

УДК 597.828:591.471.32

ЗАКОНОМЕРНОСТИ МОРФОГЕНЕЗА КРЕСТЦОВО-УРОСТИЛЬНОГО СОЧЛЕНЕНИЯ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

© 2010 г. Ю. И. Кружкова, Е. Е. Коваленко

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7/9

E-mail: yulya_kruzhkova@mail.ru

Поступила в редакцию 06.07.09 г.
Окончательный вариант получен 02.10.09 г.

Выявлены закономерности формирования разных типов крестцово-уростильного сочленения у *Ampuza*. Дан обзор факторов, влияющих на форму этого сустава. Обнаружено, что определяющую роль в формировании подвижного или неподвижного сочленения играют топография и время возникновения мышц крестцово-уростильной области. Предложенные механизмы объясняют не только разнообразие норм строения по этому признаку, но и варианты индивидуальной изменчивости.

Ключевые слова: диагностические признаки позвоночника, формообразование, крестцово-уростильное сочленение, мускулатура, бесхвостые амфибии.

Признаки крестцового отдела осевого скелета бесхвостых амфибий относятся к надежным диагностическим признакам в систематике отряда *Ampuza* (на уровне семейств). Среди них тип крестцово-уростильного сочленения является одним из важнейших.

Уростиль — уникальная структура, характерная для осевого скелета только бесхвостых амфибий. Она формируется путем объединения нескольких хвостовых (закрестцовых) нейральных дуг и длинной несегментированной туловищной закладки — гипохордального элемента (Коваленко, 1985). У взрослых особей большую часть этого скелетного элемента составляет окостеневший гипохорд, а закрестцовые нейральные дуги формируют на его дорсальной стороне лишь небольшой гребень, по бокам которого остаются небольшие отверстия для выхода спинномозговых нервов. Число этих отверстий часто используют для определения, сколько закрестцовых нейральных дуг образуют гребень уростиля. Крестцово-уростильное сочленение формируют последний туловищный (крестцовый) и первый хвостовой позвонки.

Формирование такой структуры как уростиль связано со специфическими пространственными отношениями между брюшной полостью, осевыми структурами (нервной трубкой, хордой) и осевой мускулатурой у головастиков. Этими же отношениями обусловлена резкая смена условий формирования позвонков на границе туловище-хвост у личинок бесхвостых амфибий (Коваленко, 1985; Коваленко, Анисимова, 1987). Поэтому последний туловищный и первый хвостовой позвонки имеют разное состояние многих морфологических признаков (различны

степень развития тел позвонков, форма нейральной дуги, наличие и форма сочленовных и поперечных отростков) (Коваленко, 1985, 2000). В связи с этим формирование крестцово-уростильного сочленения существенно отличается от формирования сочленений между туловищными позвонками (рис. 1).

Выделяют следующие состояния признака “тип крестцово-уростильного сочленения”: подвижное двумышцелковое, подвижное одномышцелковое и неподвижное (рис. 1, *в*, *г*). Кроме этих состояний признака описаны еще два, занимающие промежуточное положение между подвижным и неподвижным типом. Первое описано у представителей семейства *Leiopelmatidae* (Moffat, 1974; Duellman, Trueb, 1986). Для него характерны недоразвитые межпозвоночные суставы между всеми позвонками, в том числе и между последним туловищным и первым хвостовым — амфицельные тела позвонков, соединенные фиброхрящом. Такое же строение описывается у некоторых представителей *Sooglossidae* (Trueb, 1973). Второй тип отмечен у кавказской крестовки *Pelodytes caucasicus* (Анисимова, 1985) и пока больше ни у кого не встречен в качестве нормы строения. Крестцово-уростильное сочленение у этого вида является полуподвижным, мышцелки развиты слабо, настоящего сустава нет. На вентральной стороне уростиля имеется выступающий вперед шип, который входит в углубление на вентральной стороне тела крестцового позвонка.

Для того чтобы правильно оценивать значение диагностических признаков при построении филогенетических связей, необходимо представлять, какие морфогенетические механизмы обеспечивают различия в дефинитивном строении у разных пред-

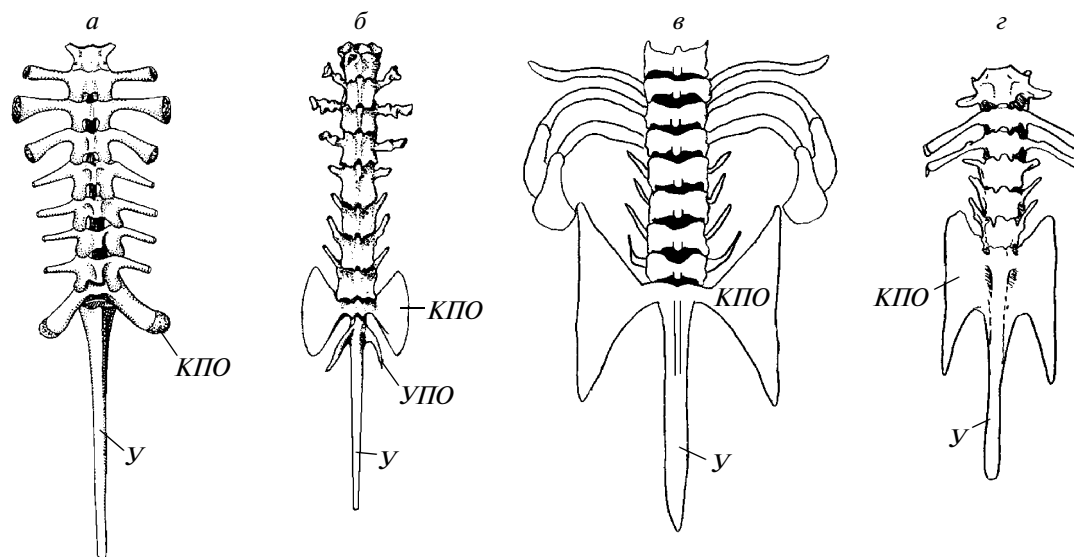


Рис. 1. Строение дефинитивного осевого скелета у представителей Anura (вид с дорсальной стороны): *a* – *Rana temporaria* (по: Гуртовой, Дзержинский, 1992, с изменениями); *б* – *Bombina bombina* (по: Madej, 1965, с изменениями); *в* – *Xenopus laevis*; *г* – *Hymenochirus boettgeri* (по: Lynch, 1973).

КПО – крестцовый поперечный отросток, УПО – уrostильный поперечный отросток, У – уrostиль. Масштаб не соблюден.

ставителей таксона (в данном случае – у представителей отряда Anura). Для объяснения тех или иных особенностей строения крестцово-тазового комплекса в разное время было выдвинуто несколько гипотез (Коваленко, 1985; Коваленко, Анисимова, 1987; Борхвардт, 1995; Hodler, 1949). Однако ни одна из них не объясняла весь диапазон его изменчивости. Особенно слабо были исследованы механизмы формирования крестцово-уростильного сочленения.

Задача нашего исследования – определить механизмы морфогенеза (формообразования) данного признака и выявить те из них, что определяют разные состояния (нормальные и аномальные).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для анализа дефинитивного строения крестца использованы материалы коллекции кафедры зоологии позвоночных СПбГУ (всего 14 видов), а также литературные данные (всего 161 вид из 91 рода и 32 семейств Anura).

Модельными объектами для анализа развития крестцово-тазового комплекса послужили пять видов Anura: краснобрюхая жерлянка *Bombina bombina* (L., 1761) (Bombinatoridae); шпорцевая лягушка *Xenopus laevis* (Daudin, 1802); карликовый когтеносец *Hymenochirus boettgeri* (Tornier, 1896) (Pipidae); травяная лягушка *Rana temporaria* L., 1758 (Ranidae); серая жаба *Bufo bufo* L., 1758 (Bufonidae). Для сравнения был использован фрагментарный материал (гистологические и тотальные препараты) по строению и развитию крестцово-тазового комплекса еще у двух видов Anura: зеленой жабы *Pseudepidalea viridis* (Laurenti,

1768) (Bufonidae) и кавказской крестовки *Pelodytes caucasicus* Boulenger, 1896 (Pelodytidae). Дана систематика по Фросту (Frost, 2007).

Развитие крестцово-тазового комплекса у модельных видов Anura подробно прослежено на серийных гистологических и тотальных препаратах личинок (начиная со стадии закладки почек задних конечностей и до полной редукции хвоста) и дефинитивных особей. Стадии развития личинок Anura определяли по таблицам нормального развития *R. temporaria* (Дабагян, Слепцова, 1975). Кроме собственных материалов в работе использовали препараты из коллекции кафедры зоологии позвоночных СПбГУ, изготовленные другими авторами. Всего было исследовано 242 экземпляра с помощью гистологических методов и более 6 тыс. экз. тотальных препаратов (табл. 1).

Анализ индивидуальной изменчивости крестцово-тазового комплекса проводили на базе коллекции кафедры зоологии позвоночных СПбГУ, организованной в 1979 г. Е.Е. Коваленко (к настоящему моменту коллекция насчитывает более 7 тыс. экз. тотальных просветленных препаратов).

Фиксацию материала проводили в жидкостях Буэна, Серра или в 4%-ном формальдегиде. Для изготовления гистологических препаратов материал проводили через серию спиртов возрастающей концентрации и заключали в парафин. Серийные гистологические срезы толщиной 7–13 мкм выполняли в трех проекциях – поперечной, фронтальной и парасагиттальной, а затем окрашивали гематоксилином по методам Делафильда или Харриса и эозином. Часть гистологических срезов дополнительно окра-

Таблица 1. Исследованные с помощью гистологических (I) и тотальных (II) препаратов особи *Anura*, экз.

Стадия развития	<i>Bombina bombina</i>		<i>Pelodytes caucasicus</i>		<i>Xenopus laevis</i>		<i>Hymenochirus boettgeri</i>		<i>Bufo bufo</i>		<i>Pseudepidalea viridis</i>		<i>Rana temporaria</i>	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
36					5									
37					5		3							
38					3									
39					1				2				5	
40	3				7		2		2				5	
41	2				3		4				1		5	
42					7				1		1		3	
43	1				1		1				1		1	
44	1				1	3	1	3	1		2		2	3
45	1				1	4	1	5		1	3	1	3	3
46	2		1		3	3	3	2	2	3	2	3	3	3
47	1		1		2	5	3	5	2	5	2	3	9	5
48	1				1	4	1	3	2	5		5	4	3
49	2	1	1		2	5	3	3	2	5	1	3	5	4
50	2				2	5		3	2	4		1	7	4
51	2	2	1		2	6	2	5	2	4		3	1	5
52	1	2	1		3	5	3	5	2	5	1	3	6	8
53	1	1			2	7		9	2	5	1	3	11	10
54	2	2	1		2	15	2	10	1	10	1	5	12	15
Постметаморфозная особь	3	1662	2	3	3	2100	2	9	1	1383	1	10	4	859
Всего	25	1670	8	3	51	2162	31	62	24	1430	17	40	86	922

шивали альциановым синим. В работе также использовали гистологические препараты из коллекции кафедр, окрашенные азаном по Ганденгайну. Тотальные просветленные препараты изготавливали по методике Вассерсуга (Wässersug, 1976), предусматривающей дифференцированную окраску на хрящ и кость.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфогенез крестцово-уростильного сочленения. Хорошо известно, что необходимым условием образования подвижного сустава типа “диартроз” между скелетными элементами является их подвижность относительно друг друга (Балеева, 2005; Hall, 1963; Murray, Drachman, 1969; Walker, 1991; Mikic et al., 2000; Lamb et al., 2003; Pitsillides, 2006). Известен случай, когда мышцы, рано начинающие работать в процессе развития (до начала гипертрофии хряща), приводят к формированию сустава (синхондроза) внутри единого хрящевого зачатка. Так формируется граница между лопаткой и надлопаткой у некоторых *Anura* (*B. bufo*, *B. bombina* и *X. laevis*: Балеева, 2005; Балеева, 2001). Отсутствие же подвижности между дву-

мя соприкасающимися скелетными элементами приводит к появлению неподвижных сочленений типа “синостоз” (Эпштейн, 1940; Lelkes, 1958; Drachman, Sokoloff, 1966; Murray, Drachman, 1969; Sullivan, 1974; Hinchliffe, Johnson, 1983; Walker, 1991).

Исходя из этих данных мы обратили особое внимание именно на роль мышечной системы в ходе развития крестцово-уростильного сочленения *Anura*.

У взрослых *Anura* движение позвонков относительно друг друга в предкрестцовом отделе осевого скелета обеспечивается работой нескольких групп мышц. В частности, движение в дорсовентральной плоскости осуществляется межпозвоночными мышцами (*mm. intercrurales*) (рис. 2), соединяющими нейральные дуги соседних позвонков; движение же в латеральной плоскости осуществляется межпоперечными мышцами (*mm. intertransversarii*), соединяющими поперечные отростки соседних позвонков (Ноздрачев, Поляков, 1994; Gaupp, 1896; рис. 2). Обе группы мышц у всех исследованных видов появляются рано (*mm. intercrurales* и *mm. intertransversarii* на 43- и 47-й стадиях соответственно) и уже представлены мышечными трубочками (табл. 2). Их работа, оче-

видно, и приводит к образованию диартроза между зигапофизами соседних нейральных дуг на 49-й стадии (табл. 2) и к началу формирования элементов сустава между телами позвонков на стадии 52 (табл. 2).

У поздних личинок *Anura* подвижность крестцовой и хвостовой нейральных дуг друг относительно друга в дорсовентральной плоскости тоже обеспечивает десятая пара *mm. intercurales* (рис. 2, 3, а), а движение в латеральной плоскости происходит в основном за счет сокращений мощной копчиково-крестцовой мышцы *m. coccygiosacralis* (рис. 2, 4, а–в), соединяющей крестцовые диапофизы с уростилем. У части видов с подвижным крестцово-уростильным сочленением (*R. temporaria*, *B. bufo*) эти мышцы возникают на стадиях 43 и 48 соответственно (табл. 2). Тело хвостового позвонка у представителей этих видов не развивается, и контакт этого позвонка с впереди лежащим крестцовым позвонком формируется на уровне оснований нейральных дуг. На стадии 51 на границе между основаниями крестцовой и первой хвостовой нейральных дуг появляются сплюснутые клетки интерзоны (рис. 3, а) — первый признак начала образования сустава (Walker, 1991; Wang et al., 2001; Pitsillides, 2006). На стадии 53 уже начинают формироваться элементы сустава: мышечки на основаниях нейральной дуги IX и суставные ямки на основаниях нейральной дуги X (т.е. на краниальном конце уростиля). В результате образуется подвижное двумышечковое крестцово-уростильное сочленение.

У видов с неподвижным крестцово-уростильным сочленением (*H. boettgeri*, *X. laevis*) первая из названных мышц очень слабая (а может и вовсе отсутствовать), а вторая закладывается очень поздно, в конце стадии 52 (табл. 2; рис. 4, б). Незадолго до этого события (на стадии 49) постзигапофизы крестцовой и презигапофизы закрестцовой нейральной дуги сливаются в единую хрящевую структуру, а чуть позднее (на стадии 50–51) сливаются и тела этих позвонков, а хрящ общего зигапофизарного образования гипертрофируется (рис. 3, б). Перечисленные факты позволяют предположить, что именно отсутствие мышечной активности (или ее недостаточность) в крестцовой зоне *H. boettgeri* и *X. laevis* приводит к формированию неподвижного крестцово-уростильного сочленения у этих животных (рис. 1, в, г).

У *B. bombina* мы наблюдали промежуточный вариант условий формирования сустава. С одной стороны, у этого вида так же, как у *R. temporaria* и *B. bufo*, между крестцовой и хвостовой нейральными дугами нет зигапофизарных скоплений и хорошо развита пара X междужных мышц. С другой стороны, копчиково-крестцовая мышца у жерлянки появляется так же поздно, как и у *X. laevis* (табл. 2), так что у этого вида латеральное движение между крестцовым и хвостовым позвонками она обеспечить не может до конца стадии 52.

Особое внимание к формированию дефинитивной мускулатуры позволило нам установить, что функцию латерального сгибания осевого скелета в

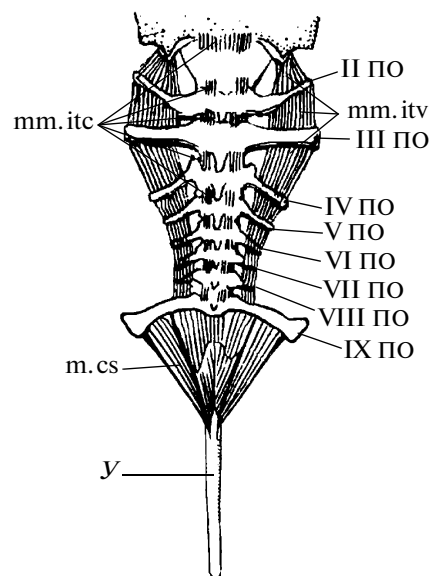


Рис. 2. Мышцы позвоночника *R. temporaria*, вид с дорсальной стороны (по: Ноздрачев, Поляков, 1994, с изменениями).

ПО — поперечный отросток, *m. itc* — *musculus intercuralis*, *m. itv* — *musculus intertransversarii*, *m. cs* — *musculus coccygiosacralis*, I–XI — порядковый номер структуры, ост. обозначения см. на рис. 1.

области крестцово-уростильного сочленения у *B. bombina* берут на себя другие мышцы — пара X *mm. intertransversarii*, которые впервые описаны Кружковой (2008). Они появляются одновременно со впереди лежащими парами этих мышц и довольно рано — на стадии 47 (табл. 2) — и соединяют крестцовые диапофизы с закрестцовыми поперечными отростками, характерными для этого вида (рис. 4, в, г). Совместная работа этих мышц и пары X *mm. intercurales* и создает условия для формирования подвижного крестцово-уростильного сочленения у *B. bombina*. Поскольку первый хвостовой позвонок жерлянки имеет хорошо развитое тело, контакт между ним и крестцовым позвонком формируется не на уровне оснований нейральных дуг, а на уровне тел — так же, как в туловищном отделе. Поэтому в отличие от *Rana* и *Bufo*, у *Bombina* между крестцом и уростилем образуется одномышечковый сустав.

Наличие поперечных отростков на уростиле характерно и для кавказской крестовки. У этого вида копчиково-крестцовая мышца закладывается так же поздно, как и у *B. bombina* и *X. laevis*. Несмотря на это, у *Pelodytes caucasicus* на стадии 49 образуется сустав между зигапофизами позвонков IX и X, а на стадии 51 начинает образовываться сустав между основаниями нейральных дуг этих позвонков (тело позвонка X не развивается). Подвижность этих позвон-

Таблица 2. Последовательность закладки, окрящевания и окостенения подвздошного отростка таза и элементов осевого скелета у разных видов *Anura*, стадии развития

Последовательности этапов	<i>R. temporaria</i>	<i>B. bufo</i>	<i>B. bombina</i>	<i>X. laevis</i>	<i>H. boettgeri</i>
Нейральные дуги; начало:					
– окрящевания предкрестцовых нейральных дуг;	40	40	40	40	40
– окостенения предкрестцовых нейральных дуг;	47	47	43	43	43
– окрящевания крестцовой нейральной дуги;	40	40	40	40	40
– окостенения крестцовой нейральной дуги;	47	47	44	44	43
– окрящевание закрестцовой нейральной дуги I;	40	40	43	43	41
– окрящевание закрестцовой нейральной дуги II	43	43	46	46	44
Тела позвонков:					
– начало окрящевания тел предкрестцовых позвонков;	49	49	46	46	45
– начало окостенения тел предкрестцовых позвонков;	50–51	50–51	47	47	46
– начало окрящевания тела крестцового позвонка;	49	49	46	46	45
– начало окостенения тела крестцового позвонка;	50–51	50–51	47	47	46
– начало окрящевания тела закрестцового позвонка;	–	–	50	50	45
– слияние крестцового и закрестцового позвонка I;	–	–	–	50–51	51
– слияние закрестцовых позвонков;	49	49	51	51	51
– появление интерзоны между телами предкрестцовых позвонков;	51	51	51	51	51
– начало формирования элементов сустава между телами предкрестцовых позвонков (мышцелков и суставных ямок);	52	52	52	52	52
– появление синовиальной полости между телами предкрестцовых позвонков;	54<	54<	54<	54<	54<
– появление интерзоны между телами (или основаниями дуг) крестцового и хвостового I позвонков;	51	51	51	–	–
– начало формирования элементов крестцово-уростильного сустава (мышцелков и суставных ямок);	53	53	53	–	–
– появление синовиальной полости между телами (или основаниями дуг) крестцового и хвостового I позвонков	54<	54<	54<	–	–
Сочленовные отростки:					
– образование мезенхимного зигапофизарного скопления между туловищными позвонками;	42	42	42	42	41
– начало окрящевания зигапофизарного скопления между туловищными позвонками;	44	44	44	44	44
– конец окрящевания зигапофизарного скопления между туловищными позвонками;	47	47	46	46	46
– начало окостенения зигапофизов предкрестцовых позвонков и презигапофиза крестцового позвонка;	49	49	47	47	46
– появление интерзоны между зигапофизами предкрестцовых позвонков;	47	47	47	47	46
– появление синовиальной полости между зигапофизами предкрестцовых позвонков;	49	49	49	49	48
– образование мезенхимного зигапофизарного скопления между туловищными позвонками;	–	–	–	44	40
– начало окрящевания зигапофизарного скопления между крестцовым и хвостовым I позвонками;	–	–	–	46	44
– окончание окрящевания зигапофизарного скопления между крестцовым и хвостовым I позвонками;	–	–	–	49	48
– начало окостенения постзигапофиза крестцового и презигапофиза хвостового I позвонка;	–	–	–	–	–
– появление интерзоны между зигапофизами крестцового и хвостового I позвонков;	–	–	–	–	–
– появление синовиальной полости между зигапофизами крестцового и хвостового I позвонков;	–	–	–	–	–
– появление мезенхимных зачатков крестцовых поперечных отростков;	46	46	46	48	45
– начало окрящевания крестцовых поперечных отростков	47	47	47	49	46

Таблица 2. Окончание

Последовательности этапов	<i>R. temporaria</i>	<i>B. bufo</i>	<i>B. bombina</i>	<i>X. laevis</i>	<i>H. boettgeri</i>
Поперечные отростки (или ребра):					
– начало окостенения крестцовых поперечных отростков;	48	48	48	51	47
– появление мезенхимных закрестцовых поперечных отростков;	–	–	46	–	–
– начало охрящевания закрестцовых поперечных отростков;	–	–	47	–	–
– начало окостенения закрестцовых поперечных отростков	–	–	48	–	–
Вторичная мускулатура; появление мышечных трубочек:					
– mm. interscruales	43	43	43	43	43
– mm. intertransversarii	47	47	47	47	47
– mm. coccygeosacrales	48	48	52	52	52

ков друг относительно друга так же, как и у *B. bombina*, обеспечивается совместной работой пар X междужных и межпоперечных мышц. В постметаморфозный период гипохордальный элемент кавказкой крестовки подходит вплотную как к хвостовым нейральным дугам, так и к крестцовому позвон-

ку (рис. 3, в). Такое его положение не может не ограничивать подвижность последних структур относительно друг друга, что в свою очередь приводит к частичной деградации крестцово-уростильного сустава (или неполному его формированию). Так, суставная полость между постзигапофизами IX и пре-

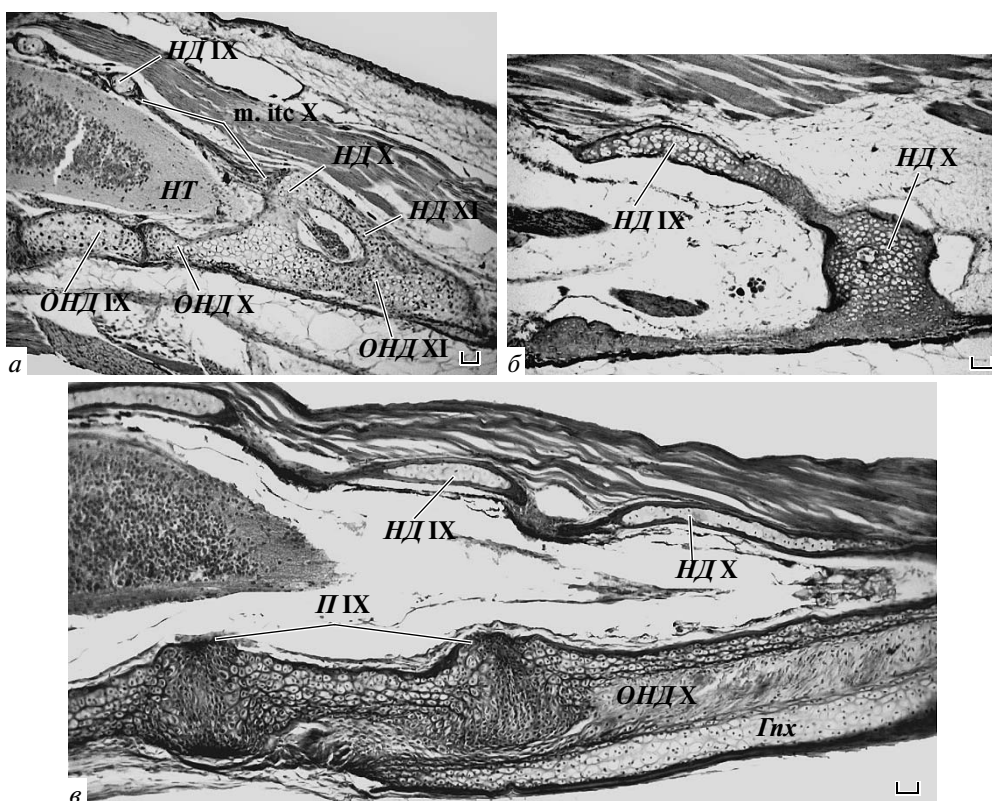


Рис. 3. Парасагитальные срезы крестцовой области позвоночника личинок *Rana temporaria* на стадии 51 (а), *Xenopus laevis* на стадии 50 (б) и постметаморфозной особи *Pelodytes caucasicus* (в).

Гпх – гипохордальный элемент, П – позвонок, НД – нейральная дуга, НТ – нервная трубка, ОНД – основание нейральной дуги, ост. обозначения см. на рис. 2.

Масштаб: а – 52, б – 83, в – 76 мкм.

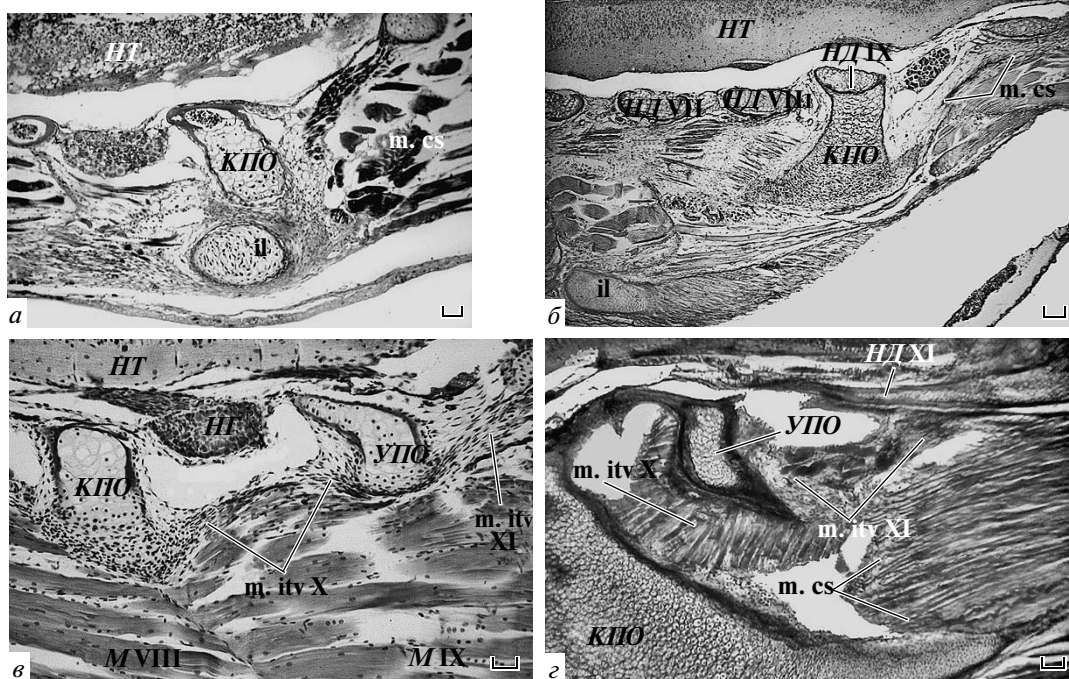


Рис. 4. Фронтальные срезы крестцовой области позвоночника на уровне середины нервной трубки личинок *Rana temporaria* (а) и *Xenopus laevis* (б) на стадии 52, а также *Bombina orientalis* (в, г) на стадиях 49 и 54 соответственно.

М – миомер, НГ – нервный ганглий, ил – подвздошный отросток таза, ост. обозначения см. на рис. 3. Масштаб: а, в – 52, б – 130, г – 19 мкм.

зигапофизами X практически исчезает, а суставная полость между основаниями нейральных дуг позвонков IX и X так и не образуется. Однако работа нескольких групп мышц в крестцово-уростильной области кавказкой крестовки (межпоперечных, междужных и копчиково-крестцовых) все же не дает полностью исчезнуть подвижности между последним туловищным и хвостовым позвонками, а самим позвонкам полностью слиться. В результате на протяжении всей жизни животного у него сохраняется полуподвижное крестцово-уростильное сочленение. Даже небольших движений в этой области у кавказкой крестовки оказывается достаточно для формирования описанного Анисимовой (1985) подобия суставной ямки на вентральной стороне тела крестцового позвонка, в которую входит краниальный конец гипохорда.

У форм, несущих поперечные отростки на уростиле, закладывается и развивается пара XI межпоперечных мышц, соединяющая уростильные диапофизы с позади лежащей нейральной дугой. Эта пара мышц появляется одновременно с X, но ее сократительная деятельность не приводит к образованию подвижного сустава между первыми двумя хвостовыми нейральными дугами. Не возникает этот сустав также и при наличии двух пар поперечных отростков на уростиле (на хвостовых нейральных дугах I и II), что является довольно обычной аномалией у видов, имеющих в норме одну пару таких отростков. Этот

факт можно объяснить следующим образом. Межпоперечные мышцы – единственные, соединяющие соседние закрестцовые (хвостовые) нейральные дуги друг с другом. Междужные мышцы, обеспечивающие сгибание позвоночника в дорсовентральной плоскости, не закладываются в этой области. После метаморфоза гипохордальный элемент объединяется со всеми хвостовыми нейральными дугами. Таким образом, складывается ситуация, похожая на описанную выше у кавказкой крестовки при формировании крестцово-уростильного сочленения. Но в отличие от нее усилий только одной группы относительно слабых мышц, очевидно, недостаточно для поддержания подвижности между закрестцовыми позвонками при наличии такого мощного препятствия, как слившийся с ними гипохорд.

Индивидуальная изменчивость крестцово-уростильного сочленения. В индивидуальной изменчивости разных видов бесхвостых амфибий встречаются почти все типы этого сочленения (как отклонения от нормы строения) – подвижный сустав (при неподвижном в норме), неподвижный (при подвижном в норме) и полуподвижный (при подвижном в норме). Такого рода отклонения встречаются с разной частотой у разных видов (Коваленко, 1992, 2000). Например, у *Bombina*, в норме имеющей подвижный одномышцелковый сустав, неподвижное сочленение крестцового позвонка с уростилем составляет 6–8%. У ранид и буфонид, которые в норме имеют подвиж-

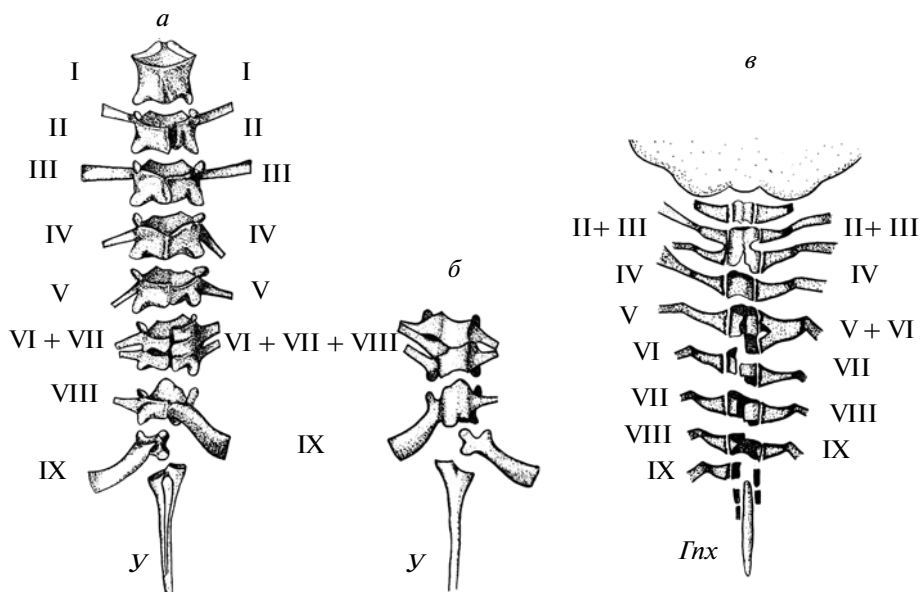


Рис. 5. Аномальные позвонки дефинитивной особи *Rana temporaria* (а, б) и ее личинки на стадии 52 (в), демонстрирующие нарушения сегментации по типу нарастающей асимметрии; вид с дорсальной (а) и вентральной (б, в) сторон.

I–IX – номера позвоночных сегментов, ост. обозначения см. на рис. 3. Масштаб не соблюден.

ный двумышечковый сустав, такая аномалия встречается гораздо реже – 1.5 и около 1% у *Bufo* и *Rana* соответственно. Причем степень слияния крестца и уростиля может быть разной – от частично подвижного сустава через варианты неподвижного сустава, но при хорошо различимой границе между позвонками и до таких вариантов, когда границу между позвонками трудно установить.

У *Xenopus* в норме формируется неподвижное сочленение между последним туловищным позвонком (в норме – IX) и уростилем. Формально позвонки IX и X в норме сочленены неподвижно, но в индивидуальной изменчивости встречаются варианты, когда последним туловищным (крестцовым) позвонком является X или (реже) VIII. Коваленко (2003) на большом материале провела анализ вероятностей отклонений от нормы в этом суставе. Было установлено следующее.

1. При нормальном положении крестцовых диапофизов (на позвонке IX) формирование диартроза между крестцом и уростилем возможно, но вероятность этого события крайне низка (0.001).

2. При смещении крестца назад (на позвонок X и при условии, что позвонок IX не несет крестцовых отростков) неподвижное сочленение “переносится” на контакт позвонка X с уростилем.

3. При смещении крестца вперед (на позвонок VIII и при условии, что позвонок IX не несет крестцовых отростков) неподвижное сочленение “переносится” на контакт позвонка VIII с уростилем.

Кроме того, в упомянутой выше работе (Коваленко, 2003) было показано, что вероятность сочетания состояний признаков подчиняется следующему правилу: она равна произведению вероятностей каждого из них. Если, например, три признака варьируют независимо, то вероятность реализации комбинаций этой группы будет равна произведению вероятностей всех трех событий (их совпадению): 1) смещение признаков крестца вперед (вероятность 0.01); 2) освобождение позвонка IX от уростиля (максимальная вероятность 0.04); 3) слияние позвонков IX и VIII (0.005). Ограничения на реализацию каждого признака увеличивают ограничения на их сочетание. Вероятность сочетания всех трех признаков оказывается столь малой величиной (0.000002), что объем необходимой выборки существенно превышает плодовитость пар данного вида¹.

Особую группу отклонений от нормы составляют варианты нарушения сегментации по типу “нарастающей асимметрии” (рис. 5). Их общая морфогенетическая причина – разница в длине сегментов правой и левой сторон личинки (Коваленко, 1983, 1992, 2000), притом, что длины сегментов одной стороны примерно равны. Такие условия возникают в раннем органогенезе (на стадии сегментации) и далее приводят к самым разным аномалиям осевого скелета. Раз-

¹ Такие группы вариантов можно назвать запрещенными, независимо от того, невозможны они в принципе или вероятность их воспроизведения исключительна мала. В последнем случае запрет вводится не механизмами морфогенеза, а плодовитостью данного вида.

	ош	ш	ц	Всего
п	7	54	44	105
нп	37	2		39
Всего	44	56	44	144

	п	нп	Всего
+	29		29
0	62	27	89
Всего	91	27	118

	ош	ш	ц	Всего
+	7	7	15	29
0	34	40	26	100
Всего	41	47	41	129

	ц +	ш +	ош +	ц 0	ш 0	ош 0	Всего
п	15	7	7	24	36		89
нп					2	24	26
Всего	15	7	7	24	38	24	115

Рис. 6. Спектры возможных комбинаций состояний признаков: а – форма крестцового диапофиза (по горизонтали) и тип крестцово-уростильного сочленения (по вертикали); б – тип крестцово-уростильного сочленения (по горизонтали) и наличие поперечных отростков на уростиле (по вертикали); в – форма крестцового диапофиза (по горизонтали) и наличие поперечных отростков на уростиле (по вертикали); г – форма крестцового диапофиза и наличие поперечных отростков на уростиле (по горизонтали) и тип крестцово-уростильного сочленения (по вертикали).

Указано число видов, у которых встречен данный вариант строения крестцово-уростильной области, (■) – варианты строения, реально встреченные у бесхвостых амфибий.

ош, ш, ц – очень широкие, умеренно широкие и цилиндрические диапофизы соответственно; п, нп – подвижное и неподвижное крестцово-уростильное сочленение соответственно; “+”, “0” – наличие и отсутствие поперечных отростков на уростиле.

нища в расположении сегментов (при прослеживании их взаимоположения спереди назад) постепенно накапливается к каудальному концу. Задние сегменты одной стороны оказываются все более смещенными по своему положению относительно сегментов другой стороны (рис. 5, в). При определенном значении этой разницы в длине сегментов в конце туловища может складываться следующая ситуация: позвоночные сегменты одной стороны (полупозвонки) настолько смещены относительно одноименной половины другой стороны, что уже не могут сформировать с ней целый позвонок. В результате в зависимости от разницы в длине сегментов возникают самые разнообразные варианты положений между последними элементами туловищного отдела и первыми элементами хвостового отдела.

Так, в конце туловища может остаться “свободная”, ни с чем не связанная, половина позвонка (рис. 5). Могут возникнуть условия для слияния нечетного числа закладок (рис. 5, а, б). Соответственно, при этом возникают необычные суставы или блоки из слившихся позвонков, которые резко отличаются от нормы строения, но не могут стать ею для билатерально симметричного животного. Тем не менее, при определенных условиях развития (например, при намеренно созданной или естественно высокой плотности личинок) варианты строения на основе “нарастающей асимметрии” могут носить характер массовых аномалий (Коваленко, Данилевская, 1991; Коваленко, 2000). Морфогенетические причины этой большой группы аномалий выявлены (Коваленко, 1983, 2000) и их следует рассматривать как дополнительные условия действия механизмов нормального развития.

Разнообразие вариантов дефинитивного строения крестцово-тазового комплекса Anura. С помощью метода спектров (Коваленко, 1996а) мы провели анализ возможных и реально встречающихся комбинаций из состояний основных остеологических признаков крестцово-уростильного отдела. Нас интересовало, как сочетаются между собой следующие признаки – форма крестцового диапофиза, наличие поперечных отростков на уростиле и характер крестцово-уростильного сочленения – и варьируют ли они независимо или абсолютно независимо. Сначала были составлены спектры для анализа попарной комбинации признаков: 1) форма крестцового диапофиза и тип крестцово-уростильного сочленения (рис. 6, а); 2) наличие отростков на уростиле и тип крестцово-уростильного сочленения (рис. 6, б); 3) форма крестцового диапофиза и наличие отростков на уростиле (рис. 6, в). Затем был составлен результирующий спектр (рис. 6, г).

Результаты анализа показали, что все группы признаков имеют ограничения на реализацию их комбинаций и, соответственно, результирующий спектр показывает еще большие ограничения. Ведь, как было отмечено выше, вероятность реализации комбинаций равна произведению вероятностей отдельных признаков.

Так, при цилиндрических крестцовых отростках крестцово-уростильное сочленение всегда подвижно (рис. 6, а, г). При очень широких отростках, напротив, это сочленение всегда неподвижное, кроме тех случаев, когда на уростиле есть поперечные отростки (рис. 6, г). При умеренно расширенных крестцовых диапофизах в подавляющем большинстве случаев

(у 54 из 56 исследованных видов) сочленение с уростилем подвижное (рис. 6, а, з).

В свете изложенных выше данных такая корреляция понятна. У форм с узкими (*R. temporaria*) или умеренно расширенными крестцовыми диапофизами (*B. bufo* и *P. viridis*) копчиково-крестцовая мышца формируется гораздо раньше, чем у таковых с сильно расширенными диапофизами (*B. bombina*, *H. boettgeri*, *X. laevis*). Ее появление является одним из факторов, ограничивающих процесс разрастания отростков, так как она занимает большое пространство каудальнее них (рис. 4, а; Кружкова, 2008). В то же время, чем раньше формируется мышца, тем раньше возникает подвижность между последней туловищной и первой хвостовой нейральной дугой. Так возникает связь признаков: 1) несильно расширенные отростки и подвижное крестцово-уростильное сочленение; 2) сильно расширенные отростки и неподвижное сочленение.

Образование подвижного сочленения при очень широких крестцовых крыльях (т.е. при позднем формировании копчиково-крестцовой мышцы) встречается только при наличии поперечных отростков на уростиле (рис. 6, з). Наличие этих отростков подразумевает возможность раннего возникновения подвижности между крестцовой и хвостовой нейральными дугами за счет работы пары межпоперечных мышц X, причем вне зависимости от времени появления копчиково-крестцовой мышцы. Вместе с тем межпоперечные мышцы, гораздо меньшие по объему, чем копчиково-крестцовые, практически не препятствуют росту крестцовых крыльев в каудальном направлении (рис. 4, в, з). Раннее развитие подвижности в крестцово-уростильном сочленении при наличии уростильных отростков объясняет и наличие второго устойчивого сочетания признаков: в присутствии поперечных отростков на уростиле крестцово-уростильное сочленение всегда подвижное (рис. 6, б, з).

Полученные данные о различиях в условиях формирования крестцово-уростильного сочленения в нормальном онтогенезе помогают понять и некоторые межвидовые различия в индивидуальной изменчивости крестца, выявленные Коваленко (1996а, б, 2000, 2003, 2007). Например, то, что для *R. temporaria* и *B. bufo* (видов с ранним возникновением т. *sosygeosacralis*) слияние крестца с уростилем в индивидуальной изменчивости имеет низкую вероятность (не более 1.5%). Для *B. bombina* (вида, у которого подвижность между крестцовым и хвостовым позвонками на ранних этапах обеспечивают более слабые мышцы - пара *mm. intertransversarii X*), частота слияния больше, чем у травяной лягушки и серой жабы (6–8.5%). У *X. laevis* (вида с поздним возникновением т. *sosygeosacralis* и отсутствием поперечных отростков на уростиле и пары *mm. intertransversarii X* соответственно) в отличие от *Rana*, *Bufo* и *Bombina* последний туловищный позвонок независимо от его номера почти всегда слит с уростилем. Подвижное

крестцово-уростильное сочленение у этого вида зарегистрировано только у двух экземпляров из 2100 исследованных (Коваленко, 2003), но у них были обнаружены поперечные отростки на уростиле. То есть данные особи демонстрировали сочетание признаков крестцово-уростильного отдела, характерное для *B. bombina*, при котором формирование подвижного сочленения между крестцом и уростилем вполне закономерно.

Итак, перечисленные факты и их анализ позволяют заключить следующее. На дефинитивное строение крестцово-уростильного сустава у бесхвостых амфибий влияют следующие морфогенетические факторы.

1. Характер сегментации (симметричное или асимметричное положение сегментов тела).
2. Степень развития тела первого хвостового позвонка.
3. Положение гипохордального хряща относительно последнего туловищного позвонка.
4. Наличие поперечных отростков на уростиле.
5. Топография и время возникновения мышц крестцово-уростильной области.

Центральную роль в формировании подвижного, неподвижного или промежуточного типа крестцово-уростильного сочленения играют топография и время возникновения мышц крестцово-уростильной области. Форму сустава, если он образуется, определяют остеологические параметры крестцового и первого хвостового позвонков.

Все эти признаки имеют ограничения на комбинации из своих состояний, что определяет диапазон возможных их сочетаний. В результате — диапазон реальной изменчивости по признаку “тип крестцово-уростильного сочленения”, хотя и демонстрирует большое разнообразие норм строения и вариантов индивидуальной изменчивости, неизбежно имеет диапазон запретов (или маловероятных комбинаций). Эти морфогенетические запреты и создают дистанцию между разными представителями бесхвостых амфибий. Условия морфогенеза структуры являются неизбежными и существенными ограничителями диапазона ее возможной изменчивости в онтогенезе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анисимова Е.В. Строение крестцово-уростильного сочленения у кавказской крестовки (*Pelodytes caucasicus*) // Вопросы герпетологии: Сб. докл. Л.: Изд-е Зоол. ин-та, 1985. С. 10–11.
- Балеева Н.В. Строение и развитие грудного пояса хвостатых и бесхвостых амфибий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПбГУ, 2005. 17 с.
- Борхварт В.Г. О формировании крестцово-подвздошного скелетного комплекса в онтогенезе тетрапод // Зоол. журн. 1995. Т. 74. Вып. 5. С. 84–94.
- Гуртовой Н.Н., Держинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Земноводные, пресмыкаю-

- щиеся/Под ред. Матвеева Б.С., Гуртового Н.Н. М.: Высш. шк., 1978. 407с.
- Дабаян Н.В., Слепцова Л.А. Травяная лягушка *Rana temporaria* L. // Объекты биологии развития/Под ред. Детлаф Т.А. М.: Наука, 1975. С. 442–462.
- Коваленко Е.Е. Коррелятивные изменения в позвоночнике травяной лягушки *Rana temporaria* // Зоол. журн. 1983. Т. 62. Вып. 4. С. 564–569.
- Коваленко Е.Е. Строение, развитие и изменчивость позвоночника травяной лягушки (*Rana temporaria* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1985. 16 с.
- Коваленко Е.Е. Аномалии позвоночника бесхвостых амфибий. СПб.: Изд-во СПбГУ, 1992. 142 с.
- Коваленко Е.Е. Анализ изменчивости крестца Anura. 1. Метод анализа изменчивости крестца бесхвостых амфибий // Зоол. журн. 1996а. Т. 75. Вып. 1. С. 52–66.
- Коваленко Е.Е. 2. Изменчивости крестца у представителей рода *Rana* // Там же. 1996б. Т. 75. Вып. 2. С. 222–236.
- Коваленко Е.Е. Изменчивость посткраниального скелета бесхвостых амфибий: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: ЗАО “Познание”, 2000. 117 с.
- Коваленко Е.Е. Изменчивость крестца у шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (Pipidae) при нормальном морфогенезе конечностей // Зоол. журн. 2003. Т. 82. Вып. 10. С. 1222–1238.
- Коваленко Е.Е. Изменчивость крестца у шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (Pipidae) при абберрантном морфогенезе конечностей // Там же. 2007. Т. 86. Вып. 1. С. 66–80.
- Коваленко Е.Е., Анисимова Е.В. Особенности строения и развития крестцово-уростильной области бесхвостых амфибий // Там же. 1987. Т. 66. Вып. 4. С. 557–566.
- Коваленко Е.Е., Данилевская С.Э. Экспериментальное получение аномалий позвоночника у бесхвостых амфибий. 1. Развитие личинок. 2. Аномалии позвоночника // Вестн. ЛГУ. 1991. Вып. 2. № 1. С. 11–23.
- Кружкова Ю.И. Строение, развитие и изменчивость крестцово-газового комплекса бесхвостых амфибий (Amphibia, Anura): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: Лема, 2008. 17 с.
- Ноздрачев А.Д., Поляков Е.Л. Анатомия лягушки (Лабораторные животные). М.: Высш. шк., 1994. 320 с.
- Эпштейн Г.Я. Лечение ложных суставов и замедленной консолидации. Л.: Госизд-во мед. лит-ры, 1940. 143 с.
- Baleeva N. Formation of the scapular part of the pectoral girdle in anuran larvae // Russ. J. Herpetol. 2001. V. 8. № 3. P. 195–204.
- Drachman D.B., Sokoloff L. The role of movement in embryonic joint development // Devel. Biol. 1966. V. 14. P. 401–420.
- Duellman W.E., Trueb L. Biology of amphibians. N.Y.: Mc Grow-Hill, 1986. 670 p.
- Frost D.R. Amphibian species of the world: an online reference. 2007. (<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA)
- Gaupp E. Eckers und Wiedersheim Anatomie des Frosches. Abt. 1. Lehre vom Skelet und vom Muskelsystem. Braunschweig: Druck und Verlag von Friedrich Vieweg und Sohn, 1896. 229 p.
- Hall B.K. Cartilage changes after experimental immobilization of the knee joint in the young rat // J. Bone Joint Surg. Am. 1963. V. 45. P. 36–44.
- Hinchliffe J.R., Johnson D.R. Growth of cartilage // Cartilage. V. 2 / Ed. Hall B. K. N.Y.: Acad. Press, 1983. P. 255–295
- Hodler F. Untersuchungen uber die Entwicklung von Sacralwirbel und Urostyl bei den Anuren, Ein Beitrag, zur Deutung des anuren Amphibientypus // Rev. Suisse Zool. 1949. V. 56. № 4. P. 747–790.
- Lamb K.J., Lewthwaite J.C., Bastow E.R., Pitsillides A.A. Defining boundaries during joint cavity formation: going out on a limb // Int. J. Exp. Pathol. 2003. V. 84. P. 55–67.
- Lelkes G. Experiments *in vitro* on the role of movement in the development of joints // J. Embryol. Exp. Morphol. 1958. V. 6. № 2. P. 183–186.
- Lynch J.D. The transition from archaic to advanced frogs // Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems / Ed. Vial J. L. Columbia: Univ. Missouri Press, 1973. P. 133–182.
- Madej Z. Variations in the sacral region of the spine in *Bombina bombina* (Linnaeus, 1758) and *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758) (Salientia, Discoglossidae) // Fcta. Biol. Cracoviensia. 1965. V. 8. № 2. P. 185–197.
- Mikic B., Johnson T.L., Chhabra A.B. et al. Differential effects of embryonic immobilization on the development of fibrocartilaginous skeletal elements // J. Rehabil. Res. Devel. 2000. V. 37. № 2. P. 127–134.
- Moffat L.A. The development and adult structure of the vertebral column in the *Leiopelma* (Amphibia: Anura) // Proc. Linn. Soc. N. S. W. 1974. V. 98. № 3. P. 142–174.
- Murray P.D.F., Drachman D.B. The role of movement in the development of joints and related structures: the head and neck in the chick embryo // J. Embryol. Exp. Morphol. 1969. V. 22. № 3. P. 349–371.
- Pitsillides A.A. Early effects of embryonic movement: ‘a shot out of the dark’ // J. Anat. 2006. V. 208. P. 417–431.
- Sullivan G.E. Skeletal abnormalities in chick embryos paralysed with decamethonium // Aus. J. Zool. 1974. V. 22. № 4. P. 429–438.
- Trueb L. Bones, frogs and evolution // Evolution biology of the anurans: contemporary research on major problems. Columbia: Univ. Missouri Press, 1973. P. 65–132.
- Walker J.M. Musculoskeletal development: a review // Phys. Ther. 1991. V. 71. P. 878–889.
- Wang Q., Green R.P., Zhao G., Ornitz D.M. Differential regulation of endochondral bone growth and joint development by FGFR1 and FGFR3 tyrosine kinase domains // Development. 2001. V. 128. P. 3867–3876.
- Wassersug R.J.A. Procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates // Stain Techn. 1976. V. 51. № 2. P. 131–134.

Regularities of Morphogenesis of the Sacrourothelial Joint in Anura

Yu. I. Kruzhkova and E. E. Kovalenko

St. Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7/9, St. Petersburg, 199034 Russia

e-mail: yulya_kruzhkova@mail.ru

Abstract—The regularities in the formation of different types of Anura sacrourothelial joints have been determined. A review of factors that affect the form of this joint is presented. It has been established that the determinant role in the formation of a moveable or immoveable joint is played by the topography and time of the appearance of muscels in the sacrourothelial area. The proposed mechanisms explain not only the diversity of structural norms depending on this feature, but also options of individual variability.

Key words: diagnostic character of the vertebral column, shaping, sacrourothelial joint, muscular system, Anura (batrachians)