

УДК 591.477 591.8.086 596/599

МИКРОСТРУКТУРА КОЖНЫХ ДЕРИВАТОВ КАК ОТРАЖЕНИЕ ФИЛОГЕНЕЗА ПОЗВОНОЧНЫХ

© 2010 г. О. Ф. Чернова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

119071 Москва, Ленинский пр-т, д. 33

E-mail: chernova@sevin.ru

Поступила в редакцию 14.01.10 г.

Окончательный вариант получен 04.02.10 г.

Продемонстрирована и обсуждена возможность использования отдельных признаков микроструктуры кожных дериватов для понимания процессов филогенеза позвоночных на разных иерархических уровнях на примере эласмоидной чешуи костистых рыб, перьев древненёбных птиц, гепатоидных желез и волос млекопитающих. Показано, что: 1) присутствие зубчатых выростов склеритов поверхности эласмоидной чешуи костистых рыб, снабженных центральным каналом, может служить доказательством эволюционной связи плакоидной и эласмоидной чешуи; 2) особенности микроструктуры перьев древненёбных птиц согласуются с ветвлением их филогенетического древа; 3) развитие гепатоидных желез предполагает филогенетическую близость предковых форм полорогих, волчьих и кошачьих; 4) тонкое строение волос лошадиных показывает преемственность древней ленской лошади и северных аборигенных пород домашней лошади, направление исторического процесса domestikации лошадей и адаптацию этих животных к условиям обитания; 5) сходство микроструктуры волос большой, малой панд и медведей указывает на их эволюционные связи с медвежьими, а не с енотовыми.

Ключевые слова: микроструктура, кожные дериваты, чешуя, перо, волос, железы, филогенез.

Как известно, филогения является наукой гомологий, так как использует разнообразные признаки организмов, сходные по происхождению. Построение филогенетических схем на основе этих признаков, как правило, гипотетично, поскольку для отражения реального исторического филогенеза необходимо использование максимально полного набора признаков, что, конечно, недостижимо. Это не значит, что работу в этом направлении не надо вести. Напротив, к этому “идеалу” нужно стремиться, используя поиск и учет новых признаков, важных для понимания именно филогенеза исследуемых групп, а также аналитический аппарат для объяснения процессов видообразования как природного феномена. Набор филогенетически важных морфологических признаков постоянно пополняется новыми примерами, обнаруженными на разных стадиях онтогенеза и уровнях организации животных организмов.

Традиционно кожным дериватам позвоночных не придают филогенетического значения (см., например, о кожных железах рыб: Северцов, 1949. С. 387). В настоящее время принято считать, что большинство из них не служат показателями эволюционного процесса, так как многие дериваты эволюционно не связаны, а являются аналогичными новообразованиями (на уровне класса). Это под-

тверждено морфологически, на генно-молекулярном уровне и при помощи тканевой инженерии (Krejsa, 1979; Chuong, Homberger, 2003; Wu et al., 2004). Разнообразные кожные дериваты являются “вариациями на общую тему”. Они произошли от сходных эпителиально-мезенхимных зачатков, однако благодаря сдвигам в молекулярно-генетической программе развития и специфике пренатального онтогенеза развились в различные кератиновые придатки (чешую, перо, волос) или железистые образования, без постепенного перехода от более простой к более сложной форме (см. о кожных железах хордовых: Чернова, 2009б). Такие эволюционные явления как параллелизм и конвергенция сильно маскируют микроскопические признаки кожных дериватов, выявляющие их гомологию и отражающие пути филогенеза (Чернова, Целикова, 2004; Чернова, 2008, 2009а, б).

Вместе с тем мы попытаемся доказать, что тонкое строение кожных дериватов все же может отражать филогенез отдельных ветвей, например внутри класса, чему и посвящена настоящая статья. Мы приведем несколько примеров, когда микроструктура кожных дериватов может подсказать пути филогенеза (и процессов domestikации) на разных таксономических уровнях. Все эти примеры основаны исключительно на оригинальных данных и не компилятивны.

¹ Работа поддержана Программой Президента РФ “Ведущие научные школы” (проект НШ-2210.2008.4).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследований служили: 1) чешуя костистых рыб Teleostei (изучено 49 видов, представляющих 44 рода, 22 семейства и 14 отрядов) (перечень видов см.: Дгебуадзе, Чернова, 2009); 2) покровные перья представителей древненёбных птиц Palaeognathae (8 видов, 8 родов, 5 семейств, 2 отряда — страусообразных Struthioniformes и тинамуобразных Tinamiformes (Древненёбные птицы ..., 2010); 3) гепатоидные кожные железы полорогих Bovidae и хищных Carnivora (20 видов, 10 родов, 3 семейства, 2 отряда (Шабадаш, Чернова, 2006)); 4) остевые волосы лошадиных Equidae (8 видов лошадиных Equidae, в том числе вымерших форм, а также 18 пород домашней лошади); 5) остевые волосы представителей медвежьих Ursidae и енотовых Procyonidae (4 вида, 3 рода, 2 семейства, 1 отряд) (Чернова, Целикова, 2004).

Материал собран нами в полевых условиях, получен из коллекции Научно-исследовательского зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Московского зоопарка, в коневодческих хозяйствах и на выставках лошадей, а также на фермах по разведению страусов в Подмосковье. Часть материалов собрана в ходе исследований Российско-вьетнамского тропического центра и Совместной российско-эфиопской комплексной биологической экспедиции РАН.

Использовали светооптическую и сканирующую электронную микроскопию ("JSM 840A", Япония) с применением общепринятых методик (см. Соколов и др., 1988; Кисин, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Чешуя костистых рыб

Работы по выявлению признаков микроструктуры чешуи, которые могли бы послужить для филогенетического анализа, немногочисленны, но все же представлены для некоторых семейств костистых рыб. Поверхностный рельеф чешуи и топография чешуйного покрова послужили критериями для филогенетических построений (на основе кладистического анализа) системы цихловых Cichlidae Африки и Америки. Доказана монофилия установившихся таксонов (триб), их филогенетические взаимоотношения и позиция групп в этом семействе (Lippitsch, 1990, 1992, 1993, 1995, 1998; Takahashi, 2003). Некоторые авторы (Kobayasi, 1952–1955) вообще считают, что сходство строения чешуи свидетельствует о филогенетической близости видов, даже если по другим показателям эти виды сильно различаются. Например, чешуи с неполным набором структурных элементов (имеются только радиальные лучи или только склериты-гребни) — более "примитивны" по сравнению с чешуями, имеющими полный набор этих элементов. Это вывод опирается на особенности развития чешуи в процессе развития: чешуя мо-

лодых особей имеет только склериты, а лучи появляются в онтогенезе позднее, по мере роста рыбы и ее чешуи. Действительно, многие "примитивные" виды костистых рыб имеют только склериты, а лучи у них отсутствуют (например, лососообразные Salmoniformes) (Чернова, Дгебуадзе, 2008; Дгебуадзе, Чернова, 2009).

Поверхность склеритов может быть гладкой, а может содержать многочисленные "зубчики" (шипы, крючочки, зубчатые выступы, лепидонты, lepidonts, scalar denticles, microsteni), которые обычно располагаются по самому гребню склерита или даже занимают его боковые стороны (рис. 1). Форма, размеры и плотность расположения этих зубчиков, а также способ их прикрепления и ориентация относительно продольной оси склерита разнообразны, но, вероятно, видоспецифичны или характерны на уровне рода (см. подробнее: Дгебуадзе, Чернова, 2009). Во всяком случае, показано, что они не изменяются по мере роста рыбы, особенно в области краниального поля.

Зубчики найдены у многих видов костистых рыб (Чернова, Дгебуадзе, 2008; Дгебуадзе, Чернова, 2009) и, видимо, являются универсальным средством закрепления чешуи в коже. Они располагаются на склеритах краниального поля, загнуты в каудальном направлении (к центру чешуи и к хвосту рыбы). Зубчики служат для более прочного закрепления чешуи в каждом кармане и функционируют как своеобразные прокладки, снижающие трение между краниальной частью одной чешуи и каудальной частью соседней чешуи, покрывающей первую сверху и лежащую впереди нее. Это обеспечивает пространственное разобщение (люфт) перекрывающихся чешуй. Возможно, что в промежутке между зубчиками входит ткань дермы или эпидермиса, что также способствует закреплению чешуи в коже. Кожа, безусловно, "зажимается" в узких промежутках между зубчиками.

Замечательным фактом представляется присутствие в этих костных зубчиках центрального канала, который может быть "запаян" в целом зубчике или "открыт" в обломанном зубчике. Если будет доказано, что полость зубчика заполнена дентином, то это послужит доказательством эволюционной связи эласмоидной чешуи с плакоидной чешуей и дентальными структурами. Кроме того, имеются многочисленные примеры присутствия на поверхности эласмоидной чешуи различных зубчатых образований с полостью, заполненной пульпой, и зубчиков с дентиновым содержимым — на космоидной чешуе. Эти детали микроструктуры костной чешуи свидетельствуют о тесных эволюционных связях ее морфологически различных типов. Кроме того, факт присутствия этих зубчиков придает весомость "лепидомориальной теории", предложенной Стеншио и Орвигом (Stensio, Orvig, 1951–1957 — цит. по: Orvig, 1977) В основе этой теории лежит представление о

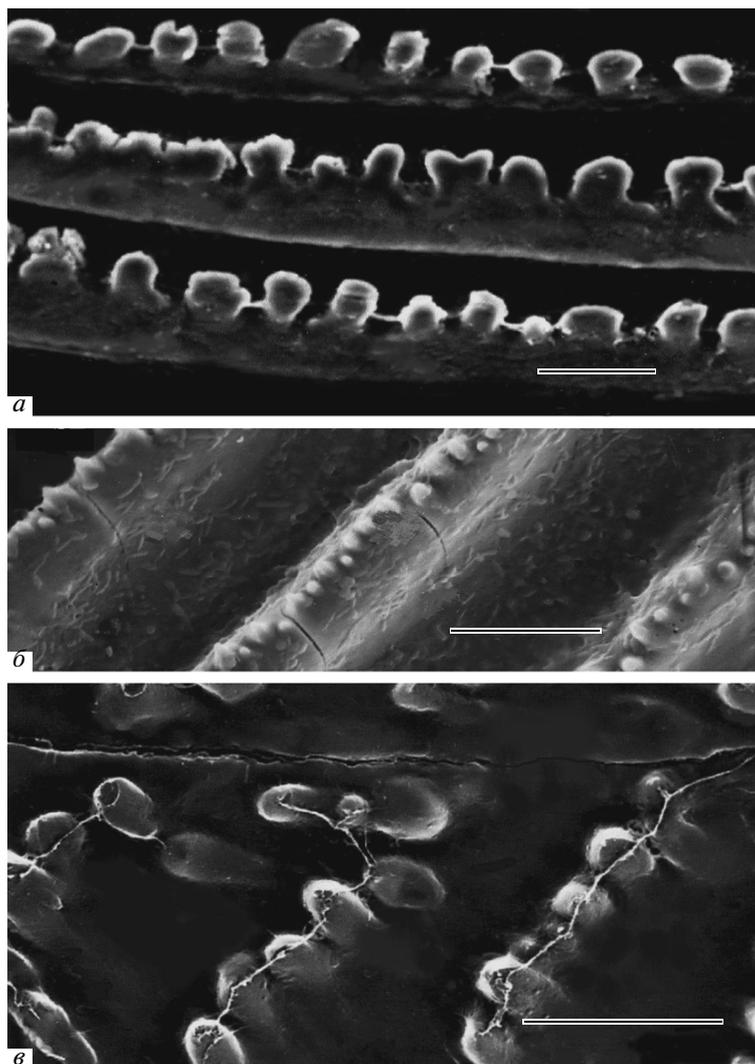


Рис. 1. Зубчики гребней склеритов эластмоидной чешуи некоторых видов костистых рыб Teleostei: *a* — средиземноморский (трехусый) налим *Gaidropsarus mediterraneus* (Gadidae, Gadiformes); *б* — обыкновенный судак *Gymnocephalus cernuus* (Percidae, Perciformes); *в* — нильский гетеротис *Heterotis niloticus* (Osteoglossidae, Osteoglossiformes). СЭМ. Масштаб: 100 мкм.

комплексном строении кожных чешуй палеозойских акул семейства Edestidae: мелкие кожные чешуи (“лепидомории”) состояли из дентинового “зуба” (с хорошо развитой пульпой), приросшего к настоящему костному основанию. Интересно отметить, что в крючковидных зубцах костных “жучек” осетров *Acipenser* (Acipenseriformes) такие каналы мы не обнаружили.

Таким образом, казалось бы, “несущественные детали” микроструктуры чешуи рыб как кожного деривата могут прояснить пути диверсификации костной чешуи и филогенеза костистых рыб.

Покровные перья древненёбных птиц

Страусообразные и тинамуобразные — два рецентных отряда древненёбных птиц (Palaeornithes, Palaeognathae, палеогнат) — реликтовая группа,

обособившаяся от основного филогенетического ствола класса птиц не позднее начала мелового периода (см. Древненёбные птицы ..., 2010). Эти птицы сочетают в своей организации архаичные признаки, исчезнувшие в более продвинутых таксонах класса, с чертами крайней специализации.

Микроструктура перьев палеогнат (Древненёбные птицы ..., 2010) своеобразна по сравнению с летающими и нелетающими формами неогнат (изучено около 100 видов: Чернова и др., 2009).

Перья страусообразных характеризуются рядом черт, которые носят признаки “примитивности” и адаптации к условиям обитания. Это прежде всего рассученность опахала из-за отсутствия плотного сцепления боронок пера, что, безусловно, связано с потерей этими птицами способности к полету. У эму и казуаров (подотряд Casuarii) покровные перья своеобразные. Перьевой фолликул производит

двойное перо: из одного очина выходят два стержня сходной длины с билатерально симметричным расчученным опахалом, сцепление между бородками первого порядка пера, характерное для летающих птиц, у них отсутствует.

У тинамуобразных перо имеет специфические черты, показывающие, что в эволюции пера природа использовала различные варианты. Это прежде всего создание “решетчатого опахала” за счет своеобразного механизма сцепления соседних бородок первого порядка в центральной части опахала — образование плотного жгута из сомкнутых бородок второго порядка, за который цепляются хорошо развитые крючочки соседних бородок второго порядка. При таком сцеплении опахало приобретает вид решетчатой структуры. Ничего подобного у неогнат не наблюдается. Необычным является также обилие бородок второго порядка в основаниях бородок первого порядка, полностью прикрывающих боковые стороны стержня пера.

На основании полученных данных мы предполагаем, что в филогенезе птиц присутствовал следующий эволюционный сценарий развития “воздухоносных перьев” (стержень и бородки первого порядка таких перьев содержат ячеистую сердцевину, полости которой заполнены инертным воздухом). Диверсификация микроstructures перьев как путь адаптации к активному полету и становлению теплокровности шла параллельными путями в филогенетически разобщенных ветвях палеогнат и неогнат. В обеих группах перья независимо приобрели воздухоносную сердцевину, которая облегчает перо и придает ему прочностные (за счет системы полостей и перегородок) и термоизоляционные свойства (за счет инертного воздуха, заключенного в сердцевине бородок и экранирующего действия перегородок и стенок полостей). Однако у летающих предков палеогнат, видимо, улучшение этих свойств пера проходило по еще одному дополнительному пути и на наружной поверхности бородок первого порядка возникли многочисленные пазухи. У изученных нами рецентных эму *Dromaeus novaehollandiae* и шлемоносного казуара *Casuarus casuarus* такие пазухи пронизывают наружные слои (кутикулярный и корковый), проникая вглубь пера почти до его сердцевины (рис. 2, 3). В дальнейшем филогенезе палеогнат этот путь, вероятно, был утерян или не возникал вовсе у предков летающих видов (тинаму) или вторично потерявших способность к полету (страусов, нанду, киви, у которых перья вообще могут быть лишены сердцевины). Эму и казуары (образующие самостоятельную филогенетическую ветвь) служат исключением, так как у них эти своеобразные структуры (вероятно, унаследованные от предковых форм) все же сохранились. Предлагаемая гипотеза опирается на факт присутствия ямчатых структур на поверхности бородок перьев у эму (Чернова, Фадеева, 2009) (рис. 2) и шлемоносного казуара (более простых ямчатых) (рис. 3, а). Причем, в мезоптиле

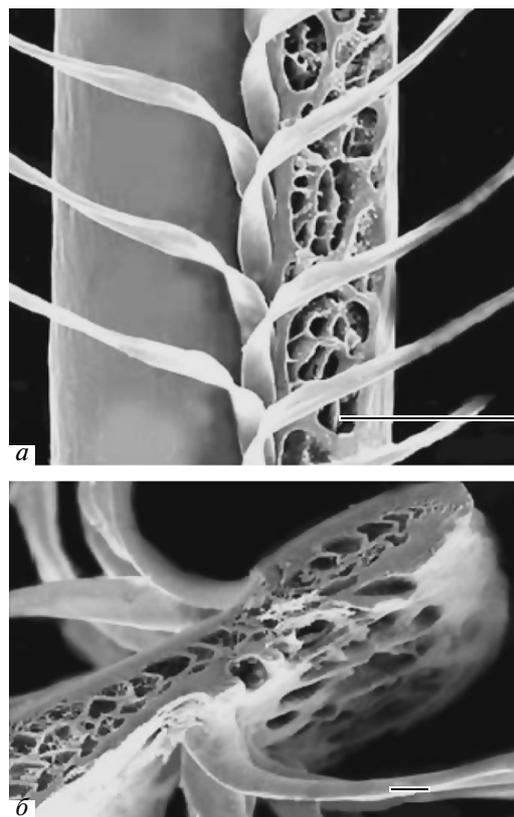


Рис. 2. Сетчато-ямчатая структура на латеральной поверхности бородки первого порядка покровного пера взрослого самца эму *Dromaeus novaehollandiae* (Casuarii, Struthioniformes): а — тотальный препарат; б — поперечный срез. СЭМ. Масштаб: а — 100, б — 10 мкм.

птенца эму (рис. 3, б) строение этой структуры такое же простое, как у взрослого шлемоносного казуара. Этот факт может свидетельствовать о том, что, во-первых, в филогенезе палеогнат общая ветвь казуаров и эму отделилась достаточно рано, и их летающие предковые формы уже имели такую уникальную структуру наружного рельефа пера, устроенную так же просто, как у казуара; во-вторых, в этой ветви ранее всего обособилась группа казуаров, а эму прошли более длительный путь эволюции, и у них сформировался очень сложный наружный рельеф перьев в виде сетчато-ямчатой структуры.

Сравнив микроstructures перьев представителей разных ветвей филогенетического древа палеогнат и используя гипотетическую схему филогенеза палеогнат (Древненёбные птицы ..., 2010; Kurochkin, 1995), мы обнаружили, что степень ее вариабельности соответствует филогенетической дистанции между таксонами. Так, особняком от общей ветви Casuarii стоят, с одной стороны, киви *Apteryx australis*, а с другой — нанду *Rhea americana* и африканский страус *Struthio camelus*, так как каждый из этих видов имеет свои особенности строения пера, отличающие их от перьев Casuarii. Например, у киви своеобразные волосовидные перья, не похожие на таковые

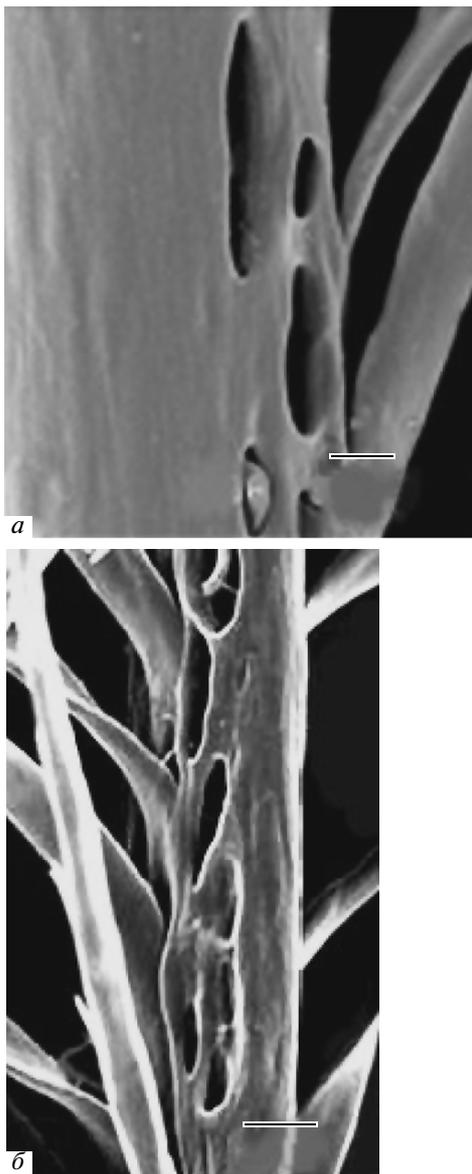


Рис. 3. Ямчатая структура на латеральной поверхности бородки первого порядка покровного пера взрослого самца шлемоносного казуара *Casuarius casuarius* (а) и мезоптиля эмбрионального пера птенца эму *Dromaius novaehollandiae* (Struthioniformes) (б). СЭМ. Масштаб: 10 мкм.

Casuarii; в перьях нелетающих африканского страуса и нанду отсутствует или плохо развита сердцевина, но развит мощный корковый слой, улучшающий прочность пера. У тинаму (короткоклювого скрытохвоста *Crypturellus parvirostris*, пятнистой нотуры *Nothura maculosa*, краснокрылого тинаму *Rhynchotus rufescens*), филогенетически удаленных от страусообразных, микроструктура перьев совершенно другая. Это указывает на реализацию нескольких эволюционных сценариев образования опахала у птиц: плотного опахала со сцепленными бородками у летающих неогнат, рассученного опахала у нелетающих

палеогнат и, как мы назвали, “сетчатого опахала” у плохо летающих тинамуобразных.

Таким образом, микроструктура перьев и ее видоспецифичность согласуются с филогенетическим ветвлением на разных иерархических уровнях, дистанцией между разными ветвями палеогнат и их адаптацией к условиям обитания.

Гепатоидные кожные железы млекопитающих

Попытки сопоставления деталей строения сальных и потовых кожных желез с филогенетическими ветвями эволюционного древа млекопитающих неоднократно предпринимались. Например, аурикулярные железы наружного слухового прохода усложняются у наиболее высокоорганизованных и филогенетически менее древних форм, и такое усложнение в сравнительном ряду насекомоядные *Insectivora* → хищные *Carnivora* → ластоногие *Pinnipedia* подтверждает филогенетическое родство этих отрядов (Соколов, Чернова, 2001). Особенности желез насекомоядных согласуются с представлениями систематиков в том, что в филогенезе отряда кроты *Talpidae* отделились от ежеподобных предков, а выхухоли *Desmana* (*Desmanidae*) представляют собой относительно самостоятельную ветвь. Боковая железа землеройковых *Soricidae* различается на уровне родов (*Sorex*, *Crocidura*, *Blarina*), что проявляется только у взрослых особей. У неполовозрелых зверьков дифференциация родов по строению и топографии боковой железы невозможна, что указывает на общие корни происхождения и незначительную дивергенцию видов. Своеобразие топографии и строения кожных желез подтверждает филогенетическую разобщенность разных ветвей неполнозубых *Edentata*. Различна степень редукции предглазничных желез сибирской *Capreolus pygargus* и европейской *C. capreolus* косуль и ископаемой *Procapreolus*: железы были крупнее у древних косуль, сильнее редукционированы у европейской, чем у сибирской косули, что находит объяснение в разном темпе эволюции этих двух ветвей рода. Вообще, обычно степень различий между железами увеличивается по мере укрупнения сравниваемых таксонов млекопитающих (Соколов, Чернова, 2001).

Мы подтвердили существование четвертого типа кожных желез — гепатоидных, развитых у млекопитающих наряду с сальными, апокриновыми и эккриновыми потовыми железами (Шабадаш, Чернова, 2006; Shaffer, 1940). Гепатоидные железы неоднократно ошибочно описывали как сальные (рис. 4), вместе с тем это — самостоятельный тип кожных желез млекопитающих. Эти железы имеют собственную закладку в онтогенезе и ряд органоспецифических гистологических признаков (рис. 4, 5): 1) мерокриновый тип секреции; 2) уникальное строение ацинуса: многослойность, полигональную форму секреторных клеток; разветвленную сеть межклеточных канальцев; неупорядоченное расположение

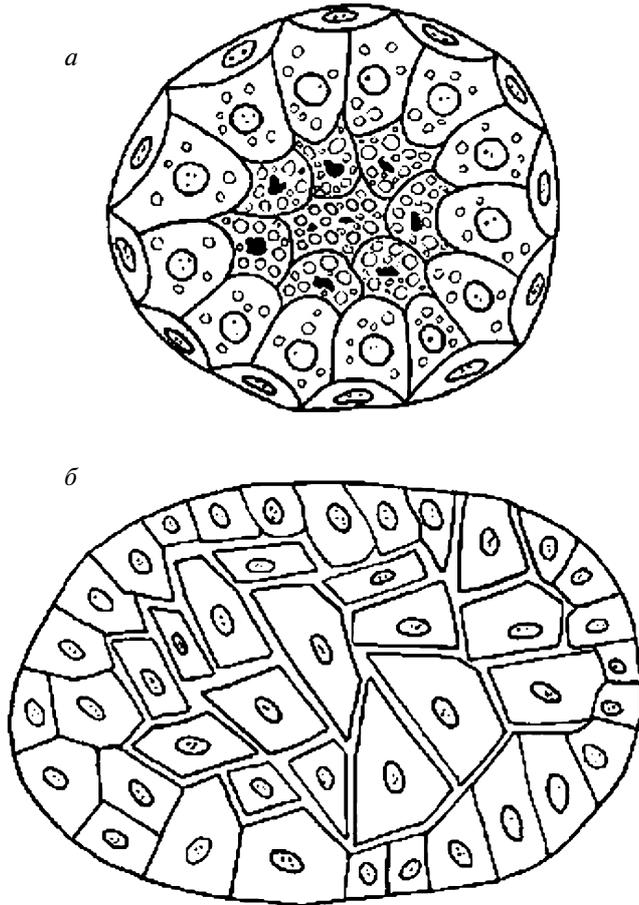


Рис. 4. Строение секреторного ацинуса сальной (а) и гепатоидной (б) кожных желез млекопитающих.

камбиальных клеток; ацидофильную цитоплазматическую зернистость; непикнотизированные ядра (рис. 4, б); своеобразный способ образования выводных протоков. Гепатоидные железы представляют собой экзокринные сложные разветвленные альвеолярные железы (рис. 5) и отличаются от кожных желез других типов по распространению, строению, способу секреции и химической природе секрета. Они характеризуются локальным расположением: присутствуют исключительно в составе комплексных специфических желез головы, анальной и паховой областей, хвоста и конечностей. Секрет гепатоидных желез всегда содержит белок в большем количестве, чем секрет кожных желез всех других типов. Некоторые из них способны синтезировать также гидрофобные липиды и/или меланин. В целом ряде гепатоидных желез присутствуют “цистерны” — структуры, предназначенные для хранения (и, скорее всего, микробиологической переработки) секрета. В соединительной ткани, разделяющей ацинусы этих желез, накапливаются продукты жирового распада небольшой части секреторных клеток в виде “цист” — полностью инкапсулированных и постоянно увеличивающихся в числе и объеме образований.

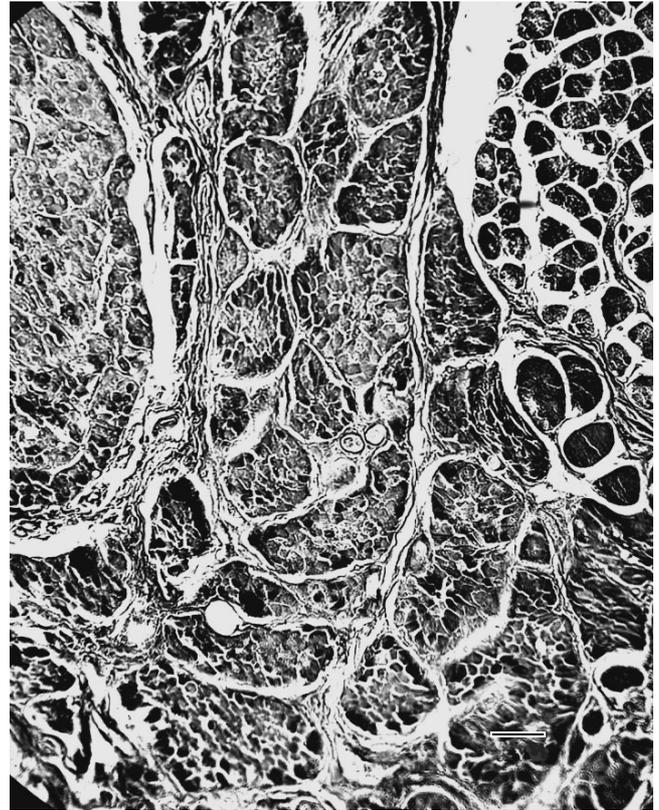


Рис. 5. Часть доли циркуманальных гепатоидных желез взрослого кобеля домашней собаки *Canis familiaris* (Canidae, Carnivora). Масштаб: 1 мм.

В пре- и раннем постнатальном онтогенезе изученных хищных и копытных (у эмбрионов и новорожденных) гепатоидные железы происходят из самостоятельной закладки, обладающей всеми характерными для желез этого типа признаками. “Ювенильные гепатоидные железы” (секретирующие белок и липиды) не обладают половым диморфизмом и не содержат цист. На последующих этапах постнатального онтогенеза они изменяются количественно (сильно увеличиваются в размерах по мере полового созревания) либо качественно (имеются различные гистологические варианты гепатоидных желез).

В комплексных специфических кожных железах гепатоидные железы всегда соседствуют с апокриновыми, а во многих случаях — еще и с сальными (Соколов, Чернова, 2001). В гистогенезе комплексных желез развитие гепатоидных желез предшествует развитию сальных. В некоторых случаях имеет место сильно выраженная гетерохрония развития гепатоидных желез относительно апокриновых. Комплексные железы, в состав которых входят гепатоидные железы, относятся к “сигнальным”. Они выделяют пахучие вещества (в большинстве случаев различимые даже человеком), которые участвуют как в прямой химической коммуникации (присутствуют на коже и волосах и воспринимаются при

взаимных обнюхиваниях), так и в опосредованной — произвольно или умышленно наносятся на предметы окружающей среды или сородичей. Большинство таких желез обладает половым диморфизмом: они лучше развиты у самцов, а сопровождающие их апокриновые и сальные железы — у самок.

Гепатоидные железы найдены в основном у представителей только двух филогенетических линий — у полорогих Bovidae среди парнокопытных (у серны *Rupicapra rupicapra*, газели доркас *Gazella dorcas*, краснолобой газели *G. rufifrons*, обыкновенной газели *G. gazella*, газели Томсона *G. thomsoni*, газели Гранта *G. granti*, джейрана *G. subgutturosa*, антилопы-прыгуна *Oreotragus oreotragus*, дикдика Максвелла *Cephalophus maxwelli*, ориби *Ourebia ourebi*, амурского горала *Nemorhaedus goral*, кустарникового дукера *Sylvicapra grimmia*, геренука *Litocranius walleri*), хищных Carnivora: у собачьих Canidae (у домашней собаки *Canis familiaris*, волка *C. lupus*, шакала *C. aureus*, чепрачного шакала *C. mesomelas*, койота *C. latrans*, обыкновенной лисицы *Vulpes vulpes*, корсака *V. corsac*, фенека *Fennecus zerda*, песца *Alopex lagopus*, енотовидной собаки *Nyctereutes procyonides*) и у кошачьих Felidae (у домашней кошки *Felis domesticus*, рыси *F. lynx*, тигра *Panthera tigris*). Почему же они не развиты у других млекопитающих или даже у всех представителей этих двух отрядов и не является ли их присутствие свидетельством древних филогенетических связей этих двух линий?

Вероятно, возникновение в том или ином участке кожи гепатоидных желез зависит не только от каких-то тонких тканевых особенностей и специфического направления развития тканевого метаболизма, но и от степени родства таксонов, обладающих этими железами. Действительно, отряды хищных и копытных имели общие предковые корни, что подтверждается и данными молекулярно-генетических реконструкций (хотя имеется множество других филогенетических построений, где эти два отряда сильно обособлены друг от друга) (см., напр.: Павлинов, 2003). Нам же кажется, что присутствие таких уникальных по своей природе желез у полорогих, кошачьих и волчьих свидетельствует в пользу общих древних связей именно этих таксонов.

Остевые волосы лошадиных

У большинства видов лошадиных Equidae (Perissodactyla) остевые волосы имеют веретеновидную форму, слегка изогнуты, с прямым или слегка волнистым стержнем (Соколов, 1964, 1977; Kratochvil, 1971). Они в разной степени уплощены в дорсовентральном направлении, равномерно утолщены по всему стержню, без выраженных “ножки” (сужения основания стержня) и “гранны” (наиболее утолщенной части стержня). По нашим данным, толщина волос спины обычно не превышает 100 мкм, а гривы и хвоста — на 1/3–1/4 больше. У домашнего осла *Equus asinus* среди остевых волос имеются во-

лосы с тремя перетяжками стержня, а у кианга *E. kiang* — длинные волнистые волосы с несколькими крупными “волнами”, что позволяет легко отделять эти виды от других лошадиных. У ленской лошади *E. lenensis* (возраст находок примерно 29–59 тыс. лет) по основанию волоса проходит неглубокий желобок, а стержень может быть волнистым и перекрученным. Такой же желобок может идти по стержню изогнуто-волнистых волос лошади Пржевальского *E. przewalskii*, якутской, ахалтекинской пород домашней лошади *E. caballus*, а также у домашнего осла.

Как и у волос других млекопитающих, микроструктура волос лошадиных трехслойная: они состоят из кутикулярного (далее — кутикула), сердцевинного (сердцевина) и коркового (кора) слоев (рис. 6). Кутикула однообразная, грубая, ленточная, полукруглая или кольцевидная. Ее орнамент практически не меняется вдоль стержня, что отличает кутикулу лошадиных от таковой многих других видов млекопитающих (см.: Чернова, Целикова, 2004). Вместе с тем мы заметили некоторые основные особенности орнамента кутикулы, характерные для ленской лошади, лошади Пржевальского, всех изученных 19 пород домашней лошади (алтайской, андалузской, арабской, ахалтекинской, башкирской, белорусской упряжной, владимирского тяжеловоза, вятской, голштинской, донской, донской помесной, минипони, орловской, орловской рысистой, польского коника, тракенской, фризской, шетлендского пони, якутской), бурчелловой зебры *E. burchelli*, зебры Гревви *E. grevyi*, кулана *E. hemionus*, кианга и домашнего осла (рис. 6, з, д). Во-первых, орнамент кутикулы может отличаться в проксимальном и дистальном отделах стержня. Нижние отделы стержня покрыты высокой кутикулой с гладким, слабо волнистым свободным краем, а выше по стержню (особенно в гранне) кутикула более уплощенная и сильно изрезанная; высота чешуек не превышает 15 мкм. Во-вторых, на стержне волос (обычно выше основания, но иногда и в гранне) имеются участки, на которых кутикулярные чешуйки (далее — чешуйки) лежат не строго поперек длинной оси волоса, а вытянуты под углом к его поперечной оси. Величина этого угла составляет 10–30°, а иногда даже 40°. В-третьих, в средней части стержня в процессе обламывания свободных концов чешуек возникают типичные треугольные участки чешуйки, выдающиеся над свободным краем. На некоторых участках стержня такие “треугольники” лежат один под другим вдоль волоса.

Сердцевина средне или хорошо развита в волосах спины, гривы и ноги, но совершенно отсутствует в волосах хвоста. Сердцевинный тяж может располагаться по центру волоса, но иногда сдвинут к вентральной (прилегающей к телу) стороне. Он занимает до 80% толщины волоса. Его конфигурация всегда повторяет конфигурацию стержня. Сердцевина — “толстостенная”: относительно большие полости

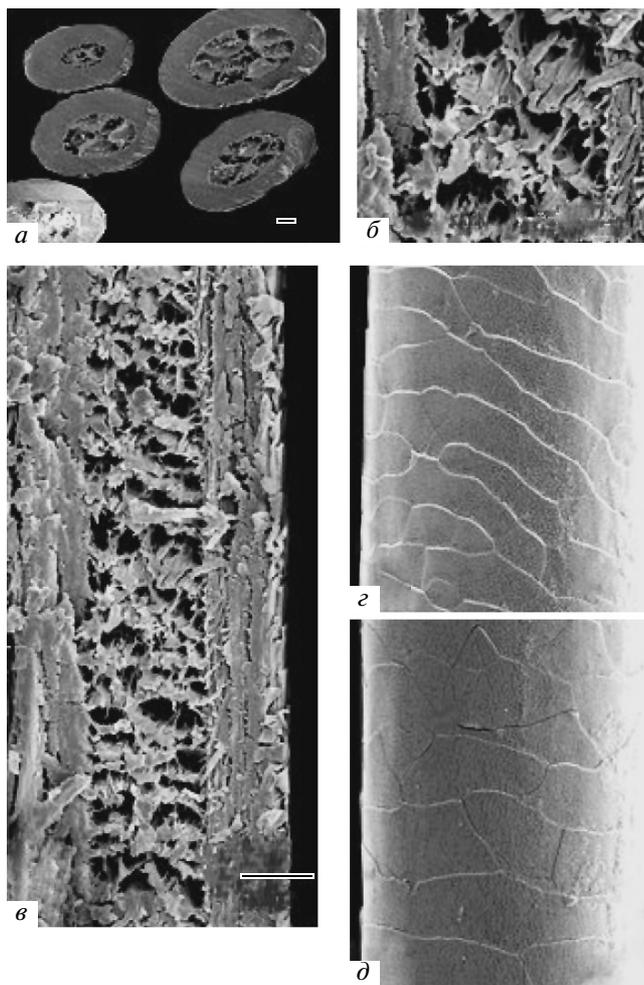


Рис. 6. Архитектоника волос спины взрослой кобылы алтайской породы домашней лошади *Equus caballus* (Equidae, Perissodactyla): *a* – поперечные срезы разных участков волоса; *б, в* – сердцевина на продольном срезе; *г* – кутикула основания волоса; *д* – кутикула ножки волоса. СЭМ. Масштаб: 10 мкм.

(иногда даже почти сомкнутые) разделены неравномерно утолщенными и снабженными многочисленными короткими выростами перегородками, которые содержат многочисленные перфорации (рис. 6, *a–в*). Кроме того, имеются тонкие вертикальные перегородки, образующие каркас полостей. Сердцевина пигментирована, в основном, по периферии, что четко отграничивает ее от коры.

Кора мощная, плотная или рыхлая (рис. 6, *в*), с небольшими кластерами пигментных гранул. Ее клетки имеют радиальное расположение на поперечном срезе стержня, в них различимы пикнотизированные ядра и многочисленные пигментные гранулы.

В процессе подготовки “Атласа микроструктуры волос лошадей” (Чернова и др., 2010) мы обратили внимание на одну особенную деталь архитектоники волос которая, как мы считаем, может отражать пути эволюции лошадей, а также их domestикацию. В

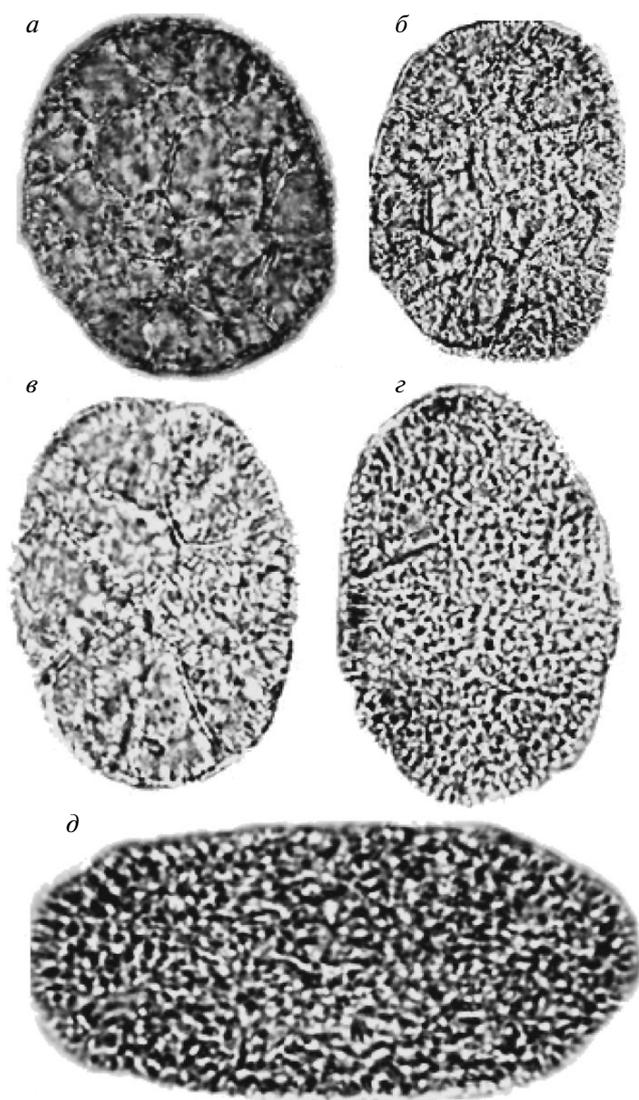


Рис. 7. Диски сердцевин волос спины лошадей, образующиеся в процессе щелочного термогидролиза: *a* – ленская лошадь *Equus lenensis*, взрослый жеребец, максунуохская мумия; *б* – лошадь Пржевальского *E. przewalskii*, взрослая кобыла, из природы; *в* – домашняя лошадь *E. caballus*, якутская порода, взрослый жеребец; *г* – домашняя лошадь *E. caballus*, алтайская порода, взрослая кобыла; *д* – Бурчеллова зебра *E. burchelli*, взрослая кобыла. Масштаб: 10 мкм.

процессе щелочного термогидролиза сердцевина волоса распадается на отдельные структурные элементы “диски”, состоящие из кластеров ороговевших клеток (рис. 7). Конфигурация и рельеф поверхности этих дисков видоспецифичны, что позволяет применять их в биологической экспертизе (Кисин, 2001). Ранжирование дисков изученных видов по признаку рельефа их поверхности выявило, что наиболее складчатый рельеф характерен для дисков волос ленской лошади (рис. 7, *a*). Можно

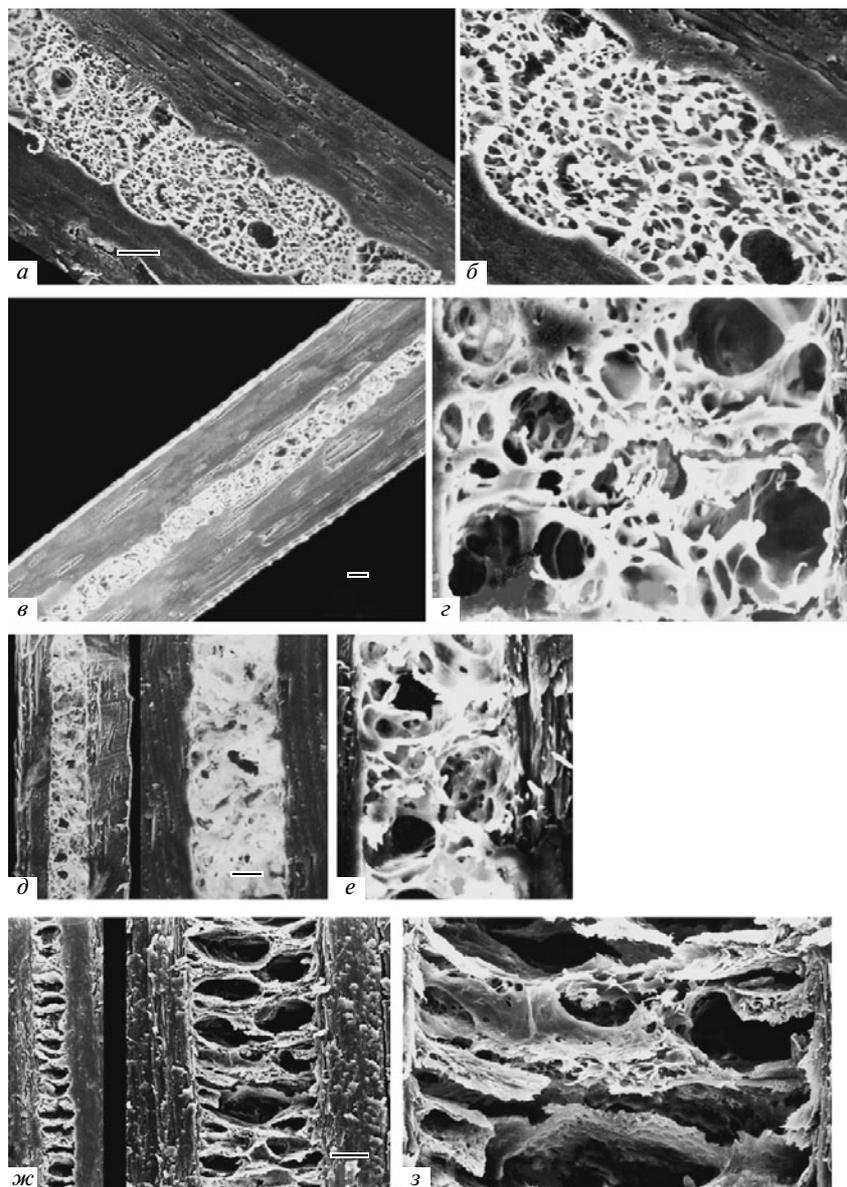


Рис. 8. Продольные срезы остевых волос взрослых особей хищных (Carnivora): *a, б* — большая панда *Ailuropoda melanoleuca* (Ursidae); *в, з* — малая панда *Ailurus fulgens* (Ailuridae); *д, е* — белый медведь *Ursus maritimus* (Ursidae); *ж, з* — енот-полоскун *Procyon lotor* (Procyonidae). СЭМ. Масштаб: 10 мкм.

предположить, что диски сердцевинки, имеющие такой сложный рельеф, эффективны как теплоизоляционные структуры, так как складки, секторы и ячейки увеличивают площадь диска и количество запасаемого в них инертного воздуха. Поэтому неудивительно, что древний вид дикой ленокской лошади, обитавший в суровых условиях Севера, имел такой сложный рельеф поверхности дисков сердцевинки. По этому признаку ему близки лошадь Пржевальского (рис. 7, б), якутская порода домашней лошади (рис. 7, в), которая, как предполагают, является потомком ленокской лошади. Сходный рельеф дисков обнаружили и у других диких форм, например, у

обитателя горных степей кианга, а также в меньшей степени у кулана. У домашних же пород лошадей поверхность диска «разглажена», проста, зерниста и не столь рельефна (рис. 7, г). Рельеф дисков у теплолюбивых видов, таких как зебры (рис. 7, д), простой, зернистый, без складок и ячеек. Эти данные согласуются со сведениями о густоте волосяного покрова, которая увеличивается в сравнительном ряду от зебр, домашних беспородных лошадей до лошади Пржевальского (Кацы и др., 1988).

Таким образом, такая деталь микроструктуры волоса как рельеф дисков их сердцевинки помогает различать дикие и домашние виды лошадиных и ясно

указывает на эволюционную преемственность диких предковых форм и аборигенных пород домашней лошади.

Остевые волосы большой и малой панд

Как известно, большой (*Ailuropoda melanoleuca*) и малой (*Ailurus fulgens*) пандам долгое время не могли найти место в систематике хищных, их относили либо к енотовым Procyonidae (Соколов, 1979), либо к медвежьим Ursidae в качестве подсемейства. В настоящее время большую и малую панды вообще разделили: большую относят к медвежьим, а малую — к енотовым или выделяют ее в отдельное семейство пандовых Ailuridae (кстати, молекулярно-генетические показатели вообще сближают их с Mustelidae) (Павлинов, 2003).

Мы же сравнили строение остевых волос белого медведя *Ursus maritimus*, бурого медведя *U. arctos*, большой и малой панд и енотов — полоскуна *Procyon lotor* и ракоёда *P. cancrivorus* (рис. 8) (см. также иллюстрации: Чернова, Целикова, 2004). Оказалось, что первые четыре вида имеют сходную степень развития и, главное, конфигурацию сердцевинного тяжа и строение самой массы сердцевины. У них сердцевина развита слабо и имеет характерную волнистую границу с корой (особенно в основании волоса), “ажурное” строение с вкрапленными редкими небольшими округлыми полостями и сильно перфорированными перегородками (рис. 8, а–е). В волосах енотов ничего подобного не наблюдается. Здесь развита одно- или многорядная лестничная сердцевина, с широкими уплощенными полостями и перегородками различной толщины и губчатого строения (рис. 8, ж, з).

Таким образом, судя по признакам строения сердцевины волос, вероятны близость обоих видов панд и возможность выделения их в качестве самостоятельного семейства или подсемейства в рамках семейства медвежьих.

Подводя итог, можно констатировать, что микроструктура кожных дериватов, несмотря на сильный полиморфизм и конвергентное сходство, в отдельных случаях все же может отражать филогенетические взаимоотношения таксонов разного иерархического уровня, и поиск таких значимых признаков представляется весьма перспективным. Так, особенности поверхностного рельефа эласмоидной чешуи костистых рыб, а именно присутствие на склеритах зубчиков с центральным каналом, могут служить доказательством эволюционной связи плакоидной и эласмоидной чешуи. Степень различия и своеобразия микроструктуры перьев древненёбных птиц вполне согласуется с ветвлением их филогенетического древа. Присутствие органоспецифических гепатоидных желез только у полорогих, волчьих и кошачьих предполагает филогенетическую близость предковых форм этих ветвей филогенетического

древа млекопитающих. Отдельные детали микроструктуры остевых волос лошадиных показывают эволюционную преемственность древней ленской лошади и северных аборигенных пород домашней лошади (например, якутской и башкирской пород), направление исторического процесса домостикации лошадей (ухудшение теплозащитных свойств конского волоса) и адаптацию этих животных к условиям обитания (регулирование теплозащитных свойств волоса в зависимости от условий обитания). Сходство микроструктуры волос большой, малой панд и медведей указывает на эволюционные связи панд с медвежьими, а не с енотовыми.

СПИСОК ЛИТАРАТУРЫ

- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2009. 315 с.
- Древненёбные птицы (очерки филогении, систематики, биологии, морфологии и хозяйственного использования) / Под ред. Черновой О.Ф., Коблика Е.А. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2010. 217 с.
- Кацы Г.Д., Климов В.В., Анцифоров П.С. Видовые различия структур кожи некоторых Equidae // Вестн. зоологии. 1988. № 2. С. 53–58.
- Кисин М.В. Судебно-биологическая экспертиза волос животных. Вып. 2. М.: Изд-во РФЦСЭ, 2001. 175 с.
- Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во МГУ, 2003. 297 с.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 536 с.
- Соколов В.Е. Морфология кожи кулана (*Equus hemionus Pallas*) // Изв. АН СССР. Сер. биол. наук. 1964. № 6. С. 88–90.
- Соколов В.Е. Кожный покров ископаемой лошади из Селерикана // Тр. ЗИН. 1977. Т. 63. С. 186–200.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. М.: Высш. шк., 1979. 528 с.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф. Кожные железы млекопитающих. М.: ГЕОС, 2001. 648 с.
- Соколов В.Е., Скурат Л.Н., Степанова Л.В. и др. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М.: Наука, 1988. 280 с.
- Чернова О.Ф. Проблема возникновения кожных дериватов в эволюции амниот. Кожные придатки — чешуя, перо, волос // Журн. общ. биологии. 2008. № 2. С. 130–151.
- Чернова О.Ф. Кожные дериваты в онто- и филогенезе позвоночных // Изв. РАН. Сер. биол. 2009а. № 2. С. 218–227.
- Чернова О.Ф. Железы наружных покровов хордовых в аспекте морфобиологической теории эволюции А.Н. Северцова // Сб. трудов Зоол. музея МГУ. 2009б. Т. 49. С. 279–342.
- Чернова О.Ф., Дгебуадзе Ю.Ю. Архитектоника чешуи костистых рыб и ее диагностическое значение. М.: Наука, 2008. 136 с.
- Чернова О.Ф., Фадеева Е.О. Своеобразная архитектоника перьев эму (*Dromaeus novaehollandiae*, Struthioniformes) // Докл. АН. 2009. Т. 425. № 5. С. 713–717.
- Чернова О.Ф., Целикова Т.Н. Атлас волос млекопитающих. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2004. 429 с.

- Чернова О.Ф., Перфилова Т.В., Фадеева Е.О., Целикова Т.Н. Атлас микроструктуры перьев птиц. М.: Изд-во РФЦСЭ, 2009. 173 с.
- Чернова О.Ф., Перфилова Т.В., Спаская Н.Н. и др. Атлас микроструктуры волос лошадей. М.: Изд-во РФЦСЭ, 2010. В печати.
- Шабдаш С.А., Чернова О.Ф. Гепатоидные кожные железы млекопитающих. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2006. 217 с.
- Chuong Ch.-M., Homberger D.G. Development and evolution of the amniote integument: Current landscape and future horizon // J. Exp. Zool. Part B. Mol. Devel. Ecol. 2003. V. 298. № 1. P. 1–11.
- Kobayasi H. Comparative studies of the scales in the Japanese freshwater fishes, with special reference to phylogeny and evolution. I. Introduction // Jap. J. Ichthyol. 1952. V. 2. P. 183–191.
- Kobayasi H. Comparative studies of the scales in the Japanese freshwater fishes, with special reference to phylogeny and evolution. III. General lepidology of freshwater fishes // Ibid. 1953. V. 2. P. 246–260.
- Kobayasi H. Comparative studies of the scales in the Japanese freshwater fishes, with special reference to phylogeny and evolution. IV. Particular lepidology of freshwater fishes. I. Suborder Isospondyli // Ibid. 1954. V. 3. P. 83–86; 203–208.
- Kobayasi H. Comparative studies of the scales in the Japanese freshwater fishes, with special reference to phylogeny and evolution. IV. Particular lepidology of freshwater fishes. I. Suborder Isospondyli (continued) // Ibid. 1955. V. 4. P. 64–75.
- Kratochvil Z. Microscopic evaluation of the hairs of the mane and tail of the wild horse (*Equus przewalskii*) in comparison with the modern and historical domesticated horse (*Equus przewalskii* f. *caballus*) // Acta Vet. Brno. 1971. V. 40. P. 23–31.
- Krejsa R.J. The comparative anatomy of the integumentary skeleton // Hyman's comparative vertebrate anatomy / Ed. Wake M.H. Chicago: Univ. Chicago Press, 1979. P. 112–120.
- Kurochkin E.N. Morphological differentiation of palaeognathous and neognathous birds // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. 1995. Bd. 181. S. 79–88.
- Lippitsch E. Scale morphology and squamation patterns in cichlids (Teleostei: Perciformes): A comparative study // J. Fish. Biol. 1990. V. 37. P. 265–291.
- Lippitsch E. Squamation and scale character stability in cichlids, examined in *Sarotherodon galilaeus* (L., 1758) (Perciformes, Cichlidae) // Ibid. 1992. V. 41. P. 355–362.
- Lippitsch E. A phyletic study on lacustrine haplochromine fishes (Perciformes, Cichlidae) of East Africa, based on scale and squamation characters // Ibid. 1993. V. 46. P. 903–946.
- Lippitsch E. Scale and squamation character polarity and phyletic assessment in the family Cichlidae // Ibid. 1995. V. 47. P. 91–106.
- Lippitsch E. Phylogenetic study of cichlid fishes in Lake Tanganyika: A lepidological approach // Ibid. 1998. V. 53. P. 752–766.
- Orvig T. A survey of odontodes (“dermal teeth”) from developmental, structural, functional and phyletic points of view // Problems of vertebrate evolution. Linn. Soc. Symp. Ser. 4 / Eds Andrews S.M. et al. L.: Acad. Press, 1977. P. 53–75.
- Schaffer J. Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung ihres histologischen Aufbaues und Bemerkungen über die Proktodäaldrüsen. Berlin; Vienna: Urban & Schwarzenberg, 1940. 464 S.
- Takahashi T. Systematics of Tanganyikan cichlid fishes (Teleostei: Perciformes) // Ichthyol. Res. 2003. V. 50. P. 367–382.
- Wu P., Hou L., Plikus M. et al. Evo-Devo of amniote integument and appendages // Int. J. Devel. Biol. 2004. V. 48. P. 249–270.

Microstructure of Skin Derivatives as a Reflection of Phylogenesis of Vertebrates

O. F. Chernova

Sevrtsov Institute Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskii pr. 33, Moscow, 119071 Russia

e-mail: chernova@sevin.ru

Abstract—The possibility of using separate signs of microstructure of skin derivatives to understand phylogenesis processes at various hierarchical levels on the example of elasmoid scale of bony fish, feathers of Paleognathae birds, hepatoid glands, and mammal hair was demonstrated and discussed. It was shown that (1) the presence of toothed sclerite growths on the surface of the elasmoid scale of bony fish provided with a central canal can serve as a proof of the evolutionary relation of placoid and elasmoid scales; (2) particularities of the microstructure of feathers of Paleognathae birds accord with the branching of their phylogenetic tree; (3) the development of hepatoid glands suggests a phylogenetic relatedness of ancestor forms of caviorns, Canidae, and Felidae; (4) the subtle construction of horse hair shows the succession of the ancient *E. lenensis* and northern aborigine breeds of the domestic horse, the direction of the historical process of horse domestication and adaptation of these animals to environmental conditions; (5) similarities in the microstructure of hair of the giant and red panda and bears indicate their evolutionary links with Ursidae rather than raccoons.

Key words: microstructure, skin derivatives, scales, feather, hair, glands, phylogenesis