

ISSN 0132-4624  
ISSN 0321-186X

ВЕСТНИК'  
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО  
УНИВЕРСИТЕТА **94**

---

серия 3



БИОЛОГИЯ

выпуск 3

Докл. АН СССР. 1972. Т. 203, № 5. С. 1190—1192.— Гурьянова Е. Ф. Белое море и его фауна. Петрозаводск, 1948. 132 с.— Денисенко Н. В. Распределение и экология мшанок Баренцева моря. Апатиты, 1989. 157 с.— Ересковский А. В. Материалы к познанию фауны губок Белого и Баренцева морей. 1. Систематический состав//Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 1993. Вып. 3 (№ 17). С. 17—28.— Ересковский А. В. Материалы к познанию... 2. Биогеографический и сравнительно-фаунистический анализ//Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 1994. Вып. 1 (№ 3). С. 13—26.— Жирмунский А. В. Роль среды и происхождения вида в формировании уровня теплоустойчивости клеток морских беспозвоночных//Науч. сообщ. Ин-та биол. моря. Владивосток. 1971. Вып. 2. С. 88—90.— Жюбикас И. И. Экологическая характеристика некоторых животных, обитающих в «морских ваннах» Восточного Мурмана//Зоол. журн. 1969. Т. 68, вып. 5. С. 635—641.— Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. Т. II. М., 1947. 588 с.— Кауфман З. С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных. Л., 1977. 265 с.— Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л., 1960. 322 с.— Милейковский С. А. Зависимость размножения и нереста морских шельфовых донных беспозвоночных от температуры воды//Труды Ин-та океанологии АН СССР. 1970. Т. 88. С. 113—148.— Милейковский С. А. Экология размножения морского бентоса. М., 1981. 91 с.— Сарынина Р. П. Сезонная термоструктура в толще воды в Баренцевом море и миграция трески//Физико-химические условия формирования биологической продуктивности Баренцева моря. Апатиты, 1980. С. 29—34.— Суховай В. Ф. Моря Мирового океана. Л., 1986. 288 с.— Ушаков Б. П. Теплоустойчивость тканей — видовой признак пойкилотермных животных//Зоол. журн. 1959. Т. 38, вып. 9. С. 1292—1302.— Ушаков Б. П. Физиология клетки и проблема вида у пойкилотермных животных. Л., 1989. 231 с.— Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л., 1974. 236 с.— Хлебович В. В. Осмотические и соленостные отношения в онтогенезе//Внешняя среда и развивающийся организм. М., 1977. С. 257—292.— Широколов В. Н. Особенности суточных колебаний солености в губах Восточного Мурмана двух типов//Природа и хозяйство Севера. Вып. 4. Мурманск, 1970. С. 98—99.— Широколов В. Н. Соленость воды//Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты, 1985. С. 37—39.— Шорыгин А. А. Иголкоже Баренцева моря//Труды Плав. Морского Науч. ин-та. Т. 3. № 3. 1928. С. 1—107. Appellöf A. Invertebrate bottom fauna of the Norwegian Sea and North Atlantic//Depth of the Ocean. London, 1912. P. 457—560. Connors R., Gil M. Influence de facteurs externes sur le développement gemmulaire d'une Demosponge marine//Vie Milieu. 1985. Vol. 35, N. 1. P. 49—55.— Fell P. E. Salinity tolerance and desiccation resistance of the gemmules of the brackish-water sponge, *Haliclona loosanoffii*//J. Exp. Zool. 1975. Vol. 194. P. 409—412. Giese A. C., Pearse J. S. Introduction: general principles//Reprod. of Mar. Invert. New York, 1974. Vol. 1. P. 1—49.— Golikov A. N. Species and speciation in poikilothermal animals//Mar. Biol. 1973. Vol. 21, N 4. P. 257—268.— Hartman W. D. Natural history of the marine sponges of southern New England//Bull. Peabody Mus. Yale. 1958. Vol. 12. P. 1—55.— Hopkins S. H. Notes on the boring sponges in Gulf Coast estuaries and their relation to salinity//Bull. Mar. Sci. Gulf. Caribbean. Vol. 6. 1956. P. 44—58.— Kinne O. The effects of the temperature and salinity on marine and brackish water animals. I. Temperature//Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1963. Vol. 6. P. 301—340.— Kinne O. Temperature. Animals. Invertebrates//Mar. Ecol. 1970. Vol. 1. Pt. 1. P. 407—514.— Orton J. H. Sea-temperature, breeding and distribution of marine animals//J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1920. Vol. 12. P. 339—366.— Rünström S. Über die Thermopatie der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere in Beziehung zu ihrer geographischen vertheilung//Berg. Mus. Arbok. Natur. Rekke. 1927. Vol. 1. P. 1—67.— Simpson T. L. The cell biology of sponges. New York, 1984. 662 p.— Thorson G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates//Biol. Rev. 1950. Vol. 25. P. 1—45.

Статья поступила в редакцию 1 марта 1993 г

УДК 597.828 : 591.471.32

Вестник СПбГУ. Сер. 3, 1994, вып. 3 (№ 17)

*Е. Е. Коваленко, И. Г. Данилов*

## РЕДКИЕ ВАРИАНТЫ АНОМАЛЬНОГО СТРОЕНИЯ ПОЗВОНОЧНИКА У БЕСХВОСТЫХ АМФИБИИ

Морфологические аномалии представляют собой ценный фактический материал, поскольку служат источником уникальной информации о редких, но возможных вариантах строения, о способах формообразо-

вания и механизмах морфогенеза. Являясь индикаторами нарушений хода онтогенеза, они сигнализируют о неблагоприятных условиях развития. Однако именно уникальность и редкость не позволяют исследовать их природу традиционными методами биологии. В отсутствие морфогенетической интерпретации аномалии представляют своего рода коллекционный материал, лишь факт отклонения от нормы. Реальную ценность подобного рода данные приобретают только тогда, когда удастся реконструировать морфогенез, в ходе которого возникло необычное (отличное от нормы) строение.

В настоящей работе приведены описания чрезвычайно редких для Апуга вариантов строения позвоночника. Подобные аномалии осевого скелета были исследованы на большом природном и экспериментальном материале [Коваленко Е. Е., 1983, 1985; Коваленко Е. Е., Данилевская С. Э., 1991] с привлечением данных по морфологическим абберациям у многих видов Апуга [Коваленко Е. Е., 1992], что позволило реконструировать развитие данных конструкций в онтогенезе. Показано, как можно использовать подобную информацию для выявления морфогенетических связей и запретов.

**Материал и методика.** Исследовано 6 скелетов *Rana* (*Puxicephalus*) *adpersa*, из них 5 — с аномалиями в осевом скелете. Материал получен из коллекции отделения герпетологии ЗИН (1 экземпляр) и из Института Биофизики г. Пущино (5 экземпляров); все исследованные экземпляры — взрослые лягушки, выращенные в лаборатории. Материалом для сравнения послужили данные по аномалиям позвоночника у травяной лягушки *Rana temporaria* (около 1000 аномальных позвоночников, добытых в природе и полученных при лабораторном выращивании), а также сведения об отклонениях в строении позвоночника у 50 видов из 9 семейств Апуга (литературные данные и собственные сборы [см. Коваленко Е. Е., 1992]). Аномалии строения исследованы на сухих препаратах дефинитивных позвоночников, тотально окрашенных скелетах личинок и гистологических срезах.

Авторы благодарят В. К. Утешева и Л. Я. Боркина за предоставление материала по *R. adpersa*.

**Нормальное строение позвоночника *Rana adpersa*.** Строение позвоночника *R. adpersa* ранее не было описано, и поэтому мы сочли необходимым это сделать, прежде чем дать информацию по вариантам отклонений. В нашем материале был лишь один экземпляр, не имеющий ярко выраженных морфологических аномалий, кроме незначительного нарушения билатеральной симметрии, в основном в строении поперечных отростков (экз. 1, N А 126 КАКЗП СПбГУ\*, самец, длина тела — 90 мм). Этот позвоночник и послужил образцом для составления описания по схеме, используемой обычно в литературе [Lynch J. D., 1973; Trueb L., 1973; Duellman W. E. et. Trueb L., 1986]. Кроме того, для диагноза были использованы неизмененные позвонки остальных пяти позвоночников.

По основным признакам позвоночник данного вида (рис. 1) является типичным для *Ranidae* [Lynch J. D., 1973; Duellman W. E. et Trueb L., 1986]:

- 9 туловищных позвонков (из них 8 предкрестцовых) и уростиль;
- слияний позвонков нет;
- крестцовый позвонок с уростилем сочленяется двумя мышцелками;
- поперечные отростки на уростиле отсутствуют;
- крестцовые поперечные отростки цилиндрические;
- ребер нет;

\* КАКЗП СПбГУ — коллекция аномалий кафедры зоологии позвоночных С-Петербургского государственного университета

— поперечные отростки задних предкрестцовых длинные;  
 — невральные дуги дорсально перекрываются незначительно, но образуют полную крышу спинномозгового канала;  
 — суставные площадки атласа (рис. 1, в, г) II типа [по Lynch J. D., 1973];

— позвоночник дипласиоцельный (I, IX тела двояковыпуклые; II—VII тела процельные; VIII тело амфицельное).

Кроме того, можно добавить еще ряд признаков, также встречающихся у представителей *Ranidae*:

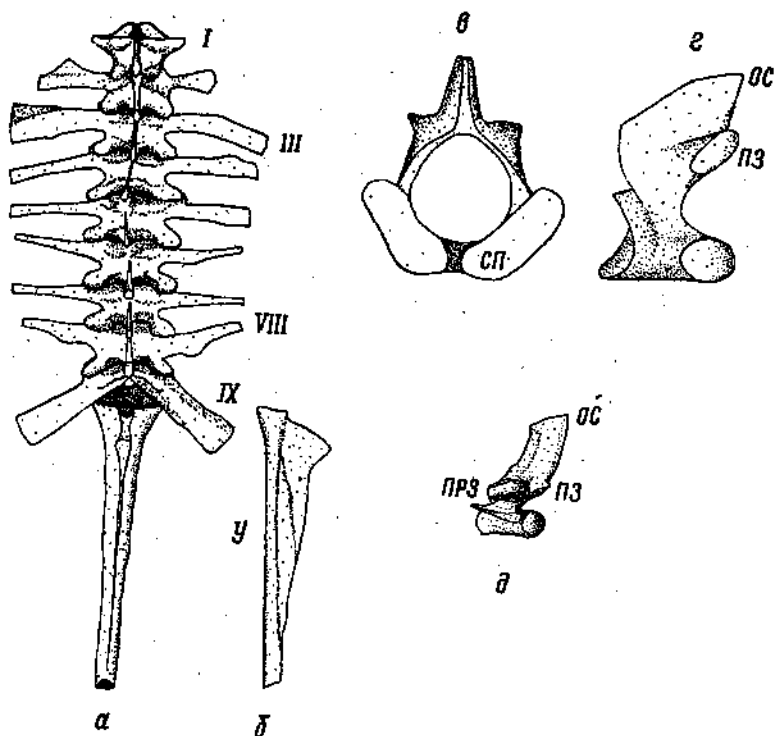


Рис. 1. Нормальное строение позвоночника *Rana dispersa*.

а—г — N A126; б—N 340/0; а — осевой скелет (сверху, ув.  $\times 1.8$ ); б — уростиль (сбоку,  $\times 1.8$ ); в, г — атлас (в — спереди, г — сбоку,  $\times 4.5$ ); д — второй туловищный позвонок (сбоку,  $\times 1$ ). Здесь и на остальных рисунках: I—IX (римскими цифрами) — порядковый номер позвонков; кр. д. — крестцовый диапофиз; нд — невральная дуга; ос — остистый отросток; пз — постзигапофиз; прз — презигапофиз; сп — сочленовная поверхность; т — тело позвонка; у — уростиль.

— поперечные отростки на всех позвонках примерно равной длины, только на III и IX они несколько длиннее;

— дистальные отделы поперечных отростков большинства предкрестцовых позвонков не расширены (или даже сужены у молодых особей), за исключением III и IV позвонков, где дистальные части диапофизов заметно шире их оснований;

— поперечные отростки большинства предкрестцовых позвонков направлены почти перпендикулярно к их телам;

— суставные площадки зигапофизов на передних позвонках сильно наклонены внутрь, приближаясь к вертикальному положению; на каждом следующем (в каудальном направлении) позвонке они принимают все более горизонтальное положение.

Отмечены черты, не характерные для большинства *Ranidae*, но отчасти, по-видимому, связанные с крупными размерами данного вида [Tjueb L., 1973]:

— на всех позвонках и в переднем сегменте уростиля очень высокие остистые отростки, с широким основанием (рис. 1, г, д),

— высокий и необыкновенно длинный гребень уростиля; при этом хорошо различима граница между его передней частью, образованной хвостовыми невральными дугами, и тонкой костной пластинкой, соединяющей эти дуги с гипохордальным элементом (рис. 1, б),

— наличие костного выроста треугольной формы на переднем крае поперечного отростка II позвонка,

— высокая степень окостенения осевого скелета.

**Аномальные варианты строения.** Экземпляр 2 (N A127 КАКЗП СПбГУ), самка, длина тела 115 мм, длина позвоночника 65 мм, длина уростиля 28 мм (рис. 2).

В позвоночнике 9 туловищных позвонков и уростиль, наблюдается небольшое нарушение симметрии, IV и V позвонки слиты.

Последний туловищный — типично крестцовый позвонок, но правый диапофиз заметно шире в дистальной части, чем левый, за счет крупного костного гребня на его переднем крае; слева невральная дуга несет небольшой постзигалофиз; тело этого позвонка явно короче, чем должно быть в норме (рис. 2, в, г).

Блок IV + V. С вентральной стороны на костной манжетке различим шов. В месте контакта тел имеется вздутие, образованное межпозвоночным хрящом. Невральные дуги и все их элементы полностью сформированы, но неподвижно соединены дорсальными частями. Основания остистых отростков полностью слиты, хотя граница между ними хорошо видна, между сочленовными отростками граница практически неразличима. Остистые отростки блока немного смещены влево относительно срединной оси (левые и правые части невральных дуг неравны) и несколько наклонены в ту же сторону.

На последующих позвонках эффект несимметричности возрастает; особенно он хорошо заметен на VIII позвонке: его остистый отросток сильнее всего смещен и наклонен влево, постзигалофизы разной длины и не совсем обычной формы (они заострены каудально).

Левый поперечный отросток VII позвонка вблизи дистального конца имеет вздутие

**Диагноз** Образование блока слияния произошло на последних этапах формирования позвонков (об этом свидетельствуют полностью сформированные элементы невральных дуг), но до того момента, когда обычно оформляется сустав (в пользу этого говорит то, что тела покрыты общей костной манжеткой). Процесс начался с невральных дуг; их объединение препятствовало увеличению расстояния между позвон-

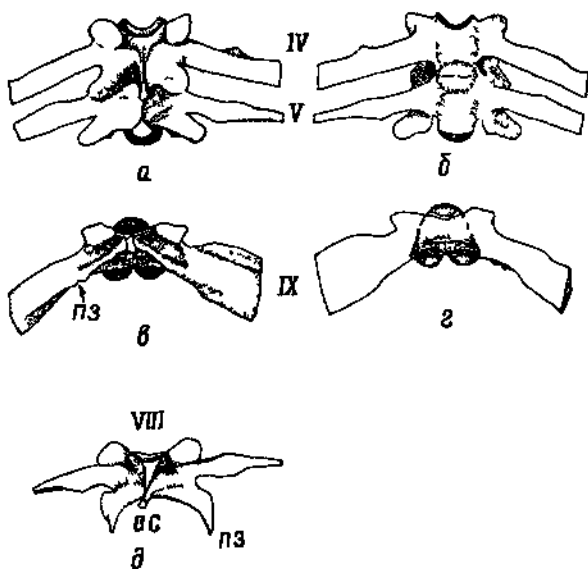


Рис. 2 Аномалии позвоночника (экз 2,  $\times 1,8$ )

а б — слияние IV и V позвонков (а — сверху, б — снизу) в, г — IX позвонок (а — сверху, г — снизу), д — VIII позвонок (сверху)

камн, что сдерживало развитие межпозвоночной ткани и формирование нормального диартроза. Если бы сначала объединились тела, то дифференцировка мышелка с увеличением его объема не смогла бы произойти [Коваленко Е. Е., 1986].

Первопричиной, по-видимому, явилось небольшое нарушение в дорсальных частях миомеров или разделяющих их септ (об этом косвенно свидетельствует и асимметрия дорсальных частей невральных дуг на последующих позвонках).

Экземпляр 3 (N 340/0 ОКОГ\*), самка, длина тела 185 мм, длина позвоночника 115 мм, длина уростиля 47 мм (рис 3).

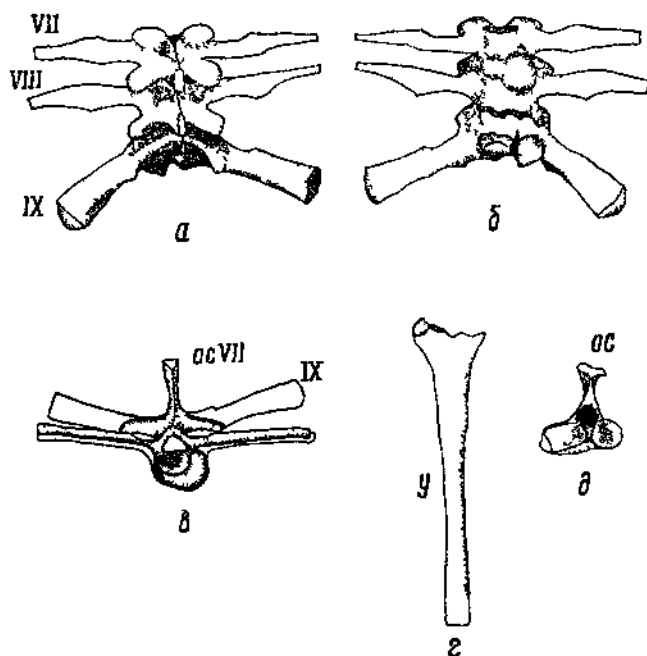


Рис 3 Аномалии позвоночника (экс 3,  $\times 0,9$ )

а, б — слияние VII VIII и IX позвонков (а — сверху б — снизу) в — блок слияния спереди (заштрихованы элементы VII позвонка). г, д — уростиль (г — снизу, д — спереди)

В позвоночнике 9 туловищных позвонков и уростиль; VII, VIII и IX позвонки слиты; сочленение между крестцовым позвонком и уростилем малоподвижное.

В блоке слияния все элементы невральных дуг полностью сформированы. С дорсальной стороны граница между VII и VIII невральными дугами хорошо выражена, но зигапофизы соединены неподвижно. Между VIII и IX невральными дугами граница выражена менее четко, основания остистых отростков объединены общей костной манжеткой. С вентральной стороны между телами VIII и IX позвонков граница ясно выражена, межпозвоночная ткань между ними неразвита (об этом свидетельствует отсутствие характерного вздутия на месте сочленения). Между телами VII и VIII позвонков, напротив, межпозвоночная ткань развита гипертрофированно, особенно с левой стороны (рис. 3, б); левая часть мышелка примерно в 2 раза больше правой и значительно (примерно в 4 раза) больше нормы. Общая костная манжетка покры-

\* ОКОГ — остеологическая коллекция отделения герпетологии ЗИН РАН

вают оба тела, между ними угадывается неровная зигзагообразная граница. Тела этих позвонков деформированы, особенно первого из них (рис. 3, а).

Элементы сустава между крестцовым позвонком и уростилом сильно изменены по сравнению с нормой (рис. 3, б, д). Левый мыщелок сформирован почти нормально (как и левая ямка уростиля), лишь на вентральной его части имеется шероховатая поверхность, своеобразный костный «натек». Правый мыщелок уплощен и расширен, его поверхность неровная и шероховатая. Правая ямка уростиля также уплощена и расширена, она частично заполнена межпозвоночной тканью. Костная манжетка уростиля справа охватывает мыщелок IX позвонка больше, чем обычно, ограничивая латеральную подвижность в суставе; из-за этого тело уростиля выглядит весьма асимметрично (рис. 3, з). Остистый отросток уростиля слегка наклонен влево (рис. 3, д). Невральная дуга крестцового позвонка образует небольшие постзигапофизы, правый из которых несколько больше левого.

Ди а г н о з. К объединению позвонков привело аномальное развитие межпозвоночной ткани в трех последних туловищных сегментах. Возможны 2 варианта хода событий в онтогенезе.

1) Сначала объединились VII и VIII позвонки; аномальное развитие сустава между ними деформировало их тела и повлияло на развитие остальных суставов.

2) Сначала возникают препятствия для нормального формирования суставных элементов последнего туловищного сегмента, что отражается на развитии сочленения между последними предкрестцовыми позвонками.

Эти варианты хода онтогенеза альтернативны не только по последовательности событий, но и по действующим факторам. В первом случае первопричиной следует считать некое болезненное увеличение межпозвоночной ткани (гипертрофию мыщелка); во втором — морфогенетический фактор, который, напротив, сдерживал развитие суставных элементов.

Отсутствие шва на костной манжетке тел в передней части блока как будто однозначно свидетельствует в пользу первого предположения. С другой стороны, такое строение заставляет предполагать, что объединение тел произошло задолго до метаморфоза (иначе шов должен быть виден), но тогда не должны были успеть так полно сформироваться невральные дуги (хотя бы их сочленовные отростки были бы одеты общей костной манжеткой). Во всех известных нам случаях при раннем объединении тел процесс охрящевания межпозвоночной ткани сдерживается (см., например, рис. 4). Здесь же, наоборот, процесс шел слишком бурно, как если бы тела вовсе не препятствовали ему и вся межпозвоночная мезенхима охрящевела одновременно. В норме при перихордальном способе развития тел позвонков (а именно такой характерен для *Rapidae*) охрящевание мыщелков идет довольно быстро, но все же периферийная ткань долго остается недифференцированной и включается в этот процесс постепенно, по мере роста особи [Коваленко Е. Е., 1986]. Кроме того, если принять первое предположение, остается непонятным, каким образом аномальное развитие сустава в предкрестцовых сегментах повлияло на крестцово-уростильное сочленение.

Допущение второго варианта последовательности событий позволяет снять указанные противоречия. Сдерживание развития межпозвоночной ткани в последних туловищных сегментах весьма характерно для Апига и как нормальное явление, и как отклонение хода развития [Коваленко, 1992]. Задержка роста последнего туловищного сегмента хорошо объясняет дефектное формирование крестцово-уростильного сочленения и полное недоразвитие переднего мыщелка IX позвонка (в норме он

формируется последним). Слияние крестцового и предкрестцового позвонков и представителей Ranidae в природных популяциях встречается примерно у 4 % особей (эта одна из самых вероятных аномалий позвоночника), но ни в одном из описанных случаев такое отклонение не сопровождалось гипертрофированным развитием межпозвоночной ткани в предкрестцовом отделе. Однако как редкое явление (2 случая на 783 исследованных скелета травяной лягушки) гипертрофия мышечка была отмечена в связи со следами прижизненной травмы позвоночника.

Таким образом, можно предполагать либо независимое происхождение аномалий в крестцовом и предкрестцовом отделах, либо их опосредованную связь, а именно: возникновение блока слияний в заднем от-

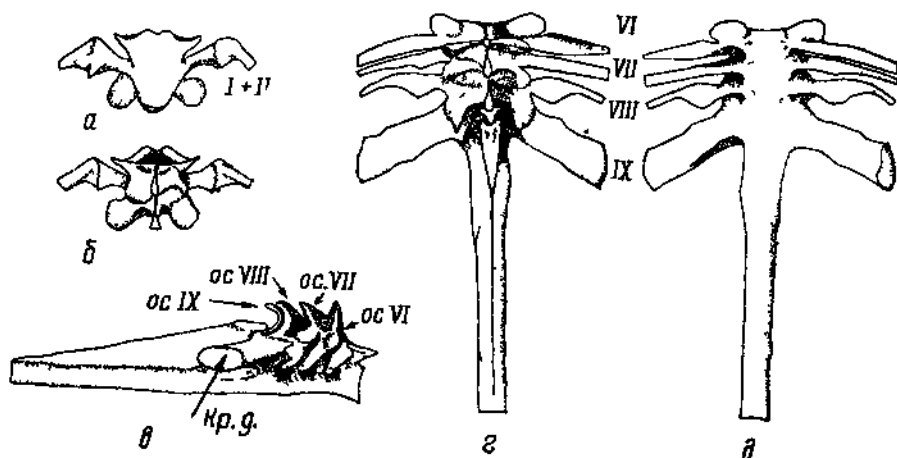


Рис 4 Два блока слияний в одном позвоночнике (экз 4,  $\times 1,8$ )

а, б — слияние I и II позвонков (а — снизу, б — сверху) в, г, д — блок VI + VII + VIII + IX + уростиль (в — сбоку, г — сверху, д — снизу)

деле позвоночника (VIII + IX и малоподвижное сочленение с уростилем) способствовало травме в предкрестцовом отделе и вызвало аномальное развитие межпозвоночной ткани. Этот эффект, видимо, можно считать аналогичным травматическому «выпадению диска» у человека.

Экземпляр 4 (N A 128 КАКЗП СПбГУ), самец, длина тела 80 мм, длина позвоночника 47 мм (рис. 4).

В позвоночнике 9 позвонков и уростиль; два блока слияний: в переднем отделе (два первых позвонка) и в заднем (четыре последних туловищных и уростиль). На свободных позвонках мышечки слабо развиты. В целом позвоночник вполне симметричен, заметно короче нормы.

Блок I + II (рис. 4, а, б). Позвонки полностью слиты (их суммарная длина примерно в 2 раза меньше нормы). С вентральной стороны на костной манжетке нет и следов шва. Перед основаниями поперечных отростков имеются отверстия спинномозговых нервов (левое несколько меньше правого). С дорсальной стороны граница между невральными дугами заметна, но они полностью объединены. I невральная дуга сильно перекрывает II, их сочленовные отростки неразличимы, остистые отростки сближены и слиты в основании. Поперечные отростки направлены вперед больше, чем в норме, а их дистальные части резко отклоняются назад и образуют угол с самими отростками. Эти дистальные части более узкие, чем в норме, в меньшей степени окостенели и отделены от отростков хорошо заметными швами.



В свободных позвонках (III—V) наблюдается небольшая асимметрия; их остистые отростки несколько смещены и наклонены влево, так что правая часть невральных дуг немного больше левой.

Задний блок (VI + VII + VII + IX + уростиль) вполне симметричен (рис. 4, в—д). С вентральной стороны на косой манжетке нет никаких швов и признаков развития межпозвоночной ткани; напротив, границы между телами угадываются по впадинам на тех местах, где должны были сформироваться сочленения. Тело уростиля (гипохордальный элемент) заходит далеко вперед, вдаваясь между крестцовыми поперечными отростками. С дорсальной стороны границы между невральными дугами хорошо различимы, причем сформированы все основные части (остистые отростки, зигапофизы, поперечные гребни невральных дуг и т. п.), но форма их заметно отличается от нормы. Позвонки сильно укорочены в кранио-каудальном направлении и сближены. Невральная дуга IX позвонка почти неразвита и лишь угадывается по тонкому поперечному гребню невральной дуги и слабо развитому остистому отростку. Меньше всего выражена граница между VIII и IX позвонками. Несколько изменено, по сравнению с нормой, направление поперечных отростков задних предкрестцовых позвонков.

Диагноз. Оба блока слияний оформились задолго до метаморфоза. Каудальный блок развивался в условиях нерастающих сегментов, о чем свидетельствует укорочение и сближение всех позвонков при наличии хорошо выраженных границ между невральными дугами. Такие условия препятствовали развитию межпозвоночной ткани, что привело к объединению тел общей костной манжеткой. Первоначально были объединены крестцовый позвонок с предкрестцовым и уростилем; чуть позднее к ним присоединились остальные члены блока. В переднем блоке объединение началось с тел позвонков, при этом хорошо видно, что имела место задержка роста (или ранняя редукция) нижней части I сегмента, который у *Rana* в норме редуцируется к концу метаморфоза [Коваленко Е. Е., 1985]. Тело сложного позвонка соответствует длине одного нормального, так что передний край поперечных отростков заходит вперед дальше суставных площадок атласа. Столь близкое положение к черепу отразилось на развитии этих отростков (имела место задержка развития и изменение положения их дистальных отделов еще до начала охрящевения).

Экземпляр 5 (N A129 КАКЗП СПбГУ), самка, длина тела 140 мм, длина позвоночника 76 мм, длина уростиля 35 мм (рис. 5).

В позвоночнике 9 туловищных позвонков и уростиль, два блока слияний: I + II + III и VIII + IX.

Передний блок (рис. 5, а, б) представляет собой оригинальный вариант слияния. Атлас сформирован вполне нормально и по размерам приблизительно соответствует норме; его тело отграничено от тела II позвонка хорошо различимой границей (швом), межпозвоночная ткань между ними частично развита. Невральные дуги первых двух позвонков полностью сливаются, граница между ними различима, но сочленовные отростки не оформлены, а остистые объединены почти по всей высоте. Отверстия для выхода спинномозговых нервов очень маленькие.

II позвонок полностью слит с III. Граница между ними угадывается с трудом. Постзигапофизы III позвонка асимметричны (левый расположен более вентрально и каудально, чем правый, и отличается от него формой). Поперечные отростки совершенно необычной формы. У II позвонка они слабые, короткие и направлены вперед, а не в стороны, как в норме. Правый отросток III позвонка почти нормальный, левый — несет необычный довольно крупный вырост, отходящий от его срединной части почти под прямым углом и протягивающийся до сочленовных площадок атласа; дистальной частью вырост неподвижно соединен

с дистальной частью левого поперечного отростка II позвонка, но между ними хорошо видна граница (шов на костной манжетке). Этот дополнительный вырост играет роль своеобразной распорки, отклоняя поперечный отросток II позвонка от его обычного положения так, что он протягивается практически параллельно позвоночнику.

Свободные позвонки (IV—VII) немного асимметричны: их остистые отростки несколько смещены и наклонены влево, зигапофизы асимметричны по форме и положению. Наиболее ярко это выражено на V позвонке, а на следующих за ним асимметрия частей уменьшается.

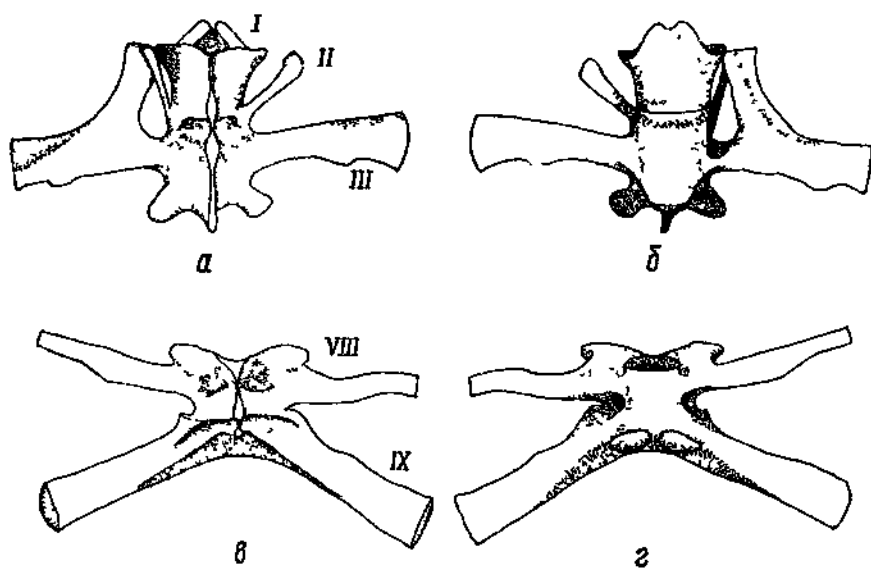


Рис 5 Два блока слияний в одном позвоночнике (экз 5,  $\times 1,8$ )

а, б — слияние I, II и III позвонков (а — сверху, б — снизу), в, г — слияние VIII и IX позвонков (а — сверху, б — снизу)

Задний блок практически симметричен (рис. 5, в, г). Тело сложного позвонка спереди вогнуто, сзади несет два мыщелка, по длине соответствует нормальному телу крестцового позвонка. С вентральной стороны не видно никаких границ. Передняя часть предкрестцового позвонка сформирована нормально; сзади она полно сливается с невральн дугой IX позвонка, так что граница между ними видна, но сочленовные отростки почти неразличимы. Невральная дуга IX позвонка очень узкая. Каудальные мыщелки крестцового позвонка асимметричны и недостаточно выпуклые; суставные ямки уростиля более плоские, чем можно было бы ожидать для Рапа.

Диагноз Аномалии в передней и задней части позвоночника вызваны разными морфогенетическими факторами. Первый блок образовался в следующем порядке. Во всех трех сегментах были сформированы автономные закладки и начался процесс охрящевения, но в районе II—III позвонков имело место нарушение строения мышечных сегментов. Это привело к раннему объединению дорсальных частей II и III невральных дуг и формированию необычного по величине и форме мезенхимного зачатка поперечного отростка III позвонка. Охрящевевая, этот зачаток еще больше деформировал сегменты и способствовал присоединению к блоку первого позвонка (дорсальной частью невральной дуги), что, в свою очередь, препятствовало формированию диартроза между телами I и II позвонков.

Задний блок представляет собой типичный для *Ranidae* вариант отклонения строения. Причиной, видимо, является укорочение последнего туловищного сегмента либо задержка его роста. Слияние позвонков произошло задолго до метаморфоза, о чем свидетельствует полное объединение невралных дуг и тел, без признаков развития сочленовых отростков и межпозвоночной ткани.

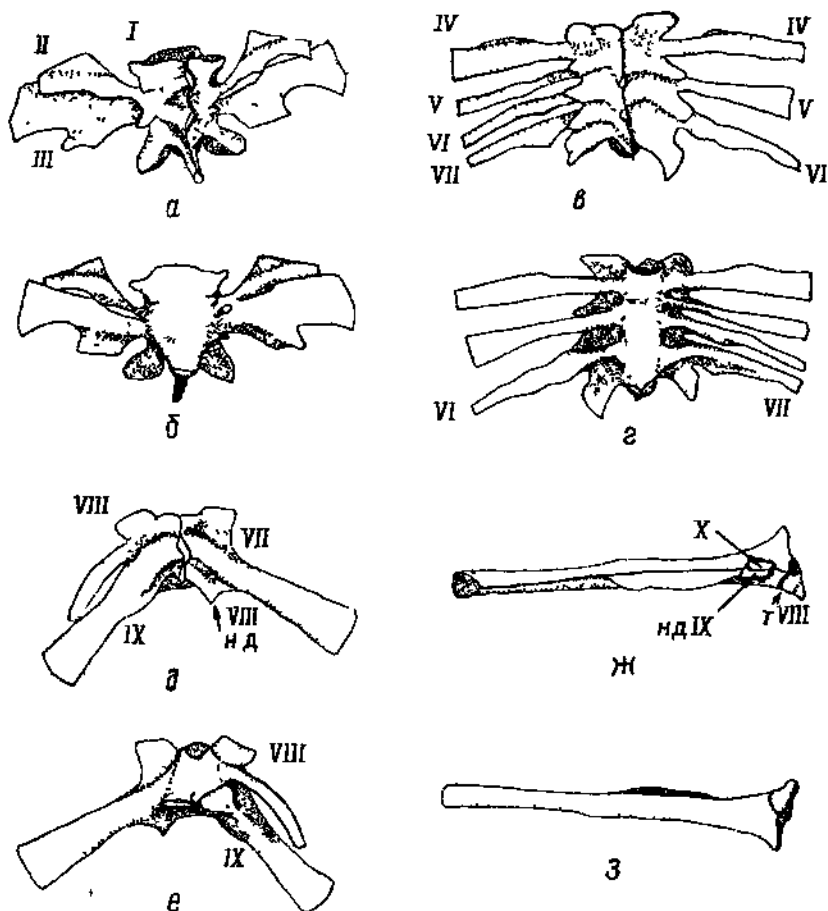


Рис 6 Синдром «нарастающая асимметрия», три блока слияний в одном позвоночнике (экз 6,  $\times 0,9$ )

а, б — слияние I, II и III позвонков (а — сверху, б — снизу), в, г — блок из нечетного числа закладок IV + V + VI + 0.5VII (в — сверху, г — снизу), д, е — крестцовый блок (д — сверху, е — снизу), ж, з — уrostиль (ж — сверху, з — снизу)

Экземпляр 6 (N A130 КАКЗП СПбГУ), самец, длина тела 140 мм, длина позвоночника 74 мм, длина уrostиля 42 мм (рис. 6).

В осевом скелете множественные аномалии — синдром «нарастающая асимметрия» [Коваленко Е. Е., 1983, 1992]. Позвоночник состоит из трех блоков слившихся позвонков и уrostиля, при этом между крестцовым блоком и уrostилем сочленение неподвижное, а между атласом и черепом — малоподвижное.

Внешне позвоночник вполне симметричен, но детальный анализ показывает, что это типичный случай «нарастающей асимметрии». Расстояние между позвоночными элементами левой стороны заметно меньше, чем правой, что хорошо видно по поперечным отросткам, зигапофизам, дорсальным частям невралных дуг, а также отверстиям спин-

номозговых нервов. С этим связано несоответствие в расположении правых и левых элементов, увеличивающееся в каудальном направлении. На участке V—VIII сегментов (рис. 6, в, г) позвоночные элементы располагаются следующим образом: против 4 левых полупозвонков лежат 3 правых; на следующем участке (рис. 6, д, е) — против 2 левых находятся 2 неполных правых. Причем в последнем блоке позвонки образованы разноименными парами: слева — VIII и IX, а справа — VII и VIII. Последний правый позвоночный сегмент (VIII) представлен в блоке лишь неполно развитой дорсальной частью невральнoй дуги, остистым отростком и постзигапофизом. Поэтому правая часть блока морфологически очень похожа на один полупозвонок (рис. 6, е) — только один поперечный отросток, нет межпозвоночного отверстия.

Уростиль явно асимметричен, при этом хвостовые невральные дуги и их остистые отростки расположены так, что правые элементы лежат каудальнее левых (рис. 6, ж), а тело уростиля, в частности суставные площадки, демонстрирует обратное соотношение — левая расположена каудальнее правой (рис. 6, з). Анализ деталей строения показывает, что справа к уростилью присоединен элемент, который объединен с гипохордом единой костной манжеткой, но сохранился шов, который указывает на то, что хрящевая закладка была автономна. Если этот элемент мысленно отбросить, то гипохордальная часть уростиля будет так же асимметрична, как и хвостовые невральные дуги (правая часть смещена назад относительно левой).

Таким образом, в формировании туловищного отдела участвовали: слева — 9 закладок, справа — 7 закладок и часть VIII; в формировании уростиля, кроме гипохорда: слева — хвостовые невральные дуги, начиная с X, справа — тело (хордальный элемент) VIII позвоночного сегмента и невральные дуги, начиная с IX.

Кроме асимметрии в расположении правых и левых частей отмечены и другие аномалии, характерные для данного синдрома: шахматный порядок противоположных закладок (V—VIII сегменты), блок из нечетного числа полупозвонков (второй блок — из 7 закладок), уменьшение туловищных закладок справа (до 8 неполных), разноименные пары закладок (в крестцовом блоке), морфологическое подобие (например, VII правый подобен крестцовому) и др.

Б л о к I + II + III. Тела позвонков полностью слиты и покрыты общей костной манжеткой, не имеющей швов. Граница между телами первых двух позвонков практически не заметна, а между II и III — маркируется слабовыпуклым поперечным гребнем. С дорсальной стороны границы между позвонками выражены лучше. Хорошо различимы все три остистых отростка (в верхней части они разделены). Постзигапофизы атласа почти не выражены; правая и левая суставные площадки неодинаковы по форме и величине, правая расположена каудальнее левой, и обе они частично заполнены рыхлой тканью (обызвествленным хрящом). В целом атлас явно укорочен в кранио-каудальном направлении. Левые поперечные отростки блока слиты в основании сразу за межпозвоночным отверстием. Поперечные отростки не совсем обычны по форме тем, что несут спереди (II позвонок) и сзади (III позвонок) тонкие костные пластинки, значительно более крупные, чем в норме. Постзигапофизы III позвонка вполне развиты, но резко асимметричны по форме и положению (левый более узкий и длинный, чем правый, и расположен каудальнее). Остистые отростки всех трех позвонков в верхней части изогнуты вправо. Суставной мышцелок на каудальном конце блока необычайно вытянут, его поверхность гладкая, он свободно движется в очень глубокой суставной ямке IV позвонка.

Второй блок образован слиянием IV, V, VI и левой половины VII позвонка, т. е. нечетным числом закладок. Слева 3 межпозвоноч-

ных отверстия, 4 невральных дуги, 4 остистых и поперечных отростка; справа — 2 межпозвоночных отверстия, 3 невральные дуги, 3 остистых и поперечных отростка. С вентральной стороны видна граница только между телами IV и V позвонков (в виде слабовыпуклого поперечного гребня). Дорсально границы между невральными дугами хорошо видны. Основные части невральных дуг (поперечные гребни, постзигапофизы, остистые отростки, поперечные отростки) сформированы, но неполно и несколько видоизменены. Наиболее развиты и меньше деформированы элементы IV позвонка. Все невральные дуги блока явно укорочены. Презигапофизы IV и постзигапофизы последнего в блоке позвонка резко асимметричны и отличаются по форме и величине от нормы. Левые поперечные отростки заметно сближены и более узкие, чем в норме.

Крестцовый блок образован тремя полупозвонками (VIII, IX левыми и VII правым) и дорсальной частью VIII правой невральной дуги. Хордальная часть блока составлена телами: VIII, IX левыми и VII правым (за счет чего левая часть длиннее правой). На заднем крае блока можно различить очертания двух суставных площадок; они неясно разграничены между собой, разного размера (слева — больше, справа — меньше), имеют плоскую неровную суставную поверхность. Примерно также выглядят и суставные площадки уростиля. На переднем конце блока имеется глубокая суставная ямка. Поперечный отросток левого VIII полупозвонка по сравнению с нормой более короткий, узкий и сильно изогнут вентрально. Правый VII полупозвонок по строению невральной дуги и поперечного отростка подобен обычному крестцовому.

Уростиль, как уже было отмечено, асимметричен, его дорсальный гребень в передней части несколько наклонен влево, а далее все более смещается на правую сторону, так что на каудальном конце гипохорда он проходит почти латерально.

**Диагноз.** Морфогенетические причины синдрома «нарастающая асимметрия» ранее были подробно рассмотрены [Коваленко Е. Е., 1983, 1992], поэтому применительно к данному случаю их можно лишь коротко перечислить: асимметричная сегментация личинки, длины правых сегментов больше левых и больше нормы так, что в туловищной области справа оформляется только 7 полных сегментов и один переходный к хвостовому отделу; в результате слева формируется 9 автономных мезенхимных закладок, а справа только 8, причем последняя — практически в условиях хвостового отдела.

Смещение противолежащих закладок приводит к своеобразному ходу морфогенеза: невральные дуги над мозгом смыкаются не попарно, а каждая устанавливает связь с двумя противоположными. Возникающие блоки препятствуют росту сегментов и формированию диартрозов [подробнее см. Коваленко Е. Е., 1992].

**Обсуждение.** Все приведенные здесь аномалии относятся к уже известным для группы Апига типам: блоки из нечетного числа закладок, морфологическое подобие одного элемента другому и другие отклонения, входящие в синдром «нарастающая асимметрия», а также различные варианты слияния позвонков. Но большинство из них представляет крайне редкие варианты строения (например, блоки из нескольких позвонков, слияние двух среднетуловищных), причем некоторые описаны впервые (крестцовый блок, объединяющий 4 позвонка и уростиль, столь быстро нарастающая асимметрия). Уже поэтому они заслуживают специального внимания, поскольку пополняют собранную ранее информацию по этому вопросу [Коваленко Е. Е., 1992].

Однако ценность представляет не сама по себе редкость морфологических aberrаций, а возможность исследовать структуры в необычных для них условиях формирования (имеются в виду морфогенетические

условия). Рассмотрим, например, крестцовый блок у экземпляра 4 (рис. 4, в—д). Известно всего несколько описаний крупных блоков слияний:

*Litoria* (ранее — *Hyla*) *aurea* — II + III + IV + V [Sweet G., 1908],  
*Alytes* sp. — I + II + III + IV [Ritland R. M., 1955],  
*Rana tigrina* — IV + V + VI + VII [Shiromany P. A., 1950],  
*Rana temporaria* — I + II + III + IV [Коваленко Е. Е., 1992].

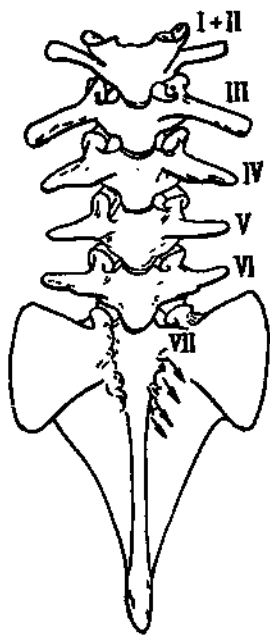


Рис. 7. Позвоночник *Oreophrynella quelchii* [из: Noble G. K., 1931].

Нормальное строение, два блока слияний: I + II и VII + VIII + IX + уrostиль (снизу).

Как видим, блоки включают не более 4 передне- или среднетуловищных элементов; во всех случаях, кроме последнего, они встречались на фоне «нарастающей асимметрии». Таким образом, образование крупного крестцового блока вне связи с ранним нарушением сегментации — явление вообще маловероятное для многих видов Апыга. Блоки в крестцовом отделе встречаются как норма строения, но у большинства видов они объединяют только последний туловищный позвонок и уrostиль (например, у представителей *Pelobatidae*) или VIII + IX + уrostиль (например, у некоторых *Pipidae*); и лишь в редких случаях в каудальный блок входит 3 заднетуловищных, объединенных с уrostилем: *Hymenochirus boettgeri* (*Pipidae* [Lynch J. D., 1973]); *Oreophrynella quelchii* (*Bufo*nidae, ранее — *Brachycephalidae* [Noble G. K., 1931]).

При образовании каудальных блоков как нормы строения крестцовые диапофизы часто расширены, а при объединении нескольких заднетуловищных позвонков формируется сложный крестец с широкими крыльями. Анализируя только нормальные варианты строения, можно было бы сделать вывод, что сложный крестец возникает в связи со слиянием заднетуловищных позвонков, что нередко и делалось [Gadow H. F., 1896, 1933; Green T. L., 1931; Hodler F., 1949a, б]. Приведенные здесь варианты крестца (рис. 3, 4) и другие известные нам случаи аномалий,

в частности у *Ranidae*, опровергают предположение о такой причинно-следственной связи. Небольшие крестцовые блоки (один, реже два позвонка и уrostиль) сравнительно часто встречаются в индивидуальной изменчивости видов, имеющих цилиндрические диапофизы (например, у представителей *Ranidae*, *Bufo*nidae). Нам известно около 20 таких случаев. Но ни в одном из них, даже при увеличении числа позвонков, участвующих в сочленении с тазом, не отмечено объединение их диапофизов с формированием широких крестцовых крыльев. Следовательно, слияние заднетуловищных позвонков не является условием, достаточным для образования сложного крестца.

В настоящее время морфогенетические механизмы формирования крестцово-тазового сочленения известны [Коваленко Е. Е., Анисимова Е. В., 1987; Коваленко Е. Е., 1992]. Но даже если бы они не были известны, их можно было предположить на основании анализа индивидуальной изменчивости и тем самым локализовать поиск. Сравним строение сложного крестца (рис. 7) и крестцовых блоков у *Ranidae* (рис. 3—6). Видно, что сложный крестец формируется в условиях нарушения границ между сегментами, которое происходит так рано, что невральные дуги не успевают оформиться; автономность их закладок теряется либо уже на мезенхимной стадии, либо в начале процесса

охрящевения. В индивидуальной изменчивости представителей Ranidae можно найти разные варианты слияний: блоки, возникающие рано в онтогенезе (рис. 5, 6), так что между невральными дугами и телами позвонков практически нет границ; возникающие ближе к метаморфозу (рис. 4), так что невральные дуги развиваются некоторое время как автономные закладки; и объединяющиеся довольно поздно (рис. 3), в результате чего позвонки блока почти нормально развиты. Это сравнение показывает, что ни число слившихся позвонков, ни время их объединения в онтогенезе (а следовательно, и степень их слияния) не являются непосредственной причиной формирования сложного крестца.

В онтогенезе форм, имеющих сложный крестец, следует искать такой морфогенетический фактор (сумму факторов, условия формирования), который всегда действует задолго до окостенения заднеуловищных позвонков, прямо или опосредованно связан с охрящевением ilium и маловероятен (или даже запрещен) в онтогенезе форм с цилиндрическими диапофизами. Локализовав таким образом поиск, мы довольно быстро найдем ответ. Это условие — продвижение ilium во время охрящевения относительно последнего туловищного сегмента вперед (как у *Xenopus*), а не назад (как у *Rana*), что, в свою очередь, зависит от сроков его дифференцировки в хрящ относительно времени метаморфоза и редукции хвоста [Коваленко Е. Е., Анисимова Е. В., 1987]. Таким образом, слияние последних туловищных позвонков, например у представителей Pipidae, является следствием образования сложного крестца, а не наоборот. Причем условия формирования сложного крестца настолько отличаются от таковых у форм с цилиндрическими диапофизами, что не могут быть воспроизведены даже в индивидуальной изменчивости последних.

Уже только на основании этого анализа приходим к выводу, что сумма формообразующих факторов (способ морфогенеза) у форм со сложным крестцом альтернативна («или, или») таковой у форм с цилиндрическими диапофизами. Ни один из этих способов морфогенеза не может произвести другой. При продолжении поиска в этом направлении потребуются провести анализ известных вариантов строения крестца для установления «промежуточного типа» (если таковой найдется), способного в индивидуальной изменчивости воспроизводить и тот и другой способ морфогенеза. Однако это не входит в задачи настоящей работы, как и детальный анализ всех приведенных здесь вариантов строения.

Представленный материал можно использовать при исследовании условий слияния позвонков, а также развития элементов в условиях сильного нарушения сегментации (экз. 6). Авторы стремились подчеркнуть значение информации по аномальным вариантам строения и привести пример ее использования в анализе.

*Статья рекомендована проф. В. Г. Борхардтом.*

## Summary

*E. E. Kovalenko, I. G. Danilov. Rare variants of abnormal structure of vertebral column in Anura.*

The normal structure of vertebral column of *Rana adspersa* and 5 abnormal axial skeletons of this species are described. Most of these anomalies are unusual for anurans. An attempt was made to reconstruct the development of such structures in ontogenesis. The conditions of synsacrum and sacral blocks formation in anurans are discussed. The possible application of some information on morphological anomalies for elucidation of the morphogenetic connections and restrictions is proposed.

## Литература

Коваленко Е. Е. Коррелятивные изменения в позвоночнике травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 4. С. 564—569. — Коваленко Е. Е. Строение, развитие и изменчивость позвоночника травяной лягушки (*Rana temporaria*)

gia): Автореф. канд. дис. Л., 1985. 17 с.—Коваленко Е. Е. Форма тел позвонков бесхвостых амфибий//Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 157. С. 69—85.—Коваленко Е. Е. Аномалии позвоночника бесхвостых амфибий. СПб., 1992. 142 с.—Коваленко Е. Е., Анисимова Е. В. Особенности строения и развития крестцово-уростильной области бесхвостых амфибий//Зоол. журн. 1987. Т. 66, вып. 4. С. 557—566.—Коваленко Е. Е., Данилевская С. Э. Экспериментальное получение аномалий позвоночника у бесхвостых амфибий. 1. Развитие экспериментальных личинок. 2. Аномалии позвоночника//Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. Биология. 1991. Вып. 2 (№ 10). С. 11—23.—Duellman W. E., Trueb L. Biology of Amphibians. New York, 1986. 670 p.—Gadow H. F. On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota//Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1896. Vol. 187. P. 1—57.—Gadow H. F. The evolution of the vertebral column. Cambridge, 1933. 356 p.—Green T. L. On the pelvis of the Anura: a study in adaptation and recapitulation//Proc. Zool. Soc. London. 1931. N 4. P. 1256—1291.—Hodler F. Zur Entwicklung der Anurenwirbelsäule//Rev. Suisse Zool. 1949a. T. 56, Fasc. 2. S. 327—330.—Hodler F. Untersuchungen über die Entwicklung von Sacralwirbel und Urostyl bei den Anuren, Ein Beitrag, zur Deutung des anuren Amphibientypus//Rev. Suisse Zool. 1949b. T. 56, Fasc. 4. S. 747—790.—Lynch J. D. The transition from archaic to advanced frogs//Evolutionary biology of the Anurans: contemporary research on major problems/Ed. J. L. Vial. Columbia, Missouri, 1973. P. 1—64.—Noble G. K. The Biology of the amphibia. New York; London, 1931.—Ritland R. M. Studies on the postcranial morphology of *Ascaphus truei*//J. Morphol. 1955. Vol. 97, N 1. P. 119—177.—Shiromany P. A. Skeletal abnormalities in *Rana tigrina* Daud//Science and Culture, Calcutta. 1950. Vol. 16, N 6. P. 256—257.—Sweet G. Variations in the Anatomy of *Hyla aurea*//Proc. Roy. Soc. Victoria. 1908. Vol. 21. P. 349—364.—Trueb L. Bones, frogs and evolution//Evolutionary biology of the Anurans: contemporary research of major problems/Ed. J. L. Vial. Columbia, Missouri, 1973. P. 65—132.

Статья поступила в редакцию 15 апреля 1994 г.