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
© Коллектив авторов, 2022

ISBN 978-5-907533-46-2

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 механочувствительных 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; Cocroft, 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, Encarnação, 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-Dujsebayeva, 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. Растительноядные наземные пластинчатоклювые сохраняют сенсиллярные органы в надклювье и их диффузное размещение. У животноядных 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 однопроходных (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 обусловливают 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 внутрипопуляционных 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 внутрипопуляционные 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 концевого 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 концевого органа 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 выхухоли // 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.

Рутовская М.В. 2013. Сигнальное биологическое поле русской выхухоли (*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-Dujsebayeva 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 Korperchen 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.