга при наклонах головы.

Функциональное назначение синаркуалии большинство обращающих на неё внимание авторов видело в поддержании базального хряща спинного плавника и необходимости размещения управляющей им мускулатуры (Holmgren, 1942; Jollie, 1962; Didier, 1995; Johanson, 2013). Д. Хубер с соавторами (Huber et al., 2011) указывают для эпаксиальных мышц химер функцию задирания головы, но не связывают с этим специализацию затылочно-синаркуального сустава.

Мы обнаружили, что на переднем (*pr. anterior*) и спинном (*pr. dorsalis*) отростках синаркуалии химер заканчивается мощная масса эпаксиальных мышц, способных эффективно поднимать голову. Мы также впервые описали небольшой мускул, начинающийся на вентральной части переднего края переднего отростка синаркуалии и закрепляющийся по средней линии под затылочным гребнем — *m. epaxialis profundus*. Его функция не выяснена.

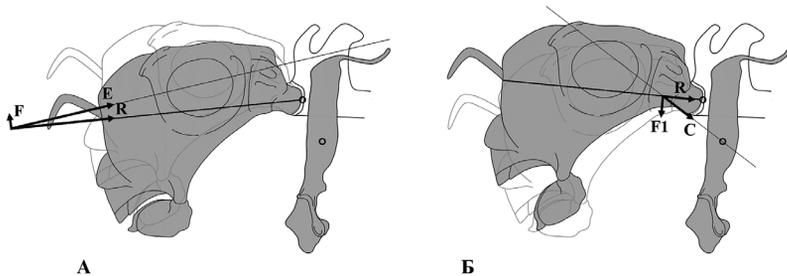


Рис. 2. Схематичное изображение процессов задирания (А) и опускания (Б) нейрокраниума химеры. Объяснения см. в тексте.

Механику задирания головы демонстрирует схема на рис. 2. Самая дорсальная часть эпаксиальных волокон выгодно расположена над затылочно-синаркуальным суставом и имеет максимально возможно длинное плечо силы, что позволяет эффективно поднимать нейрокраниум. Сама синаркуалия при этом имеет обызвествлённое основание и служит упором для нейрокраниума.

Рассмотрим систему сил, действующую на голову при её задирании (рис. 2А). Линия действия силы реакции опоры R проходит через середину затылочно-синаркуального сустава и основание медиального хряща (принята условно). Направление вектора E отражает действие эпаксиальных мышц. В точке пересечения линий действия сил E и R проведён перпендикуляр к линии действия силы R, вдоль которого направлена сила F, поднимающая нейрокраниум.

Опускать голову способны три мускула: *m. subspinalis*, *m. cucullaris profundus* и *m. cucullaris superficialis*. *M. subspinalis* начинается на ушном отростке нейрокраниума, проходит каудо-медиально и крепится на вершине фарингобранхиале 1 и 2, откуда к позвоночной части синаркуалии отходят связки. *M. cucullaris profundus* начинается на ушном отростке, проходит каудовентрально и крепится у основания хрящевого отростка фарингобранхиале 3–5, который, в свою очередь, мощной связкой сочленяется с плечевым поясом. При сокращении *m. subspinalis* получает опору на позвоночную часть синаркуалии, а *m. cucullaris profundus* — на плечевой пояс через связь последнего с жаберной решёткой. *M. cucullaris superficialis* широко крепится на за-

глазничном отростке нейрокраниума, откуда спускается каудо-вентрально и крепится на плечевом поясе на уровне сочленения последнего с жаберным аппаратом.

Рассмотрим систему сил, действующую на голову при её опускании (рис. 2Б). Сила C , являющаяся результирующей трёх вышеописанных мускулов, раскладывается на силу реакции опоры R и силу F_1 , опускающую нейрокраниум.

Задиране головы позволяет рыбе в момент броска протрагировать челюстной аппарат, поместив рот непосредственно перед добычей (более терминально), а также увеличить эффективность подсасывания (Carrol, 2004; Camp, Brainerd, 2014).

Интересна не запрещённая конструкцией затылочно-синаркуального сустава латеральная подвижность нейрокраниума. Более того, у химер имеется уникальный гипаксиальный мускул (*m. latero-ventralis*), закрепляющийся по всей длине тела на поперечной септе и, что крайне необычно, на ушном отростке черепа. Этот мускул проходит ровно через точку вращения в затылочном суставе и обеспечивает повороты головы вбок, что подтверждают и манипуляции с препаратом. Значение подобной подвижности, вероятно, также связано с более точной «настройкой» челюстного аппарата на захватываемый объект.

Обнаружение у химер возможности задираня нейрокраниума ставит её в ряд анамний, использующих этот приём для эффективного схватывания добычи. Наличие сходной адаптации в разных группах рыб позволяет полагать её большое значение для водных позвоночных.

Литература

- Anderson P.S.L. 2010. Using linkage models to explore skull kinematic diversity and functional convergence in arthrodire placoderms // Journal of Morphology. Vol. 271. No. 8. P. 990–1005.
- Camp A.L. 2021. A neck-like vertebral motion in fish // Proceedings of the Royal Society B. Vol. 288. No. 1957. P. 1–6.
- Camp A.L., Brainerd E.L. 2014. Role of axial muscles in powering mouth expansion during suction feeding in largemouth bass (*Micropterus salmoides*) // Journal of Experimental Biology. Vol. 217. No. 8. P. 1333–1345.
- Carroll A.M., Wainwright P.C., Huskey S.H., Collar D.C., Turingan R.G. 2004. Morphology predicts suction feeding performance in centrarchid fishes // Journal of Experimental Biology. Vol. 207. No. 22. P. 3873–3881.

- Dean M.N., Summers A.P., Ferry L.A.* 2012. Very low pressures drive ventilatory flow in chimaeroid fishes // *Journal of Morphology*. Vol. 273. No. 5. P. 461–479.
- Didier D.A.* 1995. Phylogenetic systematics of extant Chimeroid fishes. New York: American Museum of Natural History Novitates. 86 p.
- Dzerzhinsky F.Y.* 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.
- Holmgren N.* 1942. Studies on the head in fishes. Part III. The phylogeny of elasmobranch fishes // *Acta Zoologica (Stockholm)*. Vol. 23. P. 129–261.
- Huber D.R., Soares M.C., De Carvalho M.R.* 2011. Cartilaginous Fishes Cranial Muscles // *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment*. Vol. 1. P. 449–462.
- Johanson Z., Trinajstić K., Carr R., Ritchie A.* 2013. Evolution and development of the synarcual in early vertebrates // *Zoomorphology*. Vol. 132. No. 1. P. 95–110.
- Jollie M.* 1962. Chordate morphology. New York. 478 p.
- Tchernavin V.V.* 1948. On the mechanical working of the head of bony fishes // *Proceedings of the Zoological Society of London*. Vol. 118. No. 1. P. 129–143.
- Wilga C.D., Motta P.J., Sanford C.P.* 2007. Evolution and ecology of feeding in elasmobranchs // *Integrative and Comparative Biology*. Vol. 47. No. 1. P. 55–69.

ЧЕРЕП И НЕЙРОАТОМИЯ *KULINDADROMEUS ZABAİKALICUS*

**Е.А. Сичинава¹, И.Т. Кузьмин^{1,2}, С. М. Синица³,
Г.А. Юргенсон³, Е.А. Василенко³, С. А. Решетова⁴,
А.О. Аверьянов², Ю.Л. Болотский⁵, П.П. Скучас^{1,2}**

¹ *Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*

² *Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия*

³ *Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, Чита, Россия*

⁴ *Институт геохимии им. А.П. Виноградова СО РАН, Иркутск, Россия*

⁵ *Институт геологии и природопользования ДВО РАН, Благовещенск, Россия*

THE SKULL AND NEUROANATOMY OF *KULINDADROMEUS ZABAİKALICUS*

**E.A. Sichinava¹, I.T. Kuzmin^{1,2}, S.M. Sinitza³,
G.A. Yurgenson³, E.A. Vasilenko³, S.A. Reshetova⁴,
A.O. Averianov², Y.L. Bolotsky⁵, P. P. Skutschas^{1,2}**

¹ *Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia*

² *Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia*

³ *Institute of Natural Resources, Ecology, and Cryology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Chita, Russia*

⁴ *A.P. Vinogradov Institute of Geochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia*

⁵ *Institute of Geology and Natural Management, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Blagoveshchensk, Russia
e-mail: ekaterinasichinava@gmail.com*

Динозавр *Kulindadromeus zabaikalicus* из среднеюрских отложений долины Кулинда (Читинская область, Забайкальский край) уникален, поскольку для него известны отпечатки кожи с разными типами чешуй и протоперьев (Алифанов и др., 2014; Godefroit et al., 2014, 2020; Cincotta et al., 2019). *K. zabaikalicus* — древнейший представитель птицетазовых динозавров (Ornithischia)

с сохранившимися перьевидными структурами. Несмотря на обилие собранных образцов, все они, включая голотип (череп) *K. zabaikalicus*, фрагментарны и имеют специфическую сохранность в виде отпечатков или лимонитовых заполнений таких отпечатков, что затрудняет их препарацию и изучение. Кроме того, на данный момент не существует единого мнения о принадлежности найденного материала к одному виду *K. zabaikalicus* (Godefroit et al., 2014; Алифанов, Савельев, 2014, 2016; Alifanof, 2018), что говорит о необходимости всесторонней и детальной ревизии остатков динозавров из Кулинды.

Данная работа посвящена детальному изучению черепной морфологии птицетазовых динозавров из Кулинды с использованием методов компьютерной томографии и 3D моделирования. Был исследован весь имеющийся черепной материал, включая фрагментарные и практически целые черепа, а также изолированные костные элементы. Морфологическое единообразие изученного материала указывает на его принадлежность к одному таксону птицетазовых динозавров, поэтому мы относим все образцы к *K. zabaikalicus*.

Итогом проведённой работы является детальная трёхмерная модель черепа *K. zabaikalicus*, созданная на основе результатов компьютерной томографии наиболее хорошо сохранившегося образца (практически целого черепа ИПРЭК 19-4-205), а также ряд иллюстраций для других образцов. Это позволило впервые описать элементы нёбного комплекса (парные крыловидные и наружные крыловидные кости) и мозговой коробки (парабазисфеноид), а также некрупную предзубную кость нижней челюсти. Были уточнены уже имеющиеся данные о строении черепа: форма некоторых черепных элементов и характер их контактов. В частности, квадратная кость имеет широкий треугольный крыловидный и короткий передне-боковой отростки. На предчелюстной кости есть 5 зубов, верхнечелюстной и носовой отростки, которые формируют нижний край наружного носового отверстия. Для верхнечелюстной кости показано наличие крупного восходящего отростка. Предглазничное окно треугольной формы. У квадратноскуловой кости есть восходящий отросток.

Хорошо сохранившиеся образцы верхних и нижних челюстей позволили описать характер зубозамещения *K. zabaikalicus*, оказавшийся схожим с таковым у базальных представителей неорнитисхий (*Neornithischia*). В обработке пищи, вероятно, уча-

ствовал лишь самый апикальный ряд зубов; зубных батарей при этом не образовывалось.

Выявлены различия в строении предглазничной области на нескольких черепах разного размера, в частности, в характере взаимных контактов предчелюстной, верхнечелюстной и носовой костей. Вероятно, эти различия возникли в результате онтогенетических изменений. Сходные онтогенетические изменения известны для других базальных неорнитисхий, например, *Jeholosaurus shangyuansensis* (Barrett, Han, 2009).

Применение компьютерной томографии и уникальная сохранность некоторых образцов в виде заполнений внутричерепных полостей позволили впервые получить данные о нейроанатомии *K. zabaikalicus*. Были изучены частично сохранившиеся эндокасты головного мозга; они являются одними из древнейших известных для птицетазовых динозавров. В переднем мозге *K. zabaikalicus* были некрупные обонятельные луковицы, вытянутые и тонкие обонятельные тракты и хорошо выраженные большие полушария. Гипофиз относительно мелкого размера, к нему подходят парные церебральные сонные артерии. Строение обонятельного комплекса переднего мозга *K. zabaikalicus* является плезиоморфным для орнитисхий (Galton, 1989).

Исследование было выполнено при поддержке РФФ, грант № 19-14-00020-П.

Литература

- Алифанов В.Р., Савельев С.В. 2014. Древнейший орнитомимозавр (Theropoda, Dinosauria) с отпечатками покровов из верхней юры России // Палеонтол. журн. Вып. 6. С. 71–85.
- Алифанов В.Р., Савельев С.В. 2014. Новые птицетазовые динозавры (Nypsilophodontia, Ornithopoda) из поздней юры России // Палеонтол. журн. Вып. 4. С. 72–82.
- Алифанов В.Р., Савельев С.В. 2016. Юрские динозавры Забайкалья // Природа. Вып. 4. С. 35–44.
- Алифанов В.Р., Савельев С.В., Терещенко Е.Ю., Артемов В.В., Серегин А.Ю. 2014. Строение кожных покровов у птицетазовых динозавров (Nypsilophodontia, Ornithopoda) из поздней юры Забайкалья // Палеонтол. журн. Вып. 5. С. 72–80.
- Alifanov V.R. 2018. New Data on Ornithischian Dinosaurs from the Late Jurassic of Transbaikalia, Russia // Paleontological Journal. Vol. 52. No. 13. P. 1633–1636.

- Barrett P.M., Han F.L. 2009. Cranial anatomy of *Jeholosaurus shangyuensis* (Dinosauria: Ornithischia) from the Early Cretaceous of China // Zootaxa. Vol. 2072. P. 31–55.
- Cincotta A., Pestchevitskaya E.B., Sinitsa S.M., Markevich V.S., Debaille V., Reshetova S.A., Mashchuk I.M., Frolov A.O., Gerdes A., Yans J., Godefroit P. 2019. The rise of feathered dinosaurs: *Kulindadromeus zabaikalicus*, the oldest dinosaur with ‘feather-like’ structures // PeerJ. Vol. 2. P. 1–20.
- Galton P.M. 1989. Crania and endocranial casts from ornithopod dinosaurs of the families Dryosauridae and Hypsilophodontidae (Reptilia: Ornithischia) // Geologica et palaeontologica. Vol. 23. P. 217–239.
- Godefroit P., Sinitsa S.M., Dhouailly D., Bolotsky Y.L., Sizov A.V., McNamara M.E., Benton M.J., Spagna P. 2014. A Jurassic ornithischian dinosaur from Siberia with both feathers and scales // Science. Vol. 345. P. 451–455.
- Godefroit P., Sinitsa S.M., Cincotta A., McNamara M.E., Reshetova S.A., Dhouailly D. 2020. Integumentary Structures in *Kulindadromeus zabaikalicus*, a Basal Neornithischian Dinosaur from the Jurassic of Siberia // C. Foth, O.W.M. Rauhut (eds.). The evolution of feathers. P. 47–65.

ГЕТЕРОХРОНИИ И ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА АМФИБИЙ

С.В. Смирнов, А.Б. Васильева

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

HETEROCHRONIES AND ENIGMAS IN THE EVOLUTION OF AMPHIBIAN ONTOGENY

S.V. Smirnov, A.B. Vassilieva

*Severtzov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia
e-mail: vassil.anna@gmail.com*

Эволюция онтогенеза представляет собой одну из наиболее актуальных проблем современной биологической науки в контексте новой бурно развивающейся комплексной дисциплины — эволюционной биологии развития («evo-devo»). Исследования в этой области, в том числе с использованием молекулярно-генетических и экспериментальных методов, дают возможность найти ответы на некоторые «загадки» эволюционной морфологии, которые не удавалось разрешить с применением классических сравнительно-морфологических подходов.

К числу таких проблемных вопросов относятся многочисленные известные случаи восстановления (рекапитуляции) признаков, утраченных в ходе эволюции тех или иных таксонов. Подобные атавистические признаки были обнаружены в различных группах позвоночных, и в первую очередь — у земноводных, и неизменно вызывали дискуссии о причинах их появления, поскольку формально в них можно увидеть противоречие непреложному закону о необратимости эволюции. Иногда их рассматривали как сформировавшиеся *de novo*, негомологичные утраченным структурам, иногда же — как проявившиеся «спящие» признаки, исчезнувшие из фенотипа, но сохранившие генетическую основу, а следовательно, и возможность к восстановлению. Второй подход, с учётом собранных на обширном палеонтологическом материале сведений о рекапитуляциях у вымерших амфибий, позволил сформулировать идею о «латентных потенциях» (Шишкин, 1970), которая в дальнейшем полу-

чила развитие на примере рецентных таксонов (Смирнов, 1991; Smirnov, 1995).

Под латентными потенциями понимают скрытое сохранение предковых признаков, которые могут проявляться у потомков спустя большой промежуток времени либо как случайные отклонения, либо повторно приобретая адаптивное значение. Примером может служить зубная система бесхвостых амфибий, которая у многих представителей этой группы полностью или частично редуцирована; по современным данным, в эволюции отряда полная утрата зубов происходила независимо более 20 раз, но при этом 6 раз они так же независимо восстанавливались (Paluh et al., 2021).

Предпосылки к возникновению латентных потенциалов возникают в тех случаях, когда значительные изменения фенотипа не сопровождаются столь же масштабными генетическими перестройками. Это возможно, когда дефинитивная морфология существенно зависит от полноты реализации генотипа в процессе развития организма — иными словами, от полноты реализации онтогенетической программы.

Концепция «evo-devo» рассматривает роль онтогенеза в эволюции всё более широко, получая всё новые подтверждения тому, что изменчивость индивидуального развития может лежать в основе как относительно небольшой внутривидовой пластичности развития, так и масштабных макроэволюционных перестроек онтогенетических паттернов, которые приводят к формированию новых комплексов морфологических признаков, характеризующих крупные таксоны.

Ведущим механизмом таких перестроек выступают гетерохронии — временные сдвиги в развитии отдельных систем и признаков, которые способны возникать за счёт относительно небольших изменений в работе регуляторных факторов. В изучении гетерохроний именно амфибии традиционно являются одним из центральных модельных объектов (Gould, 1977; Reilly et al., 1997 и др.), что связано с особенностями их организации и онтогенеза. Важнейшие из этих особенностей — бифазный жизненный цикл земноводных, включающий самостоятельные личиночную и наземную стадии, разделённые метаморфозом, значительная взаимная независимость соматического развития и полового созревания, а также выраженная диссоциация в темпах развития различных морфологических структур, например, кожных образований, пищеварительной системы, краниального и посткраниального скелета. Эти диссоциативные явления, а также сильная

«открытость» онтогенеза земноводных влиянию внешней среды и определяют, вероятно, исключительное разнообразие типов онтогенеза, по которому эта группа далеко опережает всех прочих тетрапод.

Ключевая роль гетерохроний в эволюции амфибий уже широко признана, однако масштабы влияния гетерохронных процессов, а также их механизмы ещё не оценены в полной мере и нуждаются в дальнейшем изучении. К настоящему времени можно обоснованно утверждать, что на формирование разнообразия морфологического облика и онтогенеза земноводных особенно повлияли три основных эволюционных процесса: педоморфоз, миниатюризация и эмбрионизация.

Педоморфоз, или сохранение предковых личиночных или ювенильных черт в дефинитивной морфологии потомков, — явление, широко распространённое среди земноводных; в настоящее время общепринято мнение, что именно этот гетерохронный процесс стал магистральным в эволюции амфибий и в значительной мере сформировал современный облик представителей класса (Шишкин, 1973; Смирнов, 1991). Одной из форм педоморфоза является неотения, т.е. задержка соматического развития на относительно ранних стадиях онтогенеза при сохранении нормальных темпов полового созревания. Среди современных амфибий истинные неотеники, т.е. формы, способные к размножению, но сохраняющие личиночную или ювенильную морфологию, встречаются в отряде Urodela, где несколько семейств (*Sirenidae*, *Proteidae*, *Amphiumidae*, *Cryptobranchidae*) полностью представлены неотеническими видами. Наиболее ярко личиночные признаки выражены в морфологии протеев и сиренов, в меньшей степени — в морфологии криптобранхид. Среди *Anura* размножение на личиночной стадии не известно, однако многие виды также обладают признаками педоморфного недоразвития. В целом, педоморфное недоразвитие проявляется в утрате или рудиментации некоторых признаков, характерных для нормальной дефинитивной морфологии земноводных. Так, например, у неотенических хвостатых амфибий отсутствуют некоторые элементы черепа (Rose, 2003), могут быть недоразвиты конечности; у бесхвостых амфибий педоморфные черты могут проявляться в отсутствии зубов и ряда краниальных окостенений, а также в недоразвитии слуховой системы (Смирнов, 1991). Однако при том, что эти признаки исчезают из фенотипа, на генетическом уровне по крайней мере некоторые из них сохраняются и при определённых условиях могут

быть восстановлены. Известным примером является аксолотль (*Ambystoma mexicanum*) — неотенический вид, у которого нормальная способность к метаморфозу утрачена, а вместе с ней и способность к полноценному формированию ряда краниальных окостенений (*nasale, maxillare, septomaxillare*), а также дефинитивной генерации зубов. Тем не менее, при искусственной стимуляции метаморфоза все эти признаки восстанавливаются, и морфология взрослой амбистомы *A. mexicanum* принципиально не отличается от морфологии родственных видов амбистом с нормальным бифазным развитием, например, *A. tigrinum*. Это свидетельствует о том, что утраченные признаки в полной мере сохраняются у аксолотля в виде латентных потенциалов. У протеев и сиренов, перешедших к неотении на более древних этапах своей эволюционной истории, способность к метаморфозу утрачена полностью, вероятно, и на генетическом уровне. Однако у некоторых неотенических представителей семейства Plethodontidae, тоже не способных к полноценному метаморфозу даже при искусственной стимуляции, всё же возможно вызвать рекапитуляцию некоторых метаморфных признаков в строении скелета (Rose, 1995). Соответственно, у факультативных неотеников, то есть видов, у которых способность к метаморфозу варьирует в разных популяциях в зависимости от условий среды, утрата метаморфных признаков является более «поверхностной», так что эти исчезающие признаки могут рекапитулировать с большой лёгкостью. У бесхвостых амфибий с признаками педоморфного недоразвития утраченные признаки могут рекапитулировать спонтанно у отдельных экземпляров, с большей вероятностью — у старых особей, у которых из-за продолжительного срока жизни «усечённая» онтогенетическая программа может разворачиваться более полно (Smirnov, 1994). Примерами могут служить случаи обнаружения «лишних» краниальных окостенений или элементов среднего уха у жерлянок (*Bombina: Vombinatoridae*), которые утрачены большинством представителей того или иного вида.

Миниатюризация представляет собой, вероятно, магистральное направление эволюции класса земноводных в целом. По всей видимости, морфологический облик многих таксонов как ископаемых, так и рецентных амфибий сформировался в значительной мере под действием такой формы педоморфоза, как прогенез — гетерохронии, при которой половое созревание ускоряется относительно соматического развития, вызывая его задержку на более ранних стадиях (Gould, 1977). Как правило, прогенез приводит к

уменьшению размеров тела, что в случае амфибий, вероятно, являлось адаптивным: миниатюризация позволила многим группам освоить новые экологические ниши и открыла возможности широкой радиации за счёт интенсивного видообразования в новых условиях. Примерами могут служить, в частности, миниатюрные саламандры из семейства Plethodontidae, заселившие кроны деревьев, или самые мелкие из тропических лягушек, освоивших карстовые местообитания или микрополости растений (пазухи эпифитных растений, междоузлия бамбуков и др.).

Изучение морфологических последствий миниатюризации у амфибий показало, что этот эволюционный процесс также приводит к утрате ряда остеологических признаков, в особенности тех, которые формируются в онтогенезе относительно поздно. В частности, миниатюризация часто влечёт за собой редукцию некоторых скелетных элементов конечностей, ряда краниальных окостенений, зубов и некоторых структур слухового аппарата (Hanken, Wake, 1993; Yeh, 2002).

Вероятно, общий тренд на миниатюризацию в эволюции древних земноводных явился одной из главных причин редукции стегального черепа лабиринтодонтов с его сложной мозаикой многочисленных покровных окостенений. У всех современных земноводных число краниальных костей, слагающих крышу и основание черепа, а также укрепляющих челюстную и подъязычный аппараты, очень невелико по сравнению с ископаемыми предковыми формами. При этом и из палеонтологической летописи, и из обширного неонтологического материала известно множество случаев обнаружения в черепе тех или иных видов земноводных «дополнительных» костных элементов, которые в норме для них не характерны. Примером могут служить непарные кости, расположенные между типичными парными элементами крыши черепа. Многие из этих элементов, предположительно, являются гомологами костей (например, *internasale*, *interfrontale*, *internasofrontale* и др.), присущих предковым формам и давно утраченных в ходе эволюционной редукции исходного набора краниальных окостенений. Подобные элементы отмечены и у хвостатых амфибий, в частности, у семиреченского лягушкозуба (*Ranodon sibiricus*: Hynobiidae) (данные авторов), и у бесхвостых, например, у жерлянок (Чугунова, 1981). Кроме того, известна находка у западной чесночницы (*Pelobates cultripes*: Pelobatidae) дополнительных окостенений в латеральной области черепа, предположительно гомологичных элементам чере-

па лабиринтодонтов — *postorbitale*, *supratemporale*, *postfrontale* и *tabulare* (Smirnov, 1995).

Таким образом, общее направление эволюции амфибий на миниатюризацию и педоморфное недоразвитие по сравнению с предковыми формами сопровождалось значительной редукцией числа скелетных элементов. Кроме того, при миниатюризации, вероятно, из-за топографической близости мезенхимных предшественников костей нередко наблюдается срастание отдельных покровных элементов в единые сложные образования. Примером могут служить характерная для Anura сложная кость *frontoparietale* в крыше черепа или присущая многим Urodela кость *praefrontolacrimale* в носовой области. У миниатюрных бесхвостых, помимо этого, часто происходит и срастание позвонков, что способствует уменьшению размеров туловищного отдела. В результате таких срастаний число скелетных элементов ещё более сокращается. В то же время утерянные скелетные признаки в ряде случаев сохраняются как способные к восстановлению латентные потенции, даже если признак был утрачен уже у отдалённых предков.

Наиболее яркий пример рекапитуляции очень древнего признака — мандибулярное озубление у Anura. Все современные бесхвостые амфибии (и их возможный предок *Triadobatrachus*) лишены зубов на нижней челюсти, причём их утрата произошла более 200 млн. лет назад (Wiens, 2011). Тем не менее, среди Anura существует единственный вид — представитель сумчатых квакш *Gastrotheca guentheri* (Hemiphractidae), у которого на нижней челюсти есть полноценные зубы, полностью сходные весьма специфическими деталями строения с верхнечелюстными зубами других бесхвостых (Paluh et al., 2021). Это говорит о том, что геном земноводных способен хранить «неработающие» гены на протяжении множества поколений, прежде чем они снова могут быть реализованы на уровне фенотипа.

В общем случае педоморфоз как эволюционный процесс приводит к утере признаков, формирующихся на поздних стадиях реализации онтогенетической программы. Однако эта онтогенетическая программа может быть «усечена» и, напротив, за счёт исчезновения ранних признаков. Это происходит при эмбрионизации — эволюционном процессе, при котором личиночные стадии переходят в эмбриональный период развития (Matsuda, 1987). Крайней степенью эмбрионизации является переход к прямому развитию, когда ювенильные особи покидают яйцевые оболочки

уже на стадии сформированной лягушки или саламандры. Такая форма онтогенеза широко распространена среди современных амфибий, причём для видов с прямым развитием характерна существенная перестройка начальных этапов морфогенеза. Очевидно, что многие личиночные признаки, связанные с локомоцией, питанием и дыханием, при интраовальном развитии теряют свое адаптивное значение и могут редуцироваться. Так, например, для саламандр с прямым развитием из семейства Plethodontidae характерно выпадение из предковой программы скелетогенеза образования некоторых провизорных элементов, присущих личинкам других хвостатых: костей (*pterygopalatinum*, *coronoideum*) и первых генераций зубов (Wake et al., 1983; Marks, 2000). У лягушек с прямым развитием *Eleutherodactylus coqui* (Eleutherodactylidae) не развиваются провизорные хрящевые элементы ротового аппарата, которые в норме имеются у головастиков (Hanken et al., 1992). При этом не развиваются они именно на фенотипическом уровне: молекулярный анализ выявил экспрессию генов, ответственных за формирование утраченных структур, которая, однако, купируется ещё до формирования полноценной закладки (Kerney et al., 2010).

В таком случае можно ожидать, что провизорные скелетные признаки у амфибий с прямым развитием также сохраняются в виде латентных потенциалов и при определённых условиях могут рекапитулировать. Это важно учитывать при существующей дискуссии об «обратимости» прямого развития и возвращении к бифазному онтогенезу с личиночной стадией, которое предположительно происходило в эволюции некоторых плетодонтид (Chippindale et al., 2004).

Описанное разнообразие форм онтогенеза, при котором возможна значительная перестройка онтогенетических программ, а следом за ней и значительное изменение морфологии при сохранении предковой генетической основы, возможно благодаря особым механизмам регуляции развития земноводных. Ведущую роль в этой регуляции играют тиреоидные гормоны (ТГ), которые в ходе эволюции амфибий приобретали всё более обширные функции контроля онтогенетических процессов (Vassilieva, Smirnov, 2021). Многочисленные эксперименты показывают, что ТГ управляют самыми разными параметрами развития Urodela и, в особенности, Anura, включая хронологию и полноту метаморфных преобразований. Учитывая значительную диссоциацию между различными аспектами развития у земноводных, та-

кое влияние легко порождает различные гетерохронные процессы. Благодаря этому ТГ в значительной мере определяют дефинитивную морфологию амфибий, не затрагивая своим влиянием генетическую основу морфогенеза, и одновременно могут индуцировать реализацию латентных потенциалов, влияя на скорость и полноту соматического развития.

Учитывая столь значимую роль ТГ в регуляции онтогенеза амфибий, можно предложить применение ТГ-стимуляции или, напротив, подавление функции щитовидной железы гойтрогенами для экспериментального изучения латентных потенциалов у земноводных в лабораторных условиях.

Серия исследований влияния уровня ТГ на скелетогенез различных видов *Anura* и *Urodela* показала, что с помощью различных концентраций гормона трийодтиронина (T_3) и гойтрогенов тимоцинина и метимазола, а также сочетания этих агентов, можно моделировать широкий спектр гетерохронных процессов. В частности, высокие концентрации гойтрогенов замедляют темпы соматического развития и подавляют метаморфоз у экспериментальных животных, как это происходит при неотении, а высокие дозы T_3 , напротив, ускоряют метаморфные перестройки, останавливая при этом соматический рост, продуцируя «миниатюризованные» экземпляры. Таким способом можно получить морфологически очень разных особей даже на основе сибсов, то есть при крайне схожем генотипе. При этом замедление развития при искусственном создании «неотеников» позволяет наблюдать детали развития индивидуальных окостенений, в частности, формирование и слияние закладок некоторых черепных костей. Благодаря таким экспериментам было показано, в частности, что носовая, предчелюстная, лобная кости и некоторые другие краниальные элементы имеют сложное происхождение и при достаточной пролонгации онтогенеза могут «замирать» в развитии на стадии нескольких центров окостенения. Можно предположить, что эти центры представляют собой гомологи предкового набора костей, которые в ходе эволюции претерпели слияние, но сохранили исходную самостоятельность на определенных стадиях остеогенеза в виде потенциалов, остающихся незамеченными при нормальном развитии. Напротив, при ускорении развития закономерно наблюдается срастание обычно отдельных костей в единые образования, что характерно для многих миниатюризованных амфибий. Можно ожидать, что такой экспериментальный подход откроет и другие многообещающие перспективы для изучения обычно скрытых деталей морфогенеза зем-

новодных, а вслед за этим позволит выявить неясные прежде гомологии, а также редукции, сопровождавшие эволюционное становление тех или иных таксонов амфибий.

Литература

- Смирнов С.В. 1991. Педоморфоз как механизм эволюционных преобразований организмов // Современная эволюционная морфология. Киев. С. 88–103.
- Чугунова Т.Ю. 1981. Interfrontalia у *Bombina orientalis* (Blgr.) и *Bombina bombina* (L.) // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л. С. 117–121.
- Шушкин М.А. 1970. Происхождение Anura и теория «лиссамфибий» // Материалы по эволюции наземных позвоночных. М. С. 30–44.
- Шушкин М.А. 1973. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод // Труды ПИН АН СССР. Т. 137. 260 с.
- Chippindale P.T., Bonett R.M., Baldwin A.S., Wiens J.J. 2004. Phylogenetic evidence for a major reversal of life history evolution in plethodontid salamanders // *Evolution*. Vol. 58. P. 2809–2822.
- Gould S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard Univ. Press. 501 p.
- Hanken J., Klymkowsky M.W., Summers C.H., Seufert D.W., Ingebrigtsen N. 1992. Cranial ontogeny in the direct-developing frog, *Eleutherodactylus coqui* (Anura: Leptodactylidae), analyzed using wholemount immunohistochemistry // *J. Morphol.* Vol. 21. P. 95–118.
- Hanken J., Wake D.B. 1993. Miniaturization of body size: Optimal consequences and evolutionary significance // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 23. P. 501–519.
- Kerney R., Gross J., Hanken J. 2010. Early cranial patterning in the direct-developing frog *Eleutherodactylus coqui* revealed through gene expression // *Evol. Dev.* Vol. 12. P. 373–382.
- Marks S.B. 2000. Skull development in two plethodontid salamanders (genus *Desmognathus*) with different life histories // *The Biology of Plethodontid Salamanders*. Plenum Publishers. P. 261–276.
- Matsuda R. 1987. *Animal Evolution in Changing Environments, with Special Reference to Abnormal Metamorphosis*. John Wiley and Sons. 355 p.
- Paluh D.J., Dillard W.A., Stanley E.L., Fraser G.J., Blackburn D.C. 2021. Re-evaluating the morphological evidence for the re-evolution of lost mandibular teeth in frogs // *Evolution*. Vol. 75. P. 3203–3213.
- Reilly S.M., Wiley E.O., Meinhardt D.J. 1997. An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena // *Biol. J. Linn. Soc.* Vol. 60. P. 119–143.

- Rose C.S.* 1995. Skeletal morphogenesis in the urodele skull: III. Effect of hormone dosage in TH-induced remodeling // *J. Morphol.* Vol. 223. P. 243–261.
- Rose C.S.* 2003. The developmental morphology of salamander skulls. *Amphibian Biology Osteology*, Vol. 5. Surrey Beatty & Sons Ltd. P. 1684–1781.
- Smirnov S.V.* 1995. Extra bones in the *Pelobates* skull as evidence of the paedomorphic origin of the anurans // *Журнал общей биологии*. Т. 56. P. 317–328.
- Vassilieva A.B., Smirnov S.V.* 2021. Increasing hormonal control of skeletal development: an evolutionary trend in amphibians // *Front. Ecol. Evol.* Vol. 9. Article 733947.
- Wake T.A., Wake D.B., Wake M.H.* 1983. The Ossification sequence of *Aneides lugubris*, with comments on heterochrony // *J. Herpetol.* Vol. 17. P. 10–22.
- Wiens J.J.* 2011. Re-evolution of lost mandibular teeth in frogs after more than 200 million years, and re-evaluating Dollo's law // *Evolution*. Vol. 65. P. 1283–1296.
- Yeh J.* 2002. The effect of miniaturized body size on skeletal morphology of frogs // *Evolution*. Vol. 56. P. 628–641.

**СТРОЕНИЕ СКЕЛЕТА НОВОЙ ФОРМЫ РОДА
XENOPELTIS REINWARDT, 1827 (SERPENTES,
XENOPELTIDAE)**

П.Б. Снетков

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

**SKELETAL MORPHOLOGY OF A NEW FORM OF THE
GENUS *XENOPELTIS* REINWARDT, 1827 (SERPENTES,
XENOPELTIDAE)**

P.B. Snetkov

*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia
e-mail: snetkovpb@mail.ru*

Род *Xenopeltis* Reinwardt, 1827 — единственный род примитивного семейства алетинофидных змей Xenopeltidae Bonaparte, 1845. На эволюционном древе алетинофидий это семейство помещают между самыми примитивными алетинофидными змеями, обычно объединёнными в группу Anilioidea Stejneger, 1907, и представителями надсемейства Booidea Bonaparte, 1831 (Lee, Scanlon, 2002). Сестринским (Lee, Scanlon, 2002) или, по крайней мере, очень близкородственным таксоном для семейства Xenopeltidae является американский монотипический род *Loxocemus* Cope, 1861. С 1827 до 1972 г. род *Xenopeltis* рассматривался как монотипический с единственным видом *Xenopeltis unicolor* Reinwardt, 1827 (Orlov, 2000). В 1972 г. S. Hu и E.-M. Zhao опубликовали описание второго вида — *X. hainanensis* Hu et Zhao, 1972 с о. Хайнань (Hu, Zhao, 1972). В 1995 г. E.-M. Zhao описал подвид этого вида с территории материкового Китая — *X. hainanensis jidamingae* Zhao, 1995 (Zhao, 1995). В 2003 г. была опубликована короткая заметка, в которой отрицается валидность данного подвида (Kizirian et al., 2003).

В локалитете Манг Кань (Кон Плонг, провинция Контум) во Вьетнаме Н.Л. Орлов обнаружил новую форму рода *Xenopeltis*. Помимо признаков внешнего строения, новая форма отличается от известных представителей этого рода несколькими скелетными признаками. Из экземпляров ZISP 30356 и ZISP 30357 (коллекция Зоологического института РАН) были изготовлены остеологические препараты. Экземпляры ZISP 30354 и ZISP 30355 из-

учены с применением рентгена. Данная новая форма характеризуется следующими скелетными признаками. Череп менее удлинённый, чем у *X. unicolor*, и несколько более удлинённый, чем у *X. hainanensis*. Латеральный отросток предлобной кости короткий, только немного выступает вперёд относительно остальной части кости. Теменная кость менее удлинённой формы, чем у *X. unicolor*. Плоская пятиугольная площадка в передней части теменной кости занимает заметно меньше, чем половину площади дорсальной поверхности теменной кости. От этой площадки по средней линии черепа назад идёт один гребень, который у изученных экземпляров на заднем конце раздваивается. Хорошо выраженные базиптеригоидные отростки отсутствуют. Верхняя часть квадратной кости, расположенная над суставом с нижней челюстью, широкая и вытянута больше назад, чем вперёд. Латеральный отросток на крыловидной кости в месте её сочленения с наружной крыловидной костью отсутствует.

Литература

- Hu S., Zhao E.-M. 1972. E.-M. Zhao (as Er Mie Djao), Key to Chinese Snakes. (Mater. Herpetol. Res., 1), Chengd. [in Chinese]
- Kizirian D., Truong N.Q., Eriksson A., Vora N. 2003. Taxonomic status of *Xenopeltis hainanensis jidamingae* Zhao // Journal of Herpetology. Vol. 37. No. 2. P. 438–440.
- Lee S.Y., Scanlon J.D. 2002. Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology // Biological Reviews. Vol. 77. P. 333–401.
- Orlov N.L. 2000. Distribution, biology and comparative morphology of the snakes of *Xenopeltis* genus (Serpentes: Macrostromata: Xenopeltidae) in Vietnam // Russian Journal of Herpetology. Vol. 7. No. 2. P. 103–114.
- Zhao E.-M. 1995. Intraspecific classification of some Chinese snakes // Sichuan Journal of Zoology. Vol. 14. No. 3. P. 107–112. [in Chinese with English abstract]

СТРОЕНИЕ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ ГЛУХАРЯ КАК КЛЮЧ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ЕГО ВОЗРАСТА

Н.С. Суханова

*ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт
охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора
Б.М. Житкова, Киров, Россия*

THE STRUCTURE OF THE MANDIBLE OF THE CAPERCAILLIE AS A KEY TO DETERMINING ITS AGE

N.S. Sukhanova

*Professor Zhitkov Federal State Budgetary Russian Research Institute
of Game Management and Fur Farming, Kirov, Russia
e-mail: Nat55209@yandex.ru*

У самцов глухаря (*Tetrao urogallus*) срастание черепных швов происходит по крайней мере до 4,5 лет, но сроки этого процесса могут изменяться географически (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Потапов, 1985). Целью работы было уточнение общепринятой методики определения возраста глухаря по черепу (Кириков, 1939; Семенов-Тян-Шанский, 1960) для популяции из северных районов Кировской области (Шубина, 2012).

Нижняя челюсть (*mandibula*) глухаря (рис. 1) включает задний отдел, который состоит из сочленовной, угловой, надугловой и предсочленовной костей, и передний отдел, состоящий из покровных костей: зубной и пластинчатой. Первичная нижняя челюсть — Меккелев хрящ *cartilage Meckeli* у глухаря окостеневаеет и превращается в сочленовную кость *os articulare* (Гуртовой, Дзержинский, 1992). В центре ветви нижней челюсти располагается большое овальное отверстие, названное О.И. Семеновым-Тян-Шанским (1960) фонтанелью.

С.В. Кириков (1939) указывает в строении нижней челюсти глухаря *os complementare* — вечную кость, а её синоним *os coronoideum* отождествляет с надугловой костью *os supraangularare*. Известно, что, в отличие от рептилий, у птиц вовсе отсутствует вечная кость (Дзержинский и др., 2013), поэтому обозначение костей на рис. 1 приведено согласно современной номенклатуре (Baumel et al., 1993).

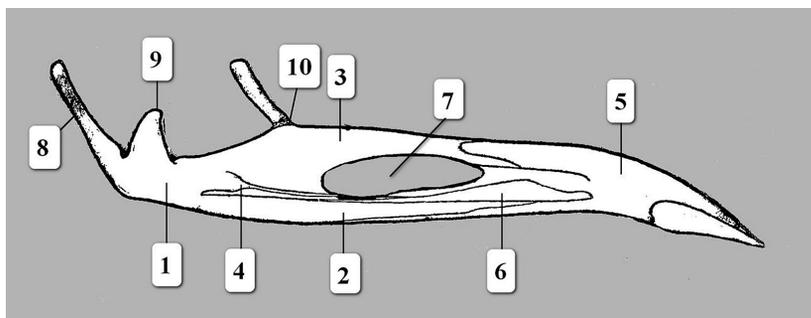


Рис. 1. Строение ветви нижней челюсти у взрослого глухаря (медиально): 1 — сочленовная кость *os articulare*, 2 — угловая кость *os angulare*, 3 — надугловая кость *os supra-angulare*, 4 — предсочленовная кость *os praearticulare*, 5 — зубная кость *os dentale* и 6 — пластинчатая кость *os spleniale* = *os operculare*, 7 — большое овальное отверстие *fenestra rostralis mandibulae* = *foramen mandibulare anterius*, 8 — задний отросток нижней челюсти *proc. lateralis mandibulae*, 9 — внутренний отросток нижней челюсти *proc. retroarticularis* = *proc. medialis mandibulae*, 10 — венечный отросток *proc. coronoideus* (по: Кириков, 1939, с изменениями Baumel et al., 1993).

Определение точного возраста глухарей проводили с помощью подсчёта годовых слоёв в костях конечностей и в нижней челюсти по отработанной ранее методике (Суханова, 2021). У двух наиболее старых особей нижнюю челюсть исследовали на шести участках: М1, М2 и М3 — в основании рострума, М4 — краниальнее отверстия *fenestra rostralis mandibulae*, М5 — рядом с венечным отростком и М6 — у основания нижней челюсти роstralнее внутреннего отростка нижней челюсти.

Ранее при исследовании нижней челюсти глухаря Г.А. Клевезаль с соавторами (Клевезаль и др., 1972) не указывали конкретное место среза, и кость была признана непригодной для определения возраста. У глухаря участок в основании рострума не является показательным, хотя у рябчиков (*Tetrastes bonasia*), содержащихся в вольерах (Mitani, Fujimaki, 1992), в нём были обнаружены линии склеивания, соответствующие возрасту птиц.

На вертикальном срезе участка М5 на ветви нижней челюсти обнаружено наибольшее число сохранившихся годовых слоёв у старых особей, поэтому у остальных 7 особей поперечные срезы проводили через участок М5, в котором сходятся

ся сразу 5 костей: сочленовная, угловая, надугловая, предсочленовная и зубная.

С первого года жизни самца глухаря слои периостальной зоны кости соответствуют возрасту особей на медиальной стенке сочленовной кости *os articulare*. Эта кость на срезе M5 видна в виде узкой, иногда прозрачной пластинки смешанной структуры. Её вентральный участок имеет губчатое строение, а дорсальный — пластинчатое; он состоит из слоёв костной ткани, разделённых линиями склеивания без выраженного мезостального слоя.

В остальных костях среза M5 с первого года и до 8 лет годовые слои видны в периостальной зоне угловой кости, до 10 лет — в эндостальной зоне надугловой кости. Предсочленовная кость не содержит линий склеивания, а в зубной кости линии склеивания не соответствуют возрасту птиц из-за ранней резорбции.

У 11- и 12-летнего самцов глухарей на срезах M3 и M5 обнаружены медуллярные структуры¹. В 11 лет они располагаются внутри воздухоносных полостей зубной и сочленовной костей, а в 12 лет обнаруживаются в полостях надугловой кости, а также между периостальной зоной и внутренними слоями сочленовной кости на медиальной и латеральной поверхностях среза M5 (рис. 2).

Известно, что у самок медуллярная кость служит для накопления кальция, при формировании яичной скорлупы она расходуется в первую очередь и может депонироваться практически во всех областях скелета, включая черепные элементы (Canoville et al., 2019). Медуллярная кость обнаружена на поздних стадиях онтогенеза у птерозавров рода *Bakonydraco* (Prondvai, 2017) и у домашней курицы *Gallus gallus* в старости (Суханова, 2021). У самцов птиц в норме медуллярной кости нет, она появляется у них в случае гормональных нарушений (König et al., 2016). Мы предполагаем, что появление данной структуры связано с изменением гормонального статуса самцов старшей возрастной группы и может служить возрастным маркёром для особей старше 10 лет.

Проведена оценка времени обнаружения ключевых признаков в нижней челюсти глухарей из Кировской области ($n = 42$), упоминавшихся в методике определения возраста глухаря по черепу: окостенение Меккелева хряща, срастание зубной и пластинчатой костей и зарастание «спирального шва».

¹ Медуллярные структуры или медуллярная кость (*substantia spongiosa nova*) — губчатая костная ткань, состоящая из трабекул, связанных с внутренней поверхностью компактного костного вещества или лежащих в костномозговой полости (Вракин, Сидорова, 1984; König et al., 2016).



Рис. 2. Медулярные структуры на дорсальном участке сочленовной кости у 12-летнего глухаря (шкала 100 мкм).

Окостенение Меккелева хряща в сочленовную кость у глухарей с Южного Урала заканчивается в возрасте 1–1,5 лет, хрящ у годовалых глухарей уже полностью замещён костью (Кириков, 1939; Потапов, 1985). В более поздних работах С. В. Кириков (1952) этот признак не отмечает. По нашим данным, у глухарей из Кировской области хрящ окостеневаает только в возрасте около 2,5 лет.

Срастание зубной и пластинчатой костей в нижней челюсти С. В. Кириков (1939) первоначально выделял у самых старых глухарей (более 3 лет) с Южного Урала, позднее называя область срастания «шов между *operculare* и *dentale*» (Кириков, 1952). Этот признак у глухарей из Кировской области наблюдается после 5 лет. Хотя и выделено три стадии, но срастание даже вентрального края пластинчатой кости уже говорит о том, что возраст особи — 5 и более лет.

О.И. Семенов-Тянь-Шанский (1960) употребляет в описании срастания черепных швов для птиц с Северного Урала и из Мурманской области иной признак — зарастание «спирального шва». В 4 года шов представлен в виде «неглубокой бороздки», в 4,5 года — в виде «слабой ложбинки или исчезает», а в 5 лет — «едва прослеживается или зарос».

При определении возраста глухарей из Финляндии спиральный шов на нижней челюсти указан между 3 костями: зубной, надугловой и пластинчатой. Начало его срастания отмечено в 2,5 года, и к 4,5 годам шов зарастает у всех самцов глухаря (Linden, Vaisanen, 1986).

В обзоре методов определения возраста глухаря по черепу Р.Л. Потапов (1985) в попытке указать анатомическое местоположение «спирального шва» указывает совсем другой шов «между угловой и надугловой костями нижней челюсти». Тем не менее, применение зарастания спирального шва у глухарей для определения возраста позволило автору однозначно выделить возрастную группу — 4,5 года и старше.

В последних работах, проводившихся с глухарями из Шотландии (Moss, 1987) и северо-западной России (Борщевский, 2010), для определения возраста птиц авторы использовали оценку степени срастания шва между угловой и зубной костями на медиальной стенке ветви нижней челюсти (рис. 3), что соответствует шву *sutura dentoangularis* (Baumel, 1993).

У глухарей из Кировской области длина «спирального» шва составляет более 5 см, срастаться он начинает с роstralного края, поэтому выделены 4 стадии этого процесса (рис. 4). Шов срастается асимметрично на правой и левой сторонах нижней челюсти, поэтому мы ориентировались на ту ветвь нижней челюсти, на которой стадия срастания больше.

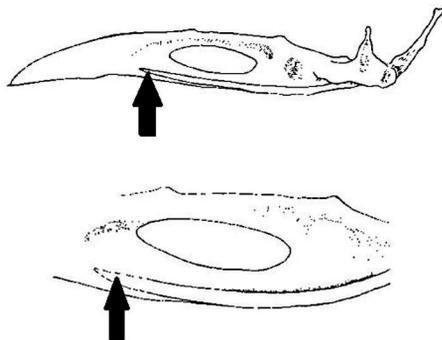


Рис. 3. Расположение «спирального шва» между угловой и зубной костями на медиальной стенке нижней челюсти (по: Moss, 1987).

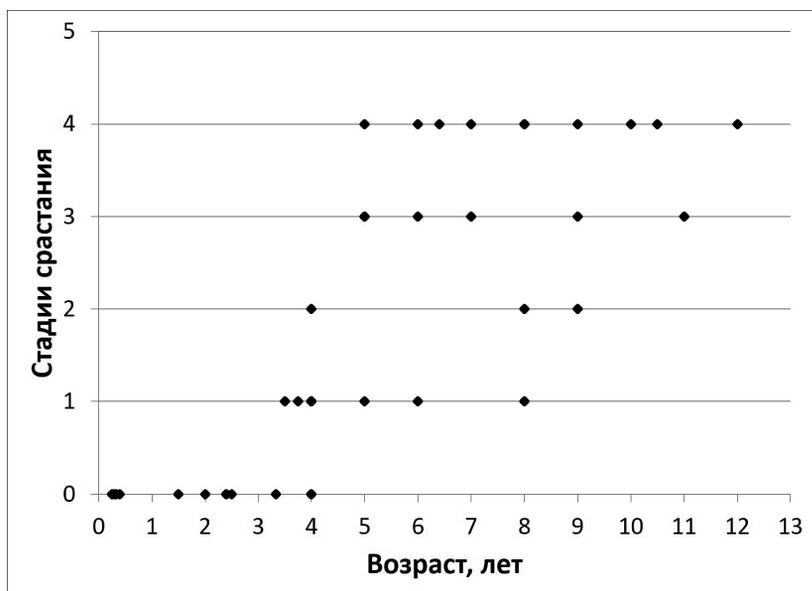


Рис. 4. Возрастные изменения зарастания «спирального шва» у глухарей из Кировской области, стадии: 0 — кости не срослись, 1 — начало срастания, 2 — срастание до роstralного края нижнечелюстного отверстия, 3 — срастание до каудального края нижнечелюстного отверстия, 4 — срастание до конца шва, либо заполнение его в виде слабой ложбинки, либо срастание с роstralного и каудального концов шва.

Отсутствие срастания отмечается у глухарей в 100 % случаев до 2,5 лет, в 30 % — в 3,5 года и в 25 % случаев — до 4 лет. Четвёртая стадия характерна для особей с 5 лет до максимального возраста птиц в выборке — 12 лет. Стадии срастания не сменяют друг друга и сильно перекрываются. Лишь отсутствие либо полное срастание шва может указать на возрастную группу особи (не более 4 лет, либо не менее 5).

К краниометрическим признакам, коррелирующим с возрастом самцов глухарей, относятся высота нижней челюсти у отрока *proc. coronioideus* ($r = 0,71$) и длина подклювья без рамфотеки ($r = 0,78$). Последняя достигает максимума в 8 лет, но минимальные значения в старшей возрастной группе глухарей остаются на уровне, достигнутом в 4 года. По длине подклювья можно выделить возрастные группы 0+, от 1,5 до 3,5 и более 5 лет. Глу-

харей в возрасте 4 лет невозможно точно диагностировать по этому признаку.

По длине нижней челюсти можно разделить глухарей только на молодых и взрослых. В первый год жизни особи она не превышает 110 мм.

Таким образом, точное определение возраста самцов глухаря старше 6 лет по нижней челюсти возможно лишь при гистологическом исследовании сочленовнои кости. Молодых и взрослых можно отличить по длине и высоте нижней челюсти, а также по длине подклювья. В Кировской области у самцов глухарей позже, чем в других регионах, окостеневаает Меккелев хрящ (в 2,5 года) и срастаются зубная и пластинчатая кости (в 5 лет). Отсутствие срастания «спирального шва» отмечается до 4 лет, а полное срастание начинается с 5 лет. Переходные стадии отмечаются с 3,5 до 11 лет, что делает этот шов малопригодным для идентификации возраста.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме FNWS-2022-0001 «Совершенствование научных основ устойчивого использования, методов оценки, мониторинга и прогноза динамики биологических ресурсов охотничьего хозяйства».

Литература

- Борцевский В.Г.* 2010. Определение возраста глухарей (*Tetrao urogallus*) из северо-западной России по высоте клюва // Вестник охотоведения. Т. 7. Вып. 1. С. 75–81.
- Вракин В.Ф., Сидорова М.В.* 1984. Анатомия и гистология домашней птицы. М. 288 с.
- Гуртовой Н.Н., Дзержинский Ф.Я.* 1992. Практическая зоотомия позвоночных: Птицы. Млекопитающие: учебное пособие. М. 414 с.
- Дзержинский Ф.Я., Васильев Б.Д., Малахов В.В.* 2013. Зоология позвоночных. М. 464 с.
- Кириков С.В.* 1939. О возрастных изменениях глухарей и возрастном составе их на токах // Научно-методические записки Комитета по заповедникам. Вып. 2. С. 98–109.
- Кириков С.В.* 1952. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М. 412 с.
- Клевезаль Г.А., Каллер Салас А.В., Курпичев С.П.* 1972. Об определении возраста птиц по слоям в периостальной кости // Зоологический журнал. Т. 51. Вып. 11. С. 1726–1730.
- Потапов Р.Л.* 1985. Отряд курообразные (*Galliformes*). Семейство тетеревиные (*Tetraonidae*). Л. 637 с.

- Семёнов-Тян-Шанский О.И. 1960. Экология тетеревиных птиц. М. 318 с.
- Суханова Н.С. 2021. Возрастные изменения в гистоструктуре костей конечностей домашних кур // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. Т. 22. Вып. 2. С. 264–277.
- Шубина Н.С. 2012. Динамика плотности как характеристика популяций глухаря обыкновенного (*Tetrao urogallus*) в Кировской области // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: мат-лы Межд. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова (22–25 мая 2012 г.). Киров. С. 242–243.
- Baumel J.J. 1993. Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium, ed. 2. Cambridge. 779 p.
- Canoville A., Schweitzer M.H., Zanno L.E. 2019. Systemic distribution of medullary bone in the avian skeleton: ground truthing criteria for the identification of reproductive tissues in extinct Avemetatarsalia // BMC Evolutionary Biology. Vol. 19. No. 1. P. 1–20.
- König H.E., Korbelt R., Liebich H.-G. 2016. Avian Anatomy: Textbook and Colour Atlas. Sheffield. 340 p.
- Linden H., Vaisanen R.A. 1986. Growth and sexual dimorphism in the skull of the Capercaillie *Tetrao urogallus*: a multivariate study of geographical variation // Ornis Scandinavica. Vol. 17. No. 2. P. 85–98.
- Mitani A., Fujimaki Y. 1992. Age determination of the hazel grouse and carrion crow based on the layered structure of the mandible // Japanese Journal of Ornithology. Vol. 40. No. 3. P. 109–111.
- Moss R. 1987. Demography of Capercaillie *Tetrao urogallus* in North-East Scotland. I. Determining the age of Scottish Capercaillie from skull and head measurements // Ornis Scandinavica. Vol. 18. No. 2. P. 129–134.
- Prondvai E. 2017. Medullary bone in fossils: function, evolution and significance in growth curve reconstructions of extinct vertebrates // Journal of evolutionary biology. Vol. 30. No. 3. P. 440–460.

**ЭВОЛЮЦИЯ КОМПЛЕКСОВ МЕЛКИХ
ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ
В ПОЗДНЕМ КАЙНОЗОЕ ПРИЧЕРНОМОРЬЯ**

Е.В. Сыромятникова

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

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

**EVOLUTION OF THE COMPLEXES OF SMALL
AMPHIBIANS AND REPTILES IN THE LATE
CENOZOIC OF BLACK SEA REGION**

E.V. Syromyatnikova

*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow,
Russia*

*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia
e-mail: esyromyatnikova@gmail.com*

Причерноморье — важный регион для понимания истории формирования современной фауны Западной Азии, Восточной и Центральной Европы. Именно здесь в позднем кайнозое проходили пути расселения и фаунистические обмены наземных позвоночных Европы и Азии. Относительно хорошо здесь изучены познекайнозойские ассоциации мелких и крупных млекопитающих (например, Koufos, 2003), частично — птиц (см. Зеленков, Курочкин, 2015, Зеленков и др., 2022). Ассоциации земноводных и пресмыкающихся этого региона упоминались очень кратко и избирательно (например, см. обзоры Чхиквадзе, 1984; Зерова, Чхиквадзе, 1984; Рагников, 2002, 2009; Zerova, 1993 и др.). Такая отрывочная летопись до недавнего времени не позволяла проследить эволюционные преобразования в составе герпетофауны региона. Богатый материал по миоцен-плейстоценовым земноводным и пресмыкающимся накоплен за последние десятилетия из нескольких регионов Причерноморья (Турция, Молдова, Украина и Россия). Хотя материал представлен изолированными костями скелета и их фрагментами, уникальные особенности морфологии отдельных таксонов позволяют диагностировать их в комплексах и впервые восстановить состав и структуру герпетокомплексов в рассматриваемом регионе на последовательных временных интервалах, начиная с раннего миоцена до современности.

Раннемиоценовые ассоциации наиболее полно представлены в Южном Причерноморье (Турция). В составе комплексов присутствуют представители Salamandridae, Bufonidae, Pelobatidae, Alytidae, Palaeobatrachidae, Lacertidae, Anguidae, Blanidae, Aniliidae, Erycinae, Boidae, Tropicodermidae и Colubridae (Čerňanský et al., 2017; Syromyatnikova et al., 2019a; Vasilyan et al., 2019). Среди земноводных доминируют европейские формы — *Latonia* (Alytidae) и Palaeobatrachidae. В Южном Причерноморье *Latonia* появляется в конце олигоцена – начале миоцена, где она сразу представлена двумя отдельными линиями (Syromyatnikova et al., 2019a). Первая (*L. seyfriedi*) характеризуется сильным развитием скульптуры на черепных костях, тогда как вторая (*L. vertaizoni*, *L. ragei*, *L. caucasica*) — гладкими (без скульптуры) верхнечелюстными костями. В Европе *Latonia* появляется в то же время, однако до конца раннего миоцена там существует только одна из двух линий латоний (Roček, 1994). Наиболее вероятно, что латонии имеют азиатское происхождение и в Европу проникали дважды: в позднем олигоцене и в конце раннего миоцена. Наоборот, *Eopelobates*, известный в Европе с эоцена и отличающийся от современных чесночниц скульптурой черепа, уплощёнными лобно-теменными костями, наличием в позвонках отверстий для выхода спинномозговых нервов, по-видимому, появляется в Азии в конце палеогена. Palaeobatrachidae, полностью вымершая, но одна из наиболее хорошо изученных групп амфибий, обладала рядом уникальных морфологических особенностей (удлинённый сфенэтмоид, массивная угловая кость, короткая и широкая лопатка, уплощённые тела позвонков, сросшиеся последние предкрестцовые позвонки и др.), что позволяет повсеместно диагностировать их в комплексах раннего миоцена.

Среди пресмыкающихся доминируют мелкие змеи «Booidea» (*Falseryx* с уплощённой и суженной с боков невральнoй дугой и коротким невральным гребнем позвонков, *Bavarioboa* с широким телом позвонков и массивным зигосфеном), но одновременно уже присутствуют первые «Colubrinae» (Colubridae с лишёнными гипапофизов туловищными позвонками). Комплекс змей характеризуется как переходный от «древнего» позднеолигоценового к более «современному» ранне-среднемиоценовому. Обилие европейских таксонов в раннемиоценовых ассоциациях земноводных и пресмыкающихся Турции указывает на то, что южные регионы Причерноморья имели тесные связи с Европой в период позднего олигоцена – раннего миоцена (Syromyatnikova et al., 2019a; Georgalis et al., 2021).

Среднемиоценовые ассоциации известны относительно слабо по фаунам из нескольких местонахождений Турции и России. В ассоциациях представлены Salamandridae, Pelobatidae, Alytidae, Blanidae, Lacertidae, Anguidae, Boidae, Colubridae (Чхиквадзе, Лунгу, 1984; Cernanský et al., 2017; Georgalis et al., 2018, 2020; Vasilyan et al., 2019). В южном Причерноморье ещё сохраняются архаичные элементы (*Python* sp.; Georgalis et al., 2020). Появляются крупные «Colubrinae» ('large-sized colubrine' complex; характеризуются массивными позвонками с широкой с боков невральнoй дугой), которые, по-видимому, приходят из Европы в конце раннего миоцена (MN 3-4) (Syromyatnikova et al., 2021a). В комплексах земноводных продолжает доминировать *Latonia*.

Позднемиоценовые ассоциации широко представлены во всех регионах Причерноморья и отличаются большим богатством и таксономическим разнообразием. В ассоциациях выявлены представители Batrachosauroididae, Cryptobranchidae, Proteidae, Salamandridae, Alytidae, Palaeobatrachidae, Pelobatidae, Bombinatoridae, Hylidae, Bufonidae, Ranidae, Amphisbaenia, Varanidae, Gekkonidae, Lacertidae, Scincidae, Anguidae, Scolecophidia, Erycinae, Colubridae, Natricidae, Elapidae и Viperidae (Зерова, 1987; Cernanský et al., 2017, 2018; Roček, 2019; Cernanský, Syromyatnikova, 2019, 2021; Syromyatnikova, Roček, 2019; Syromyatnikova et al., 2021a и др.). Среди них значительна доля ископаемых таксонов (семейства, роды, виды). Ассоциации южного Причерноморья демонстрируют явный аридный облик, тогда как северные районы отличаются большим экологическим разнообразием. Последнее, по-видимому, могло способствовать эволюционному успеху отдельных таксонов (Зеленков и др., 2022). Так, в это время появляются новые виды (*Mioproteus caucasicus*, *Latonia caucasica*, *Pelobates praefuscus*), а ареалы некоторых современных видов (*Blanus strauchi*, *Lacerta trilineata*, *Heremites vittatus*) значительно расширяются на север. Среди них эндемичные: *Latonia caucasica* (с гладкими верхнечелюстными и чешуйчатými костями) и *Pelobates praefuscus* (с коротким контактом лобнотеменных и чешуйчатых костей и с наружным расположением каналов для ветвей затылочной артерии). В середине позднего миоцена выявляется обилие элементов влажных биотопов с доминированием *Mioproteus*, *Triturus* s.l., *Latonia*. В конце позднего миоцена происходит переход к степным фаунам с доминированием представителей Pelobatidae, Scincidae, Erycinae и

«Colubrinae», чему способствовало произошедшее в это время уменьшение водно-болотных ландшафтов и расширение площади открытых пространств.

В позднем миоцене Северного Причерноморья выявлены некоторые теплолюбивые формы (*Blanus*, *Ophisaurus*, *Naja*, *Varanus*; Čerňanský et al., 2018; Syromyatnikova et al., 2021b, c), исчезнувшие из Центральной Европы ещё в начале позднего миоцена. *Blanus* проявляет сходство с современными представителями *Blanus strauchi* complex по характеру озубления. *Ophisaurus* представлен сразу двумя видами, отличающимися размерами и морфологией теменных костей. *Naja* выделяется крупными размерами, а *Varanus*, наоборот, мелкими. Сходное смещение ареалов некоторых пресмыкающихся известно для юго-западных регионов Европы (см. Rage, 2013). Таким образом, Северное Причерноморье может рассматриваться как восточноевропейский рефугиум, где до терминального миоцена (а иногда и до раннего плиоцена) успешно сохранялись некоторые теплолюбивые формы.

Плиоценовые ассоциации широко представлены в местонахождениях Молдовы, а также известны из Украины, Турции и России. В ассоциациях выявлены представители Proteidae, Salamandridae, Alytidae, Palaeobatrachidae, Pelobatidae, Bombinatoridae, Hylidae, Bufonidae, Ranidae, Lacertidae, Scincidae, Anguidae, Scolecophidia, Erycinae, Colubridae, Natricidae и Viperidae (Rage, Sen, 1976; Давид и др., 2006; Van den Hoek Ostende et al., 2015; Sen et al., 2017; Syromyatnikova et al., 2019b, 2021d; и др.). В это время заметно сокращается доля ископаемых таксонов и отмечается обеднение герпетофауны регионов. При этом состав фаун ещё далёк от современного: *Mioproteus*, *Blanus* и *Ophisaurus* широко встречаются в комплексах раннего плиоцена. Alytidae (*Latonia*), Palaeobatrachidae и Varanidae встречаются реже и сохраняются в основном в южных регионах.

Плейстоценовые ассоциации представлены по всех регионах Причерноморья. В ассоциациях выявлены представители Salamandridae, Alytidae, Palaeobatrachidae, Pelobatidae, Bombinatoridae, Hylidae, Bufonidae, Ranidae, Amphisbaenia, Lacertidae, Scincidae, Anguidae, Erycinae, Colubridae, Natricidae и Viperidae (Venczel, Sen, 1994; Патников, 2002; Редкозубов, 2003; Vasilyan et al., 2014; Syromyatnikova et al., 2019b и др.). Таксономический состав в основном соответствует таковому современной фауны регионов, за исключением некоторых форм:

Alytidae (*Latonia*) доживают до раннего плейстоцена в Турции, Palaeobatrachidae — до среднего плейстоцена в России, а Amphisbaenia — до среднего плейстоцена на Украине.

Исследование выполнено в рамках государственной темы 122031100282-2.

Литература

- Давид А., Редкозубов О., Обаде Т., Паскару В. 2006. Молдавский фаунистический комплекс позвоночных из плиоценовых отложений Республики Молдова // Академику Л.С. Бергу –130 лет: Сборник научных статей. Бендеры. С. 146–149.
- Зеленков Н.В., Сыромятникова Е.В., Тарасенко К.К., Тутов В.В., Тесаков А.С. 2022. Юго-Восточная Европа как арена эволюции позвоночных в позднем миоцене // Палеонтологический журнал. Вып. 2. С. 93–108.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. 2015. Класс Aves // Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин, Н.В. Зеленков (ред.). Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3. М. С. 86–290.
- Зерова Г.А. 1987. Местонахождения позднемиоценовых – раннеплейстоценовых ящериц и змей Украины // Материалы по некоторым группам позднекайнозойских позвоночных Украины. Киев. С. 12–19.
- Зерова Г.А., Чхиквадзе В.М. 1984. Обзор кайнозойских ящериц и змей СССР // Известия Академии наук ГССР. Серия биологическая. Т. 10. Вып. 5. С. 319–326.
- Ратников В.Ю. 2002. Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины // Тр. НИИ геологии Воронеж. ун-та. Вып. 10. Воронеж. 138 с.
- Ратников В.Ю. 2009. Ископаемые остатки современных видов земноводных и чешуйчатых пресмыкающихся как материал для изучения истории их ареалов // Тр. НИИ геологии Воронеж. ун-та. Вып. 59. Воронеж, 91 с.
- Чхиквадзе В.М. 1984. Обзор ископаемых хвостатых и бесхвостых земноводных СССР // Известия Академии наук ГССР. Серия биологическая. Т. 10. Вып. 1. С. 5–13.
- Чхиквадзе В.М., Лунгу А.Н. 1984. Новые данные о миоценовой герпетофауне Молдавии и Кавказа // А.Н. Лунгу (ред.). Палеобиогеографические исследования мезозоя и кайнозоя Днестровско-Прутского междуречья. Кишинев. С. 72–86.
- Čerňanský A., Vasilyan D., Georgalis G.L., Joniak P., Mayda S., Klembara J. 2017. First record of fossil anguines (Squamata; Anguinae) from the Oligocene and Miocene of Turkey // Swiss J. Geosci. Vol. 110. P. 741–751.

- Čerňanský A., Syromyatnikova E.V. 2019. The first Miocene fossils of *Lacerta* cf. *trilineata* (Squamata, Lacertidae) with a comparative study of the main cranial osteological differences in green lizards and their relatives // PLoS One. Vol. 14 (8). Art.e0216191.
- Čerňanský A., Syromyatnikova E.V. 2021. The first pre-Quaternary fossil record of the clade Mabuyidae with a comment on the enclosure of the Meckelian canal in scinks // Papers in Palaeontology. Vol. 7. P. 195–215.
- Georgalis G.L., Čerňanský A., Mayda S. 2021. Late Paleogene herpetofaunas from the crossroads between two continents — new amphibian and reptile remains from the Oligocene of southern Balkans and Anatolia // Comptes Rendus Palevol. Vol. 20. No. 15. P. 253–275.
- Georgalis G.L., Halaçlar K., Mayda S., Kaya T., Ayaz D. 2018. First fossil find of the *Blanus strauchi* complex (Amphisbaenia, Blanidae) from the Miocene of Anatolia // J. Vertebr. Paleontol. Vol. 38. Art.e1437044.
- Georgalis G.L., Mayda S., Alpagut B., Şarbak A., Güler G. 2020. The westernmost Asian record of pythonids (Serpentes): the presence of *Python* in a Miocene hominoid locality of Anatolia // J. Vertebr. Paleontol. Vol. 40. Art.e1781144.
- Koufos G.D. 2003. Late Miocene mammal events and biostratigraphy in the Eastern Mediterranean // Deinsea. Vol. 10. P. 343–371.
- Rage J.-C. 2013. Mesozoic and Cenozoic squamates of Europe // Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments. Vol. 93. P. 517–534.
- Rage J.-C., Sen S. 1976. Les Amphibiens et les Reptiles du Pliocene superieur de Calta (Turquie) // Geologie mediterraneenne. Vol. 3. P. 127–134.
- Redkozubov O. 2003. Pliocene and Lower Pleistocene fauna Reptiles of Republic Moldova // 12th Ordinary General Meeting, Societas Europaea Herpetologica (SEH), Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, 12–16th August 2003, Saint-Petersburg, Russia. P. 138–139.
- Roček Z. 1994. Taxonomy and distribution of Tertiary discoglossids (Anura) of the genus *Latonia* V. Meyer, 1843 // Geobios. Vol. 27. P. 717–751.
- Roček Z. 2019. A contribution to the herpetofauna from the late Miocene of Gritsev (Ukraine) // Comptes Rendus Palevol. Vol. 18. No. 7. P. 817–847.
- Sen S., Delfino M., Kazancı N. 2017. Çeştepe, a new early Pliocene vertebrate locality in Central Anatolia and its stratigraphic context // Annales de Paléontologie. Vol. 103. No. 2. P. 149–163.
- Syromyatnikova E., Georgalis G.L., Mayda S., Kaya T., Saraç G. 2019a. A new early Miocene herpetofauna from Kılçak, Turkey // Russian Journal of Herpetology. Vol. 26. No. 4. P. 205–224.
- Syromyatnikova E., Kovalenko E., Kaloyan A. 2021b. A fossil record of the Eastern clade of *Blanus* (Amphisbaenia: Blanidae) from the late Miocene of Ukraine // Geobios. Vol. 69. P. 69–75.

- Syromyatnikova E., Roček Z.* 2019. New *Latonia* (Amphibia: Alytidae) from the late Miocene of northern Caucasus (Russia) // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. Vol. 99. No. 3. P. 495–509.
- Syromyatnikova E., Serdar M., Tesakov A.* 2021a. Late Miocene amphibians and reptiles: new insight into the pre-Messinian herpetofaunas in Turkey // *Historical Biology*. DOI: 10.1080/08912963.2021.1994560
- Syromyatnikova E., Tesakov A., Frolov P., Titov V.* 2021d. A Pliocene *Mioproteus* (Urodela: Proteidae) From the Taman Peninsula (Russia) // *Russian Journal of Herpetology*. Vol. 28. No. 2. P. 125–128.
- Syromyatnikova E., Tesakov A., Mayda S., Kaya T., Saraç G.* 2019b. Plio-Pleistocene amphibians and reptiles from Central Turkey: new faunas and faunal records with comments on their biochronological position based on small mammals // *Fossil Imprint*. Vol. 75. No. 3–4. P. 343–358.
- Syromyatnikova E., Tesakov A., Titov V.* 2021c. *Naja romani* (Hoffstetter, 1939) (Serpentes: Elapidae) from the late Miocene of the Northern Caucasus: the last East European large cobra // *Geodiversitas*. Vol. 43. No. 19. P. 683–689.
- Van den Hoek Ostende L.W., van Bennekom L., Gardner J.D., Alçiçek M.C., Murray A., Wesselingh F.P., Alçiçek H., Tesakov A.* 2015. Ericek, a new Pliocene vertebrate locality in the Çameli Basin (southwestern Anatolia, Turkey) // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. Vol. 95. P. 305–320.
- Vasilyan D., Roček Z., Ayvazyan A., Claessens L.* 2019. Fish, amphibian and reptilian faunas from latest Oligocene to middle Miocene localities from Central Turkey // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. Vol. 99. No. 4. P. 723–757.
- Vasilyan D., Schneider S., Bayraktutan M.S., Şen Ş.* 2014. Early Pleistocene freshwater communities and rodents from the Pasinler Basin (Erzurum Province, north-eastern Turkey) // *Turk. J. Earth Sci.* Vol. 23. No. 3. P. 1–15.
- Venczel M., Sen S.* 1994. Pleistocene amphibians and reptiles from Emirkaya-2, Turkey // *Herpetol. J.* Vol. 4. P. 159–165.
- Zerova G.* 1993. Late Cainozoic localities of snakes and lizards of Ukraine // *Revue de Paléobiologie*. Vol. 7. P. 273–280.

**ФАУНА ЗЕМНОВОДНЫХ ИЗ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ
ОТЛОЖЕНИЙ ПЕЩЕРЫ МАХНЕВСКАЯ ЛЕДЯНАЯ
(СРЕДНИЙ УРАЛ, РОССИЯ)**

М.С. Тарасова^{1,2}, П.А. Косинцев², Д.О. Гимранов²

¹ *Уральский федеральный университет имени первого Президента
России Б.Н. Ельцина, Екатеринбург, Россия*

² *Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург,
Россия*

**AMPHIBIAN FAUNA FROM THE PLEISTOCENE
DEPOSITS OF THE MAKHNEVSKAYA LEDYANAYA
CAVE (MIDDLE URALS, RUSSIA)**

M.S. Tarasova^{1,2}, P.A. Kosintsev², D.O. Gimranov²

¹ *Ural Federal University named after the first President of Russia
B.N. Yeltsin, Ekaterinburg, Russia*

² *Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian
Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia
e-mail: marytarrasova@gmail.com*

Диагностика земноводных имеет особое значение при палеореконструкциях условий среды, поскольку амфибии могут выступать видами-индикаторами определённых биотопов (Ратников, 1996).

На Урале известно около 100 позднеплейстоценовых местонахождений, включающих остатки мелких позвоночных (Смирнов, 1993; Тетерина, 2005; Vachura, Kosintsev, 2007; Kosintsev, Vachura, 2013; Danukalova et al., 2020), но остатки земноводных найдены только в четырёх (Косинцев, Воробьев, 2000; Косинцев, Орлова, 2002; Бачура, 2008; Danukalova et al., 2020). Амфибии из позднеплейстоценовых отложений Северного и Среднего Урала диагностированы до класса и только в местонахождении Южного Урала определены до видов (Danukalova et al., 2020). Целью нашей работы стало описание костных остатков амфибий из местонахождения карстового типа — пещеры Махневская Ледяная.

Махневская Ледяная пещера, расположенная в Пермском крае (59°26' с.ш. 57°41' в.д.; рис. 1), исследована в 2018 г. Т.В. Фадеевой и П.А. Косинцевым. Получены результаты по фауне мелких и крупных млекопитающих и проведён палинологический

анализ отложений из этой пещеры (Fadeeva et al., 2020). По результатам исследований фауны млекопитающих и палинологическим данным отложения в пещере датированы морской изотопной стадией 5e (MIS 5e). Эта стадия соответствует стрелецкому (микулинскому, земскому) межледниковью начала позднего плейстоцена. Это межледниковье характеризуется тёплым климатом, обусловившим присутствие на Урале представителей териофауны, не характерных для территории в настоящее время: дикобраза, красного волка, гималайского медведя.

Наряду с млекопитающими в отложениях обнаружено значительное количество остатков рептилий и амфибий. Мы изучили материал из горизонта 8 участка А раскопа 1. Общий объём отобранного материала превышает 1800 экземпляров костей. Остатки ящериц и змей немногочисленны и составляют менее 25 % от общего числа (Тарасова, Гимранов, 2022). В данной работе приведены результаты изучения остатков амфибий.

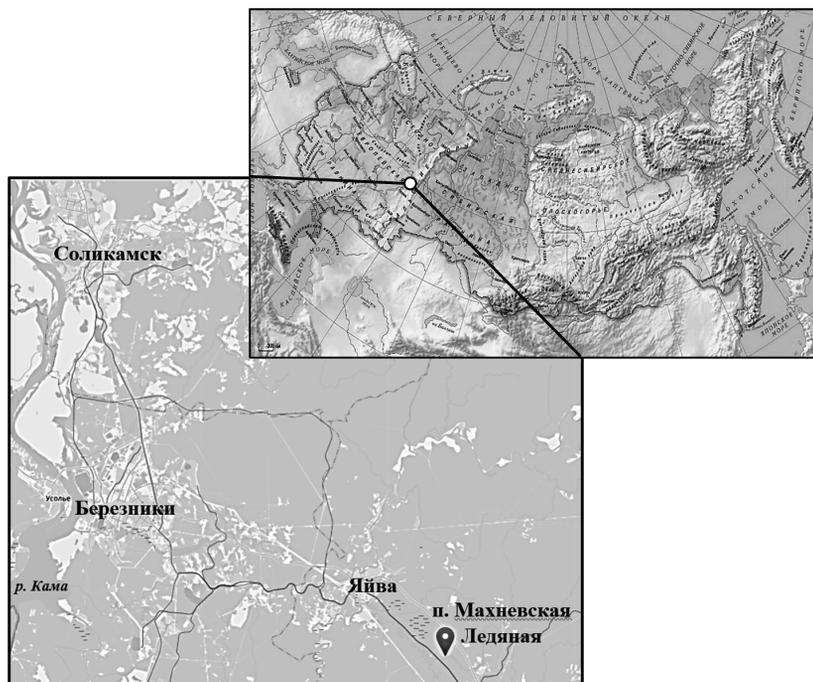


Рис. 1. Географическое положение пещеры Махневская Ледяная.

Установлен таксономический состав представителей батрахофауны из отложений Махневской Ледяной пещеры. Кости тритонов из местонахождения идентифицированы до семейства саламандровые (*Salamandridae*, $n = 160$), остатки с плохой сохранностью отнесены к хвостатым амфибиям (*Caudata* indet., $n = 60$). Беспхвостые амфибии представлены следующими таксонами: серая жаба (*Bufo bufo*, Linnaeus, 1758; $n = 170$), семейство настоящие жабы (*Bufo* indet., $n = 138$), квакша (*Hyla* sp., $n = 4$), группа зелёных лягушек (*Pelophylax* sp., $n = 5$), травяная лягушка (*Rana temporaria*, Linnaeus, 1758; $n = 14$), семейство настоящие лягушки (*Rana* indet., $n = 26$), беспхвостые амфибии (*Anura* indet., $n = 843$).

Серая жаба *B. bufo*, травяная лягушка *R. temporaria* и представители семейства *Salamandridae* (*Triturus cristatus*, *Lissotriton vulgaris*) в настоящее время населяют окрестности местонахождения (Кузьмин, 2012).

Представители рода *Pelophylax* являются теплолюбивыми видами. Северные границы ареалов прудовой (*P. lessonae*) и съедобной (*P. esculentus*) лягушек проходят по югу Восточно-Европейской равнины, и только ареал озёрной лягушки (*P. ridibundus*) доходит до среднего Предуралья, но не достигает района исследования (Кузьмин, 2012).

Особое внимание следует уделить находке квакши *Hyla* sp. (рис. 2). Современные представители рода населяют юг Восточной Европы (*Hyla orientalis*), Забайкалье и Дальний Восток (*H. japonica*) (Кузьмин, 2012). Для плейстоценовых отложений Урала квакша диагностирована впервые.

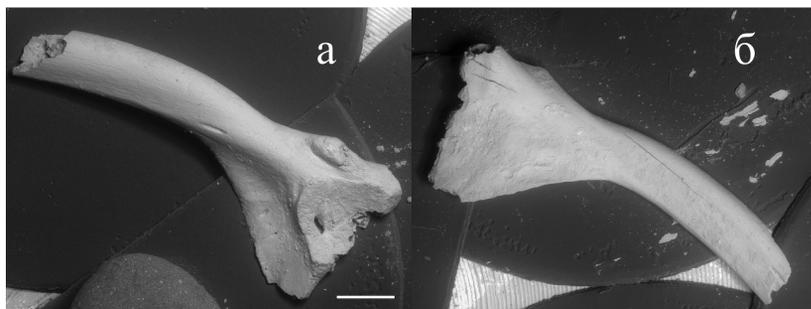


Рис. 2. Левая подвздошная кость *Hyla* sp.: *a* — латеральная и *б* — медиальная стороны (масштаб 1 мм).

Подавляющее большинство диагностированных костных остатков принадлежит серой жабе *B. bufo* и тритонам семейства Salamandridae, что может свидетельствовать о существовании в MIS 5e в окрестностях местонахождения биотопов закрытого типа. Это подтверждается и сравнительно большим числом остатков *Anguis fragilis* (Тарасова, Гимранов, 2022). Присутствие теплолюбивых представителей *Pelophylax* sp., *Hyla* sp., а также *Natrix tessellata* соотносится с условиями межледниковья. Полученные результаты согласуются с результатами палинологического и палеотериологического анализов (Fadeeva et al., 2020).

Автор выражает благодарность Т.В. Фадеевой за предоставление материала для исследования, Н.Г. Ерохину за предоставление музейных коллекций (музей ИЭРиЖ УрО РАН), Е.В. Сыромятниковой и В.Ю. Ратникову за помощь в диагностике костных остатков.

Литература

- Бачура О.П. 2008. Материалы по фауне млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена из пещеры «Жилище Сокола» (Северный Урал) // Фауна и флора Северной Евразии в позднем кайнозое. Екатеринбург-Челябинск. С. 101–123.
- Косинцев П.А., Воробьев А.А. 2000. Остатки крупных млекопитающих из местонахождения Виашер на Среднем Урале // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала. Челябинск. С. 105–122.
- Косинцев П.А., Орлова (Мамяченкова) М.В. 2002. Крупные млекопитающие из местонахождений «Лобвинская пещера» и «Лобва I» // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала. Екатеринбург. С. 136–145.
- Кузьмин С.Л. 2012. Земноводные бывшего СССР. 2-е изд. М. 370 с.
- Ратников В.Ю. 1996. К методике палеогеографических реконструкций по ископаемым остаткам амфибий и рептилий позднего кайнозоя Восточно-Европейской платформы // Палеонтологический журнал. Вып. 1. С. 77–83.
- Смирнов Н.Г. 1993. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург. 64 с.
- Тарасова М.С., Гимранов Д.О. 2022. Герпетофауна Среднего Урала в начале позднего плейстоцена (по материалам пещеры Махневская Ледяная) // Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых учёных, 18–22 апреля 2022 г. ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург (в печати).
- Тетерина А.А. 2005. Динамика состава и структуры фаун мелких млекопитающих на Северном Урале в позднем плейстоцене и голоце-

- не // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск. С. 212–231.
- Bachura O.P., Kosintsev P.A.* 2007. Late Pleistocene and Holocene small- and large-mammal faunas from the Northern Urals // *Quaternary International*. Vol. 160. P. 121–128.
- Danukalova G., Kosintsev P., Yakovlev A., Yakovleva T., Osipova E., Kurman R., Kolfschoten T., Izvarin E.* 2020. Quaternary deposits and biostratigraphy in caves and grottoes located in the Southern Urals (Russia) // *Quaternary International*. Vol. 546. P. 84–124.
- Fadeeva T., Kosintsev P., Lapteva E., Kisagulov A., Kadebskaya O.* 2020. Makhnevskaya Ledyanaya Cave (Middle Urals, Russia): Biostratigraphical reconstruction // *Quaternary International*. Vol. 546. P. 135–151.
- Kosintsev P.A., Bachura O.P.* 2013. Late Pleistocene and Holocene mammal fauna of the Southern Urals // *Quaternary International*. Vol. 284. P. 161–170.
- Zastrozhnov A., Danukalova G., Golovachev M., Osipova E., Kurmanov R., Zenina M., Zastrozhnov D., Kovalchuk O., Yakovlev A., Titov V., Yakovleva T., Gimranov D.* 2021. Pleistocene palaeoenvironments in the Lower Volga region (Russia): Insights from a comprehensive biostratigraphical study of the Seroglazovka locality // *Quaternary International*. Vol. 590. P. 85–121.
- Zastrozhnov A., Danukalova G., Golovachev M., Titov V., Osipova E., Simakova A., Yakovlev A., Yakovleva T., Aleksandrova G., Shevchenko A., Murray A., Tesakov A., Sadikhov E.* 2020. Biostratigraphical investigations as a tool for palaeoenvironmental reconstruction of the Neopleistocene (Middle-Upper Pleistocene) at Kosika, Lower Volga, Russia // *Quaternary International*. Vol. 540. P. 38–67.

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ АВТОПОДИЯ *RANA ARVALIS*
(NILSSON, 1842)**

А.Г. Трофимов

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург,
Россия*

**AUTOPODIUM VARIABILITY OF *RANA ARVALIS*
(NILSSON, 1842)**

A.G. Trofimov

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy
of Sciences, Yekaterinburg, Russia
e-mail: alexandertrofimov92@gmail.com*

Автоподий — дистальный отдел конечности, который подразделяется на базиподий (= мезоподий, запястье/предплюсна), метаподий (пять/плюсна) и акроподий (фаланги пальцев). Существует не менее 10 вариантов дефинитивного строения запястья и не менее 5 вариантов строения предплюсны современных бесхвостых амфибий (Fabrezi, 1992, 1993), из которых 7 типов запястья и 2 типа предплюсны встречаются в семействе Ranidae (Scott, 2005). Эти варианты не охватывают изменчивости преполлекса и прехаллюкса, в которых число элементов может варьировать (Fabrezi, 2001).

Элементы базиподия разделяются на преаксиальные и постаксиальные, согласно онто- и филогенетическому развитию (рис. 1а, е). Элементы метаподия и акроподия относятся к постаксиальным элементам, однако в некоторых исследованиях I палец наземной конечности (и подстилающий его элемент базиподия) выводят из преаксиальной части предкового унисериального или бисериального архиптеригия (Vorobyeva, 2014; Медников, 2018). Дистальная часть преполлекса и весь прехаллюкс, которые включают в мета- или акроподий, имеют преаксиальное происхождение.

Из 8 видов бурых лягушек Европы развитие скелета конечностей более или менее полно изучено лишь для вида *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 (Schmalhausen, 1907; Holmgren, 1933; Shubin, Alberch, 1986; Borkhvardt, 1996). Развитие конечности происходит в проксимо-дистальном и постерио-антериальном направлениях путём трёх общих для тетрапод процессов: 1) фор-

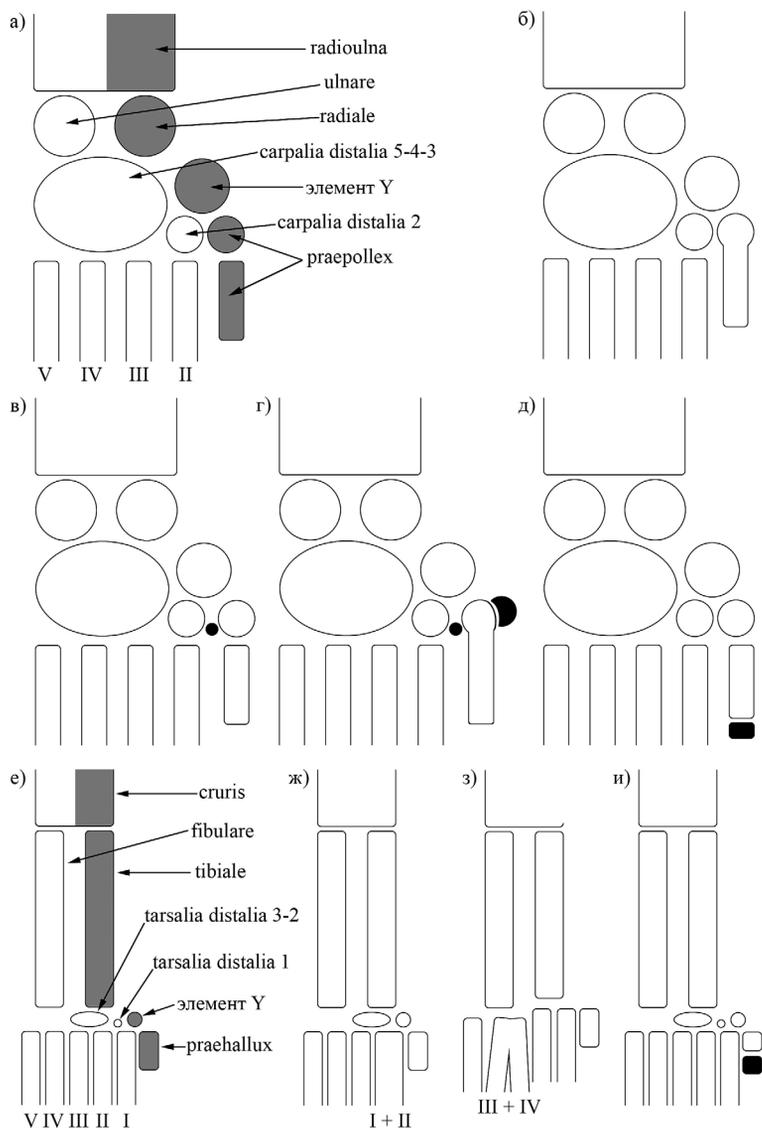


Рис. 1. Схема нормального строения автоподия передней (а) и задней (е) конечностей *R. arvalis* и некоторые anomальные варианты (б–д и ж–и). Серым показаны преаксиальные элементы, чёрным — экстра-элементы, римские цифры — номера метакарпалий и метатарзалей.

мирование мезенхимального зачатка *de novo*; 2) Y-образное ветвление одного зачатка на два последующих и 3) формирование зачатка путём сегментации (Shubin, Alberch, 1986). Элементы автоподия могут сохранять раннюю эмбриональную связь (первичное слияние), а также могут сливаться после разрушения данной связи или при её изначальном отсутствии (вторичные слияния).

Существуют достаточно ограниченные неэкспериментальные данные о встречаемости изменчивости базиподия у некоторых видов из семейств Bufonidae (Howes, Ridewood, 1888), Myobatrachidae (Davies, Littlejohn, 1986; Gollman, 1991), Rhinodermatidae (Anderson, 1978). Однако в подавляющей части исследований внутривидовая изменчивость не фиксируется, или связана только с изменчивостью онтогенетического пути получения дефинитивного состояния (Fabrezi, 1992; Fabrezi, Alberch, 1996; Fabrezi, Barg, 2001). При исследованиях отклонений в строении конечностей земноводных из природных местообитаний затрагиваются, как правило, внешние проявления аномалий, связанные с проксимальными отделами конечности или с пальцами: укорочение и искривление элементов, увеличение/уменьшение числа пальцев, их слияние, развитие дополнительных конечностей и т.п.

Объём исследованного материала составил 613 особей остромордой лягушки, собранных в июле – августе 2015–2018 гг. в 14 естественных местообитаниях Среднего и Приполярного Урала, а также Зауралья. У каждой особи был определён пол и проанализировано наличие метацеркарий трематод в мягких тканях. Все исследованные амфибии находились на последних стадиях метаморфоза или завершили его целиком. После 42–43-й стадии (Gosner, 1960) все элементы базиподия дифференцированы (Fabrezi et al., 2017). Для изучения строения скелета были изготовлены тотальные препараты по модифицированной методике бескислотного окрашивания альциановым синим и ализариновым красным на хрящ и кость, соответственно (Walker, Kimmel, 2007). Для интегральной оценки качества среды была использована типизация антропогенных ландшафтов В.Л. Вершинина (Vershinin et al., 2015), основанная на ежегодных анализах гидрохимического состава нерестовых водоёмов.

У 109 лягушек (17,8 %) отмечены отклонения в строении конечностей, из которых 100 особей (независимо от того, есть ли отклонения в вышележащих отделах конечности) имеют аберрантное строение автоподия (16,3 %): у 55 особей (9,0 %) отмече-

ны отклонения в автоподии задних конечностей, у 37 (6,0 %) — в автоподии передних конечностей и у 8 (1,3 %) — одновременно в двух отделах. У 20 остромордых лягушек отмечена изменчивость в базиподии: 13 особей с отклонениями в предплюсне, 6 особей с отклонениями в запястье и 1 особь с отклонениями в обоих отделах. У остальных 80 земноводных изменчивость затрагивает только более дистальные отделы — метаподий и акроподий (к которому здесь отнесены также преполлекс и прехаллюкс).

Из 7 остромордых лягушек с отклонениями в строении запястья выявлены 3 особи со слиянием элементов, у 3 особей наблюдалось увеличение числа элементов в нём и у 1 амфибии присутствовали обе аномалии. В первом случае наблюдаемое отклонение связано со слиянием частей преполлекса (рис. 1б), все особи имели одностороннее проявление аномалии. Известны виды, у которых преполлекс состоит из одного проксимального элемента или из 3–4 элементов совокупно (Fabrezi, 2001), но виды, у которых подобное строение было бы нормой, не известны.

Наибольший интерес представляют второй и третий тип отклонения, при которых наблюдается более 6 элементов в запястье (рис. 1в, г). У всех 4 земноводных с этими отклонениями был сформирован свободно лежащий элемент на границе преаксиальных и постаксиальных элементов, расположенный дистальнее элемента Y между карпалией дисталией 2 и проксимальным элементом преполлекса. Данный экстра-элемент меньше нормальных элементов запястья, и его происхождение представляет дискуссионный вопрос, поскольку карпалия дисталия 2 возникает путём Y-образного ветвления от карпалии дисталии 3, а проксимальный элемент преполлекса — путём сегментации из элемента Y. Только элемент Y в данной области запястья имеет несколько эмбриональных закладок: в его развитии разные авторы у разных видов описывают 1–4 зачатка. В настоящее время не известно видов современных бесхвостых земноводных с подобным дефинитивным строением. Некоторое сходство, при котором встречаются иные элементы в обсуждаемой области, отмечено у мезозойских ископаемых видов — *Notobatrachus degiustoi* Reig, 1956 и *Nevobatrachus gracilis* Nevo, 1968 (рис. 2А и 2К в статье Roček et al., 2022). Если предположить, что гипотеза двух пальцевых дуг в преаксиальной и постаксиальной частях у предковых тетрапод (Borkhvardt, 1996; Vorobyeva, 2014) верна, а преполлекс является рудиментом предпервого пальца, то с большой осторожностью данный экстра-элемент можно трактовать как некий руди-

мент предкового элемента дисталия карпаля 1, который в дальнейшем вошёл в состав элемента Y. В трёх случаях данное отклонение имело одностороннее проявление, у 1 особи было двусторонним, и на одной лапке был обнаружен 8-й элемент, расположенный рядом с преполлексом (рис. 1г). Происхождение данного элемента трактовать ещё сложнее, поскольку проксимальная часть преполлекса имеет одну эмбриональную закладку.

У 27 амфибий выявлено формирование второго дистального элемента преполлекса, 2 случая двустороннего проявления (рис. 1д). Как правило, самый дистальный элемент очень маленький и окружён соединительной тканью. Из анализа данного признака были исключены 23 особи, для которых развитие второго дистального элемента преполлекса является, вероятно, дефектом препарата. Подобное строение может быть связано с нарушением процесса сегментации.

Из 14 отмеченных случаев изменчивости предплюсны 12 связаны только с укорочением проксимального ряда, который состоит из двух элементов (*tibiale* и *fibulare*), представляющих собой длинные и объединённые эпифизами кости. Для запястья, как более компактной структуры, случаев укорочений не выявлено. Кроме того, укорочение — это наиболее часто встречающееся отклонение конечностей, которое отмечено в разных отделах у 63 из 109 особей с аномалиями конечностей (57,8 %) и может охватывать как фаланги единственного пальца, так и всю конечность целиком.

Два оставшихся случая изменчивости более сложны и связаны с односторонними отклонениями в дистальном ряду предплюсны. В первом случае (рис. 1ж) наблюдалось отсутствие элемента тарзалия дисталия 1. Можно предположить, что этот элемент вошёл в состав тарзалии дисталии 3–2 вследствие первичного слияния. Другие трактовки наблюдаемого строения могут быть такие: слияние с элементом Y или слияние с метатарзалией 1+2. Во втором случае (рис. 1з) наблюдался ряд отклонений: отсутствие бедренной кости, развитие 5-й конечности от кости голени, укорочение всех элементов конечности и слияние метатарзалий 3–4 у основания. В дистальном ряду предплюсны не обнаружено ни одного из трёх элементов, но, поскольку тарзалии дисталии дают начало метатарзалиям, можно предположить, что в результате слияния они вошли в состав проксимального ряда предплюсны или в эпифизы метатарзалий. Элемент Y или остался в составе эпифиза *tibiale*, или претерпел слияние с прехаллюксом.

Для 2 особей отмечено формирование второго элемента прехаллюкса (рис. 1и), в одном случае с двусторонним проявлением. При этом в латеральной части, расположенной ближе к сагиттальной плоскости, сохранялась зона слияния или неполного разделения. Иных отклонений в строении задних конечностей у этих особей не обнаружено. Подобное строение прехаллюкса из двух элементов (за исключением зоны слияния/неразделения) описано как норма для двух бурых лягушек Европы: *Rana dalmatina* Fitzinger, 1839 и *R. latastei* Boulenger, 1879 (Boulenger, 1898).

Всего отмечена 161 особь с трематодной инвазией (26,3 %); из 100 особей с отклонениями в строении автоподия 31 лягушка была заражена данными паразитами. Два отклонения — формирование второго элемента прехаллюкса (2 самки) и увеличение числа элементов в запястье (3 самца и 1 самка) — отмечены только у животных с метацеркариями. Можно предположить, что эти отклонения связаны с циклом регуляции ретиноевой кислоты, участвующей в дифференцировке конечностей. На примере трематоды *Ribeiroia ondatrae* Looss, 1907 известно, что метацеркарии в головастиках могут увеличивать содержание ретиноевой кислоты в почке конечности, а сама кислота регулирует экспрессию некоторых генов (Szuroczi et al., 2012).

У обеих особей (1 самец и 1 самка) с изменением числа элементов в предплюсне трематоды в мягких тканях не отмечены. Причины наблюдаемых отклонений, вероятно, связаны с генетическими и/или регуляторными нарушениями на ранних стадиях онтогенеза, однако выделить конкретные факторы, которые повлияли на формирование такого строения, не представляется возможным.

Из 4 особей со слиянием частей преполлекса только у 2 лягушек были метацеркарии в мягких тканях, в 3 случаях это были самки из самой урбанизированной части города (зона 2) и 1 самец из лесопаркового местообитания (зона 4). Можно предположить, что гидрохимические условия нерестовых водоёмов могут влиять на процесс сегментации преаксиальных элементов, но нельзя исключать сочетанного действия факторов и одинакового результата из-за влияния разных факторов.

Из 27 амфибий с развитием второго дистального элемента преполлекса только 9 особей имели трематодную инвазию. Для каждой зоны урбанизации отмечена хотя бы 1 особь с данным отклонением, однако на селитебных территориях (зоны 2 и 3) оно встречается чаще. Случаи двустороннего проявления отмечены только у

самок. Однозначной связи данной аномалии ни с полом, ни со степенью урбанизации, ни с наличием паразитов не выявлено.

Литература

- Медников Д.Н. 2018. Филогенез верхней конечности: от плавника к пятипалой конечности // Вопросы реконструктивной и пластической хирургии. Т. 21. Вып. 4. С. 55–60.
- Borkhvardt V.G. 1996. Comparative study of the development of limbs in larvae of the common frog *Rana temporaria* (Amphibia: Anura) and in *Salamandrella* (Caudata) // Russian Journal of Herpetology. Vol. 3. No. 1. P. 58–67.
- Boulenger G.A. 1898. The tailless batrachians of Europe. Pt 2. London. 376 p.
- Davies M., Littlejohn M.J. 1986. Frogs of the genus *Uperoleia* Gray (Anura: Leptodactylidae) in south-eastern Australia // Transactions of the Royal Society of South Australia. Vol. 110. No. 3. P. 111–143.
- Fabrezi M. 1992. El carpo de los anuros // Alytes. Vol. 10. No. 1. P. 1–29.
- Fabrezi M. 1993. The anuran tarsus // Alytes. Vol. 11. No. 2. P. 47–63.
- Fabrezi M. 2001. A survey of prepollex and prehallux variation in anuran limbs // Zoological Journal of the Linnean Society. Vol. 131. No. 2. P. 227–248.
- Fabrezi M., Alberch P. 1996. The carpal elements of anurans // Herpetologica. Vol. 52. No. 2. P. 188–204.
- Fabrezi M., Barg M. 2001. Patterns of carpal development among anuran amphibians // Journal of morphology. Vol. 249. P. 210–220.
- Fabrezi M., Goldberg J., Pereyra M.C. 2017. Morphological variation in anuran limbs: constraints and novelties // Journal of Experimental Zoology. Part B: Molecular and Developmental Evolution. Vol. 328. No. 6. P. 546–574.
- Gollman G. 1991. Osteological variation in *Geocrinia laevis*, *Geocrinia victoriana*, and their hybrid populations (Amphibia, Anura, Myobatrachinae) // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. Vol. 29. No. 4. P. 289–303.
- Gosner K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification // Herpetologica. Vol. 16. No. 3. P. 183–190.
- Holmgren N. 1933. On the origin of the tetrapod limb // Acta Zoologica. Vol. 14. P. 185–295.
- Howes G.B., Ridewood W. 1888. On the carpus and tarsus of the Anura // Proceedings of the Zoological Society of London. Vol. 11. P. 141–180.
- Roček Z., Dong L.P., Fabrezi M., Rong Y.F., Wang Y. 2022. Carpus in Mesozoic anurans: The Early Cretaceous anuran *Genibatrachus* from northeastern China // Cretaceous Research. Vol. 129. P. 1–9.

- Schmalhausen J.J.* 1907. Die Entwicklung des Skelettes der vorderen Extremität der Anuren amphibien // Anatomischer Anzeiger. Bd.31. S.177–187.
- Scott E.* 2005. A phylogeny of ranid frogs (Anura: Ranoidea: Ranidae), based on a simultaneous analysis of morphological and molecular data // Cladistics. Vol. 21. P. 507–574.
- Shubin N.H., Alberch P.* 1986. A morphogenetic approach on the origin and basic organization of the tetrapod limb // Evolutionary Biology. Vol. 20. P. 319–387.
- Szuroczki D., Vesprini N.D., Jones T.R.B., Spencer G.E., Carlone R.L.* 2012. Presence of *Ribeiroia ondatrae* in the developing anuran limb disrupts retinoic acid levels // Parasitology research. Vol. 110. P. 49–59.
- Vershinin V.L., Vershinina S.D., Berzin D.L., Zmeeva D.V., Kinev A.V.* 2015. Long-term observation of amphibian populations inhabiting urban and forested areas in Yekaterinburg, Russia // Scientific data. Vol. 21. P. 1–11.
- Vorobyeva E.I.* 2014. Symmetry and asymmetry in endoskeleton development in tetrapod-like limbs // Paleontological Journal. Vol. 48. No. 12. P. 1258–1265.
- Walker M.B., Kimmel C.B.* 2007. A two-color acid-free cartilage and bone stain for zebrafish larvae // Biotechnic & Histochemistry. Vol. 82. No. 1. P. 23–28.

ОСОБЕННОСТИ МИКРОСТРУКТУРЫ МАХОВЫХ ПЕРЬЕВ РАКШЕОБРАЗНЫХ (CORACIIFORMES)

Е.О. Фадеева

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

MICROSTRUCTURE PECULIARITIES OF CORACIIFORMES PRIMARY REMIGES

E.O. Fadeeva

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia
e-mail: vgbabenko@gmail.com*

Coraciiformes — древняя и генерализованная ветвь неогнатных лесных птиц, представленная разнообразными по величине, облику и экологии широко распространёнными видами. Закономерный интерес вызывает комплекс прямых морфологических адаптаций Coraciiformes, связанных с переходом предков современных ракшеобразных — древесных видов птиц — к охоте с присады. Наиболее генерализованный облик и адаптации, близкие к исходным, сохранили сизоворонковые; другие группы перешли к длительной охоте в условиях открытой местности, сбору корма с поверхности листьев, ветвей, почвы, зондированию трещин и щелей, пикированию в воду. На фоне достаточно полного описания морфологических адаптационных изменений челюстного аппарата, конечностей, органов зрения практически неисследованным остаётся строение микроструктуры первостепенного махового пера Coraciiformes — важнейшего функционального элемента крыла птиц. Исследование в данном направлении позволяет не только эффективно диагностировать виды по перьям и их фрагментам, но и выявлять специфические элементы пера, возможно, имеющие адаптивный характер, что позволит в дальнейшем расширить представление о сложных механизмах возникновения эколого-морфологических адаптаций и внесёт вклад в обоснование современной схемы морфологической радиации структуры пера.

В настоящей работе представлены результаты сравнительного электронно-микроскопического исследования тонкого строе-

ния дефинитивного контурного пера 4 видов Coraciiformes: обыкновенного зимородка (*Alcedo atthis* L., 1758), полосатого зимородка (*Lacedo pulchella* Horsfield, 1821), сизоворонки (*Coracias garrulus* L., 1758) и золотистой шурки (*Merops apiaster* L., 1758).

Представленная работа является продолжением нашего исследования особенностей микроструктуры контурного пера птиц с целью выявления основных таксономически важных микроструктурных характеристик пера, а также ряда адаптационных эколого-морфологических особенностей архитектоники пера, обусловленных особенностями полёта (Фадеева, 2009, 2011, 2013, 2018; Фадеева, Бабенко, 2016; Fadeeva, 2019, 2021). Биология вышперечисленных видов раکشобразных, населяющих различные природные зоны и значительно различающихся по своим эколого-биологическим характеристикам, достаточно хорошо исследована. Тем не менее, в современных работах, приводящих подробные описания отличительных морфологических признаков данных видов раکشобразных, полностью отсутствуют сведения об особенностях строения микроструктуры перьевого покрова.

Материалом для настоящей работы послужили первостепенные маховые перья, любезно предоставленные А.Б. Савинецким (ИПЭЭ РАН).

Для проведения сравнительного электронно-микроскопического исследования использовали наиболее информативные фрагменты пера — бородки первого порядка (далее — бородки I). Препарирование бородок осуществляли по многократно апробированной нами методике (Фадеева, 2009, 2018; Fadeeva, 2021).

Приготовленные препараты бородок 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, в режиме вторичной электронной визуализации. Работу проводили в Кабинете электронной микроскопии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Анализ полученных электронных микрофотографий (электросканограмм) позволил выявить комплекс видоспецифических таксономически важных микроструктурных характеристик пера, часть которых, возможно, обусловлена особенностями полёта.

За основу описания микроструктуры пера были взяты следующие микроструктурные характеристики контурной части

опахала: конфигурация поперечного среза стволика бородки I (рис. 1А–Г); архитектура сердцевины на поперечном и продольном срезах стволика бородки I (рис. 1З): конфигурация сердцевинных полостей, степень развития кератиновых нитей, образующих внутренний каркас сердцевинных полостей, наличие или отсутствие пигментных гранул, особенности их расположения в структуре сердцевины; строение кутикулы бородки I (рис. 1Д–Ж): конфигурация кутикулярных клеток и рельеф их поверхности.

Эффективность применения перечисленных характеристик микроструктуры первостепенного махового пера с использованием SEM в целях таксономической идентификации видов была доказана нами в предыдущих работах (Фадеева, 2015, 2016; Фадеева, Бабенко, 2017).

Форма поперечного среза бородки I. У исследуемых представителей *Coraçiiiformes* конфигурация поперечного среза стволика бородки I значительно варьирует по направлению от основания бородки — подопахальцевой части (участок стволика в месте прикрепления данной бородки к стержню пера) и последующей базальной части — к её вершине (дистальная часть).

Поперечный срез в подопахальцевой части бородки I имеет очень узкую удлинённую форму за счёт сильного уплощения стволика с боковых сторон; асимметричность в расположении дистального и проксимального выступов значительно выражена; сердцевина на поперечном срезе подопахальцевой части бородки отсутствует; корковый слой, полностью заполняющий внутреннюю часть бородки, имеет однородную структуру. В базальной части бородки ширина среза несколько увеличивается, однако по-прежнему сохраняется уплощённая форма среза. Уплощённость среза наиболее сильно выражена у сизоворонки и золотистой шурки. При этом сизоворонку отличает зауженность поперечного среза в центральной части (рис. 1А). У всех исследованных нами видов раکشобразных вентральная часть стволика на поперечном срезе в базальной части бородки характеризуется слегка изогнутой «серповидной» формой (рис. 1А–Б). Дорсальный и вентральный гребни хорошо выражены. У всех четырёх исследованных нами видов раکشобразных вершина вентрального гребня отличается зауженной формой, при этом у золотистой шурки зауженность вершины вентрального гребня наиболее выражена (рис. 1Б).

Конфигурация поперечного среза стволика вышележащих участков бородки I (медиальная и дистальная части) претерпева-

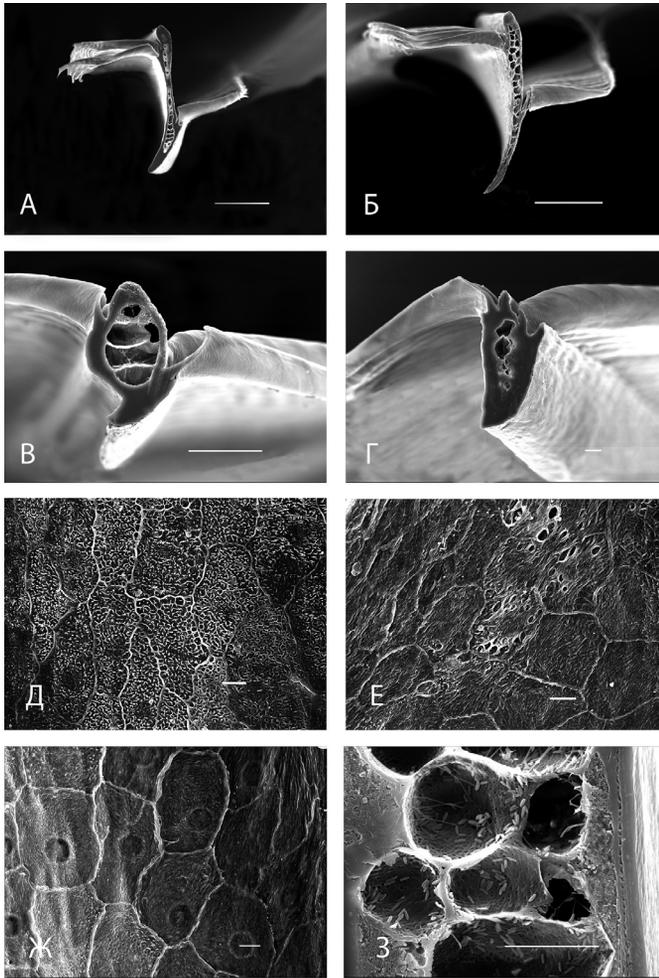


Рис. 1. Электросканограммы микроструктуры первостепенного махового пера *Coraciiformes*. Контурная часть опахала, бородка первого порядка. Поперечный срез стволика базальной части бородки: А — *Coracias garrulus*, Б — *Merops apiaster*; В — поперечный срез стволика медиальной части бородки (*Lacedo pulchella*); Г — поперечный срез стволика дистальной части бородки (*Coracias garrulus*); поверхность кутикулы: Д — *Merops apiaster*, Е — *Alcedo atthis*, Ж — *Coracias garrulus*; З — сердцевина на продольном срезе (*Coracias garrulus*). SEM (JEOL-840A). Масштаб: А-В — 100 мкм, Г-З — 10 мкм.

ет значительные изменения. Длина уменьшается, увеличивается ширина, за счёт чего форма стволика на поперечном срезе приобретает более округлую эллипсоидную (золотистая шурка), ланцетовидную (сизоворонка; рис. 1Г) или каплевидную (полосатый зимородок; рис. 1В, обыкновенный зимородок) 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 базальной части. В начале базальной части (проксимальный участок) сердцевина развита слабо и носит фрагментарный характер. В последующих вышерасположенных частях бородки сердцевина начинает заметно преобладать во внутренней структуре бородки. При этом сердцевина отмечена лишь в структуре стволика бородки, в структуре же дорсального и вентрального гребней сердцевина отсутствует, и внутренняя часть представлена лишь корковым слоем.

У всех четырёх исследованных нами видов ракшеобразных сердцевина на поперечном срезе стволика базальной части бородки имеет ячеистую, однорядную структуру. В последующих частях бородки (медиальной и дистальной) сердцевина у большинства исследованных видов ракшеобразных имеет однорядную, реже двурядную структуру. Лишь у золотистой шурки в медиальной части бородки отмечено двух-трёхрядное строение сердцевины.

В структуре сердцевинного тяжа у большинства исследованных видов преобладают продолговатые сердцевинные полости, расположенные продольно и поперечно, с волнистыми краями. У золотистой шурки в структуре сердцевины, наряду с уплощёнными сердцевинными ячейками, отмечено наличие более округлых сердцевинных ячеек со слабоволнистыми краями. В каркасе сердцевинных полостей у всех исследованных видов, за исключением обыкновенного зимородка, отмечены тонкие нитчатые выросты. Кроме того, в структуре сердцевинных полостей у всех исследованных видов, за исключением золотистой шурки, обнаружены гранулы пигмента. У сизоворонки гранулы пигмента встречаются в изобилии на всём протяжении бородки, что отличает данный вид от других исследованных нами видов ракшеобразных. Кроме того, ярким таксономическим признаком является уникальная специфика расположения гранул пигмента у сизоворонки: многочисленные скопления гранул в разных участках сердцевинного тяжа.

Сердцевина на продольном срезе стволика бородки I также характеризуется наличием нитей в каркасе сердцевинных полостей (за исключением обыкновенного зимородка) и гранул пигмента в структуре полостей (за исключением золотистой шурки), а также совокупностью разнообразных форм полостей в структуре сердцевинного тяжа: чередование округлых и продолговатых полостей (сизоворонка); совокупность округлых и продолговатых полостей, с преобладанием последних (обыкновенный зимородок, полосатый зимородок); совокупность округлых, реже продолговатых полостей (золотистая шурка). Края сердцевинных полостей ровные или плавно изогнутые. У сизоворонки уникальная специфика расположения гранул пигмента, выявленная нами ранее в структуре сердцевинного тяжа на поперечном срезе, отмечена также и в структуре сердцевины на продольном срезе стволика бородки (рис. 13).

Строение кутикулы бородки I. Орнамент рельефа кутикулярной поверхности стволика бородки I у всех исследованных нами видов раکشееобразных претерпевает заметные изменения по направлению от основания бородки к её вершине. Кроме того, отмечены различия в конфигурации кутикулярных клеток каждой латеральной поверхности стволика бородки (дистальной и проксимальной), что согласуется с результатами исследований, проведённых нами ранее (Фадеева, 2011, 2018; Фадеева, Бабенко, 2017; Fadeeva, 2019, 2021).

Вследствие вышеизложенного, для сравнительного анализа мы выбрали конкретный участок кутикулярной поверхности — дистальную латеральную поверхность вентральной части стволика базального участка бородки I.

У всех исследованных нами видов раکشееобразных границы между кутикулярными клетками хорошо различимы за счёт утолщённых краёв клеток, особенно выраженных у сизоворонки. Форма кутикулярных клеток варьирует: от округлых, с ровными или плавно изогнутыми краями (у обыкновенного зимородка и полосатого зимородка), до уплощённых, продольно расположенных, с плавно изогнутыми, реже волнистыми краями (у сизоворонки и золотистой шурки). Рельеф поверхности кутикулярных клеток у большинства исследованных видов сглаженный, волокнистый, представлен плотно прилегающими и переплетающимися волокнами, при этом у обыкновенного зимородка, наряду с плотной волокнистой структурой кутикулярной поверхности, отмечено рыхлое переплетение волокон с отдельными участками очень сильно

разреженного переплетения волокон (рис. 1Е). У золотистой шурки в рельефе поверхности кутикулярных клеток поверх основной плотной волокнистой структуры отмечены ажурные переплетения волокон с отдельными мелкими кутикулярными выростами (рис. 1Д). У сизоворонки и полосатого зимородка на поверхности кутикулярных клеток есть слегка выпуклые кольцевидные структуры, особенно чётко выраженные у сизоворонки (рис. 1Ж).

Таким образом, в результате проведённого нами исследования микроструктуры первостепенного махового пера обыкновенного зимородка, полосатого зимородка, сизоворонки и золотистой шурки впервые выявлены качественные паттерны, в комплексе достаточно информативные с точки зрения таксономической диагностики. Некоторые выявленные компартменты тонкого строения контурной части опахала пера, по-видимому, можно рассматривать как ряд адаптивных эколого-морфологических особенностей архитектоники пера *Coraciiformes*, обусловленных особенностями полёта.

Литература

- Фадеева Е.О. 2009. Адаптивные особенности микроструктуры контурного пера черного стрижа (*Apus apus*) // Вестник МГПУ. Серия Естественные науки. Вып. 2. С. 48–55.
- Фадеева Е.О. 2011. Адаптивные особенности микроструктуры контурного пера полярной совы (*Nyctea scandiaca*) // Вестник МГПУ. Серия Естественные науки. Вып. 2. С. 52–59.
- Фадеева Е.О. 2013. Особенности микроструктуры первостепенного махового пера орлана-белохвоста (*Haliaeetus albicilla*) // Вестник МГПУ. Серия Естественные науки. Вып. 2. С. 28–36.
- Фадеева Е.О. 2015. Диагностические возможности контурного пера птиц на основе его микроструктуры // Вестник МГПУ. Серия Естественные науки. Вып. 4. С. 67–77.
- Фадеева Е.О. 2016. Диагностическое значение микроструктуры контурного пера в контексте проблемы таксономической идентификации субфоссильных остатков // Мат-лы IV Всероссийской науч. конф. с межд. участием. М. С. 235–237.
- Фадеева Е.О. 2018. Микроструктура первостепенного махового пера совообразных (*Strigiformes*) // Зоол. журн. Т. 97. Вып. 8. С. 1075–1086.
- Фадеева Е.О., Бабенко В.Г. 2016. Особенности микроструктуры дефинитивного контурного пера четырех видов врановых (*Corvidae*) // Вестник МГПУ. Серия Естественные науки. Вып. 4. С. 9–18.

- Фадеева Е.О., Бабенко В.Г.* 2017. Возможности диагностики редких видов соколов рода *Falco* по микроструктуре первостепенных маховых перьев // Теория и практика судебной экспертизы. Т. 12. Вып. 3. С. 97–104.
- Fadeeva E.O.* 2019. Microstructure of the Primary Remex of Owls (Strigiformes) // Biology Bulletin. Vol. 46. No. 7. P. 126–135.
- Fadeeva E.O.* 2021. Features of the architectonics of the microstructure of the primary remex of Owls (Strigiformes) due to the specifics of the flight // Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series. Vol. 66. No. 2. P. 232–246.

**КАУЗАЛЬНЫЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ
МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ
НА ПРИМЕРЕ РАЗВИТИЯ РОГОВОГО
ПАНЦИРЯ ЧЕРЕПАХ**

Г.О. Черепанов

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

**A CAUSAL APPROACH TO THE STUDY
OF MORPHOGENETIC MECHANISMS
ON THE EXAMPLE OF THE DEVELOPMENT
OF THE HORNY SHELL IN TURTLES**

G.O. Cherepanov

*Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia
e-mail: g.cherepanov@spbu.ru; cherepanov-go@mail.ru*

Каузальный подход — анализ морфогенетических корреляций и выяснение причинно-следственных связей развития морфологических структур — представляется наиболее продуктивным способом, который позволяет приблизиться к пониманию механизмов онтогенетического развития (см. Филатов, 1943; Борхвардт, 1982 и др.). Познание закономерностей морфогенеза служит основой для выявления хода исторического развития организмов, поскольку один из движущих факторов эволюции — изменение способа формирования органов в онтогенезе.

Методология такого рода исследований включает следующие аспекты.

1. Выбор модельных объектов (видов) — представителей разных филогенетических линий со сходными и резко различающимися морфотипами (необходимо для сравнительного анализа морфогенезов и выявления общих и специфических закономерностей развития).

2. Максимально подробное изучение развития на всех стадиях онтогенеза (эмбриональных и постнатальных), в том числе и на стадиях, предшествующих появлению исследуемых структур (для наиболее полной реконструкции хода морфогенеза).

3. Исследование развития органов в комплексе со всеми окружающими структурами (для выяснения роли соседних органов и

тканей в процессах формообразования, выявления коррелятивных отношений в ходе морфогенеза, чтобы приблизиться к пониманию механизмов развития).

4. Изучение большого (максимально доступного) количества особей исследуемых видов (позволяет выявить полный спектр возможных отклонений от нормы, использовать данные по аномальному развитию в качестве природного эксперимента для уточнения механизмов морфогенеза и их верификации).

5. Сочетание «грубых» морфологических методов и «тонких» методов микроскопии (для оптимизации процесса исследования, что позволяет при сохранении трудоёмких гистологических подходов достигнуть существенного увеличения числа исследуемых особей).

6. Сопоставление морфогенетических данных с данными палеонтологии и сравнительной анатомии (даёт возможность экстраполировать данные по морфогенезу на филогенез, предложить непротиворечивый эволюционный сценарий становления и развития изучаемых структур).

Каузальный подход был успешно применён при изучении онтогенетического развития черепах.

Черепахи представляют собой самую странную группу рептилий (Ромер, 1939). Они отличаются уникальным строением туловищного панциря, сложенного элементами различного происхождения. Поверхностный слой панциря составляют производные эпидермиса — роговые щитки, разделённые кожно-роговыми бороздами, внутренний — развивающиеся в дермальном слое кожи костные пластинки. Если в отношении костных пластинок черепах проведены многочисленные исследования, и их природа в известной степени установлена (см. Черепанов, 2005), то сведения о развитии роговых щитков до недавнего времени почти отсутствовали. Поэтому в настоящей публикации мы сфокусируем внимание именно на этих структурах.

Покров из роговых щитков, или фолидоз, характерен для большинства как древних, так и современных черепах. Он отличается оригинальным планом строения, свойственным только черепахам (рис. 1: 1), и двумя парадоксальными особенностями: с одной стороны, является филогенетически стабильным, с другой — демонстрирует широкий спектр внутривидовой изменчивости.

Для изучения развития рогового панциря в качестве модельных объектов были выбраны три вида черепах, два из которых схожи по строению щиткования: средиземноморская черепа-

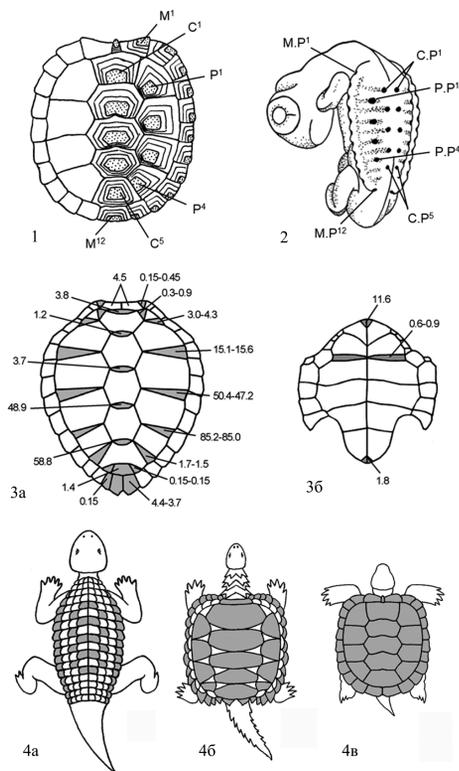


Рис. 1. 1 — Номенклатура основных щитков карапакса черепах. 2 — Схема расположения зачатков щитков (эпидермальных плакод) у эмбриона *Emys orbicularis*. 3 — Распределение экстраординарных щитков карапакса (3а) и пластрона (3б) у новорожденных особей *Lepidochelys olivacea* и частота их встречаемости (%) слева и справа. 4 — Схематичное изображение эволюционного развития мозаики щитков в карапаксе черепах: гипотетическое первичное состояние фолидоза с расположением щитков в каждом сегменте тела (4а), промежуточное состояние строения фолидоза с частичной скоррелированной редукцией щитков (4б), типичное состояние фолидоза (4в). Сохраняющиеся щитки заштрихованы.

Условные обозначения: С — центральные щитки, С.Р — центральные плагоды, М — маргинальные щитки, М.Р — маргинальные плагоды, Р — плевральные щитки, Р.Р — плевральные плагоды, 1–12 — номера щитков (плакод).

ха (*Testudo graeca* Linnaeus, 1758; семейство Testudinidae) и болотная черепаха (*Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758), семейство Emydidae). Третий вид — дальневосточная черепаха (*Pelodiscus sinensis* (Wiegmann, 1834), семейство Trionychidae) роговых щитков не имеет.

Проведённое исследование позволило обнаружить первичные зачатки роговых производных, описать ход их развития и выявить его основные закономерности (Черепанов, 1987, 2002, 2005; Cherepanov, 2006, 2014, 2015; Moustakas-Verho, Cherepanov, 2015). В результате была предложена оригинальная концепция становления и развития фолидоза у черепах, получившая название сегментно-зависимой модели (segment-dependent model).

Было установлено, что у типичных черепах (*T. graeca* и *E. orbicularis*) закладка щитков происходит в раннем эмбриогенезе в форме крупных локально расположенных эпидермальных плакод (у *P. sinensis* плакоды, как и щитки отсутствуют). Щитки развиваются относительно автономно. В зависимости от расположения на панцире и видовой специфики для них характерны различные варианты роста: радиально-симметричный, билатерально-симметричный или асимметричный. Таким образом, щитки представляют собой обособленные морфогенетические единицы (модули), а мозаика щитков — модульную систему (Cherepanov, 2015).

Локализация эпидермальных плакод строго связана с первичной сегментацией тела эмбриона. В карапаксе плакоды щитков закладываются в районах септальных углублений покровов, т.е. напротив поперечных туловищных миосепт (рис. 1: 2). Маргинальные плакоды возникают посегментно (т.е. в каждом септальном углублении краевой складки карапакса); их число (12 пар) соответствует числу миосепт, разделяющих миомеры карапакса. Следовательно, число маргинальных щитков детерминировано количеством сегментов, формирующих карапакс. Плевральные плакоды (4 пары) формируются симметрично с каждой стороны тела. Они располагаются в районах чётных (II, IV, VI, VIII) поперечных туловищных миосепт. Таким образом, в отличие от маргинальных, плевральные плакоды развиваются не в каждом, а через одно септальное погружение. Центральные плакоды появляются позже, чем плевральные в виде парных (левого и правого) зачатков. Они располагаются в медиальной части карапакса в районах нечётных (I, III, V, VII, IX) поперечных туловищных миосепт (т.е. в шахматном порядке с плевральными плакодами). Пластральные плакоды

(6 пар) возникают позже, чем зачатки щитков карапакса. Они лежат по периферии соединительнотканного зачатка пластрона симметрично на каждой стороне тела. Их количество и расположение указывают на то, что закладка щитков пластрона происходит не в каждом сегменте тела, а через один.

Формирование узора кожно-роговых борозд — заключительный этап развития эпидермального панциря. Борозды возникают локальными участками в местах максимального перепада толщины эпидермиса между плакодами. Рост борозд идёт вдоль границы плакод и завершается слиянием в единую систему. Развитие борозд карапакса имеет центробежную направленность: первыми появляются центральные борозды, затем центр-плевральные и плевральные. Борозды пластрона разрастаются центростремительно. Последовательность развития борозд не соответствует порядку закладки плакод, т.е. имеет собственный паттерн. Жёсткая связь с эмбриональной сегментацией и строгие коррелятивные связи в ходе формирования зачатков щитков являются, по видимому, основными причинами эволюционной стабильности общего плана строения фолидоза черепах.

Черепahi характеризуются необычайно высоким уровнем индивидуальной изменчивости щиткования панциря (Zangerl, Johnson, 1957). В целом, аномалии фолидоза подразделяются на три основных типа: 1) наличие атипичной формы и/или размера регулярных щитков, 2) присутствие дополнительных (экстраординарных) щитков, 3) утрата регулярных щитков. Нередко отмечалось, что эти аномалии могут иметь скоррелированный характер, указывающий на наличие системы контроля щиткования (Zangerl, 1969; Pritchard, 1979). Эта система контроля долгое время оставалась неизвестной.

Морфогенетические исследования показали, что основная причина высокой вариабельности фолидоза черепах — наличие свободных от зачатков щитков сегментов тела (септальных углублений). Микроскопические исследования показали, что на стадиях, предшествующих появлению плакод, соседние туловищные сегменты не имеют никаких морфологических различий. Следовательно, сегменты однотипны, и все они могут обладать потенцией к формированию плакод. Таким образом, сегменты, в которых при нормальном развитии возникают плакоды, а именно, черезсегментно расположенные центральные плевральные, а также пластральные, не детерминированы строго. Даже небольшие нарушения в ходе эмбрионального развития могут вызывать

аберрации щиткования. При этом наиболее частым видом аномалий является наличие дополнительных щитков. В карапаксе нарушение фолидоза связано, прежде всего, с закладкой зачатков плевральных щитков в билатерально несоответствующих сегментах тела. Это впоследствии вызывает асимметричную закладку плакод центральных щитков, что нередко приводит к образованию их парного ряда (Cherepanov, 2014). Таким образом, расположение центральных и плевральных плакод имеет скоррелированный характер, а именно: 1) положение зачатков центральных плакод детерминировано положением возникающих ранее плевральных плакод, 2) коррелятивные связи между зачатками плевральных и центральных щитков на одной стороне тела более устойчивы, чем между левым и правым зачатками центрального щитка. Суммируя данные по развитию и изменчивости щитков панциря, можно заключить, что наблюдаемая у черепах вариабельность формы, размера, количества и положения роговых щитков определяется следующими морфогенетическими процессами: слиянием плакод, их асимметричной закладкой, редукцией регулярных и появлением дополнительных плакод.

Для проверки сегментно-зависимой модели проведено исследование массовых аномалий у новорождённых особей оливковой черепахи *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829) — единственного вида, характеризующегося исключительно большой природной изменчивостью щитков. В отличие от остальных черепах, для которых характерен один доминирующий паттерн щитков, у *L. olivacea* норму выделить не представляется возможным (Pritchard, 1979). В ходе экспедиций на Шри-Ланку было исследовано 655 особей черепах, у которых выявлено 120 паттернов щиткования карапакса и 10 паттернов щиткования пластрона с различным числом экстраординарных щитков (Cherepanov et al., 2019). Число щитков карапакса варьировало в следующих пределах: центральные — 4–10, плевральные — 5–10, маргинальные — 10–15. Суммарное число щитков в каждом продольном ряду не превышало числа сегментов тела (= миосепт), на протяжении которых этот ряд формировался, и эти щитки были распределены таким образом, что их было не более, чем один на сегмент тела (= миосепту). Таким образом, данные по вариабельности фолидоза у *L. olivacea* полностью согласуются с положениями сегментно-зависимой модели (рис. 1: 3).

Отсутствие палеонтологических данных привело к тому, что о состоянии щиткования у предков черепах судят только гипотети-

чески (Gadow, 1899; Newman, 1905; Deraniyagala, 1934 и др.). Однако в отношении количества продольных рядов щитков эти гипотезы вполне обоснованы. У древних и современных черепах в норме и при аномальном строении покровов панциря максимальное число продольных рядов щитков ограничено 7 парами. В карапаксе это — центральные (парные только в аномальном состоянии), плевральные, супрамаргинальные и маргинальные ряды, в пластроне — инфрамаргинальные, пластральные и интерпластральные. Максимально полный набор щитков характерен для наиболее древних и примитивных черепах, в частности, для позднетриасовых *Proganochelys* и *Proterochersis* (Gaffney, 1990).

Процесс формирования принципиальной модели щиткования панциря в эволюции черепах носил постепенный и скоррелированный характер (рис. 1: 4). В первую очередь преобразования затронули центральные области карапакса и пластрона, а затем, как это видно из истории группы, периферию панциря. Основная причина изменения рогового покрова в направлении уменьшения количества слагающих его элементов (от первичного полимерного состояния) кроется прежде всего в потере внутритуловищной подвижности с формированием консолидированного панциря. Однако, несмотря на существенные преобразования мозаики роговых щитков на ранних этапах эволюции черепах, основные морфогенетические механизмы развития фолидоза (в частности, строгая связь мест закладки щитков с первичной сегментацией тела, скоррелированная закладка плевральных и центральных щитков и т.д.) не претерпели качественных изменений. Это обстоятельство обусловило обратимость процессов развития, что привело к редкой среди позвоночных рекапитуляции предковых состояний (например, у представителей рода *Sakya*). Формирование щиткования в эволюции черепах осуществлялось преимущественно в направлении уменьшения количества компонентов панциря (олигомеризация). Это происходило в результате: 1) слияния левых и правых центральных щитков с образованием их непарного ряда; 2) скоррелированной редукции чётных и нечётных щитков, принадлежащих центральному и плевральному рядам; 3) редукции щитков супрамаргинального и инфрамаргинального ряда; 4) уменьшения числа пластральных щитков; 5) слияния и редукции интерпластральных щитков (Черепанов, 2002, 2005).

Проведённое исследование развития и изменчивости панциря черепах показало перспективность каузального подхода для выявления морфогенетических механизмов развития и реконструкции эволюционных процессов.

Литература

- Борхвардт В.Г.* 1982. Морфогенез и эволюция осевого скелета (теория скелетного сегмента). Л. 144 с.
- Ромер А.Ш.* 1939. Палеонтология позвоночных. М.-Л. 415 с.
- Филатов Д.П.* 1943. Механика развития как метод изучения некоторых вопросов эволюции // Журн. общ. биол. Т. 4. Вып. 1. С. 28–64.
- Черепанов Г.О.* 1987. Формирование мозаики роговых щитков панциря черепах // Зоол. журн. Т. 66. Вып. 9. С. 1339–1348.
- Черепанов Г.О.* 2002. Щиткование панциря черепах в онто- и филогенезе // Зоол. журн. Т. 81. Вып. 4. С. 480–488.
- Черепанов Г.О.* 2005. Панцирь черепах: морфогенез и эволюция. СПб. 184 с.
- Cherepanov G.O.* 2006. Ontogenesis and evolution of horny parts of the turtle shell // Fossil turtle research (Suppl. Russian J. Herpetol.). Vol. 1. P. 19–33.
- Cherepanov G.O.* 2014. Patterns of scute development in turtle shell: symmetry and asymmetry // Paleontol. J. Vol. 48. No. 12. P. 1275–1283.
- Cherepanov G.O.* 2015. Scute's polymorphism as a source of evolutionary development of the turtle shell // Paleontol. J. Vol. 49. No. 14. P. 1635–1644.
- Cherepanov G., Malashichev Y., Danilov I.* 2019. Supernumerary scutes verify a segment-dependent model of the horny shell development in turtles // J. Anat. Vol. 235. No. 4. P. 836–846.
- Deraniyagala P.E.P.* 1934. Corselet reduction in some Testudinates // Ceylon. J. Sci. Ser. B. Vol. 18. No. 2. P. 211–229.
- Gadow H.* 1899. Orthogenetic variations in the shell of *Chelonia* // Willey's Zool. Results. Vol. 3. P. 207–222.
- Gaffney E.S.* 1990. The comparative osteology of the triassic turtle *Proganochelys* // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 194: 263 p.
- Moustakas-Verho J.E., Cherepanov G.O.* 2015. The integumental appendages of the turtle shell: An evo-devo perspective // J. Exp. Zool. Part B: Mol. Dev. Evol. Vol. 324. No. 3. P. 221–229.
- Newman H.H.* 1905. The significance of scute and plate “abnormalities” in *Chelonia* // Biol. Bull. Vol. 10. No. 2. P. 68–114.
- Pritchard P.C.H.* 1979. Encyclopedia of turtles. Hong Kong. 895 p.
- Zangerl R., Johnson R.G.* 1957. The nature of shield abnormalities in the turtle shell // Fieldiana Geol. Vol. 10. P. 341–362.
- Zangerl R.* 1969. The turtle shell // Biology of the Reptilia. Vol. 1. London – New York. P. 311–339.

НОВЫЙ ВЗГЛЯД НА МЕХАНИЗМЫ, ПУТИ И ФОРМЫ ЭВОЛЮЦИИ У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

В.А. Черлин

Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

A NEW VIEW ON THE MECHANISMS, WAYS AND FORMS OF EVOLUTION IN VERTEBRATES

V.A. Cherlin

Dagestan State University, Makhachkala, Russia

e-mail: cherlin51@mail.ru

В эволюции жизни, как целостного планетарного явления, как единой сложной функциональной системы, можно отметить ряд важных закономерностей — законов и принципов, которые объединяются во внутренне взаимосвязанный комплекс (Черлин, 2012). Эти закономерности определяют направленности развития позвоночных животных. И в связи с этим отношения с температурой следует, видимо, рассматривать особо. Температура — физический фактор, который прямо и косвенно, но в любом случае очень мощно влияет на все стороны жизнедеятельности живой системы, начиная с молекулярного и биохимического уровней, и заканчивая организмом и даже биоценоотическими сообществами.

При рассмотрении проблемы взаимоотношений биологии животных с температурой и эволюции этих отношений, необходимо обратить внимание по крайней мере на одну из этих закономерностей — на принцип стабилизации высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных: в процессе эволюции у позвоночных животных происходит всё большая стабилизация высокой температуры тела, выше примерно 30 °С (Рюмин, 1940; Черлин, 1990). В основном движущие силы этой стабилизации связаны с энергетической оптимизацией работы ферментов, а также с другими причинами (Рюмин, 1940; Черлин, 2012, 2016, 2017).

В процессе эволюции позвоночных произошел ряд важнейших, ключевых ароморфозов, тем или иным образом связанных с температурой тела.

1. Первое резкое повышение интенсивности митохондриального дыхания. Усиление сопряжённого дыхания увеличивает энергообеспеченность активности на клеточном уровне, вызывает некоторое усиление уровня основного обмена. У первых амфибиоподобных тетрапод с этими характеристиками появляется возможность выхода на сушу и начала активности там. Усиление несопряжённого дыхания, кроме того, является своеобразным способом детоксикации для животных, слабо адаптированных к воздушной среде, в которой в их организмах должно резко увеличиваться содержание токсичного свободнорадикального кислорода, который требует нейтрализации.

2. Затем происходит следующий ароморфный этап — второе резкое повышение интенсивности обоих типов митохондриального дыхания. Это ещё больше усиливает энергообеспеченность активности, вызывает заметное повышение уровня основного обмена (возможно, более чем в 10 раз, до уровня мезометаболизма), интенсифицирует термометаболизм, существенно улучшает качество активности и конкурентоспособность. При таком новом физиологическом статусе у тетрапод появляется возможность качественного освоения суши как новой, основной среды обитания. Весь этот комплекс событий предусматривает соответствующие перестройки морфофизиологических систем организма: опорно-двигательной, покровов, нервной, респираторной, сердечно-сосудистой, репродуктивной и других. Эти перестройки должны обеспечить оптимальное функционирование данных систем в новых физиологических и экологических условиях. При этом разносторонние адаптации к жизни на суше привели к формированию комплекса морфофизиологических признаков, который превратил этих животных в амниот (Черлин, 2012, 2016, 2017).

3. У первичных амниот появляется ещё одна важнейшая характеристика — псилотермия. Это свойство, реакция, которая заставляет их различными способами повышать и стабилизировать температуру тела выше 28–30 °С. Псилотермический сценарий в эволюции позвоночных, амниот — единственный, а его реализация в этом процессе осуществлялась двумя основными путями: эктотермией и эндотермией (Черлин, 2021а–г).

Эктотермный путь имел основную логику эволюционного развития, направленную на энергетически экономное использование тепловой энергии в жизнедеятельности организма животных. Наиболее дешёвый способ получения тепловой энергии — извне, в основном через инсоляцию. Эктотермия — не тупиковое,

«недоразвитое» эволюционное направление, а самостоятельное, полноправное, достигшее в развитии свойственной ему эволюционной логики удивительного совершенства. Высшими эктотермами являются современные рептилии.

Эндотермный путь имел основную логику эволюционного развития, направленную на улучшение энергообеспеченности и качества активности, на экологическую конкурентоспособность, причём даже в ущерб энергетической экономичности. Главный способ получения тепла в этом случае — эндогенный несократительный термогенез, не связанный с произвольной физической активностью животных. Он обеспечивает надёжное, бесперебойное снабжение организма тепловой энергией, более или менее стабильное повышение и поддержание высокой температуры тела вне зависимости от внешних условий, а вследствие этого — поддержание высокого уровня энергообеспеченности активности, основного обмена, термометаболизма, очень значительное увеличение способности к аэробной работе мышц и возможностей сократительного (дрожательного) и несократительного (недрожательного) термогенеза мышц и т.п. Высшими эндотермными животными являются современные млекопитающие.

Ориентируясь на результаты подробных исследований последних примерно 10 лет, можно заключить, что эндотермия у позвоночных базируется на части биохимического механизма цикла сокращения-расслабления скелетных мышц, и лишь в некоторых случаях — на термогенезе в бурой жировой ткани (Rowland et al., 2015; Bal, Periasamy, 2020; Jastroch, Seebacher, 2020; Cubo et al., 2021; Grigg et al., 2021 и др.). Но бурой жировой ткани нет у многих плацентарных, а также у всех однопроходных и сумчатых млекопитающих и у птиц (Grigg et al., 2021 и др.). А эндотермия у них всех есть!

Последние палеонтологические и другие исследования с применением новейших приборных методов и приёмов обработки данных определённо показали, что многие из первых групп амниот, как синапсид, так и зауропсид, появившихся на Земле примерно 300 млн. лет назад, уже имели высокую температуру тела (около 30–40 °C), высокие уровни основного обмена (в большинстве случаев, скорее всего, мезометаболизм — примерно от 1 до 7 млO₂ ч⁻¹ г^{-0,67}, или в ряде случаев даже тахиметаболизм — от 1 до 12 млO₂ ч⁻¹ г^{-0,67} — Cubo et al., 2020 и др.), интенсивный термометаболизм, а также, видимо, ряд характеристик, без которых высокий основной обмен, эндотермию невозможно функци-

онально обеспечивать и поддерживать: четырёхкамерное сердце и сложные многокамерные лёгкие (Farmer, 2015; Lambertz et al., 2015; Harrell et al., 2016; Legendre et al., 2016; Faure-Brac, Cubo, 2020; Grigg et al., 2021; Черлин, 2021а–г и др.). Скорее всего, эти свойства появились у них как естественный вариант реализации и развития одного из ароморфозов — второго резкого усиления клеточного митохондриального дыхания. Именно это привело к коренным изменениям в физиологии амниот, к их мезо- или тахиметаболизму, и это произошло ещё до того, как их предки разделились на синапсид и зауропсид. В свою очередь, появление эндотермии приводило к серьёзным адаптивным, определённым образом направленным морфофизиологическим перестройкам организма позвоночных, которые проявлялись, в частности, при маммализации териодонтов (Татаринов, 1976 и др.). И все эти изменения способствовали оптимизации жизнедеятельности животных, их адаптации к новым физиологическим свойствам собственного организма и к новым экологическим условиям, в которых эти животные теперь существовали.

Выходит, что при переходе от ранних амфибиотических позвоночных тетрапод (например, типа сеймурий) к первым настоящим наземным позвоночным — амниотам (которых не надо соотносить с современными рептилиями) примерно около 300 млн лет назад произошёл мощный эволюционный скачок, выразившийся, кроме обычно описываемых морфофизиологических ароморфных изменений, ещё (и, скорее всего, в первую очередь) в том, что большинство из них сразу стали мезо- или тахиметаболическими эндотермами (в отличие от современных эктотермных рептилий). Другими словами, этот переход к амниотам, видимо, нёс в себе намного больше самых серьёзных ароморфных изменений, чем мы это до сих пор представляем. Сама по себе эта ситуация противоречит многим привычным теоретическим эволюционным положениям, но она поддерживается сейчас всё большим количеством новых научных данных и явно требует самого серьёзного внимания со стороны исследователей.

Дальнейшая эволюция разных групп позвоночных, обладавших изначально мезо- или тахиметаболизмом, пошла различными путями.

У синапсид появилось четырёхкамерное сердце, сложные бронхо-альвеолярные лёгкие (Brocklehurst et al., 2020; Schachner et al., 2020 и др.), носовые турбиналии. Их эволюция пошла по пути усиления термометаболизма, перехода от мезо- к тахимета-

болизму, что привело к появлению трёх ветвей млекопитающих: однопроходных, сумчатых и плацентарных, с несколько различающимися стратегиями реализации эндотермии.

У зауропсид формировалось также четырёхкамерное сердце, немного отличающаяся от синапсид система циркуляции крови, но совсем другие (парабронхиальные) лёгкие с однонаправленным потоком воздуха в них, при котором оксигенация крови происходит более эффективно, а процесс дыхания энергетически менее затратный.

Линия архозавров в дальнейшем привела к появлению тахиметаболических птиц. Высокие температуры тела были зафиксированы у многих птице- и ящеротазовых динозавров, которые по современным данным в основном были мезометаболическими. При этом у некоторых птицетазовых утконосных динозавров, например, майязавров, температура тела достигала 44 °C (Vi et al., 2020). Тахиметаболическими были также морские ихтиозавры и плезиозавры (температуры тела 33,1–39 °C — Bernard et al., 2010; Harrell et al., 2016 и др.) и многие другие.

Но были и другие направления развития.

В эволюционной ветви крокодилов, у метазухий при переходе к неозухиям примерно 250–200 млн. лет назад основной обмен упал примерно с 1–7 до уровня менее 1 млO₂ ч⁻¹ г^{-0,67} (Cubo et al., 2020 и др.). Наличие четырёхкамерного сердца и самых сложных среди позвоночных животных лёгких, а также многие палеонтологические, анатомические, эмбриологические, физиологические и другие данные убедительно показывают, что современные крокодилы — потомки теплокровных животных (Seymour et al., 2004 и мн. др.).

Такой же путь развития, видимо, был и у черепах (Lyson et al., 2014; Schachner et al., 2020 и др.).

Среди лепидозавров тахиметаболическими были водные мозазавры (температура тела 35–39 °C — Harrell et al., 2016 и др.). Мало того, анатомические и эмбриологические материалы показывают, что предками современных ящериц и змей также были животные с высокими показателями метаболизма, скорее всего — с четырёхкамерным сердцем и сложными многокамерными лёгкими, следы которых сохранились у большинства лепидозавров в эмбриональном состоянии и, например, у взрослых варанов (Lambertz et al., 2015; Schachner et al., 2020 и др.).

Таким образом, получается, что все сохранившиеся к настоящему времени эктотермные рептилии оказываются несколь-

ко модифицированными и иногда упрощёнными во внутреннем устройстве потомками развитых эндотермных животных, обладавших четырёхкамерным сердцем (фактически или функционально) и сложными многокамерными лёгкими, структура которых сохраняется у ранних эмбрионов лепидозавров, у взрослых крокодилов, черепах и варанов. То есть их эктотермия — не примитивный признак, а наоборот, как ни странно, — продвинутое в сторону эктотермии состояние, параллельное эндотермии.

Некорректная трактовка эволюционного пути развития сердечно-сосудистой и дыхательной систем у позвоночных животных как их постепенного усложнения от амфибий к млекопитающим, сделанная на базе изучения морфологии современных позвоночных в привычной, «классической» последовательности: «рыбы → амфибии → рептилии → млекопитающие и птицы», связана с двумя основными причинами. (1) В промежутке между амфибиями и современными рептилиям на самом деле присутствовали важные группы животных, обладавших очень развитыми системами кровообращения и респирации. (2) Современные рептилии по уровню и форме развития внутренних систем — не промежуточное звено между амфибиями с одной стороны и эндотермными птицами и млекопитающими с другой, а эволюционно модифицированные и/или упрощённые потомки групп, обладавших более сложным устройством внутренних систем. Эта модификация и/или упрощение были связаны в линии крокодилов с адаптациями к околоводному образу жизни, пассивной стратегией охоты (“*sit-and-wait*”) и необходимостью подолгу затаивать дыхание (нырять), для чего нужно было периодически снижать уровень метаболизма. У ящериц и змей это было связано с их миниатюризацией.

По факту, корректная эволюционная последовательность, особенно при изучении развития внутренних систем организма позвоночных, должна выглядеть так: вначале «рыбы → амфибии → первичные амниоты». Первичные амниоты — не элементарно организованные, а мезо- или тахиметаболические животные со сложным устройством сердечно-сосудистой и респираторной систем. После этого в кладе синапсид эволюция пошла по пути развития эндотермных животных, приведшему к появлению млекопитающих. В кладе зауропсид эволюция пошла по двум путям. Один — также на развитие эндотермных животных (птиц), прошедший через множество мезо- и тахиметаболических динозавров. Другой — на развитие эктотермии. Этот путь по разным причинам привёл к со-

временным эктотермным крокодилам и лепидозаврам (гаттерии, ящерицам и змеям) со своеобразным и/или упрощённым устройством сердечно-сосудистой и респираторной систем, способных целесообразно и адекватно обеспечивать их эктотермию.

Эти совсем недавние результаты эволюционных исследований и их анализ, в основной своей части неожиданные, безусловно требуют серьёзного внимания и исследования. Особенно это касается изучения проблем устройства и функционирования внутренних систем организма в эволюционном аспекте, что чрезвычайно важно в физиологии, анатомии, медицине и т.п. Недаром изучением эволюции эндотермии сейчас занято большое количество исследователей в ряде зарубежных стран. И совершенно очевидно, что они ставят множество новых вопросов в области эволюции позвоночных животных, значения отношений между различными сторонами их жизнедеятельности и температурой, влияния этих отношений на их эволюцию и в области теории эволюционного процесса в целом.

Литература

- Рюмин А.В.* 1940. Значение температуры в онтогенезе и филогенезе животных // *Успехи соврем. биол.* Т. 12. Вып. 3. С. 504–515.
- Татаринов Л.П.* 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М. 259 с.
- Черлин В.А.* 1990. Стабилизация высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных // *Успехи соврем. биол.* Т. 109. Вып. 3. С. 440–452.
- Черлин В.А.* 2012. Организация процесса жизни как системы. СПб. 124 с.
- Черлин В.А.* 2016. Современный взгляд на термобиологию с позиции изучения рептилий // *Биосфера.* Т. 8. Вып. 1. С. 47–67.
- Черлин В.А.* 2017. Значение изменений интенсивности сопряженного и несопряженного дыхания митохондрий в эволюции позвоночных животных // *Успехи соврем. биол.* Т. 137. Вып. 5. С. 479–497.
- Черлин В.А.* 2021а. Гипотеза о механизмах эволюционного процесса и его канализации на примере позвоночных животных. 1. Эволюция, связанная с высокой температурой тела // *Успехи соврем. биол.* Т. 141. Вып. 1. С. 78–104.
- Черлин В.А.* 2021б. Гипотеза о механизмах эволюционного процесса и его канализации на примере позвоночных животных. 2. Некоторые механизмы эволюционного процесса у позвоночных // *Успехи соврем. биол.* Т. 141. Вып. 2. С. 189–208.

- Черлин В.А. 2021в. Эволюция термобиологических статусов у позвоночных животных. Статья 1. Температуры тела вымерших и современных рептилий // Журнал общей биологии. Т. 82. Вып. 6. С. 445–458.
- Черлин В.А. 2021г. Эволюция термобиологических статусов у позвоночных животных. Статья 2. Развитие отношений с температурой у позвоночных животных // Журнал общей биологии. Т. 82. Вып. 6. С. 459–477.
- Bal N.C., Periasamy M. 2020. Uncoupling of sarcoendoplasmic reticulum calcium ATPase pump activity by sarcolipin as the basis for muscle non-shivering thermogenesis // *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* Vol. 375. Art.20190135.
- Bernard A., Lecuyer C., Vincent P., Amiot R., Bardet N., Buffetaut E., Cuny G., Fourel F., Martineau F., Mazin J.-M., Prieur A. 2010. Regulation of Body Temperature by Some Mesozoic Marine Reptiles // *Science*. Vol. 328. No. 5984. P. 1379–1382.
- Bi S., Amiot R., Peyre de Fabrègues C., Pittman M., Lamanna M.C., Yu Y., Yu C., Yang T., Zhang S., Zhao Q., Xu X. 2020. An oviraptorid preserved atop an embryo-bearing egg clutch sheds light on the reproductive biology of non-avian theropod dinosaurs // *Science Advances*. Vol. 6. Art.eaax9361.
- Brocklehurst R.J., Schachner E.R., Codd J.R., Sellers W.I. 2020. Respiratory evolution in archosaurs // *Phil. Trans. R. Soc. B.* Vol. 375. Art.20190140.
- Cubo J., Sena M.V.A., Aubier P., Houee G., Claisse P., Faure-Brac M.G., Allain R., Andrade R.C.L.P., Sayão J.M., Oliveira G.R. 2020. Were *Notosuchia* (*Pseudosuchia: Crocodylomorpha*) warm-blooded? A palaeohistological analysis suggests ectothermy // *Biol. J. Linn. Soc.* Vol. 131. No. 1. P. 154–162.
- Cubo J., Legendre L., Laurin M. 2021. Phylogenetic Signal in Bone Histology // *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology*. Boca Raton and London. P. 617–625.
- Farmer C.G. 2015. Similarity of Crocodylian and Avian Lungs Indicates Unidirectional Flow Is Ancestral for Archosaurs // *Integrative and Comparative Biology*. Vol. 55. No. 6. P. 962–971.
- Faure-Brac M.G., Cubo J. 2020. Were the synapsids primitively endotherms? A palaeohistological approach using phylogenetic eigenvector maps // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 375. Art.20190138.
- Harrell L., Perez-Huerta A., Suarez C. 2016. Endothermic mosasaurs? Possible thermoregulation of Late Cretaceous mosasaurs (Reptilia, Squamata) indicated by stable oxygen isotopes in fossil bioapatite in comparison with coeval marine fish and pelagic seabirds // *Palaeontology*. Vol. 59. P. 351–363.

- Grigg G., Nowack J., Bicudo J.E.P.W., Bal N.C., Woodward H.N., Seymour R.S. 2021. Whole-body endothermy: ancient, homologous and widespread among the ancestors of mammals, birds and crocodylians // *Biol. Rev.* P. 1–36.
- Jastroch M., Seebacher F. 2020. Importance of adipocyte browning in the evolution of endothermy // *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* Vol. 375. Art.20190134.
- Jensen B., Nielsen J., Axelsson M., Pedersen M., Löfman C., Wang T. 2010. How the python heart separates pulmonary and systemic blood pressures and blood flows // *J. Exp. Biol.* Vol. 213. P. 1611–1617.
- Lambertz M., Grommes K., Kohlsdorf T., Perry S.F. 2015. Lungs of the first amniotes: why simple if they can be complex? // *Biol. Lett.* Vol. 11. Art.20140848.
- Legendre L.J., Guenard G., Botha-Brink J., Cubo J. 2016. Palaeohistological evidence for ancestral high metabolic rate in archosaurs // *Syst. Biol.* Vol. 65. P. 989–996.
- Lyson T.R., Schachner E.R., Botha-Brink J., Scheyer T.M., Lambertz M., Bever G.S., Rubidge B.S., Queiroz K. de. 2014. Origin of the unique ventilatory apparatus of turtles // *Nat. Commun.* Vol. 5. No. 5211.
- Rowland L.A., Periasamy M., Bal N.C. 2015. The role of skeletal-muscle-based thermogenic mechanisms in vertebrate endothermy // *Biol. Rev.* Vol. 90. P. 1279–1297.
- Schachner E.R., Hedrick B.P., Richbourg H.A., Hutchinson J.R., Farmer C.G. 2020. Anatomy, ontogeny, and evolution of the archosaurian respiratory system: A case study on *Alligator mississippiensis* and *Struthio camelus* // *Journal of Anatomy.* P. 1–29.
- Seymour R.S., Bennett-Stamper C.L., Johnston S.D., Carrier D.R., Grigg G.C. 2004. Evidence for endothermic ancestors of crocodiles at the stem of archosaur evolution // *Physiol. Biochem. Zool.* Vol. 77. P. 1051–1067.

**ОСТЕОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
У ЧЕРНОМОРСКОЙ КУМЖИ (*SALMO TRUTTA LABRAX*
PALLAS, 1814) И ПРЭСНОВОДНОГО И ПРОХОДНОГО
АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR LINNAEUS,*
1758)**

**А.О. Юрцева¹, А.А. Махров^{2,3}, В.С. Артамонова², В.А. Широков⁴,
И.Л. Щуров⁴, С. И. Решетников⁵, А.Н. Пашков⁶, Д.Л. Лайус³**

¹ Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

² Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва,
Россия

³ Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург,
Россия

⁴ Северный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
Петрозаводского государственного университета, Петрозаводск, Россия

⁵ Кубанский государственный университет, Краснодар, Россия

⁶ Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства и океанографии» («АзНИИРХ»), отдел
«Краснодарский», Краснодар, Россия

**OSTEOLOGICAL VARIABILITY OF BLACK SEA TROUT
(*SALMO TRUTTA LABRAX PALLAS, 1814*), LANDLOCKED
AND ANADROMOUS ATLANTIC SALMON (*SALMO SALAR*
LINNAEUS, 1758)**

**A.O. Yurtseva¹, A.A. Makhrov^{2,3}, V.S. Artamonova², V.A. Shirokov⁴,
I.L. Schurov⁴, S.I. Reshetnikov⁵, A.N. Pashkov⁶, D.L. Lajus³**

¹ Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russia

² Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow,
Russia

³ Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia

⁴ The Northern Fisheries Research Institute of the Petrozavodsk State University,
Petrozavodsk, Russia

⁵ Kuban State University, Krasnodar, Russia

⁶ Azovo-Chernomorskiy Branch of the Russian Research Institute of Fisheries and
Oceanography (AzNIIRKh), Krasnodar, Russia
e-mail: ayurtseva@gmail.com

При рассмотрении вопросов систематики, таксономии и филогении лососёвых рыб большое внимание традиционно уделяется изучению их внешних морфологических особенностей, а также скелетных образований, в частности, структур черепа. Как правило, в ходе исследований отмечаются видоспецифичные особенности, тогда как изменчивости признаков уделяется недостаточное внимание. Цель данного исследования — провести сравнительный остеологический анализ близкородственных видов р. *Salmo* — черноморской кумжи (*S. trutta labrax*) и пресноводного и проходного атлантического лосося (*S. salar*) для оценки их межвидовой и внутривидовой изменчивости и дифференциации по остеологическим признакам.

Проведено сравнение пяти выборок кумжи и атлантического лосося по 10 меристическим и 62 пластическим признакам костных структур черепа. Отмечено, что пресноводный лосось р. Шуя по числу зубов занимает промежуточное положение между черноморской кумжей и проходным лососем р. Кереть, у которого число зубов наибольшее среди рыб изученных выборок. Обнаружены также различия по форме 7 костей черепа между кумжей и пресноводным и проходным лососем, описаны их характерные особенности. Пресноводный лосось по форме костей черепа также занимает промежуточное положение между кумжей черноморского бассейна и проходным лососем, проявляя большее сходство с последним. Во всех сравниваемых группах наблюдается значительная изменчивость остеологических признаков, также отмечено перекрывание их значений при сравнении разных групп. Вследствие этого определение принадлежности особи к той или иной изученной группе по отдельным признакам костных структур черепа представляется затруднительным.

Выполненная работа показывает, что при проведении морфологических исследований лососёвых рыб крайне важно принимать во внимание высокую внутри- и межвидовую изменчивость скелетных образований, которая была отмечена при изучении близкородственных видов и внутривидовых форм р. *Salmo*. Полученные результаты свидетельствуют о необходимости изучения репрезентативных выборок и применения современных статистических подходов к анализу данных при проведении сравнительных морфологических исследований рыб семейства лососёвые.

МИКРОСТРУКТУРА ЭМАЛИ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ПОЛЁВОК (ARVICOLINAE, CRICETIDAE, RODENTIA): ЭВОЛЮЦИЯ И ЭКОЛОГИЯ

А.А. Якимова^{1,2}, А.С. Тесаков¹

¹ *Геологический институт РАН, Москва, Россия*

² *Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

THE SCHMELZMUSTER OF VOLE MOLARS (ARVICOLINAE, CRICETIDAE, RODENTIA): EVOLUTION AND ECOLOGY

A.A. Yakimova^{1,2}, A.S. Tesakov¹

¹ *Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

² *Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
e-mail: albina.yakimova@ginras.ru*

Строение зубов полёвок, как и других млекопитающих, отражает пищевую специализацию животных. В процессе филогенеза полёвок с момента их появления в конце миоцена – начале плиоцена и до современности щёчные зубы этих грызунов демонстрируют следующие особенности развития (von Koenigswald, 1980; Rabeder, 1981):

1) возрастает степень гипсодонтии: происходит постепенное смещение времени образования корней зуба на более поздние онтогенетические стадии. Таким образом продлевается рост коронки и растёт её эффективная длина. В нескольких независимых линиях полёвок происходит переход к некорнезубости. У многих современных зеленоядных полёвок корни моляров не образуются совсем, либо формируются в самом конце жизни зверька;

2) происходит увеличение длины режущей кромки первого нижнего и третьего верхнего моляров за счёт усложнения непарных петель и формирования дополнительных призм зуба. Это позволяет повысить эффективность обработки больших объёмов малокалорийных растительных кормов;

3) происходит дифференциация эмали моляров по толщине и ориентации слагающих эмалевую стенку призм гидроксипатита.

В зависимости от ориентации гидроксипатитовых призм выделяют три основных типа эмалевых слоёв: радиальный, тан-

генциальный и пластинчатый. Процесс изменения толщины эмали взаимосвязан с развитием и редукцией различных слоёв эмали внутри стенки. Дифференциация эмали по толщине может быть выражена в различной степени. Самой примитивной стадией считается недифференцированная эмаль равномерной толщины на всём протяжении стенки, последующая стадия — уменьшение толщины эмали во входящих углах моляров. Далее происходит негативная дифференциация, или дифференциация по мимомисному типу, при которой ведущие края дентинового треугольника (вогнутые стенки, принимающие на себя максимальное давление в первом акте жевательного движения) тоньше, чем замыкающие края (выпуклые стенки дентиновых треугольников). Этот этап связан с развитием тангенциальной эмали на замыкающих краях и пластинчатой эмали на ведущих краях. Переходным этапом между мимомисной дифференциацией и наиболее продвинутой микротусной является вторично недифференцированная эмаль с утончённой стенкой во входящих углах, на этом этапе толщина стенки замыкающего края уменьшается за счёт начинающейся редукции тангенциальной эмали. Микротусная, или позитивная (Martin, 1987) дифференциация — стадия, противоположная микротусной: ведущие края дентиновых треугольников становятся толще замыкающих. На этой стадии развитие пластинчатой эмали ведущих краёв и редукция тангенциальной эмали достигают максимума, причём у некоторых полёвок замыкающие края могут отсутствовать совсем (von Koenigswald, 1980).

В рамках этой работы мы провели сравнение структуры эмали полёвок нескольких эволюционных линий, используя литературные данные и оригинальный материал. Эмалевые препараты изготавливали по стандартной методике, предложенной В. фон Кoenigсвальдом (von Koenigswald, 1980): заливка зуба в эпоксидную смолу, шлифовка жевательной поверхности, травление соляной кислотой, напыление проводящего слоя. Фотографии микроструктуры эмали получены с помощью сканирующего электронного микроскопа на базе ПИН РАН, УЦКП УрФУ и ГИН РАН.

Результаты

Mimomys – Arvicola

Род *Mimomys*, широко распространённый в Палеарктике на протяжении всего плиоцена, считается лесным обитателем, имеющим мимомисную дифференциацию эмали и хорошо разви-

тые пластинчатый и тангенциальный слои, что наблюдается у крупных представителей рода с начала позднего плиоцена (von Koenigswald, 1980; Carls, Rabeder, 1986; Якимова, Тесаков, 2022) и до раннего неоплейстоцена включительно. Вероятнее всего, в его рационе значительную долю составляли различные семена и сочные вегетативные части растений.

С момента появления рода *Arvicola* его представители демонстрируют последовательный переход от мимомисной дифференциации толщины эмали к микротусной, что активно используется в стратиграфических целях (Heinrich, 1982; Maul et al., 2000; Застрожных и др., 2018). У позднеплейстоценовой водяной полёвки переход к микротусной дифференциации уже произошёл; также можно наблюдать развитие пластинчатого слоя и редукцию тангенциального. Современная водяная полёвка обладает ещё более дифференцированной эмалью, однако полной редукции тангенциального слоя у неё не происходит, в отличие от многих представителей серых полёвок, перешедших к зеленоядности. Вероятно, это связано с приспособлением этой линии к полуводному образу жизни: в рационе этой полёвки много сочной водной растительности, а также встречаются животные корма (Громов, Ербаева, 1995).

Pliopotamys – Ondatra

Эта эволюционная линия, как и предыдущая, специализирована на водном образе жизни. Эмаль *Pliopotamys*, предполагаемого предка ондатры, не дифференцирована по толщине стенки и практически полностью состоит из радиальной эмали (von Koenigswald, 1980).

У современной ондатры очень толстая эмаль с утончением во входящих углах, либо же слабо дифференцированная по мимомисному типу. Помимо радиальной эмали, в стенках также имеются хорошо развитые пластинчатый и тангенциальный слои; существует тенденция к продлению пластинчатого слоя в замыкающие стенки. Рацион ондатры также чрезвычайно разнообразен, содержит как сочные растительные, так и животные корма (Громов, Ербаева, 1995). Помимо этого, выход в более крупный размерный класс требует укрепления эмали.

Clethrionomyini

Представители трибы — типичные лесные полёвки, эмаль зубов которых очень сходна с таковой у *Mimomys*, есть хорошо развитые пластинчатый и тангенциальный слои, дифференциация эмали мимомисная. Эти структуры развивались у мимомисных

и лесных полёвок параллельно и независимо, но *Clethrionomys* и *Craseomys* продолжали адаптацию к лесным биотопам, а большинство *Mimomys* вымерло или дало потомков, перешедших к облигатному зеленоядению в открытых биотопах.

В качестве наглядного примера можно привести работу М.А. Фоминых с коллегами (2016), где иллюстрированы этапы перехода к зеленоядности у лесных полёвок (*Clethrionomyini*) в строении эмалевой стенки моляров. У красно-серой полёвки *Craseomys rufocanus* обобщённый мимомисный тип строения эмали с негативной дифференциацией и развитыми пластинчатой и тангенциальной эмалью, а более гипсодонтная и зеленоядная шикотанская полевка (*C. rex*) демонстрирует тенденцию в сторону микротусного типа с существенным уменьшением толщины замыкающих краёв и редукцией в них тангенциального слоя эмали.

Дальнейшее развитие этой тенденции в трибе *Clethrionomyini* можно наблюдать у горных полевок *Alticola* s.str. Эти полёвки уже полностью некорнезубы, населяют разнообразные горные местообитания и в значительной степени зеленоядны, а микроструктура эмалевой стенки их зубов микротусного типа (von Koenigswald, 1980).

Pliomyini

Вымершая триба *Pliomyini* включает несколько филетических линий, принадлежащих к родам *Propliomys* и *Pliomys*. Представители этой трибы встречаются в отложениях на территории юга Евразии от Западной Европы до Западной Сибири, начиная с раннего плиоцена и до позднего плейстоцена (Rabeder, 1981; Carls, Rabeder, 1988). Мы исследовали структуру эмали в линии восточноевропейских *Propliomys*, в которой происходило постепенное развитие от раннеплиоценовых примитивных видов до наиболее прогрессивного *Propliomys ucrainicus* начала раннего плейстоцена (Tesakov, 2005). В этой линии можно видеть последовательное возрастание гипсодонтии, усложнение антерокидонного отдела первого нижнего моляра, переход от недифференцированной по толщине эмалевой стенки к слабо дифференцированной по мимомисному типу, а также развитие тангенциальной эмали замыкающих краёв и появление пластинчатой эмали на ведущих краях дентиновых треугольников (Tesakov, 2005; Якимова и др., 2019; Yakimova et al., 2022). Сопутствующая фауна в местонахождениях, где присутствуют остатки восточноевропейских *Propliomys*, указывает на лесостепные местообитания (Тесаков и др., 2018).

Borsodia – Lagurus

Представители этой линии — степные и полупустынные виды, рацион которых состоит из вегетативных частей злаковых и изредка дополняется семенами и корой кустарников (Громов, Ербаева, 1995). Пластинчатая эмаль на ведущих краях у представителей этой группы появляется в позднем плиоцене, когда эти полёвки ещё обладают отчётливой мимомисной дифференциацией эмали. У этих полёвок наблюдается очень высокая скорость редукции замыкающих краёв (связанная с редукцией тангенциального слоя). Она началась ещё на корнезубом этапе в раннем плейстоцене (von Koenigswald, 1980; Tesakov, 1993; von Koenigswald, Tesakov, 1997; Тесаков, 2004). Считается, что у современных представителей полностью отсутствует тангенциальная эмаль, но иногда на отдельных экземплярах удаётся обнаружить её следы.

Lemmini

Группа примечательна тем, что у этих грызунов в жевательное движение добавляется латеральный элемент, то есть моляры при жевании как бы описывают эллипсовидную траекторию. Это повышает эффективность режущих движений по всей длине эмалевых краёв, но требует усиления давящей мускулатуры (Abramson, 1993). Именно поэтому лемминги имеют такие широкие моляры с очень глубокими входящими углами, простым антероконидом и практически недифференцированной эмалью. Особенности жевательного движения леммингов отражаются и на микроструктуре их эмали: на замыкающих и завершающих краях ещё в плиоцене у этих предположительно изначально болотных обитателей, специализированных бриофагов, появляется дополнительный и специфический пластинчатый слой, которого нет больше ни у одной из триб полёвок (von Koenigswald, 1980). Вероятно, этот слой им необходим для дополнительного укрепления задних стенок зуба. Причём хорошо развитая пластинчатая эмаль ведущих краёв и «лемминговая» эмаль замыкающих краёв имеется уже у самых ранних леммингов, найденных в отложениях конца раннего – начала позднего плиоцена, зоны MN15-16 (Fejfar, Repenning, 1998; Tesakov, Bondarev, 2022).

У современных представителей есть те же самые структуры, что и у плиоценовых, но пластинчатая эмаль ведущих краёв развита лучше. Интересно, что призмы пластинчатой эмали у леммингов не прямые, как у всех остальных полёвок, а несколько загибающиеся. Можно предположить, что это также связано с особенностями их жевательных движений.

Заключение

Микроструктура эмали полёвок в процессе прогрессирующего приспособления к зеленоядности претерпевает изменения наряду с её дифференциацией и общими усложнениями морфологии моляров. В разных линиях полёвок этот процесс развития протекает сходным образом, однако практически всегда имеются особенности. Таким образом, структура эмали является отражением трофической адаптации грызуна, палеогеографической обстановки, а также показателем эволюционного уровня развития конкретного вида в пределах филетической линии.

Литература

- Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Зайцеобразные и грызуны // Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. СПб. 522 с.
- Застрожнов А.С., Данукалова Г.А., Головачев М.В., Титов В.В., Тесаков А.С., Симакова А.Н., Осипова Е.М., Трофимова С.С., Зиновьев Е.В., Курманов Р.Г. 2018. Сингильские отложения в схеме квартера Нижневолжского региона: новые данные // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 26. Вып. 6. С. 80–120.
- Тесаков А.С. 2004. Биостратиграфия среднего плиоцена – эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим). М. 247 с.
- Тесаков А.С., Титов В.В., Куришаков С.В., Фролов П.Д., Сыромятникова Е.В., Казанов И.А., Подвинцев В.Г. 2018. Кабакова Балка — новое местонахождение плиоценовых наземных позвоночных в Западном Предкавказье // Матер. LXIV сессии Палеонтол. о-ва 2–6 апреля 2018 г. ВСЕГЕИ, СПб.: Палеонтол. о-во РАН. С. 236.
- Фоминых М.А., Зыков С.В., Бородин А.В. 2016. Онтогенетические и эволюционные характеристики эмали щёчных зубов полёвок рода *Craseomys* (Arvicolinae, Rodentia) // Докл. РАН. Т. 471. Вып. 3. С. 374–377.
- Якимова А.А., Погодина Н.В., Тесаков А.С. 2019. Микроструктура эмали зубов плиоценовой полёвки *Pliomys jalpugensis* Nesin, 1983 // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. С. 30–31.
- Якимова А.А., Тесаков А.С. 2022. *Mitomys hajnackensis* из плиоценовых отложений Западной Сибири // Матер. LXVIII сессии Палеонтол. о-ва. ВСЕГЕИ, СПб. С. 252–253.
- Abramson N.I. 1993. Evolutionary trends in the dentition of true lemmings (Lemmini, Cricetidae, Rodentia): functional-adaptive analysis // Journal of Zoology. Vol. 230. P. 687–699.

- Carls N., Rabeder G. 1988. Arvicolids (Rodentia, Mammalia) from the Earliest Pleistocene of Schernfeld (Bavaria) // Beiträge zur Paläontologie von Österreich. Vol. 14. P. 123–237.
- Fejfar O., Repenning C.A. 1998. The ancestors of the lemmings (Lemminae, Arvicolinae, Cricetidae, Rodentia) in the Early Pliocene of Wölfersheim near Frankfurt-am-Main, Germany // Senckenbergiana lethaea. Vol. 77. P. 161–193.
- Heinrich W.-D. 1982. Zur Evolution und Biostratigraphie von *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) im Pleistozän Europas // Zeitschrift für Geologische Wissenschaften. Bd.10. H.6. S.683–785.
- Koenigswald W., von. 1980. Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia) // Abhandlungen Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Bd.539. S.1–129.
- Koenigswald W., von, Tesakov A. 1997. The evolution of the schmelzmuster in Lagurini (Arvicolinae, Rodentia) // Palaeontographica. Abteilung A. Vol. 245. P. 45–61.
- Martin R.A. 1987. Notes on the classification and evolution of some North American fossil *Microtus* // Journal of Vertebrate Paleontology. Vol. 7. P. 270–283.
- Maul L., Rekovets L.I., Heinrich W.-D., Keller T., Storch G. 2000. *Arvicola mosbachensis* (Schmidtgen 1911) of Mosbach 2: A basic sample for the early evolution of the genus and a reference for further biostratigraphical studies // Senckenbergiana lethaea. Vol. 80. No. 1. P. 129–147.
- Rabeder G. 1981. Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älterem Pleistozän von Niederösterreich // Beiträge zur Paläontologie von Österreich. Bd.8. S.1–343.
- Tesakov A.S. 1993. Evolution of *Borsodia* (Arvicolidae, Mammalia) in the Villanyian and in the early Biharian // Quaternary international. Vol. 19. P. 41–45.
- Tesakov A.S. 2005. Pliocene voles (*Pliomys*, Arvicolinae, Rodentia) from Odessa Catacombs // Russian Journal of Theriology. Vol. 4. No. 2. P. 123–135.
- Tesakov A., Bondarev A. 2022. Down to the roots of lemmings: a new species of basal lemming from the upper Pliocene of West Siberia // Journal of Vertebrate Paleontology. Vol. 41. No. 5. Art.e2036173. P. 1–16.
- Yakimova A.A., Tesakov A.S., Pogodina N.V. 2022. Morphology and evolutionary position of the Early Pliocene vole *Propliomys jalpugensis* from Eastern Europe // Russian J. Theriol. Vol. 21. No. 1. P. 13–23.