

УДК 597.828:591.471.32

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗВИТИЯ СЕРОЙ ЖАБЫ *BUFO BUFO* (ANURA, BUFONIDAE). 2. ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ОСЕВОГО СКЕЛЕТА

© 2013 г. Е. Е. Коваленко*, Ю. И. Кружкова**

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

**Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена
191186 С.-Петербург, набережная реки Мойки, д. 48

E-mail: kovalenko_i@mail.ru

Поступила в редакцию 05.07.12 г.

Окончательный вариант получен 27.12.12 г.

Проведен анализ индивидуальной изменчивости диагностических признаков осевого скелета у всех потомков одной пары производителей серой жабы, выращенных в лабораторных условиях (при максимальном снижении естественной элиминации). Всего исследовано 1633 экземпляра; зарегистрировано более 50 аномалий скелета. Приведены фактические данные по частоте отклонений “фоновых аномалий” (Коваленко, 2003) от нормы у данного вида. Рассмотрены коррелятивные отношения между проявлением отдельных вариантов состояний признаков. Обсуждается проблема соотношения нормы и аномалий в индивидуальной изменчивости.

Ключевые слова: *Bufo bufo*, посткраниальный скелет, индивидуальная изменчивость, “фоновые аномалии”, диагностические признаки.

DOI: 10.7868/S0475145013040058

Проблема соотношения нормы и аномалий (индивидуальной изменчивости) стоит перед исследователями многих направлений биологии (систематика, палеонтология, экспериментальные исследования развития в оптимальных или намеренно экстремальных условиях и мн. др.). В любом случае для анализа собственных данных исследователю необходима какая-то точка отсчета, относительно которой можно оценить строение интересующего его объекта. В отношении нормы такие модели, казалось бы, созданы и создаются. Это типовые описания нормального дефинитивного строения таксонов, а также описания изменений строения в ходе онтогенеза для модельных объектов (например, таблицы нормального развития). Но в отношении отклонений от нормы исследователи вынуждены пользоваться разрозненными данными, опираясь в основном на единичные описания аномалий, встреченных у разных видов при разных обстоятельствах (в природной популяции, при лабораторном выращивании, в результате намеренного вмешательства в ход онтогенеза и т.п.). Такая фрагментарная информация обычно не позволяет сделать даже элементарные обобщения. Например, насколько тот или иной вариант аномального строения типичен для данного таксо-

на и только ли для него, какова вероятность его встречаемости, с какими другими аномальными вариантами строения он обычно коррелирует и др. Опираясь на не полную информацию, исследователи нередко приходят к необоснованным выводам.

Так, не зная о том, что ряд аномалий строения проявляются совместно, т.е. представляют собой один синдром, автор, описывая их по отдельности, невольно множит абсолютное число отклонений и приходит к выводу о высоком уровне аномалий (Pugener, Maglia, 2009; Неустроева, 2012). Не зная о том, какие варианты изменчивости типичны для данного вида (или близких к нему видов) и с какой частотой они у него проявляются даже при оптимальных условиях развития, можно легко придти к заключению о том, что развитие проходило в экстремальных условиях только на основании абсолютного числа обнаруженных аномалий (Вершинин, 1985, 1989). Нередко такое преувеличенное представление об уровне аномалий у данного вида побуждает исследователя к слишком далеко идущим выводам, например, о том, что вид находится на грани вымирания (Pugener, Maglia, 2009).

Такой подход основан на теоретическом представлении, что в оптимальных условиях развития

Частота встречаемости различных аномалий осевого скелета в серии лабораторного выращивания *Bufo bufo*. N – норма строение признака, HA – нарастающая асимметрия, HC – нарушение сегментации, ШП – шахматный порядок элементов (терминология по Коваленко, 1992), римские цифры (I–X) – порядковые номера элементов

Признак				Экземпляры	Доля от общего числа исследованных, %	
Сегментация	Синдром HC	с эффектом HA	с ШП	с нечетным слиянием	34	2.08
				со свободным полупозвонком	15	0.92
				всего	46	2.82
		всего		98	6	
всего		111	6.8			
N	всего		1522	93.2		
Позвонки	число туловищных позвонков	аномальное	8	5	0.31	
			8.5	10	0.61	
			9.5	16	0.98	
			10	8	0.49	
			другие варианты	2	0.12	
			всего	41	2.51	
	N		9	1592	97.49	
	развитый закрестцовый позвонок (X)	свободный	целый	9	0.55	
			левая часть	2	0.12	
			правая часть	7	0.43	
			всего	18	1.1	
		несвободный	целый	14	0.86	
			левая часть	3	0.18	
			правая часть	12	0.74	
			всего	29	1.78	
	всего		47	2.88		
	N		1586	97.12		
	варианты слияния позвонков	тела и невральные дуги	череп + I + II	1	0.06	
			череп + I	1	0.06	
			I + II	13	0.8	
			II + III	1	0.06	
			III + IV	3	0.18	
			IV + V	1	0.06	
			V + VI	6	0.37	
			VIII + IX	3	0.18	
			IX + ур	3	0.18	
			IX + X свободный	1	0.06	
всего		33	2.02			
дистальные части поперечных отростков		II + III	81	4.96		
		III + IV	1	0.06		
		IV + V	3	0.18		
		V + VI	2	0.12		
		всего	87	5.33		

Таблица. Окончание

Признак		Экземпляры	Доля от общего числа исследованных, %		
Сочленовые отростки	презигапофизы на I позвонке	левый/правый	5/4	0.31/0.25	
		оба	1	0.06	
		всего	10	0.61	
		норма	1623	99.39	
	граница “туловище–хвост”	презигапофизы на X позвонке	левый	14	0.87
			правый	23	1.41
			оба	14	0.86
			всего	51	3.12
		постзигапофизы на IX позвонке	левый/правый	55/74	3.37/4.53
			оба	54	3.31
			всего	183	11.21
			N	всего	1450
	Поперечные отростки	поперечные отростки на уростиле	левый/правый	27/43	1.65/2.63
оба			11	0.67	
всего			81	4.96	
форма предкрестцовых отростков		бифуркация	левый/правый	33/45	2.02/2.76
			оба	25	1.53
			всего	91	5.57
		N	всего	1530	93.69
крестцовые отростки		аномалии	1	4	0.25
			1 и 1 (на разных позвонках)	16	0.98
			2 отростка не на IX позвонке	11	0.67
			3	26	1.59
			4	2	0.12
			всего	59	3.61
		N	всего	1574	96.39
число предкрестцовых отростков		отклонения в числе отростков	всего	387	23.7
		N	всего	1246	76.3

должна воспроизводиться только норма строения. А все отклонения от нее объясняются теми или иными причинами, нарушающими нормальный путь онтогенеза (Коваленко, 2003а). Этот взгляд диктует доминирующая ныне концепция эволюции (современный дарвинизм или СТЭ). Хотя прямо в ее положениях этого не сказано (см. Воронцов, 2004), но это легко читается из контекста работ на тему “история эволюционного учения” (История биологии, 1972; Чайковский, 2003; Воронцов, 2004; Назаров, 2005). Альтернативной версией по этому вопросу является концепция эпигенетической эволюции (см. Шишкин,

2006). Она предполагает, что онтогенез при прочих равных, имеет не один, заранее заданный путь, а несколько возможных и разнорезультатных решений (и, соответственно, несколько разных результатов развития).

К сожалению, прямой путь к проверке этих альтернативных версий пока не был предложен и вопрос до сих пор остается открытым. Действительно, как возможно проверить, однозначен ли результат онтогенеза конкретной особи или имеется некоторое число возможных результатов, если каждая особь проходит развитие всего один раз? Но может быть, решение следует искать в проверке

результатов развития всех потомков, полученных от одной пары производителей, выращенных в одинаковых и примерно оптимальных условиях в лаборатории? Такая группа будет практически изолирована от факторов естественной элиминации, т.к. к минимуму сведены многие воздействия внешней среды, влияющие на результат развития (хищники и паразиты, колебания температуры, наличие корма и пр.). Насколько определен будет результат развития в таких условиях? Какое число вариантов строения, кроме нормы, проявится и с какой частотой? Ответы на эти вопросы, позволят хотя бы косвенно судить о том, насколько консервативен онтогенез.

Кроме того, с аномалиями как дефинитивного строения (см. обзор Коваленко, 1992), так и с отклонениями на разных стадиях развития (см., например, Pugener, Maglia, 2009) исследователи постоянно сталкиваются и их необходимо как-то интерпретировать. Но если нет образца для сравнения (точки отсчета), то сделать это невозможно и полученная информация предстает лишь в качестве голых фактических данных. Иными словами, для практики научной работы, ощущается острая потребность в освещении статистических данных по индивидуальной изменчивости. Но эту потребность не могут удовлетворить даже работы по суммированию разрозненных данных (Шимкевич, 1907; Войткевич, 1963; Dubois, 1979; Шишкин, Макридин, 1988; Балахонов, 1990; Коваленко, 1992 и мн. др.).

Таким образом, в сумме с теми вопросами, которые стоят в области эволюционного учения, назрела необходимость в направленном получении статистических данных по изменчивости (аномалиям) для практических целей науки. А именно — необходимость создания таблиц по результатам “аномального развития” (хоты бы для модельных видов).

В связи с этим, цель данной работы состоит в том, чтобы определить, какое число вариантов строения и с какой частотой может дать группа потомков одной пары производителей бесхвостых амфибий, которая развивалась в одинаковых условиях, приближенных к оптимальным (реальный диапазон аномалий). В качестве модельного объекта выбран один из хорошо изученных видов бесхвостых амфибий — серая жаба *Bufo bufo* (сем. Bufonidae).

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- 1) взять пару производителей из природной популяции во время сезона размножения и создать условия для их спаривания и икротетания в лаборатории;

- 2) вырастить всех полученных личинок до стадии окончания метаморфоза (когда основные признаки посткраниального скелета сформированы);

- 3) провести анализ всех полученных потомков (в том числе, по возможности, и погибших во время развития) на внешнее строение и строение посткраниального скелета.

Признаки посткраниального скелета выбраны потому, что многие из них для бесхвостых амфибий имеют диагностическое значение и за 150 лет изучения накоплена обширная информация по их нормальному строению, а также различным вариантам отклонения от него у разных видов (см. Коваленко, 1992, 1999, 2000а; Коваленко, Данилов, 2006а, б).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В мае 1996 года, в разгар сезона размножения, была взята пара производителей *Bufo bufo* из природной популяции в окрестностях г. Санкт-Петербурга — поселок Толмачево (в дальнейшем — серия VI-96).

Пары была изъята в состоянии амplexуса и примерно через 3 часа доставлена в лабораторию. В лаборатории она была помещена в аквариум с водой. За время перемещения производителей амplexус не был прерван. Примерно через 12 часов после доставки в лабораторию пара приступила к икротетанию.

После откладки яиц, икра была размещена в несколько емкостей с водой с учетом оптимальной плотности будущих личинок (Коваленко, Данилевская, 1991). Условия для развития личинок создавались в лаборатории по стандартной методике, разработанной для травяной лягушки *Rana temporaria* (Дабагян, Слепцова, 1975).

Весь полученный материал (погибшие в ходе развития и успешно закончившие метаморфоз) фиксировался в 4% формальдегиде. В дальнейшем из него изготавливались тотальные препараты, дифференцированно окрашенные на хрящ и кость, и просветленные в глицерине (Wassersug, 1976). Всего от этой пары получено и исследовано 1633 потомка. Описание аномалий проводилось по методике Коваленко (Коваленко, 1992).

В тексте статьи (в таблице и на рисунках) римские цифры обозначают порядковой номер позвоночного сегмента или его части (а также — порядковый номер серии в коллекции).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Нормальное строение позвоночника серой жабы

Дефинитивный позвоночник *B. bufo* состоит из 9 туловищных позвонков и уростиля (рис. 1). Крестцовым позвонком является IX-ый. Все туловищные позвонки, а также крестцовый с уростилем, подвижно сочленены друг с другом (слияний нет). Тела всех туловищных позвонков процельные (передневогнутые), развитие проходят по перихордальному типу. I позвонок несет на переднем

конце две суставные площадки, осуществляющие сочленение с затылочными мышцелками.

Невральные дуги предкрестцовых позвонков имеют хорошо развитые сочленовные отростки (пре- и постзигапофизы), кроме I позвонка, который не имеет презигапофизов. Последний туловищный позвонок (крестцовый) сочленен с уростилем с помощью 2-х мышцелков. Его невральные дуги не имеют постзигапофизов. Крестцовый позвонок один (IX-ый), он несет два крестцовых диапофиза, которые умеренно расширены на дистальном конце (рис. 1). Крестцово-тазовое сочленение соответствует типу ПА (по Emerson, 1979).

Все закрестцовые позвоночные сегменты объединены в единую структуру – уростиль. Свободного, не слитого с уростилем, закрестцового позвонка нет. На переднем конце уростиль несет две суставные площадки, обеспечивающие подвижное сочленение с телом крестцового позвонка. Ни сочленовных, ни поперечных отростков на уростиле нет. Невральные дуги туловищных позвонков не перекрываются (*nonimbricate*, Trueb, 1973). I позвонок не несет поперечных отростков. Поперечные отростки II, III и IV позвонков увеличены в длину и расширены на дистальном конце.

Индивидуальная изменчивость осевого скелета

При анализе изменчивости мы учли практически все диагностические признаки осевого скелета бесхвостых амфибий (Duelman, Trueb, 1986), кроме деталей строения сочленовных поверхностей, поскольку материал был представлен тотальными (нерасчлененными) препаратами.

1. Общее соответствие норм строения

Всего зарегистрировано более 50 вариантов изменчивости осевого скелета (таблица). Все диагностически важные признаки, перечисленные выше, демонстрируют отклонения строения в индивидуальной изменчивости. Одновременно, каждый из них показывает ярко выраженную норму по частоте встречаемости – отдельные варианты аномалий составляют единицы % (а многие – всего лишь десятые, и даже сотые доли %). Норма у подавляющего большинства признаков проявляется с частотой около 90%, а у многих – даже выше. Исключение составил признак “число предкрестцовых поперечных отростков” – у сеголеток серой жабы норма этого признака встречается у 76.3% (таблица).

Хотя ни один из исследованных признаков не показал 100% частоту нормы строения, можно полагать, что развитие группы прошло “с эффектом нормы признаков” (Коваленко, 2000б). Но, как и предполагалось (Коваленко, 2003б), число особей полностью соответствующих норме строения зависит от количества признаков, которые мы учитываем в анализе. Это легко показать с помощью полученных количественных данных. Всего у се-

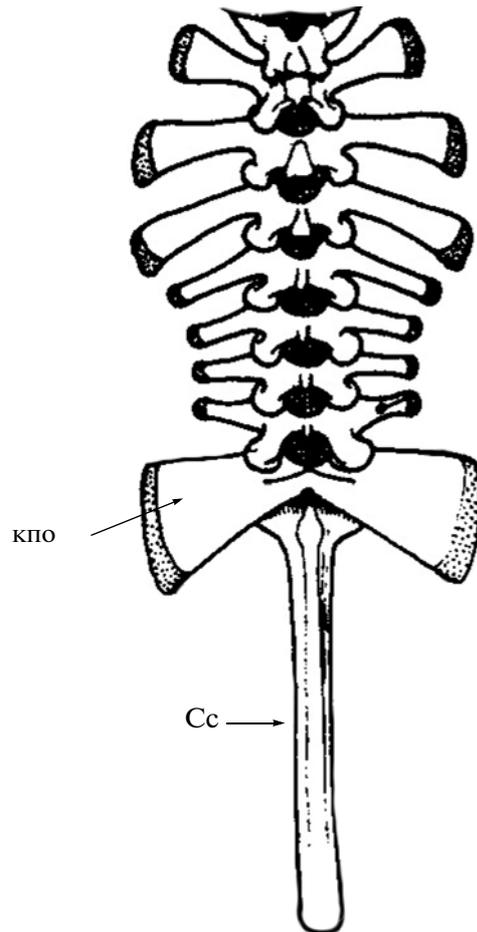


Рис. 1. Строение нормального дефинитивного осевого скелета *Bufo bufo* (по Boulenger, 1898, с изменениями). кпо – крестцовый поперечный отросток, Сс – уростиль.

рой жабы в данной серии описано 652 экз., имеющих отклонения от нормы строения осевого скелета (39.9%). Следовательно, норма по сумме только диагностических признаков составляет всего 60.1%. При этом, не учитывались *незначительные* отклонения, например, в длине и направлении поперечных отростков, неполная симметрия элементов позвонков правой и левой стороны, вариации в форме суставных элементов и др.

Иными словами, даже при развитии в оптимальных условиях норма ни одного признака не достигает 100% и, соответственно, норма строения всегда будет ниже 100%. Напрашивается вывод, что сами по себе аномалии не могут являться показателями нарушения условий развития (показателями неблагоприятных условий).

2. Число туловищных позвонков

Для серой жабы, как и для большинства видов бесхвостых амфибий, в норме характерно 9 туловищных позвонков. Среди известных норм строения у современных и вымерших представителей

отряда встречаются следующие варианты: 7, 8, 9 и 10 позвонков (Ritland, 1955; Lynch, 1973; Ruiz-Caranza, Hernander-Camacho, 1976; Коваленко, Данилов, 2006а). В индивидуальной изменчивости бесхвостых амфибий ранее были отмечены все эти варианты (Trueb, 1973; см. обзор Коваленко, 1992). Но кроме этого, нами описаны варианты, которые не встречаются среди норм строения — своеобразные промежуточные состояния — например, 8.5 и 9.5 позвонков (Коваленко, 1983, 1992, 2000а). Общая морфогенетическая причина формирования “нецелого” числа позвонков установлена (Коваленко, 1983, 2000а) и является общей для всех позвоночных животных (синдром “НС” — синдром нарушения сегментации). Суть ее сводится к нарушению сегментации на ранних стадиях развития и ее следствиям, что будет рассмотрено ниже. В данном разделе статьи остановимся на статистике по вариациям в “целом” числе позвонков (таблица).

Норма по этому показателю очень высока — 97.49% сеголеток имеет 9 туловищных позвонков (1592 экз.). Отклонения в “целом” числе позвонков показали 13 особей (всего 0.8%), из них у 5 экз. встречено 8 позвонков (0.31%) и у 8 экз. 10 позвонков (0.49%).

3. Синдром “НС” — нарушение сегментации

Самая общая причина синдрома — это нарушение сегментации, которая может затрагивать всего 1–3 сегмента или все сегменты тела. Последствия этого процесса для формирования осевого скелета нами рассмотрены и вошли в классификацию аномалий позвоночника (Коваленко, 1992, 2000а). Локальное нарушение сегментации отражается на строении незначительного числа сегментов и, как правило, не имеет серьезных следствий для конечного варианта строения. Оно выражается обычно в незначительных изменениях размера и формы одного–трех позвонков или лишь их отдельных частей. Если же сбой сегментации затрагивает все сегменты тела (или большую их часть), то возникает разветвленная система следствий, которая дает сразу множество вариантов конечного развития. Эти варианты (множество аномалий) в упомянутой выше классификации были объединены в одну группу, общим для которой является эффект “нарастающей асимметрии” — синдром “НА” (Коваленко, 1983, 2000а), т.е. это часть аномалий синдрома “НС”.

Суть причин синдрома “нарастающей асимметрии” сводится к следующему. Длины правых и левых сегментов оказываются неравными, но если сегменты одной стороны примерно равны (а они обычно равны), то возникает несоответствие в положении сегментов противоположных сторон. Противоположные сегменты смещены относительно друг друга и это несоответствие увеличивается в каудальном направлении (асимметрия нарастает к каудальному концу тела; рис. 2г). Отсюда и термин — “нарастающая асимметрия”. Конеч-

ный вариант развития зависит от нескольких параметров (Коваленко, 2000а), главным из которых является: насколько различаются длины противоположных сегментов. Чем больше эта разница, тем больше смещены сегменты, тем больше их границы не совпадают и тем быстрее нарастает асимметрия в их расположении к каудальному концу (рис. 2г). В зависимости от результатов сегментации, возникает целый ряд аномалий, среди которых чаще всего обращают на себя внимание следующие (таблица):

1) асимметричное строение позвоночника, которое в крайнем проявлении может сопровождаться сколиозами;

2) шахматный порядок зачатков (а в дальнейшем развитии и половинок) позвонков;

3) слияние нечетного числа закладок позвонков (при ярко выраженном их шахматном порядке) — от 3-х до 5-ти половинок, что ведет к крупным блокам слияний;

4) при слиянии нечетного числа закладок может оставаться свободная половинка позвонка (часто именуемая в литературе “вставочный сегмент”; см. Коваленко, 1983); в зависимости от степени нарастания асимметрии, такой элемент может сформироваться в передних, средних или задних сегментах позвоночника, но согласно принципу “нарастания асимметрии”, вероятность такого события, конечно, выше в задних отделах позвоночника;

5) в соответствии с предыдущим пунктом, может сформироваться нечетное число туловищных позвонков (7.5; 8.5; 9.5; а у видов, имеющих в норме 10 туловищных позвонков, вполне можно ожидать вариант и 10.5 туловищных позвонков).

Частота встречаемости синдрома “НС” (таблица)

Внешние признаки синдрома “нарушение сегментации” прежде всего, регистрируются по асимметричному строению позвоночника. И здесь возникает трудность, т.к. абсолютно симметричный позвоночник, даже у бесхвостых амфибий (самых короткотелых позвоночных) практически не встречается. Иными словами, даже при нормальной сегментации полная симметричность позвоночника тем менее вероятна, чем большее число признаков мы возьмем в анализ. Если учитывать все детали строения (форму невральных дуг, размер их сочленовных отростков, размер и форму их поперечных отростков, а также направление последних и пр.), то предполагаемую норму строения выделить просто не представится возможным.

И все же, если принять, что сбой сегментации имеют обязательным следствием смещение закладок позвонков, то норму выделить можно. По нашим данным у серой жабы (в данной серии) норма по признаку “нормальная сегментация” представ-

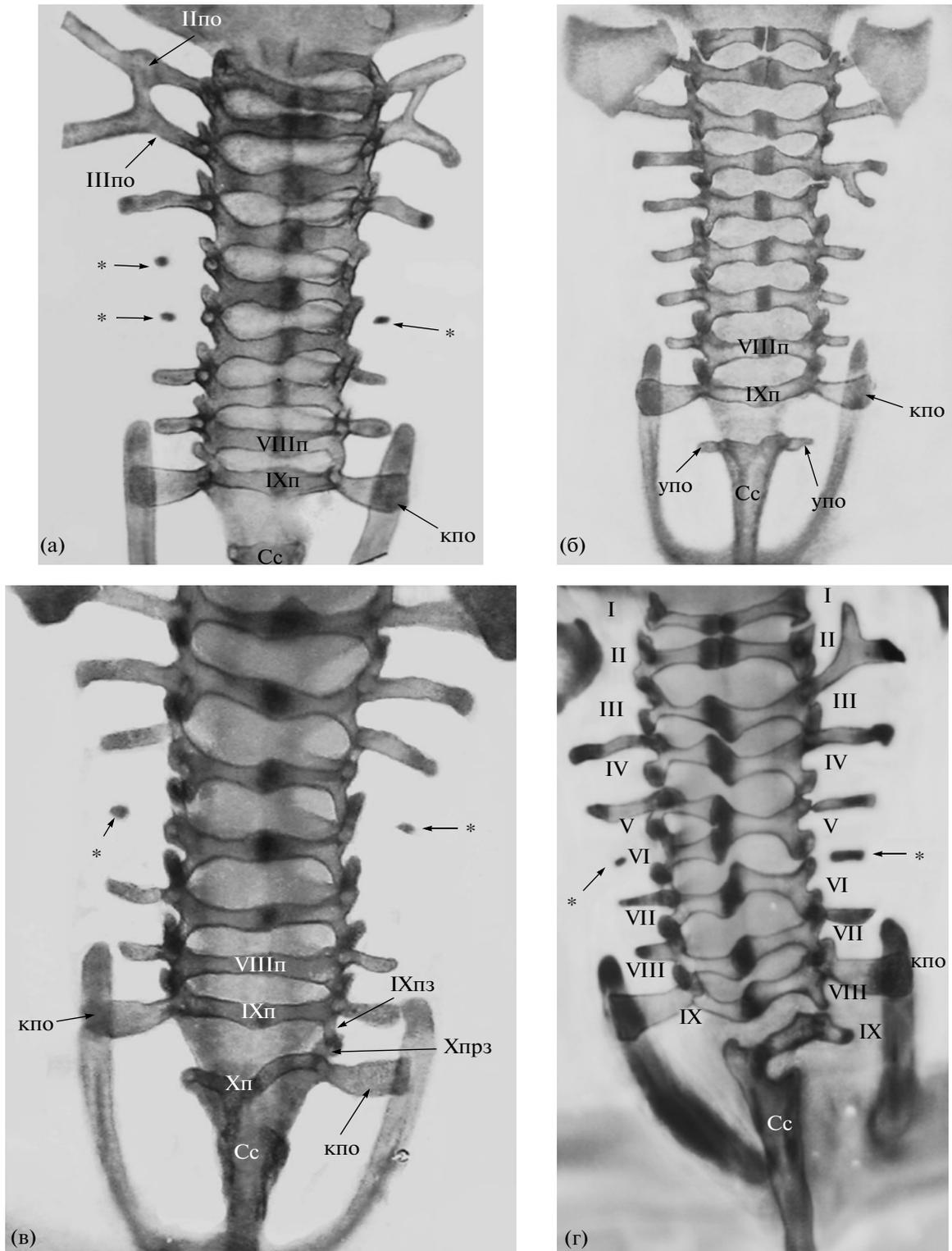


Рис. 2. Варианты осевого скелета сеголеток *Bufo bufo*; фотографии тотальных просветленных препаратов (вид сверху). Масштаб не соблюден. * — обозначает автономный хрящевой элемент. Римские цифры (I–X) — порядковый номер элементов. нд — невральная дуга, п — позвонок, пз — постзигапофиз, по — поперечный отросток, прз — презигапофиз, упо — уростильный поперечный отросток. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

лена у 1522 экз. (93.2%). Т.е. отклонения по этому признаку составляют около 7%. Но только часть из них представляет синдром “НА”, а именно эта часть дает большинство аномалий, которые явно привлекают внимание исследователей.

*Частота встречаемости синдрома “НА”
(таблица)*

На тотальных препаратах сеголеток зарегистрировать признаки синдрома довольно легко, поскольку степень асимметрии элементов увеличивается к заднему отделу тела. Правда, при быстро нарастающей асимметрии, следствием которой часто бывает слияние нечетного числа закладок позвонков (см. выше), внешний эффект может маскироваться (рис. 2г). Складывается впечатление, что асимметрия элементов, которая была ярко выражена в передних (или средних) отделах туловища постепенно нивелируется, и последующие сегменты выглядят вполне симметрично. Но, обычно, это происходит из-за того, что в предкрестцовом отделе происходит слияние нечетного числа закладок (см. подробно в Коваленко, 1992, 2000а). Даже если позвоночник выглядит симметричным в заднем отделе, то зарегистрировать синдром “НА” практически можно просто посчитать число закладок слева и справа (если оно неравно, то произошло нарушение сегментации в рамках синдрома “НА”).

В серии VI-96 серой жабы синдром “НА” встречен у 98 экз. (6%). Высокой степенью проявления синдрома можно считать то, что сегменты смещены настолько, что образуют шахматный порядок в каком-то участке туловища (рис. 2г). Такой вариант строения отмечен у 46 экз. (2.82%). Шахматный порядок закладок не всегда сопровождается слиянием нечетного числа закладок позвонков; такие слияния отмечены у 34 экз. (2.08%). В свою очередь, слияние нечетного числа закладок не всегда приводит к формированию свободного полупозвонка; наличие такого элемента отмечено только у 15 экз. (0.92%). Следствием нарастающей асимметрии в позвоночнике являются еще несколько вариантов аномалий (Коваленко, 1992, табл. 7). Здесь обратим внимание только на те, что в первую очередь касаются диагностических признаков (количественные данные приведены для данной серии серой жабы):

1) “нецелое” число туловищных позвонков; отмечены случаи 8.5 позвонков (10 экз., 0.61%) и 9.5 позвонков (16 экз., 0.98%);

2) формирование дополнительного позвоночного сегмента позади IX позвонка (который в норме является последним туловищным); такой элемент называют свободным закрестцовым позвонком (т.к. в норме он входит в состав уростиля).

Обычно (в норме) у бесхвостых амфибий все позвоночные сегменты, формирующиеся позади

последнего туловищного позвонка (крестцового), оказываются полностью объединенными в единую структуру — уростиль. И только самые передние его сегменты могут в той или иной мере сохранять следы сегментации (чаще всего, только отверстия для выхода спинномозговых нервов) и именно они обычно служат критерием для определения, сколько хвостовых позвонков вошло в состав уростиля. Этот же критерий нередко используют для диагноза сложного крестца Anura (Noble, 1931; Trueb, 1973; Duellman, Trueb, 1986).

Согласно общепринятой версии о том, что укорочение позвоночника у *Salientia* шло за счет постепенного включения последних туловищных позвонков в уростиль (см. Duellman, Trueb, 1986), все случаи наличия автономных закрестцовых позвонков (как в вариантах нормы, так и в вариантах изменчивости) рассматриваются, как примитивное состояние.

4. Закрестцовый позвонок

В качестве нормы строения автономный закрестцовый позвонок у современных бесхвостых амфибий не встречается. Но среди вымерших форм такое строение описано. Прежде всего, это *Notobatrachus* из поздней юры Аргентины (Estes, Reig, 1973), у которого было 10 туловищных позвонков и, судя по представленной авторами реконструкции, закрестцовый позвонок (XI-ый), имел четкую границу с уростилем. Этот факт интерпретируют, как подвижное сочленение закрестцового позвонка с уростилем. Но у современных бесхвостых амфибий в индивидуальной изменчивости передний сегмент уростиля нередко демонстрирует выраженную границу, оставаясь, при этом, в неподвижной связи с ним. Кроме того, такую стадию развития проходят метаморфозные особи и ранние сеголетки многих видов, даже таких, у которых в дефинитивном состоянии крестцово-уростильный отдел полностью объединен единой костной манжеткой (Pipidae; Коваленко, 1999). Так, Нево описал несколько форм пипид из нижнего мела Израиля *Cordicephalus gracilis*, *C. longicostatus* и *Thoraciliacus rostriceps* (Nevo, 1968), у которых он отметил 1 (и даже больше) закрестцовых позвоночных сегмента при 9 туловищных позвонках. У *Thorociliacus* — у 76% исследованных экземпляров имелся один закрестцовый, а для *Cordicephalus* — два и более закрестцовых (у 68.4% исследованных). Однако такой диагноз вызвал серьезные сомнения (Коваленко, 1999). Нами было выдвинуто предположение, что такое строение этих вымерших форм отражает всего лишь стадию онтогенеза сеголеток ксенопоидного типа вскоре после метаморфоза, когда процесс окостенения осевого скелета еще не полностью закончен. Заметим, что как норма строения автономные закрестцовые не характерны ни для *Palaeobatrachidae* (сестринской группы для Pipidae), ни для *Rhinophrynidae* (сестринской группы для Pipimorpha), ни для *Peloba-*

toidea (сестринской группы для Pipoidea) и встречаются только среди археобатрахий. У ранних сегментов шпорцевой лягушки передние закрестцовые сегменты некоторое время могут сохранять хорошо различимые границы между собой, хотя сочленение между ними неподвижное. А в течение первого года жизни костная манжетка практически полностью маскирует все следы автономной закладки передней части уростиля.

В качестве варианта индивидуальной изменчивости автономные закрестцовые позвонки (или следы их автономного развития) особенно характерны для семейств археобатрахий (Ritland, 1955; Madej, 1965; Lynch, 1973 и др.), где автономное развитие может захватывать не один хвостовой сегмент. Но и среди необатрахий такие варианты не входят в число запретов, хотя вероятность их проявления существенно ниже, чем, например, у дискогоссид (см. Коваленко, 2000а). Кроме того, у необатрахий даже в индивидуальной изменчивости не встречается более 1 закрестцового позвонка (Коваленко, 1992, 2000а).

В индивидуальной изменчивости Anura встречаются разнообразные варианты автономного (или частично автономного) развития закрестцового сегмента. Закрестцовый элемент может быть полностью автономным (подвижно сочленен как с крестцовым позвонком, так и с уростилем). Автономной может быть только одна из его половинок (правая или левая). Но кроме этого, нередко встречаются варианты, когда закрестцовый элемент, входя в состав уростиля, демонстрирует признаки развития, характерные для свободных туловищных позвонков (сохраняет следы автономного развития).

Приведем статистику по интересующей нас серии серой жабы (VI-96). Для этого вида не отмечено развитие более 1 закрестцового сегмента (таблица). Прежде всего, все случаи этой группы аномалий следует разделить на 2 подгруппы: а) полностью “свободный закрестцовый”, который подвижно сочленен и с крестцовым позвонком, и с уростилем; б) “несвободный закрестцовый” — входит в состав уростиля, но сохраняет следы автономного развития (четкую границу с уростилем, невральную дугу, развитую больше, чем обычно для хвостовых сегментов, развитые презигапофизы и пр.).

Такие варианты встречены всего у 47 экз. (2.88%), следовательно, норма по этому признаку составляет более 97%. “Развитый закрестцовый”, но “несвободный” (Х-ый) встречается чаще (29 экз., 1.78%), чем полностью “свободный” (18 экз., 1.1%) (таблица).

Побочный интерес представлял вопрос о симметричности появления этого признака. Как проявляется асимметричная аномалия (свободный или развитый полупозвонок) на сторонах тела билатерально симметричного животного? Теорети-

чески можно было ожидать примерно одинаковое проявление, но анализ показал другие результаты (таблица). Проявление закрестцового полупозвонка (полностью свободного или просто развитого) на правой стороне тела показывает значительно более высокую частоту (всего 19 экз., 1.16%), чем на левой стороне (всего 5 экз., 0.31%).

5. Рудиментарные поперечные отростки на уростиле

Поперечные отростки в хвостовом отделе позвоночника у бесхвостых амфибий (на уростиле или автономных закрестцовых элементах) встречаются и в качестве нормы строения, и как довольно распространенные варианты индивидуальной изменчивости. Но следует различать два варианта строения этих отростков:

1) рудиментарные отростки, обычно очень короткие, сильно загнутые назад и заостренные на дистальном конце;

2) хорошо развитые поперечные отростки, которые по величине и форме подобны крестовым диапофизам данного вида (и, соответственно, расширены на дистальном конце).

Первый вариант встречается как среди норм строения, так и в качестве индивидуальной изменчивости, второй — только как отклонение от нормы строения. Случаи дополнительных крестцовых диапофизов мы рассмотрим отдельно (в части, посвященной крестцовому отделу), а здесь остановимся на вариантах “рудиментарных” поперечных отростков.

Такие отростки являются диагностическим признаком целого ряда форм Anura из числа примитивных семейств. Сам признак, так же как и наличие свободных закрестцовых позвонков традиционно считается примитивным (Lynch, 1973; Trueb, 1973). А, кроме того, рудиментарные поперечные отростки уростиля отмечены в качестве аномалий у представителей самых разных семейств (в том числе и продвинутых), а у видов, имеющих в норме 1 пару таких отростков, описаны случаи формирования дополнительной пары (*Ascaphus truei*, Ritland, 1955; *Bombina*, Madej, 1965; см. также Коваленко, 1992). Так, например, в индивидуальной изменчивости *Rana temporaria* такая аномалия составляет 2.3% (Коваленко, 1992).

Среди сегментов серой жабы данной серии мы отметили 81 экз. (4.96%), у которых встречен этот признак. При этом пара рудиментарных отростков имела у 11 экз. (0.67%), только правый — у 43 экз. (2.63%), только левый — у 27 экз. (1.65%). Таким образом, и по этому признаку наблюдается асимметрия проявления аномалий на правой и левой стороне.

6. Сочленовные отростки

В норме у всех бесхвостых амфибий сочленовные отростки развиты на всех свободных (подвижно сочлененных) позвонках (невральных дугах), кроме следующих сегментов:

1) I позвонок не имеет презигапофизов;

2) крестцовый позвонок не имеет постзигапофизов, даже если он подвижно сочленен с уростилем;

3) первый закрестцовый сегмент не имеет ни презигапофизов, ни постзигапофизов даже если он в норме автономен.

Наличие презигапофизов на I позвонке, по-видимому, очень редкая аномалия. Во всяком случае, в литературе она до сих пор не была описана. У серой жабы мы отметили 10 экз. (0.61%), у которых эти элементы были развиты: развиты оба передних сочленовных отростка — 1 экз. (0.06%); развит только правый — 4 экз. (0.25%); развит только левый — 5 экз. (0.31%). Как видно, по этому признаку асимметрии проявления нет.

Все случаи развития сочленовных отростков на границе туловищного и хвостового отдела относятся к вариантам индивидуальной изменчивости (отклонениям от нормы строения для отряда в целом). Единичные случаи таких отклонений ранее описаны (см. Коваленко, 1992), но обычно им не уделяли специального внимания и их можно было зарегистрировать только по представленным авторами рисункам. И уж тем более не проводился специальный анализ корреляций между формированием постзигапофизов на крестцовом позвонке и презигапофизов на переднем закрестцовом сегменте. Наш объемный материал позволил это сделать.

В данной серии серой жабы норма по этому признаку (нет сочленовных отростков на границе “туловище—хвост”) хорошо выражена — 1450 экз. (88.79%). Остальные 183 экз. (11.2%) показали несоответствие известной норме строения для этого вида. У них в разной мере были сформированы постзигапофизы IX позвонка. Два таких сочленовных отростка отмечены у 54 экз. (3.31%), только правый — у 74 экз. (4.53%), только левый — у 55 экз. (3.37%). Формирование презигапофизов на закрестцовых сегментах встречается значительно реже и всегда при наличии постзигапофизов на крестцовом позвонке; всего отмечен 51 экз. (3.12%). Два презигапофиза на закрестцовых сегментах показали 14 экз. (0.86%), только правый — 23 экз. (1.41%), только левый — 14 экз. (0.87%). По этим данным видно, что по этому признаку наблюдается асимметрия проявления отклонений на правой и левой стороне тела.

7. Слияние позвонков

В норме у подавляющего большинства Анига (в том числе и у серой жабы) все туловищные позвонки сочленены между собой подвижно (слияний позвонков нет). Подвижное сочленение между крестцовым позвонком и уростилем также представляет собой наиболее частый вариант нормы строения. Однако в целом ряде семейств бесхвостых амфибий встречаются виды, для которых в норме характерно объединение (неподвижное со-

членение) некоторых позвоночных сегментов (Lynch, 1973; Trueb, 1973; Коваленко, 1992; Коваленко, 1999; Коваленко, Данилов, 2006а, б). Среди норм строения встречаются следующие варианты:

1) слияние первых двух позвонков (I + II) — Bufonidae, Dendrobatidae, Myobatrachidae, Paleobatrachidae, Pelobatidae, Pipidae, Ranidae, Rhinodermatidae;

2) слияние в области плечевого пояса — Dendrobatidae;

3) слияние крестцового и предкрестцового позвонков — Bufonidae, Dendrobatidae, Paleobatrachidae, Ranidae;

4) слияние крестцового позвонка и уростиля — Bufonidae, Hylidae, Microhylidae, Pelobatidae, Pipidae, Ranidae;

5) блок слияний (предкрестцовый, крестцовый и уростиль) — Bufonidae, Dendrobatidae, Paleobatrachidae, Pipidae.

Все эти варианты строения воспроизводятся в индивидуальной изменчивости многих видов бесхвостых амфибий, у которых в норме они не встречаются (см. Коваленко, 1992; 2000а). Кроме того, среди отклонений от нормального строения встречается и множество других вариантов объединения позвонков (таблица). Морфогенетические причины слияний между позвоночными элементами были нами ранее подробно рассмотрены (Коваленко, 1992; 2000а). Они позволяют разделить все случаи синартрозозов на две принципиально различающиеся группы:

1. Общее нарушение сегментации с эффектом нарастающей асимметрии (см. выше — синдромы НС и НА и их следствия).

При этом условии в ходе развития происходит объединение разноименных закладок позвонков правой и левой стороны тела, что может сопровождаться слиянием нечетного числа полупозвонков. Такие аномалии характерны для всех позвоночных животных и, соответственно, могут встречаться у всех видов бесхвостых амфибий.

2. Локальное нарушение сегментации, затрагивающее всего 2–3 сегмента тела.

Плотные соединительно-тканые перегородки, формирующихся у эмбрионов анамниот на стадии сегментации (Борхвардт, Коваленко, 1986), разделяют внецеломное пространство зародыша на отдельные сегменты и физически связывают между собой все осевые органы и покровы. Наличие и, особенно, целостность этих перегородок создает условия для автономного развития зачатков позвонков или их отдельных элементов (тел, невральных дуг, поперечных отростков). Нарушение целостности септ приводит к объединению скелетогенного материала соседних сегментов, а, следовательно, к последующему слиянию (вернее, неразделению) большего или меньшего числа позвонков. Чем раньше и чем полнее в онтогенезе будет нарушена целостность септ, тем полнее будут

	I + ч	I + II	II + III	III + IV	IV + V	V + VI	VI + VII	VII + VIII	VIII + IX	IX + ур	IX + Хсв	всего
нд и/или тт	1	13	1	3	1	6			3	3	1	32
дч по			81	1	3	2						87
всего	1	13	82	4	4	8	0	0	3	3	1	119

Рис. 3. Спектр возможных комбинаций состояний признаков “попарное слияние позвонков” (по горизонтали) и “слияние определенных частей позвонков” (по вертикали). “нд и/или тт” – слияние позвонков за счет невральных дуг или тел позвонков; “дч по” – слияние за счет дистальных частей поперечных отростков позвонков. В ячейках указано число экземпляров, у которых встречен данный вариант строения. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

объединены скелетные зачатки и тем меньше будут сформированы детали строения конкретных скелетных сегментов по сравнению с теми, что формируются в условиях их автономного развития (Коваленко, Данилов, 1994; Коваленко, 2000а).

Встречаемость вариантов слияний позвонков первой группы у серой жабы была рассмотрена выше (в разделе “синдром НА”). Здесь приведем данные по остальным вариантам синартрозов. Синартроз может формироваться между всеми основными частями позвонков или только между некоторыми из них (только телами, только невральными дугами или только между поперечными отростками). Но во всех случаях такое объединение ведет к неизбежному следствию – ограничению подвижности между соседними позвонками, и, следовательно, к невозможности формирования подвижного сочленения (Sullivan, 1974; Hinchliffe, Johnson, 1983; Walker, 1991 и др.). Даже если в ходе онтогенеза произошло слияние только дистальных концов поперечных отростков соседних позвонков, это создает препятствия для формирования нормальных суставов между их телами и невральными дугами, т.к. ограничивает подвижность позвоночных сегментов в целом.

В индивидуальной изменчивости серой жабы объединение двух соседних позвонков (слияния второй группы) отмечено у 119 экз. (7.29%; рис. 3). Из этого числа слияние позвонков за счет объединения тел и/или невральных дуг встречено у 32 экз. (1.96%), а за счет объединения только дистальных частей поперечных отростков – у 87 экз. (5.33%).

Попарное слияние позвоночных сегментов встречается во всех отделах осевого скелета, практически между любыми двумя сегментами (см. данные Коваленко, 1992, табл. 6.3), хотя вероятности этих событий различны. Так, отсутствие диартроза между атласом и черепом для *Anura*, по-видимому, является крайне редким вариантом строения, т.к. в литературных источниках мы не встречали описаний подобных вариантов, кроме собственных данных по травяной лягушке *Rana temporaria* (2 экз.; Коваленко, 1992). У серой жабы такое слияние встречено всего у 1 экз. (0.06%). Отметим, что этот редкий вариант изменчивости (и у травяной лягушки, и у серой жабы) был зарегистрирован при анализе большого объема материала (несколько тысяч экз.).

У серой жабы наибольшую вероятность слияния позвонков за счет тел и невральных дуг имеет первая пара позвонков – I + II (13 экз., 0.8%). Напомним, что такое состояние является нормой строения для представителей целого ряда семейств *Anura*, в том числе и для представителей *Bufo* (см. выше). Следующей по частоте встречаемости является пара V + VI (6 экз., 0.37%). Остальные пары (рис. 3) показывают вероятность от 0.06% (1 экз.) до 0.18% (3 экз.).

Ранее мы отмечали (Коваленко, 1992), что наибольшую частоту слияний показывают сегменты в области крестцового отдела (предкрестцовый + крестцовый, крестцовый + уростиль, а также блоки слияний более 2-х позвоночных сегментов). Приведенные данные по серой жабе, как будто бы не подтверждают это представление. Но, напомним, что в этом разделе статьи мы привели статистику по слияниям в условиях отсутствия эффекта “нарастающей асимметрии” и его следствия – шахматного порядка закладок позвонков. Поскольку асимметрия нарастает от первых сегментов тела к каудальному отделу, то наиболее вероятной зоной, где возникает шахматный порядок и, следовательно, слияние разноименных закладок позвонков, являются последние туловищные и хвостовые сегменты. Наши данные по серой жабе это подтверждают – такие слияния позвонков в крестцовом отделе обнаружены у 23 экз. (1.41%).

У серой жабы вне синдрома “нарастающей асимметрии” не отмечены случаи слияний между парами VI + VII и VII + VIII. По-видимому, они имеют крайне низкую вероятность (меньше 0.06%). Но слияния между этими сегментами описаны в условиях синдрома “НА” и у серой жабы (данное исследование; 6 экз., 0.37%), и у ряда других видов (Коваленко, 1992; табл. 6.3).

Совсем иные закономерности показывают варианты слияний позвонков за счет дистальных концов их поперечных отростков. Наибольшую частоту таких слияний показывают сегменты в области пояса передних конечностей (таблица, рис. 3). Прежде всего, это пара позвонков II + III (81 экз., 4.96%), и значительно реже – в следующих за ней 2–3 сегментах (0.06–0.18%).

В норме у буфонид, как и у большинства бесхвостых амфибий, поперечные отростки II, III и IV позвонков существенно длиннее по сравнению

с таковыми других предкрестцовых позвонков (рис. 1). Кроме того, III отросток (а иногда и IV) расширены на дистальном конце. Если дистальные части этих отростков в ходе онтогенеза оказываются сближенными, они могут объединяться; или между ними может формироваться перемычка. Этого условия достаточно, чтобы создать препятствия к подвижности между невральными дугами (и даже телами) этих позвоночных сегментов, а, следовательно, создать условия для частичного (или даже полного) синартроза между самими позвонками.

Кроме попарного слияния позвонков у бесхвостых амфибий встречаются варианты формирования более крупных блоков слияний, например из 3-х позвоночных сегментов (Коваленко, 1992, 1999; Коваленко, Данилов, 1994). У серой жабы мы встретили только один такой случай – череп + I + II (1 экз., 0.06%).

6. Бифуркация поперечных отростков

Бифуркация поперечных отростков (от лат. *bifurcus* – “раздвоенный”) – означает разделение одного отростка на две части (рис. 2а, 2б, 2г). В норме такое строение у бесхвостых амфибий не встречается, но в качестве варианта индивидуальной изменчивости оно известно и описано в качестве единичных случаев для представителей разных семейств (см. Коваленко, 1992; Кружкова, 2008б). Обычно бифуркация затрагивает дистальные части отростков, кроме тех случаев, когда двойные отростки формируются в результате сильного нарушения сегментации и полного слияния соседних позвоночных зачатков на ранних стадиях хондрогенеза.

Норма по этому признаку (отсутствие бифуркации) у серой жабы отмечена у 1530 экз. (93.69%). Как и для других признаков (см. выше), нас интересовало симметричность проявления данной аномалии на разных сторонах тела. Результаты хорошо видны из таблицы (таблица). Только на правой стороне аномалия встречается чаще, чем только на левой (45 экз. – 2.76% и 33 экз. 2.02% соответственно).

7. Недоразвитие предкрестцовых поперечных отростков

Длина и форма поперечных отростков туловищных позвонков у бесхвостых амфибий является одним из диагностических признаков (Trueb, 1973; Lynch, 1973). В качестве нормы строения описаны разные варианты пропорций между отростками, как предкрестцовых, так и крестцовых позвонков. Однако полное отсутствие диапофизов в норме характерно только для первого предкрестцового позвонка. Даже среди вариантов индивидуальной изменчивости у бесхвостых амфибий ранее не были описаны случаи явного недоразвития поперечных отростков.

Норма по этому признаку (имеются все отростки) у серой жабы составляет 76.3% (1246 экз.), со-

ответственно, отклонения составили 23.7% (387 экз.). Из числа последних, на настоящий момент мы *подробно исследовали* только 153 экз. (по признакам – на каких именно позвонках и в какой степени недоразвиты поперечные отростки).

Ранее было показано (Кружкова, 2008б), что развитие поперечных отростков позвонков у бесхвостых амфибий состоит из двух, относительно независимых, процессов. Первый из них касается формирования оснований отростков (их проксимальных частей) и проходит в непосредственной близости от невральных дуг (пространстве, свободном от миомеров). Процесс формирования оснований диафизов прямо не зависит от преобразования миомеров в онтогенезе. Второй этап развития отростков позвонков (их дистальных частей) идет в межмиомерном пространстве (в районе септ, разграничивающих туловищные миомеры). Этот процесс и его результаты существенно зависят от преобразований туловищной мускулатуры, что подтверждено экспериментальными данными (Кружкова, 2008б).

Результаты анализа индивидуальной изменчивости у серой жабы по этому признаку показали следующее. Отмечено несколько вариантов отклонений в развитии диапофизов.

1. Поперечные отростки полностью отсутствуют на одном или нескольких туловищных позвонках. Ни на невральной дуге, ни в соответствующей септе, нет даже следов закладки диапофизов (рис. 2); такой вариант обнаружен у 147 экземпляров (9%).

2. Отсутствует только часть диапофиза (диапофизов) – проксимальная или дистальная.

а) отсутствует только дистальная часть диапофиза; отросток аномально короткий (1 экземпляр; 0.06%);

б) отсутствует проксимальная часть отростка (рис. 2а, 2в, 2г); дистальная же часть может быть развита в разной степени; она может быть представлена лишь маленьким округлым хрящевым образованием, лежащим на самой периферии соответствующего сегмента (рис. 2а, 2в), либо более или менее крупным продолговатым, но все-таки не достигающим до невральной дуги, элементом (рис. 2г). Такая аномалия встречена у 13 экземпляров (0.8%).

3. Поперечный отросток нормальной длины, но очень аномально тонкий (15 экземпляров; 0.91%).

Все перечисленные выше варианты могут встречаться как по отдельности (у разных особей), так и все вместе (у одной и той же особи, рис. 2г). Частота таких проявление аномалии неодинакова на разных позвонках. Наиболее часто отростки отсутствуют на V и VI позвоночных сегментах (рис. 4).

Предварительная проверка на симметричность проявления (рис. 4) показала, что данная аномалия встречается на левой и правой сторонах тела

	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	всего
оба	5	2		18	34	7	2	68
л	11	2	3	31	36	19	6	108
пр	7	2	5	25	32	19	5	95
всего	23	6	8	74	102	45	13	271

Рис. 4. Проявление аномалии “отсутствие поперечных отростков позвонков” на правой и левой сторонах тела. “л” — отсутствует левый поперечный отросток, “оба” — отсутствуют оба поперечных отростка, “пр” — отсутствует правый поперечный отросток. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2 и 3.

почти с равной частотой. Небольшое преобладание ее встречаемости наблюдается на левой стороне тела животных.

8. Крестцовые диапофизы

Номер крестцового позвонка (или общее число туловищных позвонков), число крестцовых позвонков, равно, как их размер и форма — диагностические признаки, которые маркируют принадлежность представителя не только к определенному семейству, но даже к уровню организации (примитивное или продвинутое состояние в пределах отряда). Предполагалось, что среди вариантов нормального строения у *Anura*, кроме признака “общее число туловищных позвонков”, варьирует и число позвонков, несущих крестцовые отростки (Lynch, 1973; Trueb, 1973; Duellman, Trueb, 1986). Однако ревизия литературных данных (Коваленко, 1999; Коваленко, Данилов, 2006а) показала, что реально у бесхвостых амфибий в качестве нормы строения встречается только один крестцовый позвонок. Более того, был предпринят специальный анализ развития так называемого “сложного крестца” у гименохирус (*Hymenochirus*), который показал, что чрезвычайно широкие крестцовые крылья у этого вида формируются все же на основе всего лишь одной пары поперечных отростков (Кружкова, 2008а, б). Иными словами, в норме бесхвостые амфибии демонстрируют всего одну пару крестцовых диапофизов, которые несет единственный крестцовый позвонок.

В индивидуальной изменчивости *Anura* описаны случаи как сокращения числа крестцовых диапофизов (Kovalenko, Danilevskaya, 1994; Коваленко, 2007), так и увеличения их числа (см. Коваленко, 1992, 1996, 2000а). Случаи сокращения числа крестцовых диапофизов (редуцированный крестец) представляют собой крайне редкие варианты фоновой индивидуальной изменчивости как в природных популяциях, так и среди потомков, полученных в лаборатории в оптимальных условиях и при развитии группы с эффектом “нормы признака” (Коваленко, 2003б); частота их встречаемости не превышает сотых долей %. Однако редуцированный крестец был нами отмечен у лабораторной шпорцевой лягушки (*Xenopus laevis*), когда на фоне массовых аномалий конечностей и их поясов такой вариант строения крестца становился пре-

обладающим по частоте встречаемости (Коваленко, Кружкова, 2000; Коваленко, 2007, 2011).

Увеличение числа крестцовых диапофизов является самой обычной аномалией в составе индивидуальной изменчивости *Anura*. Такие случаи описаны у представителей разных семейств (архебатрахий, мезобатрахий и необатрахий; см. Коваленко, 1992), а история их описаний насчитывает уже более 150 лет. Частота их встречаемости по представленным в литературе данным составляет от 0.5 до 6–7% у представителей разных семейств (Коваленко, 1992, табл. 6.1). Однако к большинству этих данных следует относиться с осторожностью, т.к. не всегда понятно, особенно у старых авторов, как собраны выборки для анализа — одновременно и в одном месте или составлены из небольших выборок за несколько лет (о сборе выборок для статистики по аномалиям см. у Коваленко, 2000б).

Норма по этому признаку — 2 крестцовых диапофиза на IX позвонке — у данного вида составляет 96.39% (1574 экз.), что показывает явное частотное преимущество такого его состояния. Но кроме нормы строения, отмечен еще целый ряд вариантов индивидуальной изменчивости, которые, в большей или меньшей степени, отличаются от признанной нормы (отклонения от нормы, аномалии). Всего обнаружено 59 экз. (3.61%), которые показали отклонения от нормы по этому признаку.

В представленном здесь материале по серой жабе, были зарегистрированы оба случая — и сокращение числа крестцовых позвонков, и их увеличение.

1. Редуцированный крестец

Понятие редуцированный крестец (Коваленко, Данилевская, 1994; Коваленко, 2000а) подразумевает, что число поперечных отростков, участвующих в сочленении с тазом, сокращено по сравнению с обычным для *Anura* состоянием. Соответственно, меньше двух отростков это — либо один, либо таких отростков нет. В составе вариантов индивидуальной изменчивости серой жабы отмечен первый вариант редуцированного крестца (4 экз.; 0.25%) — один крестцовый позвонок с одним поперечным отростком. Из этого числа 3 экз. демонстрируют сильное нарушение сегментации с эффектом “шахматный порядок закладок” (см. выше синдром “НА”). И только 1 экз. показал такое

строение (1 крестцовый отросток на IX позвонке) при нормальной сегментации (0.06%). Очевидно, что эта аномалия имеет очень низкую вероятность и в онтогенезе серой жабы.

2. Увеличение числа крестцовых диапофизов

Увеличение числа крестцовых отростков, естественно, предполагает, что увеличено и число несущих их позвонков (т.к. один позвонок всегда несет не более 2-х поперечных отростков). Мы не нашли случаев, когда крестцовые диапофизы формировались бы более чем на 2-х соседних позвонках. О том же свидетельствуют и литературные данные (см. Коваленко, 1992, 2000а; Коваленко, Данилов, 2006а).

В индивидуальной изменчивости серой жабы (серия VI-96) отмечено увеличение числа крестцовых отростков до 3-х (26 экз., 1.59%) или до 4-х (2 экз., 0.12%). Дополнительные крестцовые диапофизы могут формироваться на предкрестцовом позвоночном сегменте (VIII позвонке) или на закрестцовом — уростиле или автономном X позвонке.

Нужно заметить, что понятие “дополнительные крестцовые диапофизы” следует понимать как формальное определение (исключительно относительно нормы строения, когда крестцовым позвонком является IX). Среди вариантов индивидуальной изменчивости не всегда удается определить, какой позвонок является основным крестцовым, а какой — дополнительным. Например, если VIII позвонок или уростиль несет 2 полноценных расширенных диапофиза, а IX позвонок — только один такой отросток, то определить, какой из этих позвоночных сегментов является основным крестцовым довольно трудно? Особенно усложняется процедура определения, когда предстоит описать варианты строения, не укладывающиеся в две выше предложенные группы (например, при условии ярко выраженной нарастающей асимметрии).

3. Другие варианты положения крестцовых диапофизов

Формально крестцовых диапофизов может быть два (как в норме), но положение их может отличаться от нормального строения. Для бесхвостых амфибий отмечены следующие варианты (Коваленко, 1992; 2000а):

1) по одному отростку на соседних позвонках; у серой жабы отмечено 16 таких экземпляров (0.98%); из них у 11 экз. крестцовые диапофизы сформированы на IX и VIII позвонках, а у 5 экз. — на IX и первом закрестцовом сегменте;

2) 2 отростка, но не на IX позвонке, а на VIII или X сегменте; у серой жабы отмечено 11 таких экземпляров (0.67%); из них у 5 экз. крестцовые отростки сформированы на VIII позвонке, и у 6 экз. — на X сегменте.

В последнем случае, даже формально, мы обязаны описать в качестве крестцового позвонка тот

сегмент, который несет крестцовые диапофизы. А, следовательно, встает вопрос о числе туловищных позвонков. Если полноценным крестцовым позвонком является VIII позвоночный сегмент, то, следовательно, число туловищных позвонков сокращено до 8, а следующий за ним сегмент (IX-ый) является закрестцовым. Подтверждает это заключение то, что IX позвонок в этом случае действительно имеет все (или многие) морфологические признаки первого закрестцового сегмента (недоразвитая невральная дуга и ее сочленовные отростки, отсутствие поперечных отростков и др.). Если полноценным крестцовым является X сегмент, то очевидно, что число туловищных закладок в онтогенезе было увеличено до 10. При этом X сегмент может по всем (или многим) признакам быть подобным обычному крестцовому позвонку, но не всегда сохранять автономность — он может быть неподвижно сочленен с уростилем.

Описание аномалий в крестцовом отделе бесхвостых амфибий осложняется еще тем, что они коррелятивно связаны между собой. Для того, чтобы выявить закономерности их проявления был предложен анализ “методом спектров” (Коваленко, 1996, 2000а). Результаты его применения к анализу изменчивости крестца у серой жабы на большом фактическом материале (серия VI-96) будут изложены в отдельной статье (см. третью часть данного сообщения).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Исследованная группа прошла развитие с эффектом нормы признаков (то, что принято называть нормальным развитием). Кроме нормы, проявились и варианты обычной для вида изменчивости (фоновой изменчивости).

2. Мы провели подробный анализ всего по 8-ми признакам позвоночника, ориентируясь на важные для диагностики признаки. Каждый из них показывает очень высокую долю нормального варианта строения (минимум — 76.3%; а большинство — 93–99%) и от 2-х до 10 возможных состояний признака в индивидуальной изменчивости (таблица). Следовательно, в большой выборке (такой, какая была у нас в анализе) можно было зарегистрировать не менее 50 вариантов строения, которые отличаются от принятой нормы для данного вида, что и подтвердил анализ серии VI-96 (см. таблицу).

3. Абсолютное число аномальных вариантов, казалось бы, весьма велико. Однако каждый из них имеет очень низкую вероятность реализации. Только единичные аномалии составляют 3–5% от общего числа исследованных, а вероятность большинства вариантов индивидуальной изменчивости исчисляется десятками и даже сотыми долями %.

4. Очевидно, что при таком исходном численном соотношении вариантов вероятность для аномальных комбинаций попасть в поле зрения исследователей не только мала, но во многом зависит от объема исследованных выборок и от того, как эти выборки были выборки собраны.

5. При лабораторном выращивании соблюсти такие условия нетрудно; например, взять в анализ всех потомков одной пары производителей, которые проходили развитие в примерно одинаковых условиях.

В противном случае, если такой возможности нет, сбор фактического материала производится в природной популяции. Результат последнего зависит не столько от объема исследованной выборки, сколько от того при каких обстоятельствах она собрана (Коваленко, 2000б): одно место сбора, объем выборки в один год, один и тот же сезон жизненного цикла и пр. В противном случае, а это часто бывает (условия сбора выборок иные), мы получаем данные только о наиболее вероятных для этого вида вариантах индивидуальной изменчивости.

6. Полученные результаты имеют самостоятельное значение, как источник фактических данных о частоте встречаемости тех или вариантов строения осевого скелета у данного вида (таблица) в примерно оптимальных условиях. Поскольку основное внимание было обращено на диагностические признаки этого отдела, то эта информация может быть использована при решении самых разных вопросов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балахонов А.В. Ошибки развития. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1990. 278 с.
- Борхвардт В.Г., Коваленко Е.Е. Септальные перегородки эмбрионов и личинок анамний // ДАН СССР. 1986. Т. 287. № 3. С. 764–768.
- Вершинин В.Л. Материалы по росту и развитию амфибий в условиях большого города // В кн.: Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 61–75.
- Вершинин В.Л. Морфологические аномалии амфибий городской черты // Экология. 1989. № 3. С. 58–66.
- Войткевич А.А. Симметричные нарушения закладок задних конечностей у лягушки // ДАН СССР. 1963. Т. 152. № 6. С. 1479–1482.
- Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М: КМК, 2004. 432 с.
- Дабагян Н.В., Слепцова Л.А. Травяная лягушка *Rana temporaria* L. // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 442–462.
- История биологии, с древнейших времен до начала XX века. М.: Наука, 1972. 563 с.
- Коваленко Е.Е. Коррелятивные изменения в позвоночнике травяной лягушки *Rana temporaria* // Зоол. Журн. 1983. Т. 62. Вып. 4. С. 564–569.
- Коваленко Е.Е. Аномалии позвоночника бесхвостых амфибий СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 1992. 142 с.
- Коваленко Е.Е. Анализ изменчивости крестца Anura. 1. Метод анализа изменчивости крестца бесхвостых амфибий // Зоол. Журн. 1996. Т. 75. Вып. 1. С. 52–66.
- Коваленко Е.Е. Строение крестцово-уростильного отдела в семействе Pipidae (Amphibia, Anura) // Зоол. Журн. 1999. Т. 78. № 1. С. 57–69.
- Коваленко Е.Е. Изменчивость посткраниального скелета бесхвостых амфибий: Автореф. дис. докт. биол. наук. СПб.: ЗАО “Познание”, 2000а. 117 с.
- Коваленко Е.Е. Массовые аномалии конечностей у бесхвостых амфибий // Журн. общ. биол. 2000б. Т. 61. № 4. С. 412–427.
- Коваленко Е.Е. Альтернатива концепции Ч. Дарвина. // В тени дарвинизма. Альтернативные теории эволюции в XX веке. Под. ред. Левита Г.С., Попова И.Ю., Хоссфельда У., Олссона Л. и Брайдабаха О.; СПб: Ясный День, 2003а. С. 192–217.
- Коваленко Е.Е. Эффект нормы признака и его теоретическое значение // Эволюционная биология: история и теория. 2003б. Вып. 2. С. 66–87.
- Коваленко Е.Е. Изменчивость крестца у шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (Pipidae) при aberrантном морфогенезе конечностей // Зоол. Журн. 2007. Т. 86. Вып. 1. С. 66–80.
- Коваленко Е.Е. Свойства нормы и изменчивости // Онтогенез. 2011. Т. 42. № 2. С. 1–15.
- Коваленко Е.Е., Данилов И.Г. Редкие варианты аномального строения позвоночника у бесхвостых амфибий // Вестн. СПб ун-та. 1994. Сер. 3. Вып. 4. № 17. С. 10–24.
- Коваленко Е.Е., Данилов И.Г. Разнообразии крестцово-уростильного отдела в семействе Bufonidae (Amphibia, Anura). 1. Фактическое разнообразие крестца у буфонид // Зоол. Журн. 2006а. Т. 85. № 4. С. 500–516.
- Коваленко Е.Е., Данилов И.Г. Разнообразии крестцово-уростильного отдела в семействе Bufonidae (Amphibia, Anura). 2. Анализ разнообразия методом спектров // Зоол. Журн. 2006б. Т. 85. № 6. С. 725–740.
- Коваленко Е.Е., Кружкова Ю.И. Аномалии задних конечностей у лабораторной шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (Anura, Pipidae). 2. Коррелятивные изменения таза и задних конечностей // Вестн. СПб ун-та. 2000. Сер. 3. Вып. 3. № 19. С. 9–24.
- Кружкова Ю.И. Строение и развитие крестцового отдела позвоночника у *Hymenochirus boettgeri* (Anura, Pipidae) // Вопросы герпетологии. Материалы Третьего Съезда Герпетологического Общества им. А.М. Никольского. 2008а. С. 215–221.
- Кружкова Ю.И. Строение, развитие и изменчивость крестцово-тазового комплекса бесхвостых амфибий (Amphibia, Anura): Автореф. дис. канд. биол. наук. СПб.: Лема, 2008б. 17 с.
- Назаров В.И. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. М.: Ком Книга, 2005. 520 с.
- Неустроева Н.С. Морфологическая изменчивость скелета представителей рода *Rana* в условиях антропогенной дестабилизации среды: Автореф. дис. канд. биол. наук. Екатеринбург: Изд-во ин-та экономики УрО РАН, 2012. 22 с.

- Чайковский Ю.В. Эволюция. “Ценологические исследования”. Вып. 22. М.: Центр системных исследований – ИИЕТ РАН, 2003. 472 с.
- Шимкевич В.М. Уродства и происхождение видов. СПб., М.: М.О. Вольф, 1907. 106 с.
- Шишкин М.А. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 3. С. 179–198.
- Шишкин М.А., Макридин В.П. Палеопатологические и палеотератологические исследования // Современная палеонтология. М.: Недра, 1988. Т. 1. С. 219–229.
- Dubois A. Anomalies and mutations in natural populations of the *Rana “esculenta”* complex (Amphibia, Anura) // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1979. Bd. 55. H. 1. S. 59–87.
- Duellman W.E., Trueb L. Biology of amphibians. N.-Y.: McGraw-Hill, 1986. 670 p.
- Emerson Sh.B. The ilio-sacral articulation in frogs: form and function // Biol. J. Linn. Soc. 1979. V. 11. № 2. P. 155–168.
- Estes R., Reig O.A. The early fossil record of frogs: a review of the evidence // Evolutionary biology of the anurans. Columbia: University of Missouri Press, 1973. P. 11–62.
- Hinchliffe J.R., Johnson D.R. Growth of cartilage // Cartilage. V. 2. N.-Y. Acad. Press, 1983. P. 255–295.
- Kovalenko E.E., Danilevskaya S.E. On unique forms of anomalous sacral structure in tailless amphibians // Rus. J. Herpetol. 1994. V. 1. № 1. P. 30–36.
- Lynch J.D. The transition from archaic to advanced frogs // Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems. Columbia: University of 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) // Acta Biol. Cracoviensia. 1965. V. 8. № 2. P. 185–197.
- Nevo E. Pipid frogs from the early cretaceous of Israel and pipid evolution // Bull. Mus. Comp. Zool. 1968. V. 136. № 8. P. 255–318.
- Noble G.K. The biology of the Amphibia. N.-Y.–L., 1931. 577 p.
- Pugener L.A., Maglia. A.M. Skeletal morphogenesis of the vertebral column of the miniature hyloid frog *Acris crepitans*, with comments on anomalies // J. Morphol. 2009. V. 270. P. 52–69.
- Ritland R.M. Studies on the post-cranial morphology of *Ascapheus truei*. I. Skeleton and spinal nerves // J. Morphol. 1955. V. 97. № 1. P. 119–177.
- Ruiz-Carranza P.M., Hernander-Camacho J.I. *Osornophryne*, genero nuevo de Anfibios Bufonidos de Colombia y Ecuador // Caldasia. 1976. V. 11. № 54. P. 93–148.
- Trueb L. Bones, frogs and evolution // Evolutionary biology of the Anurans. Columbia, Missouri. 1973. P. 65–132.
- Sullivan G.E. Skeletal abnormalities in chick embryos paralysed with decamethonium. // Aus. J. Zool. 1974. V. 22. № 4. P. 429–438.
- Walker J.M. Musculoskeletal development: a review // Phys. Ther. 1991. V. 71. P. 878–889.
- 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.

Individual Variation in the Development of the Common Toad, *Bufo bufo* (Anura, Bufonidae): 2. Diagnostic Characters of the Axial Skeleton

E. E. Kovalenko^a and Yu. I. Kruzhkova^b

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

^bHerzen State Pedagogical University, nab. reki Moiki 48, St. Petersburg, 191186 Russia

e-mail: kovalenko_i@mail.ru

Abstract—Analysis of individual variation in diagnostic characters of the axial skeleton has been performed in all offspring (1633 ind.) from the same spawn of one pair of common toads under conditions of laboratory rearing, with natural elimination being reduced to a minimum. More than 50 skeletal anomalies have been recorded. Factual data are presented that characterize deviations from the species norm in the frequency of “background anomalies” (Kovalenko, 2003). Correlations between manifestations of different variants of character states are considered. The problem of norm and anomaly in individual variation is discussed.

Keywords: *Bufo bufo*, postcranial skeleton, individual variation, background anomalies, diagnostic characters.