

УДК 597.828:591.471.32

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗВИТИЯ СЕРОЙ ЖАБЫ *BUFO BUFO* (ANURA, BUFONIDAE). 3. ОГРАНИЧЕНИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ И ИХ ПРИЧИНЫ

© 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.

На примере осевого скелета модельного вида бесхвостых амфибий (серой жабы, *Bufo bufo*) проведен анализ фактических ограничений индивидуальной изменчивости. Показано, что состояния признаков не свободно комбинируются между собой. Существуют морфогенетические ограничения, причины большинства которых выявлены данным исследованием. Дана классификация основных факторов, ограничивающих индивидуальную изменчивость в ходе развития.

Ключевые слова: *Bufo bufo*, посткраниальный скелет, индивидуальная изменчивость, морфогенетические ограничения.

DOI: 10.7868/S047514501304006X

Индивидуальная изменчивость — одна из самых важных составляющих практически всех предложенных версий о механизмах эволюции (см. обзоры Чайковский, 2003; Воронцов, 2004; Назаров, 2005; Попов, 2005; Юнкер, Хоссфельд, 2007 и др.). И в тоже время, это одна из самых неисследованных областей биологии, несмотря на огромное число работ, которые формально посвящены именно изменчивости (Коваленко, Попов, 1997). Долгое время казалось, что изменчивость, не подвергнутую элиминации, практически исследовать нельзя. То есть нам доступен только тот материал, который остается в природе после естественной элиминации. Соответственно, проверить одно из основных положений доминирующей концепции эволюции (дарвинизма и его производных, в частности, СТЭ) о неограниченном характере исходной изменчивости не представляется возможным (см. Коваленко, Попов, 1997). Действительно, как получить в природных популяциях материал, не подвергнутый естественной элиминации, если, как предполагается, она действует, начиная с самых первых стадий развития. Причем, в данном случае, даже не важно имеет ли она случайный или выборочный характер, поскольку любая элиминация сокращает потенциальное разнообразие. Единственная возможность хоть как-то приблизиться к решению

этой задачи — это исключить максимально возможное число факторов, способствующих элиминации в естественных условиях (колебания параметров внешних условий, хищники, паразиты и пр.) и тем самым получить материал, отражающий потенциал изменчивости. Следовательно, решение лежит в рамках выращивания потомства в лабораторных условиях. Но обязательными условиями являются: получить максимальное число потомков от одной пары производителей, всех их, по возможности, вырастить до первых стадий дефинитивного состояния и всех исследовать (в том числе, погибших в ходе развития) на внешнее строение и на строение осевого скелета.

В первых двух статьях данной серии (Индивидуальная изменчивость серой жабы...) мы показали, что такая задача была решена. Следовательно, мы можем исследовать практически всю изменчивость, которую способна дать одна пара производителей за одно спаривание. Конечно, потомство одной пары производителей не может отразить весь потенциал изменчивости вида, но может дать представление об общем характере изменчивости, хотя бы о самых общих закономерностях ее проявления и ее ограничениях.

Решению этих задач и посвящена данная статья (третья, заключительная).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Все данные о получении фактического материала представлены в соответствующих разделах первых двух статей серии и в таблице.

Для анализа закономерностей проявления изменчивости и выявления ее ограничений использован метод спектров (Коваленко, 1996а, 2000а).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Все факторы, ограничивающие исходную изменчивость теоретически можно разделить на две группы:

1) ограничивающие количественное проявление каждого из возможных (незапрещенных) вариантов изменчивости;

2) ограничивающие само число возможных вариантов строения (запреты на определенные сочетания состояния признаков).

I. Факторы, ограничивающие количественное проявление возможных для вида вариантов изменчивости

Примем, что прямо доказать ограниченность или неограниченность потенциальной изменчивости мы не можем. Но, независимо от ее характера, мы можем теоретически предсказать, какие факторы могут ограничивать диапазон реальной изменчивости, т.е. той, что доступна нашему наблюдению. Это:

- плодовитость вида;
- показатель нормы его отдельных признаков;
- элиминация.

1. Плодовитость вида

Очевидно, что чем выше плодовитость данного вида, тем большее число вариантов изменчивости может проявиться за один акт размножения. И, соответственно, чем больше таких актов совершит одна пара за свою жизнь, тем полнее будут реализованы ее потенции.

Это хорошо видно на примере нашей серии серой жабы. Всего было получено 1633 потомка. Из них всего 652 экз. (40%) показали отклонения в строении осевого скелета, среди которых отмечено около 50 вариантов изменчивости. Даже если изменчивость, кроме плодовитости, ничем не ограничена, то для того, чтобы зарегистрировать, например, 100 вариантов отклонений, нам потребуется получить от одной пары в два раза больше потомков, а для того, чтобы обнаружить всего 200 вариантов плодовитость должна быть в четыре раза больше (т.е. более 6 тысяч). Иными словами, при любом характере потенциальной изменчивости ее реальное проявление зависит от плодовитости вида (от числа реальных потомков). Остается открытым вопрос о том, как реализуется потенциальная изменчивость вида в последовательных размножениях одной и той же пары. Насколько

нам известно, такую задачу в исследованиях изменчивости пока еще не ставили. Решить ее не так просто, учитывая, что для этого потребуются выращивать всех полученных потомков и всех их исследовать на строение.

2. Показатель нормы строения признаков

Этот показатель не так очевиден исследователям, как предыдущий. Во-первых, потому, что анализом нормы в исследованиях изменчивости часто пренебрегают. Во-вторых, потому, что существует “парадокс нормы” (Коваленко, 2000б). Он заключается в том, что норма признака (признаков) устанавливается легко, а норму строения (как сумму комбинаций из состояний признаков) установить сложно (или даже невозможно), поскольку это зависит от числа привлеченных к анализу признаков. Чем больше признаков мы будем учитывать, тем ниже вероятность того, что все они у одной особи будут демонстрировать нормальное состояние (Коваленко, 2000б).

Материал, представленный в этой серии по серой жабе, хорошо это иллюстрирует. Действительно, норма большинства признаков осевого скелета (из числа учтенных нами) составляет 93–99%, в единичных случаях – 76–88% (таблица). Но норма строения позвоночника *по тем же признакам* составляет всего 60%. При этом целый ряд характеристик позвоночника намеренно не был включен в анализ в данной работе, поскольку мы ориентировались на диагностические признаки. Например, мы не учитывали полное соответствие симметрии элементов позвонков в правой и левой половине тела, длину уростиля, детали строения сочленовных суставов между позвонками и др. (более полный список параметров осевого скелета, варьирующих у Апига, представлен в монографии Коваленко, 1992). Но и так очевидно, что если бы были учтены все признаки, то частота *нормы строения* могла бы упасть до значений отдельных аномалий.

Полученные данные подтверждают тезис, выдвинутый ранее (Раутиан А., Раутиан Г., 1985; Коваленко, 2000а, б) – при анализе индивидуальной изменчивости следует ориентироваться на показатель “норма признака”, который имеет хорошо выраженную частотную характеристику.

Здесь требуется уточнить терминологию. *Признак (морфологический)* – особенность строения, которая у конкретного организма (особи) представлена в одном из его возможных состояний. *Состояния признака* – несколько возможных для данного таксона вариантов строения данного признака. *Норма признака* – 1) факт (явление) преобладания по частоте встречаемости одного из возможных состояний признака среди особей данного вида; 2) состояние признака, которое встречается у подавляющего большинства особей данного вида; ярко выраженная норма признака встречается

Частота встречаемости различных аномалий осевого скелета в серии лабораторного выращивания *Bufo bufo*. N – норма строения признака, НА – нарастающая асимметрия, НС – 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 НС	с эффектом НА	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, %		
Сочленовные 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	1450	88.79
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	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	1574	96.39	
	число предкрестцовых отростков	отклонения в числе отростков	всего	387	23.7
		N	всего	1246	76.3

ся на 2–3 порядка чаще, чем каждый из остальных его состояний (Коваленко, 2000а).

Наличие ярко выраженной нормы признаков, с одной стороны, ограничивает частоту нормы строения, с другой стороны — ограничивает проявление всех остальных возможных для вида состояний каждого признака в условиях определенного объема тиражирования (плодовитости). Действительно, какова бы ни была плодовитость вида, она конечна. И если есть доминирующий вариант признака (норма), он всегда будет количественно преобладать, а, следовательно, ограничивать возможность проявления остальных вариантов изменчи-

вости. Легко предположить, что чем выше показатель нормы признака, тем меньше возможностей остается на все остальные варианты. И чем больше вариантов изменчивости способен дать вид по данному признаку, тем меньше будет вероятность каждого из них в условиях одной и той же нормы. Этот теоретически ожидаемый результат хорошо подтверждают полученные данные по серой жабе (таблица).

Например, признак “число туловищных позвонков” показывает нормальное состояние (9 позвонков) у 97.49% особей. Соответственно, на варианты изменчивости остается всего 2.51%. А еще

возможно 5 таких вариантов. Соответственно, если они равновероятны, то каждый из них может иметь частоту примерно 0.5%. Но наши данные показывают, что они не равновероятны — их частота варьирует от 0.12 до 0.98%.

Возьмем другой пример — признак “сочленовые отростки на границе туловище—хвост”. Норма по этому признаку у серой жабы составляет 88.8% (нет ни постзигапофизов на IX позвонке, ни презигапофизов на закрестцовом сегменте). На варианты изменчивости остается значительно большая доля — 11.2%, чем в предыдущем случае. Зарегистрировано 6 таких вариантов и, следовательно, каждый из них может иметь большую частоту (теоретически минимум 1.8%, если они равновероятны). Но и они не равновероятны. Часть из них реально показывает вероятность более низкую, чем ожидаемая — 0.87%, а часть существенно более высокую — 4.53%. Но в целом частоты более высокие, чем у вариантов изменчивости предыдущего признака.

Не останавливаясь пока на причинах разных вероятностей реального проявления вариантов изменчивости, можно заключить, что показатель “норма признака” является одним из факторов, ограничивающих реальную изменчивость видов (чем выше норма признаков, тем меньше вероятность проявления других вариантов потенциальной изменчивости). Можно сказать, что “эффект нормы признаков” в совокупности с ограниченной плодовитостью невольно экранирует потенциальное разнообразие вида (скрывает от исследователя полный диапазон изменчивости).

3. Элиминация

Все сказанное выше показывает, что даже в лабораторных условиях реальная изменчивость вида представляет лишь часть потенциальных его возможностей. В природных популяциях в силу вступает еще один фактор — элиминация и избежать ее невозможно. Если вид включен в систему пищевых цепей (а в условиях биосферы иначе и быть не может), то часть его потомков будет неизбежно элиминирована (и безвозвратно утеряна для исследования). Оставшийся диапазон изменчивости будет зависеть от степени элиминации и ее характера. Роль степени элиминации не вызывает разночтений у исследователей. Очевидно, что чем меньше останется потомков, тем меньший диапазон изменчивости будет представлен в их составе. А вот по поводу характера элиминации выдвинуто две альтернативные точки зрения (Коваленко, 2003; Попов, 2005):

1) выборочная (по версии Ч. Дарвина, СТЭ и ее производных);

2) случайная (по версии противников идеи естественного отбора).

Проверить, как отражается выборочная элиминация на диапазоне изменчивости в лабораторных

условиях, не представляется возможным. А вот результаты случайной элиминации можно попробовать предсказать.

Случайная элиминация в условиях “эффекта нормы признаков” и неравной вероятности проявления вариантов изменчивости должна приводить к тому, что в первую очередь из диапазона изменчивости выпадут редкие (малочисленные) варианты. Соответственно, и в реальном разнообразии останется норма и самые высокочастотные варианты изменчивости. Приведенные здесь данные по серой жабе согласуются с этим заключением (таблица). Те варианты аномалий осевого скелета, которые в условиях исключения элиминации имеют самые высокие вероятности в первую очередь и попадают в сферу внимания исследователей, описывающих изменчивость в природных популяциях. Можно сравнить наши данные по серой жабе с теми, что были получены ранее при суммировании собственных и литературных данных по аномалиям позвоночника бесхвостых амфибий (Коваленко, 1992; табл. 6).

Так, синдром НС (нарушение сегментации) и его следствия показали самую высокую для аномалий вероятность в данной серии серой жабы — 6.8%. Ранее было показано, что этот синдром в качестве аномалий характерен для всех позвоночных животных, в том числе и для бесхвостых амфибий (Коваленко, 1992, 2000а). Отдельные аномалии этого синдрома (см. вторую статью этой серии) описаны у целого ряда бесхвостых амфибий, в том числе и у серой жабы (самое раннее описание Adolphi, 1892, 1895).

Хорошо известной аномалией является и слияние тел и/или невральных дуг позвонков у тех видов, для которых в норме оно не характерно. У серой жабы такая аномалия встречается у 2% особей. Но отдельные варианты слияний между позвонками (таблица) имеют частоту от 0.06 до 0.8%. Наибольшую частоту показывает вариант I + II (0.8%). Именно он часто описывается у бесхвостых амфибий из природных популяций, в том числе и у серой жабы. А, кроме того, он встречается и как норма строения у ряда видов Bufonidae (см. Коваленко, 1992, табл. 6.2). Варианты слияний имеющие очень низкую частоту в индивидуальной изменчивости, например, слияние черепа и первого позвонка (0.06% — у серой жабы) ранее у бесхвостых амфибий вообще не были описаны ни разу (см. там же).

Очевидно, что даже случайная элиминация ограничивает изменчивость и в первую очередь за счет редких вариантов строения.

II. Факторы, ограничивающие само число возможных вариантов строения (запреты на определенные сочетания состояний признаков)

Вопрос об ограниченности или неограниченности изменчивости был почвой для острых дис-

	нечетное слияние	свободная половина	всего
шп	34	14	48
без шп		1	1
всего	34	15	49

Рис. 1. Спектр возможных комбинаций состояний признаков “нечетное слияние полупозвонков” и “свободная половина позвонка” (по горизонтали), и “шахматный порядок” (по вертикали). В ячейках указано число экземпляров, у которых встречен данный вариант строения. Остальные обозначения те же, что и в таблице.

куссий между сторонниками разных направлений эволюционного учения, начиная уже с конца XIX в. (Попов, 2005). Например, Н.Я. Данилевский считал, что всякое исследование, устанавливающее факт ограничения изменчивости, опровергает дарвинизм (Данилевский, 1885). Сторонники идеи естественного отбора (дарвинизма, СТЭ и их производных) придерживались представлений о практически неограниченной (или очень большой) изменчивости (см. обзоры Воронцов, 2004; Назаров, 2005; Попов, 2005; Чайковский, 2003; Юнкер, Хоссфельд, 2007 и др.). И это понятно, поскольку в концепции Ч. Дарвина положение о сути выборочной элиминации и положение о неопределенности и неограниченности изменчивости взаимно дополнительные (Коваленко, 2003).

Однако вопрос этот решался в основном на теоретическом уровне, т.к. считалось, что на практике ни доказать, ни опровергнуть представление о характере изменчивости не представляется возможным (см. Коваленко, Попов, 1997). Только в конце XX в. был предложен новый подход к анализу потенциальной изменчивости (Kovalenko, 1994; Kovalenko, 1996). Суть его сводится к анализу реальной изменчивости относительно теоретически ожидаемой, что позволяет выявлять запреты на комбинации между состояниями признаков и в дальнейшем анализировать их возможные морфогенетические причины. Метод был назван “методом спектров” и опробован на ряде признаков посткраниального скелета бесхвостых амфибий (см. Коваленко, 1996б; Коваленко, Данилевская, 1996; Коваленко, Кружкова, 2000; Коваленко, Данилов, 2006б).

То, что состояния отдельных признаков могут быть реализованы как в норме строения у разных видов, так и в составе вариантов их индивидуальной изменчивости, было известно уже во времена Ч. Дарвина. Позднее накопились факты, о том, что наблюдается некоторая закономерность прояв-

ления вариантов изменчивости. На этом наблюдении, по сути, и основана идея “рядов гомологической изменчивости” Н.И. Вавилова (1920). Сам Н.И. Вавилов рассчитывал, что открытый им закон “гомологической изменчивости” будет использован не только в практических целях, но сыграет роль инструмента для оценки биологического разнообразия (Вавилов, 1935). Действительно, обобщение производило впечатление четкого правила. “Этот тип изменчивости [гомологической] ясно демонстрирует, что филум, эволюционируя, заполняет своими видами строки некоторой таблицы, так что оказываются существенно сходными элементы одного столбца” (Любишев, 1982).

Однако, применение “метода спектров” Коваленко показало, что “строки” и “столбцы” теоретически ожидаемой изменчивости у разных видов заполняются не полностью (даже при большом объеме исследованного материала). Было выдвинуто предположение (Коваленко, 1996а, 2000а), что очевидные запреты (или существенные ограничения) на реализацию определенных вариантов строения связаны именно с сочетанием состояний признаков.

Одной из целей данной работы была проверка справедливости сделанных ранее заключений (Коваленко, 2000а): видоспецифичность как нормальных, так и аномальных вариантов строения, определяется не состояниями отдельных признаков, а их комбинациями. Иными словами, потенциальная изменчивость существенно ограничена изначально (еще до того, как любая форма элиминации может ее сократить). Число реальных вариантов индивидуальной изменчивости в группе, изолированной от основных факторов элиминации, существенно ниже того их числа, которое можно было бы ожидать теоретически, если вычислить все сочетания между состояниями интересующих нас признаков.

Ниже мы приводим фактические данные по индивидуальной изменчивости серой жабы в

		свободный X позвонок		несвободный X позвонок		всего
		целый	1/2	целый	1/2	
количество туловищных позвонков	8.0					0
	8.5					0
	9.0	5	1	13	13	32
	9.5		8		2	10
	10.0	4		1		5
всего		9	9	14	15	47

Рис. 2. Спектр возможных комбинаций состояний признаков “наличие закрестцового позвонка” (по горизонтали) и “количество туловищных позвонков” (по вертикали).

	свободный X позвонок		несвободный X позвонок		всего
	целый	1/2	целый	1/2	
НА	2	2	2	5	11
без НА	7	7	12	10	36
всего	9	9	14	15	47

Рис. 3. Спектр возможных комбинаций состояний признаков “наличие закрестцового позвонка” (по горизонтали) и “наличие синдрома нарастающая асимметрия “НА” (по вертикали). Обозначения те же, что и на рис. 1 и в таблице.

	пз IX 2	пз IX л	пз IX пр	пз IX –	всего
прз X 2	14				14
прз X л	5	9			14
прз X пр	6		17		23
прз X –	29	46	57	1450	1582
всего	54	55	74	1450	1633

Рис. 4. Спектр возможных комбинаций состояний признаков “наличие постзигапофизов на IX позвонке” (по горизонтали) и “наличие презигапофизов на X позвонке” (по вертикали). “л” – левая сторона, “пр” – правая сторона, “–” – соответствующий элемент отсутствует. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и в таблице.

	0 по	1 по	2 по	всего
8.0	5			5
8.5	8	2		10
9.0	1520	61	11	1592
9.5	10	6		16
10.0	7	1		8
дв	2			2
всего	1552	70	11	1633

Рис. 5. Спектр возможных комбинаций состояний признаков “наличие “рудиментарных отростков на уростиле”” (по горизонтали) и “количество туловищных позвонков” (по вертикали). “дв” – другие варианты, “по” – поперечные отростки. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	ур	всего
без НА		83	1							84
с НА		6	1							7
всего	0	89	2	0	0	0	0	0	0	91

Рис. 6. Спектр возможных комбинаций состояний признаков “бифуркация поперечных отростков” (по горизонтали) и “наличие синдрома “НА” (по вертикали). “ур” – уростиль. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

пользу этого заключения. Это наглядно представлено на “спектрах изменчивости” по разным признакам (рис. 1–8). Спектры показывают, что состояния разных признаков не свободно комбинируются между собой.

1. Аномалии в составе синдрома “НА” (нарастающая асимметрия)

Корреляции между отдельными признаками особенно хорошо видны примере аномалий в со-

ставе синдрома “нарастающая асимметрия”. Основные из них можно свести в следующие группы (подробное описание см. вторую часть данного сообщения):

– асимметрия в расположении правых и левых закладок позвонков (полупозвонков), которая не приводит к их шахматному порядку;

– шахматный порядок закладок (полупозвонков) на отдельных отрезках осевого скелета;

	II + III 2	II + III л	II + III пр	II – III	всего
биф III 2	20	1	2	2	25
биф III л		21		12	33
биф III пр			37	8	45
биф –				1530	1530
всего	20	22	39	1552	1633

Рис. 7. Спектр возможных комбинаций состояний признаков “слияние II и III поперечных отростков” (по горизонтали) и “бифуркация III поперечного отростка” (по вертикали). “биф” – бифуркация, “–” – нет бифуркации. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 4 и в таблице.

	220	200	210	120	110	020	011	021	012	002	022	всего
+3												0
+2п		1	1		2	12						16
+2з		2	2	1	3	3						11
+0	2	2		4	6	1548	3	9	2			1576
+0						11	1	5	1	6		24
+2з							1	1				2
всего	2	5	3	5	11	1574	5	15	3	6	0	1629

Рис. 8. Спектр изменчивости двухстороннего крестца *Bufo bufo*. Заштрихованные ячейки с цифрами – реально встреченные варианты; заштрихованные ячейки без цифр – не встреченные, но потенциально возможные варианты; остальные обозначения см. в тексте и на рис. 1.

– слияние нечетного числа закладок (полупозвонков) на отдельных отрезках осевого скелета;

– нечетное число туловищных позвонков.

Анализ показал, что все эти признаки проявляются взаимосвязано. Так шахматный порядок полусегментов позвоночника встречается преимущественно при ярко выраженной нарастающей асимметрии – 46 экз. из 47. Исключение составил 1 экз., у которого наблюдалась локальная асимметрия в крестцовом отделе позвоночника. Нечетное слияние полупозвонков встречается только на фоне их шахматного порядка при нарастающей асимметрии (рис. 1). В свою очередь, признак “свободная половина” какого-либо позвонка явно коррелирует с признаком шахматный порядок в сумме с признаком “слияние нечетного числа закладок” (рис. 1). Единственный экземпляр, который как будто бы выпал из этого правила, на самом деле только подтверждает его. У этого сеголетка разница в длине правых и левых сегментов была не так велика, чтобы шахматный порядок полусегментов сформировался уже в туловищной части (см. подробнее во второй части данного сообщения) и свободной осталась половинка только первого закрестцового сегмента.

Заметим, что перечисленные корреляции в составе синдрома “нарастающей асимметрии” ранее были нами предсказаны и для них выявлены морфогенетические причины (Коваленко, 1983, 1992, 2000а). Ведущим признаком является неравенство сегментов правой и левой стороны. А поскольку сегменты закладываются, начиная с краниального отдела позвоночника, то от того, с какого сегмента эта разница начинается, а также от степени этого неравенства зависит конечный результат развития осевого скелета. Эти условия вводят ограничения на свободное сочетание возможных состояний признаков. Возникает соподчинение признаков –

закономерность, которую называют “законом Кювье” (Воронцов, 2004).

Выше было показано, что одной из аномалий синдрома “НА” является наличие свободного закрестцового позвонка. Однако наш анализ показал, что этот признак не обязательно связан с рассмотренным синдромом.

2. Признак “наличие закрестцового позвонка”

Варианты состояния этого признака и статистика их проявления приведена во второй статье по данной серии (см. вторую часть данного сообщения). Здесь лишь напомним, что закрестцовый сегмент может быть:

1) полностью автономным (свободным – подвижно сочлененным с предыдущим и последующим сегментом);

2) несвободным (неподвижно сочлененным с последним туловищным позвонком и/или с уростилем); но в этом случае он сохраняет следы автономного развития (например, четкую границу с предыдущим и последующим элементом).

Спектр (рис. 2), прежде всего, показывает, что существуют ограничения на сочетание этого признака с признаком “число туловищных позвонков”. Все варианты последнего признака (по вертикали спектра) встречаются в индивидуальной изменчивости серой жабы, но закрестцовый позвонок встречается только в сочетании с 9-ю и большим числом туловищных позвонков. Наибольшую вероятность показывает комбинация 9 туловищных позвонков и “закрестцовый” (32 экз., 2%). Можно было бы предположить, что это есть результат сочетания двух наиболее вероятных состояний признаков (ведь суммарная вероятность равна произведению вероятностей отдельных составляющих). Однако при внимательном рассмотрении видно, что это не так. Например, суммарная вероятность воспроизведения 8 и

8.5 позвонков у серой жабы (15 экз., 0.92%) существенно выше, чем вероятность 10 позвонков (8 экз., 0.49%). И, тем не менее, при первом условии закрестцовый позвонок не встречен ни разу, а при втором встречен у 5 экз. (0.3%), что является довольно высоким показателем для вариантов индивидуальной изменчивости.

Эту закономерность подтверждают и данные по нормальному строению осевого скелета у бесхвостых амфибий (они приведены во второй статье). Закрестцовый позвонок в качестве нормы строения встречается у примитивных *Anura*, имеющих 10 туловищных позвонков (Duellman, Trueb, 1994). А в качестве индивидуальной изменчивости наиболее характерен для представителей археобатрахий (Ritland, 1955; Madej, 1965; Lynch, 1973 и др.), склонных воспроизводить среди вариантов изменчивости большее число туловищных позвонков.

Привлечение к анализу вариантов нецелого числа туловищных позвонков может вызывать заслуженное сомнение — ведь причины таких вариантов связаны с серьезными нарушениями сегментации на ранних стадиях развития (Коваленко, 1983). Поэтому мы провели специальный анализ — насколько связаны между собой признаки “закрестцовый сегмент” и “синдром НА” (нарастающая асимметрия). Однако спектр (рис. 3) показал, что проявление признака “закрестцовый сегмент” не только не зависит от синдрома “НА”, но без него встречается даже чаще (36 экз., 2.2%), чем при его наличии (11 экз., 0.67%).

3. Признак “наличие сочленовных отростков” на границе туловище—хвост

Крестцово-уростильный отдел бесхвостых амфибий показывает наибольшую вариабельность как среди нормальных вариантов строения (в том числе и у *Bufo*idae, Коваленко, Данилов, 2006а, б), так и среди вариантов индивидуальной изменчивости. Целый ряд признаков этого отдела являются диагностическими. Наличие сочленовных отростков на границе туловище — хвост встречается только в составе индивидуальной изменчивости. Этот признак интересен тем, что он, как будто бы, косвенно указывает на автономность развития первого закрестцового сегмента. Количественные данные по его встречаемости приведены во второй статье данной серии. Но кроме этого, нас интересовала корреляция между развитием постзигапофизов крестцового позвонка и презигапофизов закрестцового сегмента.

Спектр (рис. 4) показывает, что из теоретически возможных 16 вариантов реализованы всего 8 вариантов изменчивости и 1 вариант нормы. Остальные ячейки не заполнены, что позволяет предположить запрет на формирование в онтогенезе таких сочетаний (или их очень низкую вероятность — ниже 0.06; т.е. меньше чем 1 экз. на 1633 исследованных). Причем сам характер распо-

ложения “запретов” в спектре показывает, что пропуски в спектре совсем не случайны — формирование сочленовных отростков на последнем туловищном позвонке (IX) и на первом хвостовом (X) явно связаны. Очевидно, что ведущим признаком является наличие постзигапофизов (хотя бы одного) на IX позвонке, т.к. при их отсутствии (последний столбец спектра) презигапофизы на последующих сегментах не встречаются вовсе. А при отсутствии презигапофизов на закрестцовых сегментах (последняя строка спектра) постзигапофизы на IX (крестцовом) позвонке проявляются довольно часто (для вариантов изменчивости).

4. Признак “рудиментарные отростки на уростиле”

В норме строения этот признак встречается у современных и вымерших представителей примитивных семейств (Duellman, Trueb, 1994; Estes, 1977), склонных к формированию увеличенного числа туловищных позвонков. В составе индивидуальной изменчивости он встречается как у представителей продвинутых, так и примитивных семейств, но для последних он более типичен (Коваленко, 1992). Опираясь на эти данные можно было бы ожидать, что рудиментарные поперечные отростки будут коррелировать с увеличением числа туловищных позвонков. Анализ методом спектров (рис. 5) не обнаружил такой явной связи. У серой жабы наибольшую вероятность эта аномалия имеет при девяти туловищных позвонках (72 экз., 4.4%), и существенно более низкую вероятность при увеличенном числе туловищных (9.5 и 10; 7 экз., 0.43%). Такие отростки не запрещены и при уменьшенном числе туловищных позвонков (8 и 8.5; 2 экз., 0.12%), хотя среди нормальных вариантов у *Anura* такое строение не встречается.

5. Признак “слияние позвонков”

Варианты слияния позвонков в условиях синдрома “нарастающая асимметрия” были рассмотрены выше (раздел синдром “НА”). Они в подавляющем большинстве представляют собой объединение нечетного числа полупозвонков в результате общей причины — нарушения порядка положения закладок, которое затрагивает сразу весь позвоночник (или его большую часть). Выше было показано, что аномалии синдрома проявляются коррелятивно.

Здесь остановимся на слияниях, встречающихся в составе индивидуальной изменчивости вне синдрома “НА”. Среди них преимущественно встречается попарное объединение соседних позвоночных сегментов (вторая часть данного сообщения). Причем сливаться могут любые две пары позвонков, а также уростиль с последним туловищным и череп с первым позвонком. У серой жабы практически все они и встречены (кроме пар VI + VII и VII + VIII). Каждый из этих вариантов имеет частоту ниже 1% (десятые и даже со-

тые доли %, таблица) и проявление их явно не связано между собой. Мы не обнаружили ни одного случая совпадения слияния разных пар позвонков в одном позвоннике (у одной особи). И это понятно, т.к. вероятность совпадения аномальных состояний двух, независимо варьирующих признаков, равно произведению вероятностей каждого из них. Если мы составим такое произведение даже из двух самых вероятных вариантов слияний (VI + V, 0.37% и VII + IX, 0.18%), то получим вероятность их совпадения, равную 0.066% – т.е. максимум 1 экз. на 1633 исследованных (таблица).

Как не очевидно это заключение, но исходя из представлений о неограниченном характере изменчивости, исследователи нередко легко теоретически достраивают ряды переходных норм с помощью известных аномальных вариантов строения (Коваленко, 2000а). Реконструкция обычно осуществляется путем перекомбинации уже известных состояний признаков. Ее авторы, очевидно, предполагают, что если состояние признака воспроизводится в реальной изменчивости, то вполне может быть реализована и его комбинация с любым другим состоянием второго признака. Но правомочность такого подхода никем не была достаточно аргументирована (Воробьева, Мейен, 1988), а наши данные его существенно дискредитируют (настоящая статья, Коваленко, 2000а).

6. Признаки “бифуркация поперечных отростков” и “слияние дистальных концов поперечных отростков”

Спектр (рис. 6) возможностей проявления бифуркации поперечных отростков у серой жабы показывает, что такое состояние признака встречено только на III и IV позвонках. Вероятность проявления этого состояния составляет 5.57% (91 экз.). Кроме того, видно, что аномалия проявляется как в условиях нормальной сегментации (первая строка спектра), так и в условиях синдрома “НА” (вторая строка спектра). Причем в первом случае вероятность ее реализации существенно выше, чем во втором (5.14% – 84 экз. и 0.43% – 7 экз. соответственно). Учитывая закономерности проявления синдрома “НА”, это не должно вызывать удивления. Первые сегменты исключительно редко попадают под влияние этого синдрома.

Спектр (рис. 6) ясно показывает, что у серой жабы бифуркация дистальных частей поперечных отростков наиболее вероятна для III сегмента позвонника (частота в III сегменте составляет – 5.45% – 89 экз., а в IV – всего 0.12% – 2 экз.). В чем же причина такой специфичности? Поперечные отростки и ребра относятся к группе септальных элементов (Борхвардт, 1982). Коллагеновые волокна септ являются каркасом, на котором скапливается скелетогенная мезенхима, формируя зачатки этих структур. Следовательно, на-

правление роста и форма последних должны во многом зависеть от расположения септальных волокон. Если пучок волокон септы по какой-то причине раздваивается (расщепляется), то и развивающаяся на их основе структура тоже будет раздвояна.

Наиболее вероятной причиной таких локальных нарушений сегментации, на наш взгляд, является наличие какого-то препятствия на пути септы. Случаи раздвоения септ, а соответственно и структур, развивающихся на их основе, встречаются у позвоночных и при нормальном развитии (см. Борхвардт, 1982). Например, у миног межсегментарные сосуды, делят септы на пре- и постсептальные части, в результате чего в одном сегменте тела у этих животных формируется не одна, а две невральные дуги. Позвоночные артерии птиц и млекопитающих разделяют проксимальные участки септальных скоплений мезенхимы на верхние и нижние части. В результате на проксимальных отделах ребер образуются две головки, которыми они причленяются к позвонкам. У птиц большую роль в формировании двухголовчатости ребер играют также стволы симпатической нервной системы (Борхвардт, 1982). Первый хвостовой диапофиз у ящериц “принимает слегка вильчатую форму на своем дистальном крае, обходя тазовое лимфатическое сердце” (Малашичев, 2003, с. 50).

В передних предкрестцовых сегментах *Anura* таким потенциальным и наиболее вероятным препятствием, лежащим на пути септ, является переднее лимфатическое сердце. Оно располагается напротив III миомера, как раз на уровне дистального конца III поперечного отростка, а его каудальный край может доходить до дистального конца IV диапофиза (Кружкова, 2008). Бифуркация именно отростков и встречается в индивидуальной изменчивости у *Bufo bufo*. Для *Anura* характерны 2 пары лимфатических сердец. Но только передняя пара лежит на уровне поперечных отростков, в то время как задняя пара у головастиков находится гораздо ниже (на уровне середины хорды) и не может влиять на развитие диапофизов (Кружкова, 2008). Очевидно, что расположение лимфатического сердца, и определяет высокую вероятность аномалии “бифуркация поперечных отростков” для передних предкрестцовых сегментов.

Если направление одной из септ изменено достаточно сильно, то ее дистальный конец может пересечься с септой соседнего сегмента. Это в свою очередь, с высокой вероятностью приведет к объединению дистальных концов поперечных отростков, развивающихся на их основе. На примере серой жабы видно, что наблюдается корреляция между бифуркацией диапофизов и слиянием их дистальных концов. Выше было показано, что бифуркация наиболее вероятна для поперечных от-

ростков III позвонка (89 экз., 5.3%; рис. 6) и существенно ниже для IV позвонка (2 экз., 0.12%). Самую высокую частоту слияний позвонков за счет объединения поперечных отростков показывает пара II + III (рис. 7). При условии бифуркации, слияние этих двух отростков отмечено у 81 экз. (4.96%), а бифуркация без объединения отростков – всего у 22 экз. (1.35%). Очевидно, что эти события не так жестко связаны между собой, как аномалии синдрома “НА” (см. выше). Бифуркация III поперечного отростка с двух сторон (первая строка спектра) может сопровождаться слиянием соседних отростков только с одной стороны (только с левой или только с правой) или даже не приводить к их слиянию вовсе (2 экз., 0.12%). Кроме того, бифуркация с любой стороны тела коррелирует и со слиянием отростков той же стороны, хотя и не обязательно приводит к этому событию (последний столбец спектра). Но очевидно, что основные состояния признаков (бифуркация по вертикали и слияния по горизонтали) совпадают по частоте реализации, о чем ясно говорит диагональ спектра (рис. 7).

Кроме того, на спектре ясно очерчены ограничения в потенциальном диапазоне изменчивости. Из 16 возможных сочетаний реализованы 8 вариантов изменчивости и 1 вариант нормы. Видно, что ведущим (определяющим) признаком является именно бифуркация поперечного отростка III позвонка. Что и понятно, т.к., во-первых, этот признак формируется в онтогенезе раньше, чем слияние дистальных отделов отростков. А, во-вторых, слияние дистальных концов диапофизов является во многом следствием раздвоения септы, на основе которой и формируется раздвоенный поперечный отросток.

Объединение дистальных концов поперечных отростков представляет собой особый вариант слияния позвонков. Здесь вступают в силу морфогенетические факторы формирования позвоночных сегментов. Свободный позвонок (подвижно сочлененный с соседними позвонками) может сформироваться при условии, что во время развития ничто не препятствует его подвижности относительно предшествующего и последующего позвоночных сегментов. Самыми обычными препятствием для этого является объединение на определенных стадиях онтогенеза зачатков тел и/или невралных дуг (см. все варианты слияний, перечисленные в соответствующем разделе). Но кроме этого, формированию суставов между двумя позвонками может препятствовать и объединение их поперечных отростков, даже если сливаются только их дистальные части. Конечно, такое условие ограничивает подвижность развивающихся позвонков в меньшей степени, уже потому, что в ходе онтогенеза дистальные части диапофизов

формируются относительно поздно (Кружкова, 2008).

7. Увеличение числа крестцовых диапофизов

Выше было показано (вторая часть данного сообщения), что в индивидуальной изменчивости бесхвостых амфибий число крестцовых диапофизов может как сокращаться (до 1 или 0), так и увеличиваться (до 3-х или 4-х). Здесь рассмотрим варианты увеличения числа крестцовых диапофизов (варианты двухстороннего крестца). Для анализа таких вариантов строения крестца у Апуга ранее (Коваленко, 1996а, 2000а) был построен спектр, который учитывает комбинации возможных состояний семи признаков крестцового отдела (в скобках указаны состояния признака, возможные для серой жабы):

- 1) число туловищных позвонков (3 состояния – 8, 9, 10);
- 2) число позвонков, несущих крестцовые диапофизы (2 состояния – 1, 2);
- 3) общее число крестцовых диапофизов (3 состояния – 2, 3, 4);
- 4) наличие свободного закрестцового позвонка (2 состояния – нет, да);
- 5) слияние крестцового позвонка с предкрестцовым (2 состояния – нет, да);
- 6) слияние крестцового позвонка с уростилем (2 состояния – нет, да);
- 7) слияние крестцового позвонка со свободным закрестцовым (2 состояния – нет, да).

В спектре (рис. 8) комбинации первых трех признаков расположены по горизонтали. По вертикали в верхней части спектра (четыре верхние строки) расположены комбинации, в которых свободный закрестцовый сегмент не участвует. В нижней части спектра (две нижние строки) – комбинации участием свободного закрестцового сегмента. Обозначения строк спектра:

- “+0” – слияний между элементами нет;
- “+2з” – слиты два задних элемента (крестцовый и соответствующий закрестцовый);
- “+2п” – слиты два передних элемента (крестцовый и предкрестцовый);
- “+3” – слиты все три элемента (предкрестцовый, крестцовый и закрестцовый).

Спектр показывает, что дополнительные крестцовые диапофизы могут формироваться либо на предкрестцовом позвоночном сегменте (VIII позвонке – левая часть спектра), либо на закрестцовом (уростиле или автономном X позвонке – правая часть спектра). И это первое ограничение на варианты изменчивости для всех бесхвостых амфибий (Коваленко, 1996а, 2000а) – дополнительные крестцовые отростки не формируются одно-

временно и на предкрестцовых, и на закрестцовых сегментах.

Сетка спектра очерчивает те комбинации, которые входят в диапазон потенциальных возможностей отряда — 46 вариантов. Из этого числа в индивидуальной изменчивости серой жабы реально встречены всего 24 варианта (заполненные ячейки спектра, Sr — спектр реальной изменчивости). Допустим, что часть вариантов не встречена в реальной изменчивости из-за их низкой частоты, но потенциально они могут быть обнаружены, скажем, при увеличении выборки. Это пропуски в не полностью заполненных строках и столбцах (в спектре такие ячейки закрашены, но в них нет цифр). Вместе с реальными вариантами строения они образуют спектр потенциальной изменчивости (Sp) данного вида и он объединяет 32 варианта строения крестцового-уростильного отдела из 46 возможных для отряда.

Остальные варианты либо запрещены для этого вида, либо имеют исключительно низкую вероятность реализации. Такие комбинации легко определяется методом спектров — это полностью незаполненные строки или столбцы. Для серой жабы это верхняя строка левой части спектра, верхняя строка и последний столбец правой части спектра (всего 14 вариантов). Таким образом, под запретом оказываются все варианты строения, в которых:

- слиты предкрестцовый, крестцовый и закрестцовые сегменты (строка “+3”);
- слиты крестцовый и закрестцовый сегменты при условии формирования крестцовых отростков на закрестцовых сегментах (строка “+2з” правой части);
- имеется два крестцовых отростка на IX позвонке и два — на закрестцовом сегменте.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одной из задач данной работы являлась — дать представление об общем характере индивидуальной изменчивости, ее закономерностях и ограничениях (если таковые найдутся) в группе не подвергнутой естественной элиминации. Иными словами, речь идет о потенциальных возможностях изменчивости вила. А именно этот показатель является решающим в споре о роли естественного отбора (из какого диапазона изменчивости выбирает отбор?). Так, виды, потерявшие способность к рекомбинации, рассматриваются как не способные к дальнейшей эволюции, “тупиковые” (Гребельный, 2008), т.к. возможности их изменчивости фактически сводятся к минимуму. Но это заключение будет верно только в том случае, если объем изменчивости зависит исключительно от потенциала генетической информации. Приведенные в

данной статье фактические данные позволяют усомниться в этом предположении.

Суммируя полученные результаты, мы можем сформулировать несколько тезисов в пользу представлений об изначальном ограничении изменчивости (до того, как она будет подвергнута любой форме элиминации) на примере осевого скелета бесхвостых амфибий.

1. Состояния признаков в большинстве случаев не свободно комбинируются между собой.

Даже если учесть только те состояния признаков, которые встречены в реальной изменчивости данного вида, то спектр, составленный из их комбинаций реализуется не полностью (рис. 1–8).

2. Среди ограничений на теоретически возможные комбинации можно выделить две основные группы:

а) вероятность совпадения состояний двух (и более) независимо варьирующих признаков, каждый из которых имеет низкую вероятность реализации;

вероятность их совпадения равна произведению их вероятностей;

б) зависимо варьирующие признаки; коррелятивные отношения между формирующимися в ходе онтогенеза структурами.

3. В диапазоне индивидуальной изменчивости ни один признак не показывает 100% частоту нормы при выборке определенного для данного вида объема.

Объем выборки диктуется вероятностью реализации того состояния признака, который мы хотим зарегистрировать.

4. Диапазон индивидуальной изменчивости явно мал для того, чтобы соответствовать представлению о “неограниченной изменчивости”, из которой естественный отбор при необходимости черпает новые варианты строения.

Если “правило” неограниченности изменчивости имеется, то оно должно проследиваться в изменчивости любого вида, поскольку это условие считается основным для дальнейшей перспективы вида — его эволюции.

Фактические данные о корреляциях между формированием признаков в онтогенезе мы приводили и ранее (Коваленко, 2000а; Коваленко, Кружкова, 2000; Кружкова, 2008). Здесь мы хотели еще раз подчеркнуть, что в данной статье высказанные ранее предположения о существовании онтогенетических запретов (областях ограничений в общем спектре) существенно подкреплены количественными данными, полученными в лаборатории при сведении к минимуму естественной элиминации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борхвардт В.Г.* Морфогенез и эволюция осевого скелета. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 144 с.
- Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов, 1920. Цит. по: Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1987. С. 10–22.
- Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.; Л., 1935. Цит. по: Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1987. С. 56–100.
- Воробьева Э.И., Мейен С.В.* Морфологические исследования в палеонтологии // Современная палеонтология. М.: Недра, 1988. Т. 1. С. 80–122.
- Воронцов Н.Н.* Развитие эволюционных идей в биологии. М.: КМК, 2004. 432 с.
- Гребельный С.Д.* Клонирование в природе: роль останковки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры. СПб.: Зоологический институт РАН, 2008. 283 с.
- Данилевский Н.Я.* Дарвинизм. Критическое исследование. Т. 1. СПб., 1885. Ч. I. XII. 519 с.: Ч. 2. XVI. 530. 148 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., 1992. С. 1–142.
- 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.* Анализ изменчивости крестца Anura. 2. Изменчивости крестца у представителей рода *Rana* // Зоол. Журн. 1996б. Т. 75. Вып. 2. С. 222–236.
- 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. 2003. С. 192–217.
- Коваленко Е.Е., Данилевская С.Э.* Аномалии передних конечностей у лабораторных шпорцевых лягушек (*Xenopus laevis*) // Зоологический журнал. 1996. Т. 75. Вып. 6. С. 907–916.
- Коваленко Е.Е., Данилов И.Г.* Разнообразие 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.* Разнообразие крестцово-уростильного отдела в семействе Bufonidae (Amphibia, Anura). 2. Анализ разнообразия методом спектров // Зоологический журнал. 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. СПбГУ. 2000. Сер. 3. Вып. 3. № 19. С. 9–24.
- Коваленко Е.Е., Попов И.Ю.* Новый подход к анализу свойств изменчивости // Журн. общ. биол. 1997. № 1. С. 70–83.
- Кружкова Ю.И.* Строение, развитие и изменчивость крестцово-тазового комплекса бесхвостых амфибий (Amphibia, Anura). Дис. канд. биол. наук. СПб. 2008. С. 1–249.
- Любичев А.А.* Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 278 с.
- Малашичев Е.Б.* Строение и развитие крестцово-тазового комплекса амниот. Дис. канд. биол. наук. СПб. 2003. 244 с.
- Назаров В.И.* Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. М.: КомКнига, 2005. 520 с.
- Попов Ю.И.* Ортогенез против дарвинизма. Историко-научный анализ концепций направленной эволюции. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2005. 207 с.
- Раутиан А.С., Раутиан Г.С.* Морфологическое обоснование гомологических рядов в наследственной изменчивости (на примере хроматических аббераций тетеревиных) // Журн. Общ. Биол. 1985. Т. 46. № 3. С. 375–388.
- Чайковский Ю.В.* Эволюция. “Ценологические исследования”. Вып. 22. М.: Центр системных исследований – ИИЕТ РАН, 2003. 472 с.
- Юнкер Т., Хоссфельд У.* Открытие эволюции: Революционная теория и ее история. Под ред. Г. С. Левита. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2007. 219 с.
- Duellman W.E., Trueb L.* Biology of amphibians. Baltimore–London: The Johns Hopkins University Press, 1994. 670 p.
- Estes R.* Relationships of the South African fossils frog *Eoxenopoides reuningi* (Anura, Pipidae) // Ann. Sauth. Afr. Mus. 1977. V. 73. № 2. P. 49–80.
- Kovalenko E.E.* The variability of anuran sacrum: structure analysis in the whole spectrum of its possibility // ICVM-4 Abstracts. J. Morphol. 1994. V. 220. № 3. P. 362.
- Lynch J.D.* The transition from archaic to advanced frogs. P. 133–182. In: Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems. Ed. by Vial J.L., University of Missouri Press: Columbia, 1973.
- 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.
- Ritland R.M.* Studies on the post-cranial morphology of *Ascaphus truei*. I. Skeleton and spinal nerves // J. Morphol. 1955. V. 97. № 1. P. 119–177.

Individual Variation in the Development of the Common Toad, *Bufo bufo* (Anura, Bufonidae): 3. Limitations of Individual Variation and Their Causes

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

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

^b*Herzen State Pedagogical University, nab. reki Moiki 48, St. Petersburg, 191186 Russia*

e-mail: kovalenko_i@mail.ru

Abstract—The results of studies on the axial skeleton of the common toad (a model species) have been used to analyze factual limitations of individual variations. The results show that the states of the studied characters do not freely combine with each other but are subject to certain morphogenetic limitations. The causes of most these limitations have been revealed during the study. Classification of the main factors limiting individual variation in the course of development is presented.

Keywords: *Bufo bufo*, postcranial skeleton, individual variation, morphogenetic limitations.