

О РАЗМЕРАХ АДГЕЗИОННЫХ ПЛОЩАДОК У ГЕККОНОВ

© 2018 г. О. С. Лучкина¹, Р. А. Назаров², Ю. Ф. Ивлев¹, *

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия

²Научно-исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва 125009, Россия

*e-mail: yuvertb@sevin.ru

Поступила в редакцию 11.04.2018 г.

Размеры адгезионных площадок на подошвенной поверхности пальцев ящериц, способных перемещаться по наклонным и вертикальным поверхностям, изменяются с размерами тела животных. Зависимость между площадью адгезионных площадок и массой тела животных разных видов в той или иной степени, иногда сильно, отклоняется от изометрии (геометрического подобия). Различный характер связи между площадью адгезионных поверхностей и размерами тела можно объяснить различной комбинацией влияющих на адгезию эффектов. Эти эффекты могут ограничивать как максимальные, так и минимальные размеры ящериц, использующих микрофибрилярный адгезив для лазания.

Ключевые слова: биологическая адгезия, гекконы, соотношения поверхности и массы, изометрия, аллометрия

DOI: 10.1134/S0044513418090088

Значительная часть гекконовых и ряд других ящериц способны перемещаться по наклонным и вертикальным поверхностям с помощью адгезионных площадок на подошвенной поверхности пальцев (Irschick et al., 1996). При этом адгезионные силы, пропорциональные площади поверхности адгезионных площадок, должны уравновешивать вес тела животных. Таким образом, соотношение размеров адгезионных поверхностей с размерами тела животных должно являться важным функциональным показателем, отражающим особенности адаптивной эволюции адгезионных образований. Полученные к настоящему моменту результаты измерения площади адгезионных поверхностей у животных разных размеров и разной систематической принадлежности (Labonte et al., 2016) в целом неоднозначны и не позволяют понять, чем определяется формирование адгезионных структур того или иного размера и формы. Решение этой проблемы пока находится на стадии сбора фактического материала. В своем коротком сообщении мы приводим данные о размерах подошвенных адгезионных площадок у 23 видов ящериц и рассматриваем возможные интерпретации их количественной зависимости от размеров тела животных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на 178 представителях 3 семейств инфраотряда Gekkota (Sauria, Squamata,

Reptilia). Семейство Gekkonidae: геккон токи (*Gekko gecko* (Linnaeus 1758)) – 26 экз., *Afroedura africana* (Boulenger 1888) – 3, *Dixonius* sp. – 6, *Ebenavia inunguis* (Boulenger 1878) – 4, *Hemidactylus brookii* (Gray 1845) – 4, *Hemidactylus robustus* (Heyden 1827) – 4, *Hemidactylus triedrus* (Daudin 1802) – 38, *Hemidactylus* sp. – 5, *Matoatoa brevipes* (Mocquard 1900) – 4, *Phelsuma standingi* (Methuen et Hewitt 1913) – 3. Семейство Phyllodactylidae: *Asaccus caudivolvulus* (Arnold et Gardner 1994) – 3, *Asaccus platyrhynchus* (Arnold et Gardner 1994) – 12, *Haemodracon riebeckii* (Peters, 1882) – 1, *Ptyodactylus ananjevae* (Nazarov, Melnikov et Melnikova 2013) – 4, *Ptyodactylus dhofarensis* (Nazarov, Melnikov et Melnikova 2013) – 19, *Ptyodactylus guttatus* (Heyden 1827) – 8, *Ptyodactylus hasselquistii* (Donndorff 1798) – 5, *Ptyodactylus orlovi* (Nazarov, Melnikov et Melnikova 2013) – 3, *Ptyodactylus oudrii* (Lataste 1880) – 8, *Ptyodactylus puiseuxi* (Boutan 1893) – 5, *Ptyodactylus ragazzii* (Anderson 1898) – 11. Семейство Diplodactylidae: *Correlophus ciliatus* (Guichenot 1866) – 2 экз. В качестве дополнительного материала взяты 4 экз. *Anolis carolinensis* (Voigt, 1832) (Dactyloidae, инфраотряд Iguania).

Систематическая принадлежность животных указана в соответствии с текущими сведениями в базе данных “The reptile database” (<http://www.reptile-database.org/>).

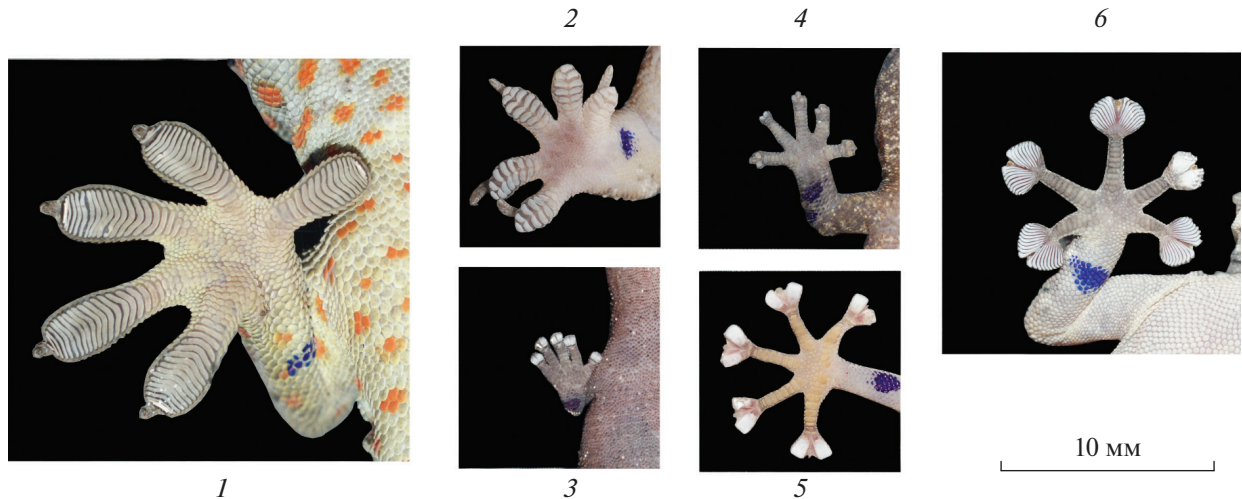


Рис. 1. Различные типы подошвенной поверхности пальцев с фибриллярным адгезионным покрытием: 1 – *G. gecko*, 2 – *H. triedrus*, 3 – *E. inunguis*, 4 – *Dixonius* sp., 5 – *A. caudivolvulus*, 6 – *P. puiseuxi*; у представителей *G. gecko*, *H. triedrus* и *P. puiseuxi* адгезионная поверхность пальцев образована множеством отдельных пластинчатых структур (ламелл), число которых на одном пальце может достигать десятка и более; у *E. inunguis*, *Dixonius* sp. и *A. caudivolvulus* адгезионная поверхность каждого пальца образована лишь парой контактных площадок.

В исследовании использованы животные из террариума Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова.

Животных взвешивали и измеряли длину их тела. Площадь адгезионных площадок на подошвенной поверхности пальцев определяли на фотографиях. Фотографии адгезионной поверхности пальцев получали, помещая животных на горизонтальную стеклянную пластину с нанесенной масштабной сеткой. Адгезионные площадки, как правило, заметно отличаются по цвету и яркости от соседних с ними участков пальца (рис. 1) и могут быть относительно легко выделены с использованием стандартных процедур обработки изображений, таких как варьирование яркостью и контрастом с последующим применением операции “Threshold”. Обработку изображений проводили с использованием графического редактора ImageJ (<https://imagej.net>).

Площадь выделенных таким образом адгезионных площадок подсчитывали на каждом пальце всех конечностей и суммировали. В тех случаях, когда по тем или иным причинам мы не имели возможности получить качественное изображение того или иного пальца, площадь его адгезионной поверхности считалась равной площади поверхности пальца, симметрично расположенного на конечности противоположной стороны тела.

Зависимости между морфофункциональными параметрами (суммарной площадью адгезионной поверхности всех конечностей, длиной тела, удельной нагрузкой на адгезионную поверхность) и массой тела животных аппроксимировали степенной функцией:

$$Y = aX^b.$$

Значения коэффициентов a и b были определены методом наименьших квадратов как коэффициенты линейной зависимости между десятичными логарифмами значений Y и X . Для оценки достоверности отклонения показателей степени b от теоретически ожидаемых использовали t -критерий Стьюдента при 0.1% уровне значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Масса изученных животных варьировала более чем в 400 раз – от 0.345 г (у *H. triedrus*) до 139.9 г (у *G. gecko*). Зависимость площади адгезионной поверхности S от массы тела M во всей выборке демонстрирует достоверную положительную аллометрию, то есть площадь адгезионных площадок увеличивается с ростом размеров тела быстрее, чем у животных, сохраняющих неизменной форму тела (геометрически подобных, когда $b = 2/3$). Однако повидовая детализация данных, как можно было ожидать (Labonte et al., 2016), обнаруживает заметное межвидовое различие в зависимости между размерами тела и размерами адгезионных площадок.

Степенные зависимости площади адгезионных поверхностей от массы тела были отдельно рассчитаны для тех видов в нашей выборке, число представителей которых было не менее 8 (максимум 38) и соотношение максимальной и минимальной массы изучаемых животных составляло не менее 9 (максимум 67). У этих видов зависимость площади адгезионных поверхностей от массы тела (рис. 2а, таблица 1) варьировала от выраженной положительной ($b = 0.92$ у *P. guttatus*) до слабо отрицательной ($b = 0.58$ у *H. triedrus*) алломет-

рии. Отличия показателя степени b от $2/3$ (то есть от изометрии) во всех этих случаях достоверно.

Показатель степени $b < 1$ в степенной зависимости суммарной площади адгезионной поверхности от массы тела означает, что общая удельная нагрузка на адгезионные площадки, обусловленная необходимостью удерживать вес тела животного, увеличивается с увеличением размеров тела. Ситуация, когда $b < 1$, наблюдается в большинстве случаев при измерении площади адгезионных поверхностей у животных разного размера одного вида (Bauer et al., 1986; Irschick et al., 1996; Elstrott, Irschick, 2004; Irschick et al., 2006; Webster et al., 2009). Формально это обстоятельство позволяет либо предположить, что у более крупных животных адгезионное покрытие тем или иным способом обеспечивает более сильное сцепление с субстратом, либо предположить, что максимальный размер животных, лазающих с помощью адгезии, ограничен предельно допустимой нагрузкой на адгезив при том, что иногда наблюдаемый опережающий рост площади адгезионных поверхностей с ростом размеров тела ($b > 2/3$) (Labonte, Federle, 2015; Labonte et al., 2016) призван смягчить это ограничение.

Попытки проверить первое предположение—увеличение сцепления адгезива с субстратом у более крупных животных—пока единичны (Irschick et al., 1996; Arzt et al., 2003). Не в последнюю очередь это определяется методическими трудностями: с одной стороны, трудностями воспроизводимого измерения адгезии у разных живых объектов при более или менее естественных условиях адгезионного контакта; с другой стороны, трудностями сравнительной оценки размеров и густоты адгезионных микро- и нанопилл (то есть, щетинок и их терминальных спатул), от общего числа и конфигурации которых в первую очередь зависит адгезия всего подошвенного покрытия пальцев гекконов и других ящериц. При этом следует иметь в виду, что адгезионные щетиночки являются элементами клеточного скелета эпидермальных клеток (Alibardi, 2009). Их формирование должно регулироваться на уровне внутриклеточных процессов, которые, как можно полагать, учитывая наличие адгезионных структур у представителей разных инфраотрядов (Irschick et al., 1996), весьма консервативны. Поэтому не следует ожидать существенной вариативности в размерах и густоте адгезионных фибриллярных структур (см., например, Peattie, Full, 2007). Таким образом, тезис о более сильной удельной адгезии у более крупных животных пока нельзя считать обоснованным.

В свою очередь, предположение о том, что максимальные размеры тела ящериц, лазающих с помощью адгезии, ограничены предельно допустимыми удельными нагрузками на фибрилляр-

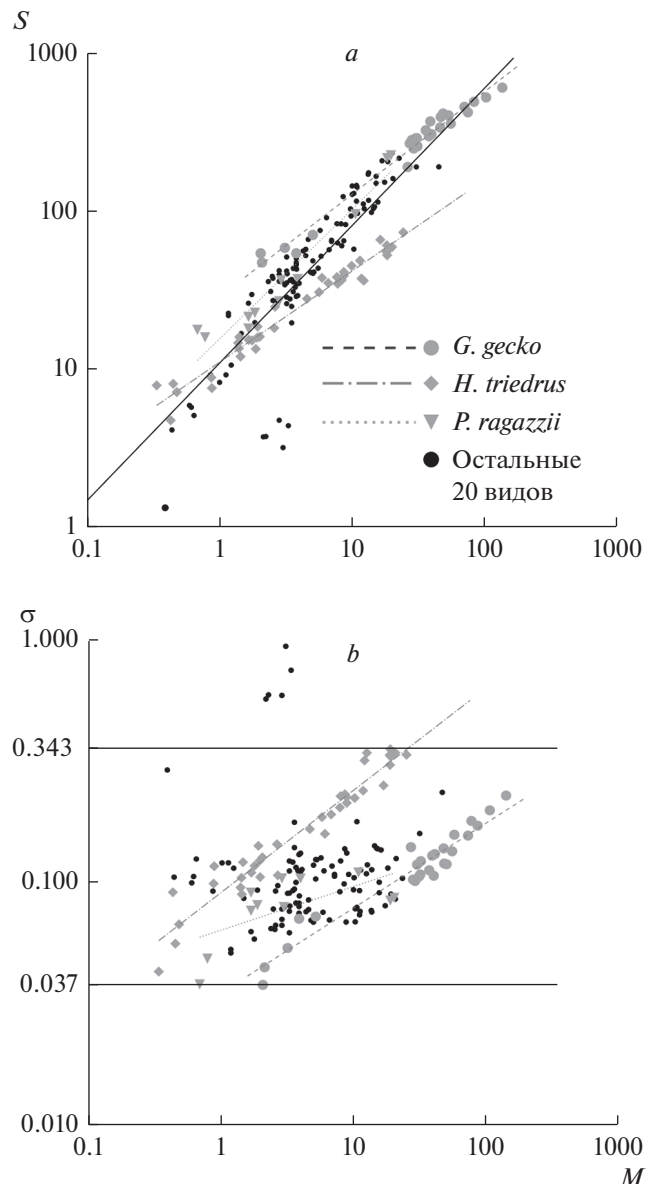


Рис. 2. *a* — суммарная площадь адгезионной поверхности (S , мм²) в зависимости от массы тела (M , г); *b* — удельная нагрузка на адгезионную поверхность под действием веса животных (σ , Н/см²) в зависимости от массы тела. Значения коэффициентов степенных уравнений, описывающих зависимость площади адгезионной поверхности от массы тела у *G. gecko*, *H. triedrus* и *P. ragazzii*, приведены в таблице 1. На рис. 2*a* сплошной черной линией обозначена зависимость между площадью адгезионной поверхности и массой тела, рассчитанная для всех исследованных животных ($S = 10.8 \times M^{0.87}$). На рис. 2*b* сплошными горизонтальными линиями отмечены пределы варьирования удельной нагрузки на адгезионную поверхность у большинства исследованных животных. Зависимость удельной нагрузки на адгезионную поверхность от массы тела описывается степенными уравнениями: $\sigma = 0.035 \times M^{0.351}$ ($r^2 = 0.93$) в случае с *G. gecko*, $\sigma = 0.091 \times M^{0.423}$ ($r^2 = 0.93$) в случае с *H. triedrus* и $\sigma = 0.064 \times M^{0.181}$ ($r^2 = 0.41$) в случае с *P. ragazzii*. Шесть точек, заметно выпадающих из общего массива данных на обоих графиках, обозначают данные для представителей рода *Dixonius*.

Таблица 1. Масса тела (M , г), площадь адгезионной поверхности (S , мм²) и обусловленная весом тела удельная нагрузка (σ , Н/см²) на адгезионную поверхность

Вид	Число особей	M min–max max/min	S min–max max/min	σ min–max max/min	$S = aM^b$		
					a	b	r^2
<i>Afroedura africana</i>	3	5.2–6 1.2	41.7–52.5 1.26	0.108–0.127 1.18	–	–	–
<i>Anolis carolinensis</i>	4	1.8–4.6 2.6	30.1–59.1 1.97	0.059–0.078 1.33	–	–	–
<i>Asaccus caudivolvulus</i>	3	3.6–5.21 1.4	37.4–41.5 1.11	0.098–0.127 1.30	–	–	–
<i>Asaccus platyrhynchus</i>	12	2.57–4.6 1.8	33.5–53.0 1.58	0.069–0.108 1.57	–	–	–
<i>Correlophus ciliatus</i>	2	20.9–23.3 1.1	162.8–218.8 1.34	0.108–0.127 1.18	–	–	–
<i>Dixonius</i> sp.	6	0.4–3.4 8.5	1.4–4.8 3.44	0.294–0.941 3.20	–	–	–
<i>Ebenavia inunguis</i>	4	0.88–1.26 1.4	8.4–10.8 1.29	0.088–0.118 1.33	–	–	–
<i>Gekko gekko</i>	26	2.1–139.9 66.6	47.9–611.9 12.78	0.037–0.224 6.03	28.53 ± 1.07	0.65 ± 0.020	0.98
<i>Haemodracon riebeckii</i>	1	46	193.1	0.24	–	–	–
<i>H. cf. robustus</i>	4	3.9–10.6 2.7	46.3–66.3 1.43	0.078–0.118 1.50	–	–	–
<i>H. cf. brookii</i>	4	7.2–11.3 1.6	65.1–98.1 1.51	0.108–0.118 1.091	–	–	–
<i>H. triedrus</i>	38	0.345–25 72.5	4.8–74.4 15.46	0.039–0.343 8.75	11.03 ± 1.04	0.58 ± 0.019	0.96
<i>Haemodracon</i> sp.	5	2.6–4.1 1.6	19.9–35.4 1.78	0.088–0.176 2.00	–	–	–
<i>Matoatoa brevipes</i>	4	0.45–0.66 1.5	4.2–6.0 1.43	0.098–0.127 1.30	–	–	–
<i>Phelsuma standingi</i>	3	14.4–31.4 2.2	99.4–192.8 1.94	0.137–0.157 1.14	–	–	–
<i>Ptyodactylus ananjevae</i>	4	8.5–14.9 1.8	84.1–105.3 1.25	0.098–0.137 1.40	–	–	–
<i>P. dhofarensis</i>	19	1.2–20.6 17.2	22.1–235.6 10.65	0.049–0.118 2.40	17.9 ± 1.07	0.82 ± 0.031	0.98
<i>P. guttatus</i>	8	1.5–13.7 9.1	17.0–173.2 10.17	0.059–0.118 2.00	12.5 ± 1.12	0.92 ± 0.077	0.96
<i>P. hasselquistii</i>	5	8–16.1 2.0	61.1–117.1 1.92	0.088–0.137 1.56	–	–	–
<i>P. orlovi</i>	3	6.6–10.3 1.6	84.2–146.1 1.73	0.069–0.088 1.29	–	–	–
<i>P. oudrii</i>	8	2.7–4.8 1.8	26.3–67.2 2.56	0.069–0.137 2.00	–	–	–
<i>P. puiseuxi</i>	5	3.3–5.9 1.8	44.1–76.4 1.73	0.059–0.127 2.17	–	–	–
<i>P. ragazzii</i>	11	0.7–20.2 28.9	16.1–228.1 14.17	0.039–0.108 2.75	15.38 ± 1.12	0.82 ± 0.072	0.94

Примечания. Степенные зависимости $S = aM^b$ были рассчитаны для тех видов, число представителей которых в выборке было больше 8, а размеры тела варьировали не менее чем в 9 раз; значения коэффициентов a и b приведены с указанием стандартного отклонения их величины; показатель степени b во всех случаях достоверно отличался как от $2/3$, так и от 1; r – коэффициент корреляции между логарифмами значений S и M .

ный адгезив этих животных, выглядит вполне обоснованным с физических позиций. Однако, это предположение не согласуется с рядом фактов. Прежде всего, ему противостоят случаи отрицательной аллометрии адгезионных поверхностей ($b < 2/3$), которые можно видеть в нашей выборке (таблица 1) и которые были документированы ранее (Bauer, Good, 1986; Irschick et al., 1996; Webster et al., 2009). Кроме того, по данным Бауэра и Рассела (Bauer, Russell, 1991) длина тела у примерно 97% видов гекконовых не превышает 130 мм. Такая длина тела, которую Бауэр и Рассел предлагают считать нижней границей гигантизма этих животных, соответствует по нашим данным массе тела равной примерно 51 г (рис. 3). По данным Meiri (2010) представители Gekkota с длиной тела 130 мм должны в среднем иметь массу еще меньше – примерно 43 г. В нашей выборке размеры, превышающие такой критерий “гигантизма”, имели несколько экземпляров *G. gecko*. При этом у самых крупных представителей этого вида в нашей выборке отношение массы тела к общей площади адгезионных поверхностей не превышает 0.23 Н/см^2 (таблица 1). Максимальная же удельная нагрузка у исследованных нами видов достигала 0.96 Н/см^2 у представителей р. *Dixonius*, у которых площадь адгезионных площадок крайне мала (рис. 2B, таблица 1); у всех остальных животных в нашей выборке этот показатель не превышал 0.35 Н/см^2 . Такие удельные нагрузки на порядок меньше потенциальных возможностей адгезива гекконов (Irschick et al., 1996). Несмотря на ряд объяснений столь значительного “запаса прочности” подошвенных адгезивов (см. обзор Autumn, Puthoff, 2016), вопрос о связи максимальных размеров гекконов с их адгезионными возможностями следует считать открытым.

Здесь мы хотим обратить внимание на то, что проблемы связи между адгезионными возможностями подошвенных фибриллярных структур и размерами тела гекконов не исчерпываются обсуждаемой выше проблемой их максимальных размеров. Площадь подошвенных адгезионных площадок может также ограничивать и минимальный размер животного, которое будет способно с помощью этих площадок прикрепиться к наклонной поверхности.

Адгезионному покрытию гекконов при контакте с субстратом необходима определенная преднагрузка, чтобы достичь надежного сцепления. Величина такой преднагрузки у гекконов примерно в 10 раз меньше результирующей адгезии (Autumn et al., 2000; Autumn et al., 2002). Максимальную адгезию гекконов и других ящериц оценивают на уровне 10 Н/см^2 (Irschick et al., 1996). Поскольку возможность создать преднагрузку в конечном счете также определяется отношением веса тела животных к площади их адге-

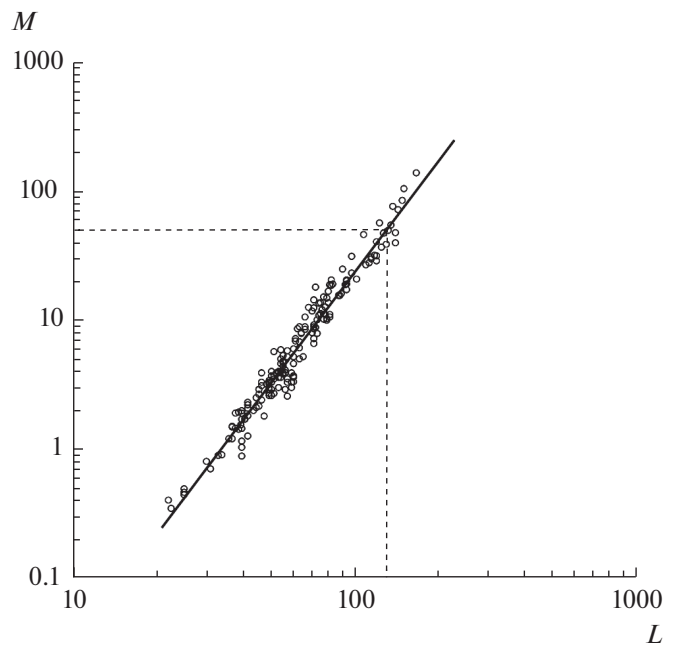


Рис. 3. Длина (L , мм) и масса (M , г) тела у изученных животных, $M = 3.5 \times 10^{-5} L^{2.92}$. Штриховые линии обозначают размеры гекконов (длина тела 130 мм), превышение которых предлагается считать гигантизмом (Bauer, Russell, 1991); в нашей выборке животное с длиной тела 130 мм должно было бы иметь массу, примерно равную 51 г.

зионной поверхности, можно полагать, что данное отношение заведомо обеспечивает уровень необходимой преднагрузки величиной порядка 1 Н/см^2 . В нашей выборке отношение веса тела животных к площади их адгезионной поверхности варьирует (если исключить из рассмотрения представителей рода *Dixonius*) от 0.037 Н/см^2 до 0.343 Н/см^2 , то есть примерно в 10 раз (рис. 2B). Наибольший разброс по этому показателю наблюдается у тех видов, особи которых в наибольшей степени отличались между собой по массе тела, то есть у *G. gecko* и *H. triedrur* (таблица 1). Гекконы токи (*G. gecko*) в нашей выборке достигали, по всей видимости, максимальных для этого вида размеров, превышая упомянутый выше критерий гигантизма, предложенный Бауэром и Расселом (Bauer, Russell, 1991). Поскольку разница в массе тела у самых мелких и самых крупных представителей *H. triedrur* была еще больше, чем у токи (таблица 1), мы полагаем, что самые крупные животные *H. triedrur* также имели размеры близкие к максимальным у этого вида. Самыми же мелкими представителями обоих видов были только что вылупившиеся гекконы, площадь адгезионной поверхности которых была измерена после первой линьки, делающей подошвенный адгезив доступным для контакта с субстратом.

Таким образом, у наиболее крупных представителей *G. gecko* и *H. triedrus* нагрузка, создаваемая весом тела животных на всю адгезионную поверхность, лишь в несколько раз меньше той нагрузки, которой заведомо достаточно для приведения адгезионного покрытия в надежный контакт с субстратом. Однако у самых мелких новорожденных гекконов этих видов нагрузка, создаваемая весом тела, на порядок с лишним меньше этого значения. Показательно, что хотя удельная нагрузка на адгезионные поверхности с поправкой на размеры тела отличается у данных видов в несколько раз, ее минимальные значения, которые наблюдаются у новорожденных гекконов, практически одинаковы (рис. 2B, таблица 1) и составляют около 0.04 Н/см^2 . Если указанное значение общей удельной нагрузки будет характерно для новорожденных гекконов других видов независимо от их размеров, то данное обстоятельство можно будет рассматривать как косвенное подтверждение того, что используемые для лазания фибриллярные адгезивы ограничивают не только максимальные, но и минимальные размеры животных. А именно, обладатель адгезионной площадки должен иметь вес тела, достаточный для создания необходимой преднагрузки на опорную поверхность и надежного сцепления с ней. В этом случае можно ожидать, что при межвидовом сравнении у самых мелких (новорожденных) представителей разных видов площадь адгезионной поверхности будет прямо пропорциональна массе их тела ($b = 1$).

Следует заметить, что положительная аллометрическая зависимость между массой тела животных и площадью их адгезионной поверхности ($b > 2/3$) может в равной степени отражать как тенденцию к относительному увеличению адгезионной поверхности у более крупных животных, так и необходимость более мелким животным иметь относительно меньшие адгезионные поверхности, чтобы обеспечить достаточную преднагрузку для контакта адгезива с опорной поверхностью. То есть, положительная аллометрия может служить формальным указанием на некоторые связанные с размерами тела ограничения в функционировании адгезивов, но не позволяет определить физическую природу и адаптивный смысл этих ограничений. Более того, эмпирически наблюдаемая изометрическая ($b = 2/3$) или даже отрицательная аллометрическая ($b < 2/3$) зависимость площади адгезионной поверхности от массы тела, также не исключают наличия связанных с размером функциональных ограничений, которые, однако, маскируют друг друга.

Например, известно, что удельное сцепление с субстратом адгезионной поверхности малого размера может быть большее, чем сцепление крупной поверхности при том, что обе поверхности покрыты одинаковым фибриллярным адгезивом (Autumn, Puthoff, 2016). Большая адгезионная эф-

фективность относительно малых контактных поверхностей, покрытых фибриллярным адгезивом, является, по всей видимости, причиной ламинарного строения адгезионных площадок у многих гекконов (рис. 1), а также у анолисов. Этот эффект можно объяснить тем, что в реальных условиях вероятность контакта каждой адгезионной фибриллы с опорной поверхностью будет выше на площадке меньшего размера. Иными словами, само уменьшение размеров контактных адгезионных площадок у мелких животных будет аналогично увеличению преднагрузки, даже если преднагрузка, формально вычисляемая как отношение веса тела к площади адгезионной поверхности, окажется неизменной или уменьшится. У мелких организмов данный эффект может снизить необходимость уменьшения площади адгезионной поверхности для достижения нужных значений преднагрузки.

В свою очередь, у крупных животных увеличение отношения веса к площади адгезионной поверхности может, наоборот, способствовать увеличению преднагрузки, что приведет к увеличению числа контактирующих с субстратом адгезионных фибрилл на единицу площади контакта и, соответственно, увеличит суммарную адгезию контактной площадки без увеличения ее площади.

Таким образом, описанные детали физического взаимодействия адгезионных фибриллярных покрытий гекконов с субстратом, сами по себе зависящие от размеров тела животных, могут способствовать сохранению изометрии адгезионных поверхностей.

Кроме того, развитая система управления адгезионными площадками на подошвенной поверхности пальцев (Russell, 1975), по всей видимости, позволяет гекконам достаточно тонко управлять контактными процессами. В частности, хорошо известна гиперэкстензия пальцев гекконов (Russell, 2002), которая начинается при отрыве конечности от субстрата. Гиперэкстензии отводят важную роль в этом процессе. Однако, с равным успехом последовательное распрямление, “флексия”, пальцев после их гиперэкстензии может способствовать локальному созданию необходимой для адгезии преднагрузки во время нового контакта с опорной поверхностью. Данные особенности локомоторного поведения могут в значительной степени компенсировать размерные эффекты, обусловленные соотношением веса тела и площади адгезионных поверхностей.

Приведенный нами обзор и предварительный анализ степенных зависимостей площади адгезионных поверхностей от размеров тела животных, показывает, что, несмотря на предполагаемую простоту функциональных интерпретаций таких зависимостей, они сами по себе плохо подходят для понимания закономерностей формирования

и смысла адаптивных трансформаций адгезионных структур у гекконов и других ящериц. Для прогресса в сравнительном размерном анализе адгезионных структур необходимы подходы, позволяющие разделять и отдельно учитывать различные размернозависимые физические эффекты, влияющие на адгезию, но при этом способные маскировать проявления друг друга.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках проекта ФАНО (0120-1356-032) и гостемы АААА-А16116021660077-3 и при частичной финансовой поддержке РФФ (14-50-00029).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Alibardi L.*, 2009. Cell biology of adhesive setae in gecko lizards // *Zoology*. V. 112. P. 403–424.
- Arzt E., Gorb S., Spolenak R.*, 2003. From micro to nano contacts in biological attachment devices // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 100. P. 10 603–10 606.
- Autumn K., Liang Y.A., Hsieh S.T., Zesch W., Chan W.P. et al.*, 2000. Adhesive force of a single gecko foot-hair // *Nature*. V. 405. P. 681–685.
- Autumn K., Puthoff J.*, 2016. Properties, Principles, and Parameters of the Gecko Adhesive System // *Biological Adhesives*. Springer. P. 245–280.
- Autumn K., Sitti M., Liang Y.A., Peattie A.M., Hansen W.R. et al.*, 2002. From the Cover: Evidence for van der Waals adhesion in gecko setae // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 99. P. 12252–12256.
- Bauer A.M., Good D.A.*, 1986. Scaling of scansorial surface area in the genus *Gekko* // *Studies in Herpetology*. Prague: Charles University. P. 363–366.
- Bauer A.M., Russell A.*, 1991. The Maximum Size of Giant Geckos: A Cautionary Tale // *Bulletin of the Chicago Herpetological Society*. V. 26. P. 25–26.
- Elstrott J., Irschick D.J.*, 2004. Evolutionary correlations among morphology, habitat use and clinging performance in Caribbean Anolis lizards // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 83. P. 389–398.
- Irschick D., Herrel A., Vanhooydonck B.*, 2006. Whole-organism studies of adhesion in pad-bearing lizards: creative evolutionary solutions to functional problems // *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*. V. 192. P. 1169–1177.
- Irschick D.J., Austin C.C., Petren K., Fisher R.N., Losos J.B., Ellers O.*, 1996. A comparative analysis of clinging ability among pad-bearing lizards // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 59. P. 21–35.
- Labonte D., Clemente C.J., Dittrich A., Kuo C.-Y., Crosby A.J. et al.*, 2016. Extreme positive allometry of animal adhesive pads and the size limits of adhesion-based climbing // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 113. P. 1297–1302.
- Labonte D., Federle W.*, 2015. Scaling and biomechanics of surface attachment in climbing animals // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. V. 370. P. 0027.
- Meiri S.*, 2010. Length–weight allometries in lizards // *Journal of Zoology*. V. 281. P. 218–226.
- Peattie A.M., Full R.J.*, 2007. Phylogenetic analysis of the scaling of wet and dry biological fibrillar adhesives // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 104. P. 18595–18600.
- Russell A.P.*, 1975. A contribution to the functional analysis of the foot of the Tokay, *Gekko gekko* (Reptilia: Gekkonidae) // *Journal of Zoology*. V. 176. P. 437–476.
- Russell A.P.*, 2002. Integrative Functional Morphology of the Gekkotan Adhesive System (Reptilia: Gekkota) // *Integrative and Comparative Biology*. V. 42. P. 1154–1163.
- Webster N.B., Johnson M.K., Russell A.P.*, 2009. Ontogenetic scaling of scansorial surface area and setal dimensions of *Chondrodactylus bibronii* (Gekkota: Gekkonidae): testing predictions derived from cross-species comparisons of gekkotans // *Acta Zoologica*. V. 90. P. 18–29.

ON THE SIZE OF GECKO ADHESIVE PADS

O. S. Luchkina^a, R. A. Nazarov^b, and Yu. F. Ivlev^{a,*}

^a*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia*

^b*Zoological museum, Lomonosov Moscow State University, Moscow 125009, Russia*

*e-mail: yuvertb@sevin.ru

The sizes of the digital adhesive pads of the lizards that are capable of moving on inclined or vertical surfaces change with body size. The adhesive pad surface to body mass ratio in different species to some extent, sometimes noticeably, deviates from isometry (i.e. from geometric similarity). Variations in the relation of body size to adhesive pad surface area may be due to different combinations of physical effects which influence adhesion. These effects can limit both the maximal and the minimal body size of the lizards that utilize micro-fibrillar adhesives for climbing.

Keywords: biological adhesion, geckos, surface to mass ratio, isometry, allometry