

**НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РЕСПУБЛИКИ КАЗАХСТАН
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ**

На правах рукописи

ДУЙСЕБАЕВА Татьяна Николаевна

**КОЖНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ ИГУАНОМОРФНЫХ
И ГЕККОНОВЫХ ЯЩЕРИЦ
(МОРФОЛОГИЯ, ТОПОГРАФИЯ)**

03.00.08 - зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Алматы, 1994

**Работа выполнена в Казахском Государственном
Национальном университете им. Аль-Фараби**

Научные руководители:

доктор биологических наук Н.Б. АНАНЬЕВА,
кандидат биологических наук, доцент М.Е. ДИЛЬМУХАМЕДОВ

Ведущая организация:

Санкт-Петербургский Государственный университет

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук В.Я. ПАНИН
кандидат биологических наук В.К. ЕРЕМЧЕНКО

Защита состоится "29" декабря 1994 г. в 14⁰⁰ часов на заседании Специализированного совета Д 53.23.01 при Институте зоологии Национальной академии наук Республики Казахстан.

Адрес: 480032, Алматы, Академгородок, Институт зоологии НАН Республики Казахстан

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института зоологии НАН Республики Казахстан

Автореферат разослан "24" ноября 1994 г.

Ученый секретарь специализированного
совета, доктор биологических наук

Жатканбаев Д. ЖАТКАНБАЕВА

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Кожные органы чувств (кожные рецепторы) являются характерной особенностью покрова чешуйчатых рептилий. В настоящее время выявлено значительное морфологическое разнообразие этих структур, которое трудно объяснить с точки зрения экологической или функциональной морфологии. Представляется возможным использовать данные по морфологии кожных рецепторов при решении проблем систематики и филогении чешуйчатых рептилий. Однако, большинство работ по этому вопросу (Moody, 1980; Williams, 1988; Bauer, Russell, 1988) базируется на признаках внешней морфологии. Микроанатомия кожных рецепторов, а также их топография, изучены у ограниченного числа представителей некоторых семейств Squamata.

В настоящей работе проведено комплексное изучение (топография, макро- и микроанатомия) кожных органов чувств у 44 видов ящериц - представителей разных экологических и систематических групп. Для исследования были выбраны архаичные семейства игуаноморфных (Agamidae, Iguanidae, Chamaeleonidae) и гекконовых (Gekkonidae) ящериц. Игуаноморфные ящерицы, система которых в настоящее время претерпевает заметные изменения (Estes, 1985; Estes et al., 1988; Frost, Etheridge, 1989), представляют собой самостоятельную ветвь в развитии чешуйчатых рептилий и изучение их филогенетических взаимоотношений относится к одной из ключевых проблем филогении Squamata (Ананьева, 1992). Представители Gekkota по многим признакам демонстрируют примеры параллельного сходства с игуаноморфами (Суханов, 1961; Schwenk, 1988; Bauer, 1989). В связи со сказанным актуальность выбранной темы не вызывает сомнений.

Цели и задачи исследования. Целью исследования явилось сравнительно-морфологическое изучение эпидермиса и кожных органов чувств игуаноморфных и гекконовых ящериц в зависи-

мости от их экологии, систематического положения и филогенетических взаимоотношений. При этом подлежали рассмотрению следующие задачи:

- изучение топографии и количественного распределения кожных рецепторов;

- изучение микроанатомии эпидермиса и кожных рецепторов;

- сравнительный анализ данных по топографии и микроанатомии кожных рецепторов с учетом экологической принадлежности, систематического положения и филогенетических взаимоотношений игуаноморфных и гекконовых ящериц.

Научная новизна. Впервые описана топография кожных органов чувств у 28 представителей архаичных семейств ящериц. Для 30 видов впервые приведено микроанатомическое описание эпидермиса и кожных органов чувств. Установлено, что макро- и микроанатомия кожных рецепторов, а также особенности количественного распределения последних, являются стабильными характеристиками покрова исследованных ящериц. Показано, что такие признаки можно использовать в качестве таксономических при решении вопросов систематики и филогении Squamata. На основании данных по топографии и микроанатомии кожных рецепторов подтверждена неоднородность семейств Agamidae и Iguanidae, обоснована уникальность семейства Chamaeleonidae внутри Iguanomorpha. Особенности количественного распределения рецепторов в покрове исследованных ящериц объясняются с позиций теории олигомеризации гомологичных структур.

Теоретическая и практическая значимость работы. Приведены данные по топографии и микроанатомии кожных органов чувств, а также по структуре эпидермиса некоторых игуаноморфных и гекконовых ящериц, которые могут стать хорошей базой для дальнейших морфологических сравнений. Выявленные типологические признаки по топографии и морфологии кожных рецепторов могут использоваться при рассмотрении проблем филогене-

нии и систематики Squamata.

Результаты работы представляют интерес для теоретической биологии, в частности, для выяснения путей морфологической эволюции покрова и рецепторных структур у чешуйчатых рептилий, а также позвоночных животных, в целом. Материалы настоящей работы могут быть использованы в учебных курсах по зоологии позвоночных, сравнительной анатомии, сравнительной гистологии и герпетологии.

Основные положения, выносимые на защиту:

- морфологические особенности и количественное распределение кожных рецепторов - стабильные характеристики покрова изученных ящериц, не зависящие от их экологии;

- олигомеризация кожных рецепторов в продвинутых группах игуаноморфных ящериц;

- неоднородность семейств Agamidae и Iguanidae и своеобразие хамелеоновых ящериц по признакам количественное распределение и микроанатомия кожных рецепторов;

- параллельные тенденции в развитии кожных рецепторов агамовых, игуановых и гекконовых ящериц.

Публикации и апробация результатов. По теме диссертации опубликовано 8 работ, 3 - находятся в печати. Материалы диссертации докладывались на VI (Ташкент, 1985) и VII (Киев, 1989) Всесоюзных герпетологических конференциях, на Всесоюзном совещании по фундаментальному и прикладному значению систематики (Ленинград, 1988), на VI Конференции Европейского герпетологического общества (Будапешт, 1991), на II Всемирном герпетологическом конгрессе (Аделаида, 1993), а также на совместном семинаре кафедр зоологии, ихтиологии и гистологии Казахского государственного Национального университета и лаборатории проблем охраны диких животных Института зоологии НАН РК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введе-

ния, четырех глав (обзор литературы, материал и методика, результаты исследований и обсуждение результатов исследований), заключения, выводов, списка литературы, включающего 185 источников, в том числе 137 на иностранных языках, и приложения. Работа изложена на 154 страницах машинописного текста (без приложения), иллюстрирована 117 рисунками (в том числе микрофотографиями) и 5 таблицами.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Впервые кожные органы чувств описал Лейдиг (Leydig, 1868) у ящериц родов *Anguis* и *Lacerta* и змей рода *Coronella*. Последующие работы немецких исследователей (Schmidt, 1912, 1913, 1920; Preiss, 1922; Breyer, 1929) позволили составить общее представление о внешней и внутренней морфологии, гистологии и топографии кожных рецепторов. Скортеччи (Scortecchi, 1937, 1939, 1940, 1941), проанализировав данные по строению рецепторов у представителей 29 родов агамовых и 33 родов игуановых ящериц, выделил два основных типа: линзообразные рецепторы и рецепторы с волоском. Классификация кожных рецепторов на основе микроанатомических признаков была предложена Ландманом (Landmann, 1975), который свел все их многообразие к 6 типам: сенсиллярному и 5 вариантам несенсиллярных.

С внедрением в практику исследований метода электронной микроскопии появились работы по ультратонкому строению кожных рецепторов, в которых было показано, что нервный компонент рецептора имеет однообразное строение у представителей разных таксонов чешуйчатых (Hiller, 1977 a, b; Von Düring, Miller, 1979; Maclean, 1980). Относительно быстрый метод электронного сканирования позволил накопить солидный материал по внешней морфологии и разнообразию рецепторов Squamata (Ананьева,

1978; Jackson, 1977; Orejas-Miranda et al., 1977; Stovall, 1985).

Поскольку существующая информация базируется преимущественно на данных внешней морфологии рецепторов и не охватывает всего многообразия видов чешуйчатых рептилий, представляется перспективным расширить список видов, изученных на предмет топографии, макро- и микроанатомии кожных рецепторов и проанализировать полученные результаты с учетом экологической принадлежности и систематического положения исследованных ящериц.

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящего исследования послужили кожа и кожные органы чувств 44 видов ящериц, относящихся к четырём семействам:

Агамовые: 1) *Calotes mystaceus* (усатый калот); 2) *Ceratophora tennentii* (шишконосая агама); 3) *Diporiphora bilineata* (двухполосая агама); 4) *Draco blanfordii* (летучий дракон); 5) *Gonocephalus grandis* (большой гоноцефал); р. *Laudakia*: 6) кавказская агама; 7) гималайская агама; 8) туркестанская агама; р. *Phrynocephalus*: 9) круглоголовка-вертихвостка; 10) такырная круглоголовка; 11) песчаная круглоголовка; 12) ушастая круглоголовка; р. *Physignathus*: 13) восточная водяная ящерица; 14) водяной легуан; р. *Pogona*: 15) бородатая агама; 16) эвкалиптовый дракон**; 17) *P. vitticeps**; р. *Trapelus*: 18) изменчивая агама; 19) руинная агама; 20) степная агама.

Игуановые: р. *Anolis*: 21) североамериканский анолис**, 22) анолис-рыцарь**, 23) *Basiliscus vittatus* (полосатый василиск)**; 24) *Brachylophus fasciatus* (фиджийская игуана)*; 25) *Chalarodon madagascariensis* (мадагаскарская игуана); 26) *Ctenosaura acanthura* (черная игуана)*; р. *Iguana*: 27) *I. delicatissima**; 28) обыкновенная игуана*; р. *Oplurus*: 29) *O. cyclurus*; 30) четырехпятнистый оплорус; 31) *Sceloporus torquatus* (колючая игуана).

Хамелеоновые: р. *Chamaeleo*: 32) *C. lateralis***; 33) *C. rhinoc-eratus***; 34) бородавчатый хамелеон**.

Гекконовые: р. *Cyrtopodion*: 35) каспийский геккон**; 36) туркестанский геккон; 37) *Gehyra variegata* (изменчивая гехира)**; 38) *Gekko gecko* (геккон-токи)**; 39) *Hemidactylus frenatus* (азиатский полупалый геккон)**; 40) *Hoplodactylus pacificus* (тихоокеанский живородящий геккон)**; 41) *Phelsuma madagascariensis* (мадагаскарский дневной геккон); 42) *Phyllodactylus pictus* (листопалый геккон)**; 43) *Sphaerodactylus roosevelti* (крупнопалый геккон)**; 44) *Teratoscincus scincus* (сцинковый геккон).

Материал по герпетофауне Средней Азии и Казахстана был собран автором в весенне-летний период в пустыне Кзыл-Кум в 1987-1990 гг., в Южном Прибалхашье - 1986-1990 гг., на Западном Памире - 1985 г., а также отобран из коллекции кафедры зоологии и ихтиологии Казахского Госуниверситета. Весь экзотический материал, использованный в работе для определения внешней морфологии рецепторов и их топографии, был получен из герпетологической коллекции Зоологического института РАН с любезного разрешения И.С. Даревского и Н.Л. Орлова. Для микроскопического исследования материал по экзотическим видам был получен из коллекции Гарвардского университета благодаря д-ру Вильямсу (E.E. Williams), а также из коллекции Зоологического музея им. Кенига (Бонн) благодаря д-ру Бёме (W. Böhme). Автор приносит искреннюю благодарность всем, кто помог в подборе столь разнообразного и интересного материала.

Изучались взрослые экземпляры (самцы) с линной и перелинявшей кожей, фиксированные в 10% формалине, 70 этиловом спирте и жидкости Буэна. Микроанатомическую обработку материала проводили по общепринятым методикам (Ромейс, 1954; Меркулов, 1968). Для приготовления обзорных препаратов использова-

* изучены топография и количественное распределение рецепторов;

** изучены микроанатомия эпидермиса и рецепторов

ли окраски гематоксилин-эозин (Волкова, Елецкий, 1982), железным гематоксилином по Гейденгайну (Ромейс, 1954), полихромную окраску по Массону (Martoja, Martoja-Pierson, 1967) и гистохимические окраски альтиановым синим-ШИФФ-реактивом (Horobin, Kevill-Davies, 1971) и надмуравьиная к-та-Шифф-реактив (Луппа, 1980).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В диссертации описание топографии кожных органов чувств приводится по семействам, макро- и микроанатомическое описание представлено повидовыми очерками. Материал изложен в следующем порядке:

3.1. Топография и количественное распределение кожных органов чувств в покровах игуаноморфных и гекконовых ящериц;

3.2. Микроанатомия эпидермиса и кожных органов чувств игуаноморфных и гекконовых ящериц. Основные положения полученных данных вынесены в главу обсуждение результатов исследований.

4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

4.1. Топография и количественное распределение кожных органов чувств в покровах игуаноморфных и гекконовых ящериц

Данные по топографии кожных рецепторов, полученные в настоящей работе для агамовых, игуановых и гекконовых ящериц, подтверждают известную информацию по распределению этих структур в покрове чешуйчатых рептилий (Leydig, 1868; Breyer, 1929; Ananjeva et al., 1991a). Все исследованные нами виды имеют общий образец топографии рецепторов при максимальной плотности последних на чешуе предушного отдела головы (губные, носовые, окологлазничные чешуи). Неравномерность в распределении кожных рецепторов на чешуе головы и обилие этих структур на чешуе ее предушного отдела, с одной стороны, могут быть

объяснены с функциональной точки зрения: участки покрова, окружающие ноздри, глаза, ушные отверстия, а также губы, являются наиболее важными сенсорными полями (Jackson, 1977). С другой стороны, обнаруженное сходство в топографии кожных органов чувств на голове чешуйчатых рептилий и органов боковой линии на голове ископаемых кистеперых и рецентных пойкилотермных позвоночных, возможно, обусловлено более глубокой генетической преемственностью (Dilmukhamedov, Dujsebajeva, 1993).

Чешуи туловища, как правило, несут намного меньше рецепторов, по сравнению с головой. Дорсальные туловищные чешуи по количеству рецепторов превосходят вентральные. Исключение составляют круглоголовки, у которых соотношение обратное. Для летучего дракона, ушастой круглоголовки, степной агамы и видов рода *Laudakia* показано увеличение плотности рецепторов на крестцовых чешуях.

Некоторые авторы (Breyer, 1929; Lang, 1989) отмечают обратную корреляцию между количеством кожных рецепторов на чешуе определенных участков тела (брюхо, хвост) и степенью контакта последних с субстратом. Наш материал подтверждает эту зависимость только для гекконов. Так, очень высокую плотность рецепторов на брюхе сцинкового геккона (15-20 рецепторов на чешуе) можно было бы объяснить высокой постановкой туловища животного и передвижением на выпрямленных конечностях. Однако, у исследованных нами агамовых и игуановых ящериц отмеченная выше закономерность не наблюдается. В частности, на брюхе круглоголовок чешуи с рецепторами встречаются чаще, чем на спине, хотя для этих ящериц характерно зарывание в песок при помощи вибрационных движений туловища (или по крайней мере его иммитация).

Чешуи хвоста и конечностей у большего числа видов содержат в 2-4 раза рецепторов больше, чем чешуи туловища, хотя у некоторых видов (шишконосая и степная агамы, летучий дракон, круг-

логоловки) эти различия практически отсутствуют. Гекконов и оплурусов отличает высокая плотность рецепторов на хвостовой чешуе (до 60 и выше на чешуе у туркестанского и сцинкового гекконов) и чешуе конечностей (до 20 - тех же видов).

Результаты нашего исследования показали, что несмотря на общий образец топографии кожных органов чувств, разные группы ящериц отличаются по количественным показателям, т. е. числу рецепторов на аналогичных чешуях. Мы проанализировали эти различия у видов разных экологических и систематических групп. Полученные данные позволяют полагать, что количество рецепторов на аналогичных чешуях отражает систематическое положение вида и не зависит от его экологии. Количество кожных рецепторов на чешуе головы у гекконовых, игуановых ящериц, а также агам рода *Physignathus*, как правило, на порядок превышает такое на чешуе головы у большинства агамид (Ananjeva et al., 1991a), что рассматривается нами, соответственно, как полимеризованное и олигомеризованное состояния рецепторов. Такие различия на уровне семейств могли бы иметь значение для филогении. Учитывая, что одним из главных направлений в эволюции животных является олигомеризация гомологичных органов (Догель, 1954) (в нашем случае, кожных органов чувств), мы рассматриваем игуанид как более примитивную, а агамид (не включая *Physignathus* и австралийские виды) - более продвинутую, группы игуаноморфных ящериц. Данные по строению челюстного аппарата (Иорданский, 1987, 1990), зубной системы (Cooper et al., 1970), морфологии и гистологии языка (Schwenk, 1986, 1988) также указывают на большую примитивность игуанид, по сравнению с агамидами.

Наш материал показывает также различия между отдельными комплексами родов и видов внутри каждого семейства. В семействе Agamidae (все исследованные виды относятся к подсемейству Agaminae) выделено две группы ящериц: примитивные агамы рода *Physignathus* и агамы австралийских родов (*Diporiphora*,

Pogona) характеризуются полимеризацией рецепторов на чешуе головы; для агам юго-восточноазиатских, индийских и афроазиатских родов (*Calotes*, *Ceratophora*, *Draco*, *Gonocephalus*, *Laudakia*, *Phrynocephalus*, *Trapelus*) типична олигомеризация этих структур.

Для всех исследованных видов игуановых ящериц характерна полимеризация кожных рецепторов на чешуе головы. Однако, степень полимеризации варьирует в разных группах. Так, колючая игуана заметно отличается по количеству рецепторов на чешуе головы от игуан родов *Iguana* и *Oplurus*, а от последних также плотностью рецепторов на чешуе хвоста. Представители рода *Iguana*, уникальны обилием рецепторов на заднетеменных чешуях, где у других видов (не только игуанид) рецепторы редки или отсутствуют. Значительные различия в количестве рецепторов, а также вариации в характере их расположения на чешуе, были обнаружены нами у мадагаскарских игуан *Chalarodon* и *Oplurus*, что подтверждает мнение Бланка (Blanc, 1982, 1983) о давней дивергенции этих родов. Очень высокая плотность рецепторов на чешуе хвоста и конечностей у оплюрусов - явление уникальное, не отмеченное больше ни у одного из исследованных видов игуановых ящериц.

Исследованные в работе гекконы характеризуются полимеризацией рецепторов не только на чешуе головы, как у агамовых и игуановых ящериц, но также на чешуе других отделов тела (туловище, хвост, конечности). Кэмп (Camp, 1923) рассматривал гекконовых ящериц как наиболее близких к игуанообразным, объединяя их в группу *Ascalobota*. В.Б. Суханов (1961) полагает, что сходство этих ящериц обусловлено скорее параллельным развитием, нежели близким родством. С одной стороны, факт полимеризации рецепторов у всех представителей исследованных нами семейств игуановых и гекконовых ящериц, мог бы служить поддержкой мнению Кэмп. С другой стороны, полимеризация кож-

ных органов чувств (в частности, для чешуи головы) была отмечена рядом авторов (Breyer, 1929; Jackson, 1977; Orejas-Miranda et al., 1977) также и у представителей других инфраотрядов чешуйчатых рептилий (Anguimorpha, Scincomorpha). Возможно, полимеризация рецепторов отражает плезиоморфное состояние признака и сходство по нему игуаноморфных и гекконовых ящериц можно характеризовать как синплезиоморфию.

4.2. Особенности морфологии и микроанатомии кожных органов чувств игуаноморфных и гекконовых ящериц

Сравнение микроанатомии кожных органов чувств проводилось нами на сопоставимых стадиях линного цикла: фаза покоя (для выявления типа рецептора) и стадия 4-5 фазы восстановления (для выявления структуры формирующейся сенсиллы). Микроанатомическое исследование покрова 36 видов игуаноморфных и гекконовых ящериц выявило три основных типа кожных рецепторов: несенсиллярные, сенсиллярные и, так называемые, «ворсинчатые» рецепторы.

Как показали наши данные и насколько нам известно из литературы (Landmann, 1975; Maclean, 1980; Stovall, 1985), несенсиллярные рецепторы имеют крупные размеры (диаметр 60-130 мкм), оформлены в виде сосочка и всегда погружены в эпидермис. В основании рецептора лежит дермальный сосочек, над которым в форме колокола или сферы (Landmann, 1975) располагается группа модифицированных герминативных клеток, Кератиновые слои над рецептором заметно истончены. На микроанатомическом уровне несенсиллярные рецепторы были описаны нами у восточной водяной ящерицы, австралийских агам родов *Diporiphora* и *Pogona*, полосатого василиска и колючей игуаны, т.е. у представителей примитивных родов агамовых и игуановых ящериц, для которых нами была отмечена также полимеризация кожных рецепторов на чешуе головы.

Pogona) характеризуются полимеризацией рецепторов на чешуе головы; для агам юго-восточноазиатских, индийских и афроазиатских родов (*Calotes*, *Ceratophora*, *Draco*, *Gonocephalus*, *Laudakia*, *Phrynocephalus*, *Trapelus*) типична олигомеризация этих структур.

Для всех исследованных видов игуановых ящериц характерна полимеризация кожных рецепторов на чешуе головы. Однако, степень полимеризации варьирует в разных группах. Так, колючая игуана заметно отличается по количеству рецепторов на чешуе головы от игуан родов *Iguana* и *Oplurus*, а от последних также плотностью рецепторов на чешуе хвоста. Представители рода *Iguana*, уникальны обилием рецепторов на заднебрюшных чешуях, где у других видов (не только игуанид) рецепторы редки или отсутствуют. Значительные различия в количестве рецепторов, а также вариации в характере их расположения на чешуе, были обнаружены нами у мадагаскарских игуан *Chalarodon* и *Oplurus*, что подтверждает мнение Бланка (Blanc, 1982, 1983) о давней дивергенции этих родов. Очень высокая плотность рецепторов на чешуе хвоста и конечностей у оплюросов - явление уникальное, не отмеченное больше ни у одного из исследованных видов игуановых ящериц.

Исследованные в работе гекконы характеризуются полимеризацией рецепторов не только на чешуе головы, как у агамовых и игуановых ящериц, но также на чешуе других отделов тела (туловище, хвост, конечности). Кэмп (Camp, 1923) рассматривал гекконовых ящериц как наиболее близких к игуанообразным, объединяя их в группу *Ascalobota*. В.Б. Суханов (1961) полагает, что сходство этих ящериц обусловлено скорее параллельным развитием, нежели близким родством. С одной стороны, факт полимеризации рецепторов у всех представителей исследованных нами семейств игуановых и гекконовых ящериц, мог бы служить поддержкой мнению Кэмп. С другой стороны, полимеризация кож-

ных органов чувств (в частности, для чешуи головы) была отмечена рядом авторов (Breyer, 1929; Jackson, 1977; Orejas-Miranda et al., 1977) также и у представителей других инфраотрядов чешуйчатых рептилий (Anguimorpha, Scincomorpha). Возможно, полимеризация рецепторов отражает плезиоморфное состояние признака и сходство по нему игуаноморфных и гекконовых ящериц можно характеризовать как синплезиоморфию.

4.2. Особенности морфологии и микроанатомии кожных органов чувств игуаноморфных и гекконовых ящериц

Сравнение микроанатомии кожных органов чувств проводилось нами на сопоставимых стадиях линного цикла: фаза покоя (для выявления типа рецептора) и стадия 4-5 фазы восстановления (для выявления структуры формирующейся сенсиллы). Микроанатомическое исследование покрова 36 видов игуаноморфных и гекконовых ящериц выявило три основных типа кожных рецепторов: несенсиллярные, сенсиллярные и, так называемые, «ворсинчатые» рецепторы.

Как показали наши данные и насколько нам известно из литературы (Landmann, 1975; Maclean, 1980; Stovall, 1985), несенсиллярные рецепторы имеют крупные размеры (диаметр 60-130 мкм), оформлены в виде сосочка и всегда погружены в эпидермис. В основании рецептора лежит дермальный сосочек, над которым в форме колокола или сферы (Landmann, 1975) располагается группа модифицированных герминативных клеток, Кератиновые слои над рецептором заметно истончены. На микроанатомическом уровне несенсиллярные рецепторы были описаны нами у восточной водяной ящерицы, австралийских агам родов *Diporiphora* и *Pogona*, полосатого василиска и колючей игуаны, т.е. у представителей примитивных родов агамовых и игуановых ящериц, для которых нами была отмечена также полимеризация кожных рецепторов на чешуе головы.

Группу рецепторов, традиционно объединяемых под общим названием «сенсиллярные» (Scortecci, 1937, 1939, 1941; Landmann, 1975), отличает наличие кератинового выроста -сенсиллы. Из исследованных нами видов к этой группе относятся полисенсиллярные и моносенсиллярные рецепторы гекконов, моносенсиллярные рецепторы анолисов, мадагаскарских игуан и большего числа агамовых ящериц. Заметим, что такое объединение носит искусственный характер, поскольку проведенное нами исследование выявило серьезные микроанатомические различия в структуре формирующихся сенсилл. Сенсиллярные рецепторы агамовых ящериц, также как и несенсиллярные, относятся к погруженной форме, имеют сопоставимые с последними размеры и сходное микроанатомическое оформление. Сенсиллярные рецепторы описаны нами у представителей юго-восточноазиатских, индийских и афро-азиатских родов агамид (*Ceratophora*, *Draco*, *Gonosephalus*, *Laudakia*, *Phrynoscephalus*, *Trapelus*), которые характеризуются олигомеризацией рецепторов на чешуе головы и являются филогенетически близкими между собой (Ананьева, 1992). Сенсиллы в рецепторах агамовых ящериц отличаются крупными размерами (диаметр сенсилл старой генерации 4,7-17,2 мкм, длина 40-120 мкм) и представляют собой многоклеточные структуры, что согласуется с данными Шмидта (Schmidt, 1920), полученными им при изучении кожных рецепторов агамовых ящериц родов *Agama* и *Calotes*. Наш материал подтверждает также предположение некоторых авторов (Von Düring, Miller, 1979; Sammartano, 1980) о том, что сенсиллы в рецепторах агамид формируются клетками в-кератинового слоя и Oberhautchen.

Сенсиллярные рецепторы мадагаскарских игуан родов *Chalarodon* и *Oplurus* отличаются меньшими размерами (24-30 мкм в диаметре), но сохраняют, в целом, тот же план строения, что и вышеописанные типы рецепторов. Однако, формирование сенсиллы, по-видимому, происходит иным способом. Сенсилла име-

ет гомогенную неклоточную структуру и гистохимически окрашивается сходно с Oberhautchen-клетками. Ее диаметр в зрелом состоянии составляет не более 3 мкм, что намного меньше, по сравнению с размерами сенсилл агамовых ящериц. Представляется, что сенсилла формируется либо одной клеткой Oberhautchen, либо как вырост из точки соединения клеточных границ в Oberhautchen-слое. Таким образом, наши данные противоречат предположению Шмидта (Schmidt, 1920) о сильном сходстве сенсилл агамовых ящериц и мадагаскарских игуан.

Из всех исследованных нами ящериц анолисы и гекконы имеют самые мелкие размеры кожных рецепторов (13-26 мкм в диаметре, редко превышают 30 мкм). Общий план макро- и микроанатомии сохраняется, как и у вышеописанных групп ящериц, однако, у круглопалого и туркестанского гекконов над дермальным сосочком располагается только одна, реже две, модифицированных герминативных клетки. Сенсиллы в рецепторах анолисов и гекконов отличаются от таковых как агамовых ящериц, так и мадагаскарских игуан. Это очень тонкие (диаметр для старой генерации в пределах 1 мкм), короткие (8-20 мкм), гомогенные и светопреломляющие волоски, напоминающие по структуре и окраске увеличенные ворсинки Oberhautchen. Подобные наблюдения приводит Шмидт (Schmidt, 1920), рассматривая сенсиллы в рецепторах гекконов как образования, гомологичные ворсинкам Oberhautchen. Вероятно, дальнейшее исследование ультраструктуры сенсилл в рецепторах агамовых, гекконовых, анолисовых ящериц и мадагаскарских игуан поможет выяснить, насколько глубоки различия между ними, однако, полученные нами данные по микроанатомии позволяют говорить о разном происхождении сенсилл в рецепторах вышеперечисленных групп ящериц.

Несмотря на определенные макро- и микроанатомические особенности, кожные органы чувств агамовых, игуановых и гекконовых ящериц характеризуются рядом общих признаков, в частнос-

нами материал демонстрирует серьезные различия в морфологии и микроанатомии сенсиллярных рецепторов агамовых ящериц и ворсинчатых рецепторов хамелеонов, что заставляет придериваться традиционных взглядов на самостоятельность семейств Agamidae и Chamaeleonidae (Romer, 1966; Bellairs, 1969).

Одной из дискуссионных проблем филогении Squamata является проблема взаимоотношений игуаноморфных и гекконовых ящериц. С одной стороны, наличие сенсиллярных рецепторов только у представителей этих двух инфраотрядов поддерживает точку зрения Кэмп (Camp, 1923), который считал игуаноморфных ящериц наиболее близкими к гекконообразным. С другой стороны, разнообразие структурных типов кожных рецепторов у игуаноморфных ящериц, обнаруженное в последнее время, уникальность микроанатомии рецепторов хамелеонов и серьезные различия в строении сенсилл у агамовых, игуановых и гекконовых ящериц, дают больше оснований говорить о параллельном развитии этих групп, а не о близком родстве (Суханов, 1961). Такой вывод согласуется с современными представлениями о независимом происхождении Iguanomorpha и Gekkota (Bauer, 1989; Estes, 1985; Schwenk, 1988).

Отмеченное в настоящей работе микроанатомическое сходство кожных рецепторов анолисов и гекконовых ящериц, принадлежащих к разным филогенетическим группам, дополняет ряд других признаков их покрова (микроскульптура чешуи, специфические подпальцевые пластинки), которые в литературе рассматриваются как конвергентно сходные (Ruibal, Ernst, 1965; Williams, Peterson, 1982).

Представляет интерес вопрос о возможной исходной форме кожных органов чувств. Рецепторы погруженного типа характерны для архаичных по многим признакам семейств ящериц, лежащих в основе двух линий эволюции чешуйчатых рептилий (Суханов, 1961; Estes, 1983, 1985). В более молодых, эволюционно

продвинутых группах (сцинки, настоящие ящерицы) прослеживается тенденция к морфологическому упрощению кожных рецепторов. Можно предполагать, что рецепторы погруженного типа были исходными для подобного рода структур у Squamata и рассматривать их как плезиоморфный признак. В таком случае, непогруженные кожные рецепторы упрощенного строения, характерные для представителей Anguimorpha и Scincomorpha (Landman, 1975; Von Düring, Miller, 1979), являются синапоморфией для вышеупомянутых групп.

ВЫВОДЫ

1. Исследованные виды игуаноморфных и гекконовых ящериц имеют общий образец топографии кожных органов чувств при максимальной плотности последних на чешуе преддушного отдела головы. Чешуи туловища, хвоста и конечностей несут заметно меньшее количество рецепторов (не без исключений). Отмечено, что на дорсальной поверхности их плотность, как правило, выше.

2. Количественное распределение рецепторов на аналогичных чешуях и микроанатомические особенности кожных рецепторов относятся к стабильным характеристикам покрова исследованных ящериц на уровне таких таксономических категорий как семейство-подсемейство и не зависят от экологии, неизбежно различной внутри изученных групп.

3. Микроанатомическое исследование выявило три основных типа кожных органов чувств: несенсиллярные, сенсиллярные и ворсинчатые. Несенсиллярные и сенсиллярные рецепторы, описанные у агамовых, игуановых и гекконовых ящериц, относятся к погруженной форме и имеют сходное микроанатомическое оформление. Ворсинчатые рецепторы хамелеонов относятся к непогруженной форме и характеризуются упрощенной микроанатомией. Сопоставление размеров, микроструктуры и гистохимического состава сенсилл в рецепторах агамовых ящериц, мадагаскарских игуан, анолисов и гекконов позволяет говорить о

разном происхождении этих структур.

4. Полученные данные по топографии и микроанатомии кожных рецепторов свидетельствуют о неоднородности семейств Agamidae и Iguanidae. В семействе Agamidae выделено две группы ящериц: представители примитивного рода *Physignathus* и австралийские агамы, характеризующиеся крупными несенсиллярными рецепторами и полимеризацией последних на чешуе головы, и агамовые ящерицы юго-восточноазиатских, индийских и афро-азиатских родов, для которых типичны крупные сенсиллярные рецепторы и их олигомеризация на чешуе головы. В семействе Iguanidae выделено три группы: примитивные игуаны подсемейств Basiliscinae, Iguaninanae, Sceloporinae с крупными несенсиллярными рецепторами, мадагаскарские игуаны и анолисы с сенсиллярными рецепторами разного происхождения. Своеобразие микроанатомии ворсинчатых рецепторов хамелеонов подтверждает самостоятельность семейства Chamaeleonidae в пределах Iguanomorpha.

5. Оплюриновые ящерицы обладают сенсиллярными рецепторами и характеризуются полимеризацией последних не только на чешуе головы, но также на чешуе хвоста и конечностей, что подтверждает таксономическую самостоятельность этой группы внутри Iguanidae.

6. Морфологическое сходство сенсиллярных рецепторов анолисовых и гекконовых ящериц, принадлежащих к разным филогенетическим линиям в развитии Squamata является результатом параллельной эволюции.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

Матвеева Т.Н. К сравнительной морфологии эпидермальных рецепторов некоторых агамид // Деп. в КазНИИНТИ, 1985, №971-Ка, 28 с.

Матвеева Т.Н. Эпидермальные рецепторы кожи агамовых и игуановых ящериц // Вопросы герпетологии, Автореф. докл. VI Всесоюзн. герпетол. конфер. Л., 1985. С. 135-136.

Ананьева Н.Б., Дильмухамедов М.Е., Матвеева Т.Н. Кожные рецепторы игуаноморфных ящериц // Труды Зоол. Ин-та АН СССР, 1986, Т. 157. С. 14-33.

Матвеева Т.Н. Кожные рецепторы ящериц // Вопросы герпетологии. Автореф. докл. VII Всесоюзн. герпетол. конфер. Киев, 1989, С. 156-157.

Ananjeva N.B., Dilmukhamedov M.E., Matveyeva T.N. The topography and numerical distribution of the skin receptors in some lizards // Abstr. 6th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herp. Budapest, 1991a. P. 9.

Ananjeva N.B., Dilmukhamedov M.E., Matveyeva T.N. The skin sense organs of some Iguanian lizards // J. Herp., V. 25, № 2. P. 186-199.

Ananjeva N.B., Dilmukhamedov M.E., Dujsebajeva T.N., Iohansen L. The differences of skin receptors: contribution to agamid taxonomy // Abstr. Second World Meet. Herp. Adelaide, 1993, P. 5.

Dilmukhamedov M.E., Dujsebajeva T.N. The skin sense organs of squamate reptiles (*Reptilia: Squamata*): a comparison with lateral line system // Abstr. II World Meet. Herp., Adelaide, 1993, P. 73.

Matveyeva T.N., Ananjeva N.B. The distribution and number of the skin sense organs of agamid, iguanid and gekkonid lizards // J. Zool. (Lond.) (в печати).

Dujsebajeva (Matveyeva) T.N. The microanatomy of the integument and cutaneous sense organs in three chameleon species: some remarks on the squamate relationships // Can. J. Zool. (в печати).

Дуйсебаева (Матвеева) Т.Н. Топография и количественное распределение кожных органов чувств в покрове песчаной круглоголовки *Phrynocephalus interscapularis* (Lacertilia: Agamidae) // Selevinia (в печати)

ДУЙСЕБАЕВА Татьяна Николаевна

ИГУАНОТЕКТЕС ЖӘНЕ ГЕККОН КЕСІРТКЕЛЕРДІҢ ТЕРІ РЕЦЕПТОРЛАРЫ (МОРФОЛОГИЯСЫ, ТОПОГРАФИЯСЫ)

03.00.08 - зоологиясы

Әртүрлі экологиялық, систематикалық топтарға жататың игуанотектес және геккон кесірткелерінің 44 түрінің терісіндегі рецепторлардың топографиясы мен микроанатомиясы зерттелді. Әртүрлі түрлердің аналог қабыршақтарында орналасқан рецепторлар саны және олардың микроанатомиялық ерекшеліктері, тұқымдас және тұқымдастармағы систематикалық сатысына жататың түрлердің барлығының терісінің тұрақты белгісі болып саналатындығы және осы белгі тіршілік ортасымен байланысты емес екендігі анықталды. Agamidae тұқымдасында кесірткелер екі топқа жіктелген: 1) қарапайым *Physignathus* пен австралиялық агамаларына ірі сенсиллярсыз рецепторлардың болуы және олардың бас қабыршақтарында полимеризациялану тән; 2) оңтүстік-шығыс азиялық, үнділік және афро-азиаттық туыстарына ірі моно-сенсиллярлы рецепторлардың болуы және олардың бас қабыршақта-рында олигомеризациясы тән. Iguanidae тұқымдасында кесірткелер үш топқа жіктелген: 1) Basiliscinae, Iguaninae, Sceloporinae тұқымдастармақтарының қарапайым игуандарына ірі сенсиллярсыз рецепторлар тән; 2) мадагаскар игуандар мен 3) анолистерде әртүрлі текті моносенсиллярсы рецепторлар бар. Хамелеондардың түкті рецепторлары күрделі емес микроанатомиясымен ерекше, бұл белгі игуаноморфты кесірткелерге тән емес. Геккондардың терісінде майда моно- және полисенсиллярлы рецепторлар сипаттап көрсетілген және соңғыларының терінің барлық бөләмдерінің қабыршақтарындағы полимеризациясы көрсетілген. Агамдық кесірткелер, мадагаскарлық игуандар, анолистер мен геккондар бір-бірінен рецепторларының сенсиллдернің көлемдері, микроструктурасы және гистохимиялық құрамы арқылы ерекшеленеді, бұл осы структуралардың аталған топтарда бір-біріне қағыссыз пайда болған деп қорытындылауға мүмкіндік береді.

Tatjana Nikolayevna DUJSEBAYEVA

**THE SKIN SENSE ORGANS OF THE IGUANOMORPHA
AND GEKKONIAN LIZARDS
(MORPHOLOGY, TOPOGRAPHY)**

03.00.08 - zoology

The topography, numerical distribution and microanatomy of skin sense organs in 44 iguanomorpha and gekkonian lizards were studied and compared. It has been shown that the numerical distribution and microanatomy of skin receptors are the stable features of the integument undepended from the ecology of the lizards examined. There are distinguished two groups of the lizards within the family Agamidae (subfamily Agaminae): 1) primitive lizards of the genus *Physignathus* and australian lizards with large bristless receptors polymerized on the cephalic scales (plesiomorphic features) and 2) agamids of South-East Asia, India and Afro-Asia genera with bristled receptors oligomerized on the cephalic scales (apomorphic features). There are distinguished three groups of the lizards within the family iguanidae: 1) primitive iguanas of the subfamilies Basiliscinae, Iguaninae and Sceloporinae with large bristless receptors, 2) Madagascan iguanas and 3) anoles with small bristled receptors of different origin. Pile-like receptors of the chameleons of genus *Chamaeleo* are distinguished by their unigue simplified morphology and microanatomy atypical for other iguanomorpha lizards. The small receptors with varied number of bristles and polymerization of the receptors on the scales from the head, flank and feet are the features typical for the geckos investigated. The significant differences in the size, microanatomy and histochemistry of the bristles in the receptors of agamids, Madagascan iguanas, anoles and geckos suggest the undependent origin of these structures.

