

0- 772074

Санкт-Петербургский государственный университет

На правах рукописи

КРУЖКОВА
Юлия Игоревна



СТРОЕНИЕ, РАЗВИТИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРЕСТЦОВО-ТАЗОВОГО КОМПЛЕКСА
БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ (AMPHIBIA, ANURA)

03.00.08. – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2008

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных
Санкт-Петербургского государственного университета.

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор

Елена Евгеньевна Коваленко

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор

Наталья Борисовна Ананьева

кандидат биологических наук

Спартак Николаевич Литвинчук

Ведущее учреждение:

Институт экологии растений и животных Уральского
отделения Российской академии наук

Защита состоится «16» ОКТАБРЯ 2008г. в 16 час на заседании Совета
Д.212.232.08 по защите докторских и кандидатских диссертаций при Санкт-Петербургском
государственном университете по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб.,
7/9, ауд. 133.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке им. М. Горького СПбГУ.

Автореферат разослан «10» СЕНТЯБРЯ 2008 г.

Учёный секретарь Диссертационного Совета,
кандидат биологических наук


С. И. Сухарева.

НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА КГУ



0000467751

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Разнообразие вариантов строения крестцово-тазового комплекса бесхвостых амфибий необычайно велико и уже этим привлекает внимание систематиков и морфологов. Систематики видят в нем источник важных данных для диагностики видов и построения филогенетических связей (Lynch, 1973; Trueb, 1996; Naas, 2003). Морфологи используют это разнообразие для анализа закономерностей формообразования скелетных элементов (Ridewood, 1897; Hodler, 1949 a, b; Борхвардт, 1982; Коваленко, 1985), а также межвидовой и индивидуальной изменчивости (Коваленко, 1996; Коваленко, Данилов, 2006).

Однако морфогенетические причины столь высокого разнообразия раскрыты далеко не полностью. Так, остается неизвестным, что определяет разницу в размерах между крестцовыми и предкрестцовыми поперечными отростками (диапофизами), от чего зависит размер и форма самих крестцовых диапофизов, а также тип крестцово-уростильного и крестцово-тазового сочленений. Между тем все перечисленные признаки являются важными для систематики крупнейшего отряда амфибий. Особое место в вопросе истории отряда занимает проблема сложного крестца. Является ли это состояние крестца продвинутым для отряда в целом или представляет собой лишь редкий вариант нормы? Для ряда видов неизвестно даже точное количество позвонков образующих такую конструкцию.

В разное время было выдвинуто несколько гипотез для объяснения тех или иных особенностей строения крестцово-тазового комплекса (Hodler, 1949b; Коваленко, 1985; Коваленко, Анисимова 1987; Борхвардт, 1995). Однако ни одна из них не объясняла весь диапазон его изменчивости. Кроме того, ранее практически не уделялось внимания развитию мышц крестцово-тазовой области Апуга.

Цель работы. Целью работы было выявление закономерностей морфогенеза крестцово-тазового комплекса Апуга, объясняющих его высокую межвидовую и индивидуальную изменчивость. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- 1) сравнить условия формирования предкрестцовых и крестцовых диапофизов в пределах одного позвоночника на модельных видах;
- 2) сравнить условия развития крестцовых диапофизов у видов с разной их формой;
- 3) проследить развитие сложного крестца на примере *Hymenochirus boettgeri*;
- 4) сравнить условия формирования разных типов крестцово-тазового и крестцово-уростильного сочленений Апуга;
- 5) исследовать преобразование осевой мускулатуры в ходе онтогенеза Апуга и оценить его влияние на развитие диапофизов;
- 6) поставить эксперимент по блокированию процесса метаморфоза у личинок бесхвостых амфибий и проследить развитие диапофизов в этих условиях.

Научная новизна. Впервые прослежено влияние метаморфоза мышечной системы головастика на развитие диапофизов. Выявлены факторы, определяющие различия в величине и форме диапофизов на межвидовом уровне, на уровне индивидуальной изменчивости и в пределах одного позвоночника. Впервые описано развитие «сложного крестца» (на примере *H. boettgeri*). Показано наличие корреляции топографии и времени закладки мышц крестцово-уростильной области с типом крестцово-уростильного сочленения. Высказано предположение о влиянии положения брюшной полости личинки относительно ее осевых структур на формирование крестцово-тазового сочленения Апуга.

Теоретическое и практическое значение. Результаты работы имеют значение для понимания факторов, влияющих на процессы формообразования скелетных элементов у позвоночных животных. Данные диссертации могут быть использованы при подготовке

лекционных курсов и пособий по сравнительной анатомии и зоологии позвоночных, а также при реконструкции филогенетических связей внутри отряда.

Апробация работы. Основные положения работы представлены на VI международном конгрессе по морфологии позвоночных (Йена, Германия, 2001), на XII съезде Европейского герпетологического общества (Санкт-Петербург, 2003), на I и III съезде Герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино-Москва, 2001, 2007) и регулярно обсуждались на «Морфологическом семинаре» кафедры зоологии позвоночных биолого-почвенного факультета СПбГУ.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 работ.

Структура и объём работы. Диссертация общим объемом 249 страниц состоит из «Введения», четырех «Глав», «Выводов», «Списка цитированной литературы» и «Приложения». Приложение включает 4 таблицы, 54 рисунка и список буквенных обозначений. Библиографический список содержит 201 название, из них 44 на русском языке.

Благодарности.

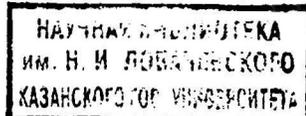
Я выражаю свою глубокую искреннюю благодарность моему Учителю – профессору Елене Евгеньевне Коваленко за мое научное образование, бесконечное терпение и мудрость, а также за поддержку, которую я чувствовала на протяжении всех этапов данного исследования. Я очень признательна всем членам морфологической группы кафедры зоологии позвоночных СПбГУ за обсуждение представленных в данной работе результатов и особенно В. Г. Борхвардту за ценные консультации. За предоставление материала я благодарю Н. В. Балееву, В. Г. Борхвардта, И. Г. Данилова, Е. Б. Малашичева, а также всех студентов, аспирантов и сотрудников кафедры зоологии позвоночных СПбГУ, принимавших участие в создании кафедральной коллекции морфологических препаратов. Также я благодарна Т. А. Бордуковой, А. В. Буланкиной, С. Э. Данилевской за помощь в организации выращивания личинок *Anura*. Особую благодарность я выражаю И. В. Коваленко за профессиональную помощь в организации базы данных и создание специальных программ для ее обработки.

Настоящее исследование поддержано грантами РФФИ 06-04-49721а и Президента РФ для поддержки ведущих научных школ НШ-4534.2006.4.

Содержание работы

Глава 1. Материал и методы. Основными (модельными) объектами для анализа развития крестцово-тазового комплекса послужили пять видов *Anura*: краснобрюхая жерлянка, *Bombina bombina* (L., 1761) (Bombinatoridae); шпорцевая лягушка, *Xenopus laevis* (Daudin, 1802) и карликовый коттеносец, *Hymenochirus boettgeri* (Tornier, 1896) (Pipidae); травяная лягушка, *Rana temporaria* L., 1758 (Ranidae); серая жаба, *Bufo bufo* (L., 1758) (Bufonidae). Для сравнения был использован фрагментарный материал (гистологические и тотальные препараты) по строению и развитию крестцово-тазового комплекса у двух видов *Anura*: зеленой жабы, *Pseudepidalea viridis* (Laurenti, 1768) (Bufonidae); кавказской крестовки, *Pelodytes caucasicus* Boulenger, 1896 (Pelodytidae); и двух видов *Caudata*: обыкновенного тритона, *Lissotriton vulgaris* (L., 1758) (Salamandridae) и сибирского углозуба, *Salmandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 (Hynobiidae). В работе дана систематика по Фросту (Frost, 2007).

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



Развитие крестцово-тазового комплекса у модельных видов *Anura* подробно прослежено на серийных гистологических и тотальных препаратах личинок (начиная со стадии закладки почек задних конечностей и до полной редукции хвоста) и дефинитивных особей. Стадии развития личинок *Anura* определялись по таблицам нормального развития *R. temporaria* (Дабагян и Слепцова, 1975), личинок *Caudata* - по таблицам Глезнера (Glaesner, 1925). Кроме собственных материалов в работе использованы препараты из коллекции кафедры зоологии позвоночных СПбГУ. Всего было исследовано гистологическими методами 242 экз. и на тотальных препаратах - 382 экз.

Анализ индивидуальной изменчивости крестцово-тазового комплекса проводился на базе коллекции кафедры зоологии позвоночных СПбГУ, в создании которой автор настоящей работы принимал активное участие (1993-2007гг.). Лично автором просмотрено около 4000 экземпляров разных видов *Anura*. В том числе был исследован материал по массовым аномалиям конечностей и их поясов у *X. laevis* (1382 экз.) и по массовым аномалиям развития поперечных отростков у *B. bufo* (220 экз.).

Фиксация материала проводилась в жидкости Буэна, Серра или в 4% формальдегиде. Для изготовления гистологических препаратов материал проводился через серию спиртов возрастающей концентрации и заключался в парафин. Серийные гистологические срезы толщиной 7–13 μm , выполнялись в трёх проекциях – поперечной, фронтальной и парасагиттальной, и окрашивались гематоксилином по Делафилдуду или Харрису и эозином. Часть гистологических срезов дополнительно окрашивалась альтиановым синим. В работе также использовались гистологические препараты из коллекции кафедры, окрашенные азаном по Ганденгайну. Тотальные просветленные препараты изготавливались по методике Вассерсуга (Wassersug, 1976) - дифференцированная окраска на хрящ и кость.

Для анализа развития осевого скелета *Anura* в условиях подавления процесса метаморфоза был поставлен эксперимент по блокировке синтеза тироидных гормонов у личинок *X. laevis*. Часть икры, полученной от одной пары производителей этого вида, была помещена в 0,02% раствор тиомочевины (эксперимент), вторая часть – в чистую водопроводную остоянную воду (контроль). После вылупления головастики содержались в этих же средах (по 70 экз. в каждой). Один раз в двое суток раствор тиомочевины, в котором содержались личинки, полностью заменялся на новый (той же концентрации). Личинки в контроле выращивались по стандартной методике (см. выше). Два раза в неделю регистрировались стадии онтогенеза у особей в каждой среде. В возрасте одного года экспериментальных животных фиксировали в формалине и окрашивали на хрящ и кость. Всего исследовано 40 выращенных в тиомочевине особей. Из контрольных личинок, находящихся на разных стадиях развития (44-54) так же были изготовлены тотальные препараты и составлена серия по развитию (по 3-5 экз. на стадию)

Глава 2. Обзор литературных данных. Глава содержит обзор накопленных наукой данных о строении, развитии и изменчивости крестцово-тазового комплекса бесхвостых амфибий начиная с работ конца XIX века. В ней выделены решенные и дискуссионные вопросы о причинно-следственных связях в ходе развития осевого скелета и тазового пояса *Anura*. Освещены результаты экспериментальных работ: по хирургическому вмешательству в ход онтогенеза у хвостатых и бесхвостых амфибий; по воздействию тироидных гормонов во время метаморфоза на личиночную мускулатуру и скелет амфибий. Обсуждается проблема «сложного крестца» у *Anura*. Приводятся данные о диапазоне индивидуальной изменчивости

крестца у бесхвостых амфибий, в том числе о закономерностях и тенденциях этой изменчивости, выявленных с помощью метода спектров (Коваленко, 1996, 2000).

Глава 3. Результаты. 3.1. Разнообразие вариантов нормального дефинитивного строения крестцово-тазового комплекса *Anura* (собственные и литературные данные). Проведен анализ вариантов строения крестцово-тазового комплекса *Anura* методом спектров (Коваленко, 1996). Рассмотрены сочетания состояний следующих признаков: форма крестцовых диапофизов наличие диапофизов на уростиле, тип крестцово-уростильного сочленения, положение дистального конца подвздошного отростка таза (отростка *ilium*) относительно крестцового позвонка, размер и характер крепления связки, объединяющей отросток *ilium* с крестцом. Выявлены устойчивые сочетания этих признаков.

3.2. Нормальное развитие крестцово-тазового комплекса у *Anura*. Строение осевой мускулатуры личинок всех исследованных видов на стадиях 39–40 примерно одинаково. Миомеры головастика состоят из поперечнополосатых мышечных волокон. Миосепты (соединительнотканые пленки), разделяющие соседние миомеры, крепятся на нервную трубку, хорду и покровы, маркируя границы сегментов. Для удобства изложения результатов септы и развивающиеся в них диапофизы в данной работе разделены на группы: передние предкрестцовые (II–IV), задние предкрестцовые (V–VIII), крестцовые (IX) и первые закрестцовые (X). Применительно к *H. boettgeri* под передними предкрестцовыми будут подразумеваться I–III, под задними предкрестцовыми - IV–VI, а под крестцовыми и закрестцовыми VII и VIII септы, соответственно. В каждом сегменте в пространстве между миомером и нервной трубкой лежит нервный ганглий. В большинстве туловищных сегментов он располагается на некотором расстоянии от септ. Но в последнем туловищном сегменте ганглий сдвинут вплотную к краниальной (крестцовой) септе. У всех видов волокна этой септы крепятся как на оболочку хорды и нервной трубки, так и на оболочку ганглия. У *H. boettgeri* ганглий в этом сегменте настолько близко подходит к крестцовой септе, что вклинивается между ее волокнами и делит их на пресептальную (лежащую краниальнее ганглия) и постсептальную (лежащую каудальнее ганглия) части. В ходе дальнейшего развития происходит расщепления септ на отдельные волокна и увеличение расстояния между последними (здесь и далее - раскрытие септ). Первыми раскрываются передние предкрестцовые септы.

Это происходит на 42 стадии у *R. temporaria*, *B. bufo* и *H. boettgeri* и на 43–44 стадиях у всех остальных видов. Крестцовая септа у *X. laevis* и *P. caucasicus* раскрывается на 48 стадии, у остальных видов – на 45–46 стадиях. Задние предкрестцовые септы раскрываются у *X. laevis* и *P. caucasicus* на 49 стадии, а у остальных видов – на 46–47 стадиях. Передние предкрестцовые и крестцовая септы у всех видов раскрываются на всем своем протяжении, от нервной трубки до покровов, остальные септы - только наполовину: от нервной трубки до середины своей длины.

На 49 стадии во внутренних и наружных частях миомеров, прилежащих к крестцовой септе, появляются фрагментированные мышечные волокна (первый признак разрушения личиной мускулатуры). К 50 стадии эти волокна исчезают, а пространство, которое они занимали, оказывается заполненным мезенхимой. В вентральных частях туловищных и во всех частях хвостовых миомеров видны мозаично расположенные фрагментированные мышечные волокна. На 52 стадии число таких волокон во всех сегментах тела личинки резко возрастает. В предкрестцовых сегментах разрушение мышц идет в гораздо меньшем объеме,

чем в крестцовом и в хвостовых. К концу 54 стадии хвостовые миомеры и вентральные части туловищных миомеров практически полностью исчезают. Оставшиеся вентральные поперечных отростков участки первичной мускулатуры в туловищном отделе входят в состав медиальной части подвздошно-поясничной мышцы (*m. iliolumbalis p. medialis*), а в хвостовом – в состав копчиково-подвздошной мышцы (*m. coccygeoiliacus*). Дорсальный пласт первичной мускулатуры, лежащий над поперечными отростками и по бокам от хвостовых невральных дуг, представляет собой длиннейшую мышцу спины (*m. longissimus dorsi*).

Параллельно с преобразованиями первичной мускулатуры идет вторичный миогенез. На 43 стадии появляются междужные мышцы (*mm. intercrurales*), соединяющие соседние невральные дуги. У *X. laevis* и *H. boettgeri* пара этих мышц, соединяющая крестцовую и первую закрестцовую невральные дуги, гораздо слабее, чем впереди лежащие пары (может и вовсе отсутствовать). На 47 стадии вдоль внутренних частей туловищных миомеров появляются межпоперечные мышцы (*mm. intertransversarii*). У взрослого животного они соединяют соседние диапофизы. У *B. bombina* и *P. caucasicus* развиваются две дополнительные пары *mm. intertransversarii*. Они закладываются вдоль внутренних краев первых двух хвостовых миомеров и у взрослого животного соединяют закрестцовые диапофизы с крестцовыми и со второй хвостовой невральной дугой. На 49 стадии возникает латеральная часть подвздошно-поясничной мышцы (*m. iliolumbalis p. lateralis*), соединяющая отросток *ilium* с IV (у *H. boettgeri* – с III) диапофизом (или ребром). Копчиково-крестцовая мышца (*m. coccygeosacralis*) у *R. temporaria* и *B. bufo*, появляется на 48 стадии, а у остальных исследованных видов – на 52 стадии. Эта мощная мышца у взрослого животного тянется от крестцового диапофиза к боковой поверхности передней половины уростилия. В ходе развития вторичные мышцы быстро увеличиваются в объеме и частично заполняют освободившееся в ходе разрушения миомеров пространство.

К 40 стадии у всех видов охрящевевают восходящие части невральных дуг. Уже на этой стадии зона контакта септальных волокон с последней туловищной невральной дугой в два раза больше, чем таковая в остальных сегментах. На 42 стадии между соседними невральными дугами появляются мезенхимные зачатки сочленовных отростков позвонков (зигапофизов). У *R. temporaria*, *B. bufo* и *B. bombina* такого скопления клеток между крестцовой и закрестцовой дугами нет. На 44 стадии начинается охрящевение зигапофизов, к 49 стадии между сочленовными отростками туловищных дуг формируется диартроз. У *P. caucasicus* диартроз формируется также между последним туловищным постзигапофизом и первым хвостовым презигапофизом.

Тела туловищных позвонков у *R. temporaria*, *B. bufo* охрящевевают на 49 стадии, у остальных видов – на 45-46 стадиях. Тело закрестцового позвонка у *B. bombina* и *X. laevis* охрящевевают на 50 стадии, у *H. boettgeri* - на 45 стадии. У *R. temporaria* и *P. caucasicus* тела крестцового и закрестцовых позвонков не формируются. В образовании крестцово-уростильного сочленения у этих видов участвуют основания невральных дуг. На 51 стадии между телами соседних туловищных позвонков появляется зона сплюснутых клеток (интерзона) - первый признак формирования сустава. У всех видов (кроме *X. laevis* и *H. boettgeri*) интерзона образуется также между крестцовым и первым хвостовым позвонками. У *X. laevis* и *H. boettgeri* к 51 стадии эти позвонки объединяются в единую хрящевую структуру. Суставная полость между телами и/или основаниями дуг всех позвонков (кроме

хвостовых) у всех видов появляется в конце первого года жизни. У *X. laevis*, *H. boettgeri* и *P. caucasicus* эта полость между крестцовым и хвостовым позвонками не формируется.

Зачатки диапофизов представляют собой скопления мезенхимных клеток в септальных расширениях (септальные скопления). Клетки концентрируются на волокнах поперечных септ, подходящих к невральным дугам на уровне середины нервной трубки. Длина зачатка соответствует степени раскрытия септы, в которой он закладывается. Так, в передних предкрестцовых и крестцовых септах клеточные скопления тянутся от невральных дуг до наружных септальных расширений, а в задних предкрестцовых – от невральных дуг только до центра миомеров. Охрящевание септальных скоплений мезенхимы, как правило, начинается с их проксимального конца и распространяется дистально. Только у *B. bombina* и *X. laevis* и только в передних предкрестцовых септах охрящевание начинается с двух концов скопления: с проксимального закладываются диапофизы, с дистального – ребра. Охрящевание скоплений в передних предкрестцовых септах начинается у *X. laevis* и *P. caucasicus* на 44, у остальных исследованных видов – на 42 стадии. Этот процесс проходит задолго до начала разрушения мышечных волокон (в узком пространстве между миомерами). Рост диапофизов и ребер в длину происходит за счет увеличения числа клеток, входящих в состав хряща и за счет увеличения объема хондроцитов. Тогда как их рост в ширину идет практически только за счет последнего процесса. Дефинитивные структуры, развившиеся в передних предкрестцовых септах, представляют собой длинные цилиндрические образования. Расширенными могут оказаться только самые дистальные их концы, лежащие латеральнее миомеров.

Охрящевание задних предкрестцовых диапофизов у *R. temporaria*, *B. bufo*, *H. boettgeri* и *B. bombina* начинается на 46 стадии и проходит до разрушения первичной мускулатуры по описанному выше сценарию. Из-за меньшей изначальной длины зачатков диапофизов в задних предкрестцовых септах этот процесс завершается раньше, чем в передних предкрестцовых. У *X. laevis* и *P. caucasicus* охрящевание задних предкрестцовых диапофизов начинается на 51 стадии и проходит так же, как и у прочих видов, за исключением того, что отростки развиваются в окружении не первичной, а уже вторичной мускулатуры (*mm. intertransversarii*), которая ограничивает разрастание отростков в ширину. У *P. caucasicus* и *B. bombina* формируются закрестцовые диапофизы. Они закладываются одновременно с задними предкрестцовыми отростками и развиваются в сходных условиях. У сеголеток задние предкрестцовые и закрестцовые диапофизы представляют собой относительно короткие цилиндрические образования. В дальнейшем они могут удлиняться за счет разрастания покрывающей их костной манжетки, а их дистальные концы могут принимать заостренную форму.

Крестцовые диапофизы начинают охрящевать у *R. temporaria*, *B. bufo* и *B. bombina* на 47 стадии, у *X. laevis* - на 49 стадии. У всех исследованных видов их основания уже во время закладки примерно в два раза шире оснований всех прочих диапофизов. Развитие крестцового поперечного отростка у *R. temporaria* начинается за две стадии до начала разрушения мышечных волокон. Основная его часть так же, как и развитие предкрестцовых диапофизов, проходит в узком межмиомерном пространстве. К тому времени как начинается разрушение мышечных волокон (49 стадия), большая часть зачатка диапофиза у этого вида уже охрящевает и покрывается перихондрием. Охрящевание дистального конца зачатка идет в более свободном пространстве, но все же ограниченном рано появляющимся *m.*

coccygeosacralis каудально и дистальной частью отростка *ilium* латерально. У взрослых *R. temporaria* дистальный край крестцового отростка оказывается шире его основания в полтора раза. У *B. bombina* относительная ширина пространства между невральными дугами и миомерами больше, чем у *R. temporaria*, и поперечные отростки растут в этом пространстве на протяжении двух стадий с момента начала их охрящевания. Дистальный край крестцового диапофиза этого вида оказывается между миомерами только на 49 стадии, когда разрушение мускулатуры уже началось. Дальнейшее его развитие проходит в широком пространстве, заполненном мезенхимой. Отросток расширяется как за счет увеличения объема клеток хряща, так и за счет увеличения количества составляющих его клеток. В результате образуется очень широкое крестцовое крыло, дистальный край которого оказывается шире его основания в шесть-семь раз. Развитие крестцовых отростков у *B. bufo* по многим параметрам сходно с таковым у *B. bombina*. Но за счет раннего возникновения *m. coccygeosacralis*, занимающего большое пространство каудальнее крестцовой септы, их развитие проходит в более узком пространстве, чем у последнего вида. Для взрослых *B. bufo* характерен умеренно-расширенный крестцовый диапофиз, дистальный край которого оказывается шире его основания в два с половиной раза. Охрящевание крестцового поперечного отростка у *X. laevis* начинается на две стадии позднее, чем у предыдущих видов, одновременно с началом разрушения волокон миомеров (49 стадия). На протяжении большей части развития он, как и крестцовый диапофиз *B. bombina*, растет в широком пространстве, заполненном мезенхимой. У взрослых особей *X. laevis* дистальный конец этого отростка оказывается в шесть-семь раз шире его основания.

Совершенно особый тип развития крестца демонстрирует *H. boettgeri*. У животных этого вида ганглий делит крестцовую (VII) септу на пресептальную и постсептальную части. На пресептальных волокнах развивается VII невральная дуга. Волокна же постсептальной части объединяются с волокнами VIII септы, причем с теми из них, которые в норме должны были бы стать основой для формирования презигапофиза. Формирующийся на основе этого смешанного пучка волокон элемент (VII-2) соединяет постзигапофиз VII дуги и основание VIII дуги; VIII презигапофиз не образуется вовсе. На волокнах, соединяющих VII невральную дугу с элементом VII-2 и тянущихся вдоль ганглия, на 45 стадии тоже формируется клеточное скопление («мезенхимный мост»). Это скопление без видимых границ переходит в скопление клеток, образующих зачаток крестцового диапофиза. Охрящевать оно начинает одновременно с двух концов (стадия 47). Первый центр охрящевания является основанием крестцового отростка и расположен у VII невральной дуги. Второй центр охрящевания расположен у элемента VII-2. К 51 стадии вся мезенхима «моста» охрящевает, образовав большую часть основания будущего крестцового крыла. Дальнейшее развитие этого крыла проходит так же, как у *X. laevis* и *B. bombina*.

У всех исследованных видов зачаток таза появляется на 40 стадии. На 42 стадии становится заметен мезенхимный зачаток подвздошного отростка таза. Он формируется в клиновидном пространстве, образуемом в зоне контакта задней стенки брюшной полости (БП) с миомерами. У всех видов, кроме *X. laevis*, линия соединения задней стенки БП и осевой мускулатуры проходит вдоль гипаксиальной части крестцовой септы. Дистальный конец зачатка у них оказывается лежащим против крестцовой септы на уровне середины хорды. У *X. laevis* брюшная полость не поднимается выше уровня вентральной стенки хорды, а в районе крестцовой септы лежит гораздо ниже нее. Соответственно, зачаток отростка *ilium*

у этого вида имеет другой наклон относительно длинной оси тела личинки, а его дистальный конец оказывается лежащим против середины внешнего края VII миомера. На 44 стадии у всех видов начинается охрящевание подвздошного отростка таза, а на 47 стадии – его окостенение. К 49 стадии все клетки мезенхимного зачатка этого отростка охрящевевают и устанавливается контакт его дистального конца с *m. iliolumbalis p. lateralis*. Краниальный конец этой мышцы крепится на IV диапофиз (или ребро). Дальнейший рост отростка *ilium* идет в основном за счет гипертрофии хряща. В ходе этого роста его дистальный конец смещается дорсально и краниально. Степень его краниального смещения у всех видов разная и зависит от положения БП. Так, у *X. laevis* и *B. bombina* она не поднимается выше середины хорды и не препятствует росту отростка таза в краниальном направлении. К 52 стадии его дистальный конец у этих видов смещается краниально на два сегмента и лежит у *X. laevis* против VI, а у *B. bombina* - против VII невральных дуг. У *H. boettgeri* и *P. caucasicus* БП поднимается гораздо выше - до низа нервной трубки, и тем самым ограничивает смещение дистального конца отростка таза вперед. К 52 стадии последний смещается краниально всего на полтора сегмента и оказывается лежащим между V и VI невральными дугами. У *B. bufo* БП поднимается еще выше, чем у *H. boettgeri*, давая возможность дистальному концу сместиться только на один сегмент. К 52 стадии он оказывается напротив VIII невральной дуги, по касательной проходя зону роста крестца. У *R. temporaria* задняя стенка БП расположена таким образом, что делает краниальное смещение дистального конца отростка *ilium* практически невозможным. Растущий подвздошный отросток вторгается в зону роста крестцового диапофиза, прямо напротив IX невральной дуги. На протяжении дальнейшего развития подвздошного отростка у этого вида его дистальный конец остается в том же положении. У *X. laevis*, *H. boettgeri*, *B. bombina* и *P. caucasicus* дистальные концы отростка *ilium* и крестцового диапофиза на протяжении большей части своего развития лежат далеко друг от друга. Они сближаются только в конце метаморфоза (54 стадия), когда хорда и личиночная мускулатура практически полностью исчезают. К этому времени каждый из этих скелетных элементов оказывается уже покрытым костной манжеткой. У *R. temporaria* и *B. bufo* направление роста отростка *ilium* таково, что его дистальный конец оказывается в непосредственной близости от дистального конца крестцового диапофиза, тогда, когда и тот и другой находятся еще на стадии молодого хряща, не покрытого перихондрием. К концу первого года жизни этих животных между подвздошным отростком таза и крестцовым диапофизом образуется диартроз. По мере продвижения отростка *ilium* вперед, на него крепятся волокна септ и соединительнотканной обкладки миомеров. Из них образуется связка, объединяющая его с крестцом. Чем краниальнее относительно крестцовой септы продвигается отросток *ilium*, тем больше волокон крепится на него, и, соответственно, тем шире формируется связка. У *R. temporaria*, он практически не заходит за крестец, связка узкая; у *B. bufo* - смещается на один сегмент краниальнее крестца, а связка умеренно широкая; у *X. laevis*, *H. boettgeri*, *B. bombina* и *P. caucasicus* - смещается на несколько сегментов, связка очень широкая. По классификации Эмерсон (Emerson, 1979) крестцово-тазовое сочленение у *R. temporaria* соответствует типу IIB, у *B. bufo* – типу IIA, у всех остальных исследованных видов – типу I.

3.3. Нормальное развитие крестцово-тазового комплекса у Caudata. В отличие от головастиков Anura, у личинок Caudata взаимное расположение ганглиев и септ во всех сегментах тела одинаковое. Ганглии лежат вплотную к краниальным границам сегментов.

Часть септальных волокон переходит в оболочки ганглиев. Все септы раскрываются полностью. Во время развития *L. vulgaris* и *S. keyserlingii* разрушения мышечных волокон не наблюдалось. Образующиеся в крестцовой (XIV) септе поперечный отросток и ребро по размеру не отличаются от таковых, развивающихся во впереди лежащих септах. Только к концу первого года жизни дистальная часть ребра, контактирующая с *ilium*, увеличивается в размерах и приобретает характерный ложкообразный изгиб.

3.4. Некоторые варианты индивидуальной изменчивости посткраниального скелета модельных видов. В разделе дано описание массовых аномалий конечностей и их поясов у шпорцевой лягушки, полученных в нашей лаборатории. При крайней стадии проявления синдрома у личинки недоразвиваются отростки *ilia* или вовсе отсутствует таз, и у большинства особей отсутствуют крестцовые поперечные отростки. Увеличенные диапофизы на последнем туловищном позвонке при синдроме АК встречаются как редкий вариант строения.

Также в этом разделе дан обзор имеющихся в коллекции кафедры вариантов индивидуальной изменчивости крестцово-тазового комплекса у исследованных видов.

3.5. Динамика развития и строение осевого скелета личинок *Xenopus laevis*, выращенных в условиях подавления синтеза тироидных гормонов. Развитие внешних признаков экспериментальных головастиков прекратилось на 47-48 стадиях в возрасте двух с половиной месяцев. Оставаясь на этих стадиях, они прожили еще 10 месяцев до момента их прижизненной фиксации. В этом возрасте невральные дуги, тела и зигапофизы позвонков экспериментальных личинок оказались развиты в гораздо большей степени, чем таковые у головастиков из контроля, зафиксированных на стадиях 47 и 48 в возрасте 40 дней. Эти части позвонков развиты примерно так же, как у закончивших метаморфоз особей из контроля (стадия 54). Тем не менее, у экспериментальных экземпляров нет ребер, которые у личинок из контроля развиты хорошо и представляют собой длинные хрящевые стержни, лежащие в септальном (межмиомерном) пространстве. Диапофизы же их позвонков (II-IX) находятся на самой ранней стадии своего развития и представлены очень низкими хрящевыми бугорками. Ширина оснований IX диапофизов примерно в два раза превышает ширину оснований впереди лежащих поперечных отростков.

Глава 4. Обсуждение. 4.1. Поперечные отростки. Коваленко (1985) и Борхвардтом (1995) отмечено, что развитие крестцовых поперечных отростков у *Anga* сопровождается разрушением мышечных волокон, прилегающих к крестцовой септе миомеров. Именно разрушение мышц в крестцовой зоне, по мнению этих авторов, и создает условия для формирования на последнем туловищном позвонке мощных диапофизов. Коваленко (1985) считала, что основным из этих условий является освободившееся при деградации миомеров пространство, в котором может скапливаться большее количество скелетогенной мезенхимы, чем в узком пространстве предкрестцовых септ. Борхвардт (1995) полагал, что при разрушении миомеров в крестцовой зоне происходит передифференцировка мышечных клеток в скелетогенную мезенхиму, благодаря чему образуется дополнительный материал для строительства поперечного отростка.

Данные, полученные в ходе настоящего исследования, показали, что разница в ширине оснований между крестцовыми и остальными диапофизами возникает задолго до начала разрушения мышц и, соответственно, не может быть его следствием. Выдвинуто

предположение, что причиной этого является несоответствие длин мышечных и невралных сегментов, в результате чего взаимное положение ганглиев и септ в разных отделах тела головастика оказывается разным. В районе последней туловищной септы наблюдается значительное сближение этих структур. Волокна крестцовой септы подходят как к крестцовой невралной дуге, так и к оболочке ганглия, образуя в результате около невралной дуги широкую сеть. В остальных туловищных сегментах ганглий лежит на некотором расстоянии от септ, чьи волокна подходят относительно узкими пучками только к невралным дугам. Поскольку основание диапофиза складывается из клеток, скапливающихся на септальных волокнах, подходящих к невралной дуге, основание крестцового поперечного отростка оказывается шире оснований прочих диапофизов.

Описанное Коваленко (1985) и Борхвардтом (1995) разрушение мышц я наблюдала у всех исследованных видов *Anura*, причем не только в крестцовых, но и во всех остальных сегментах тела личинок. Относительно причины разрушения именно крестцовых миомеров ранее было выдвинуто несколько гипотез, ни одна из которых не подтвердилась. При всем внимании к преобразованиям мускулатуры в крестцовом отделе, метаморфоз личинки никогда не рассматривался морфологами как возможная причина этих событий. Между тем, во время метаморфоза мускулатура головастика претерпевает значительные изменения. Тиреоидные гормоны (ТГ) стимулируют выработку фибробластами коллагеназа, что приводит к разрушению связей между септальными волокнами и раскрытию септ (расширению септального пространства; Sasaki, Watanabe, 1983; Das et al., 2002). Кроме этого, ТГ стимулируют рост мышечных волокон «взрослого» типа и запускают апоптоз волокон «личиночного» типа. Последнее приводит к разрушению определенных частей миомеров (Nishikawa, Hayashi, 1995; Shimizu-Nishikawa et al., 2002). Параллельно с этими процессами происходит дифференцировка вторичных мышц, которые частично заполняют образовавшееся после гибели личиночной мускулатуры пространство. Все мышечные перестройки происходят в основном на уровне диапофизов и существенно влияют на развитие последних. Так, раскрытие септы является необходимым условием для формирования мезенхимного зачатка диапофиза. От степени раскрытия зависит длина зачатка, а, соответственно, и длина поперечного отростка. Значение этого параметра, в разных сегментах тела личинки разное. Передние предкрестцовые и крестцовая септы раскрываются полностью, тогда как задние предкрестцовые и первые закрестцовые септы - только на половину. Кроме того, длина септального пространства, в котором может скапливаться мезенхима, меняется от стадии к стадии. К концу метаморфоза толщина осевой мускулатуры, а с ней и длина септ, уменьшаются. Соответственно, уменьшается и длина «каркаса», на котором может собираться скелетогенная мезенхима, образующая зачаток диапофиза.

Разрушение самих мышечных волокон влияет на ширину и конфигурацию пространства, в котором скапливается скелетогенная мезенхима, а, следовательно, и на ширину и форму диапофиза. Значение этого фактора тоже разное в разных сегментах тела. Зона наибольшего разрушения находится на уровне крестцовой септы и в хвосте головастика. Ширина септального пространства, в котором развивается отросток, меняется также и в ходе онтогенеза. На протяжении большей части личиночного развития это пространство узкое; с началом разрушений мышечных волокон оно расширяется, но вскоре снова сужается за счет развития вторичной мускулатуры.

Если основные этапы преобразования мышечной системы головастика проходят у всех исследованных *Apuja* практически синхронно, то время закладки диапофизов различается как у разных видов, так и в пределах одного позвоночника. Пространственно-временные различия в закладке отростков позвонков комбинируются с пространственно-временными изменениями их мышечного окружения. В результате на каждой стадии онтогенеза условия развития каждого конкретного диапофиза могут существенно отличаться от условий, в которых развивается соседний поперечный отросток. Это, в свою очередь отражается на дефинитивных различиях в размере и форме этих структур.

Факторы, обуславливающие различия в форме и величине разноименных поперечных отростков *Apuja*, у *Caudata* имеют примерно одинаковые значения во всех туловищных сегментах. Поэтому в ходе личиночного развития крестцовые поперечные отростки и крестцовые ребра хвостатых амфибий практически не отличаются от предкрестцовых по этим параметрам.

Результаты эксперимента по выращиванию личинок *X. laevis* в тиомочевине говорят о том, что подавление синтеза тироидного гормона у головастика практически не влияет на процесс охрящевания и окостенения тел и дуг позвонков, т.е. тех скелетных элементов, чье развитие происходит в пространстве, не занятом первичной мускулатурой личинки. Не влияет оно и на процесс закладки оснований диапофизов, который тоже идет в пространстве, свободном от мышц (между невральными дугами и миомерами). Однако в отсутствие тироидных гормонов, т.е. в условиях сохранения целостности личиночной мускулатуры, дальнейший рост поперечных отростков становится невозможным. Приведенные выше данные говорят о том, что гормонозависимая перестройка мышечной системы личинок бесхвостых амфибий является ведущим морфогенетическим фактором, определяющим особенности роста поперечных отростков позвонков *Apuja*.

Размер и форма одноименных поперечных отростков варьируют у разных видов *Apuja*. Особенно ярко выражена межвидовая изменчивость степени расширения крестцовых диапофизов. Как было показано выше, состояние этого признака определяется шириной пространства, в котором развиваются последние. Ширина пространства зависит, в первую очередь, от времени закладки отростка относительно начала преобразований мышечной системы головастика. Если закладка и основная часть процесса охрящевания диапофиза совпадает по времени с разрушением миомеров, и диапофиз растет в пространстве, заполненном мезенхимой, то формируется расширенная на дистальном конце структура (как, например, у *X. laevis*). Но если закладка отростка и большая часть его развития проходят до начала метаморфоза, т.е. в узком септальном пространстве, ограниченном миомерами (как, например, у *R. temporaria*), то формируется цилиндрический диапофиз.

Относительная ширина пространства между невральной дугой и миомерами, в котором проходят начальные этапы роста диапофиза, у исследованных видов разная. Значение этого фактора модифицирует влияние фактора времени закладки диапофиза на условия, развития последнего. Так, у *B. bombina* это пространство шире, чем у *R. temporaria*, и, несмотря на то, что у этих видов крестцовые диапофизы начинают охрящевать на одной и той же стадии, у первого из них дистальный конец отростка оказывается между миомерами на две стадии позднее, чем у последнего. К этому времени уже начинается разрушение мускулатуры и дальнейшее развитие диапофиза проходит в относительно широком пространстве, заполненном мезенхимой. В результате образуется очень широкое крестцовое крыло.

Формирование *mm. coccygeosacrales* - практически единственное событие в череде преобразований мускулатуры, которое проходит у разных видов в разное время. Это также вносит свои коррективы в межвидовую изменчивость формы крестцовых отростков. У *R. temporaria* и *B. bufo mm. coccygeosacrales* закладываются на одну стадию раньше начала разрушения мышечных волокон и, быстро увеличиваясь в объеме, очень скоро занимают большое пространство между хвостовыми невральными дугами и крестцовыми диапофизами, тем самым значительно ограничивая рост последних в ширину. У остальных видов эти мышцы закладываются спустя три стадии после начала разрушения миомеров. За это время крестцовые отростки успевают значительно разрастись в ширину.

Для *Anura*, как и для всех современных амфибий, характерно наличие одного крестцового позвонка. Однако у некоторых представителей бесхвостых амфибий (из семейств Bufonidae, Pipidae и Palaeobatrachidae) был описан так называемый сложный крестец (Lynch, 1973; Ruiz-Carranza, Hernandez-Camacho, 1976; Cannatella and Trueb, 1988; Spinar, 1972 и др.). Отсутствие четких границ между элементами, входящими в подобные конструкции, является причиной того, что для ряда видов, демонстрирующих «сложный крестец» до сих пор не определено число позвонков, образующих его. Например, существуют по крайней мере три варианта описания крестца *H. boettgeri*. Часть исследователей считает, что столь большая площадь крестцовых крыльев формируется за счет объединения поперечных отростков нескольких задних позвонков на ранних стадиях онтогенеза, но расходятся во мнениях относительно числа их пар (Дубинин, 1949; Lynch, 1973). Другие исследователи (Коваленко, Данилов, 2006) ставят под сомнение саму возможность образования сложного крестца и полагают, что у *H. boettgeri* крестцовые отростки развиваются только на одном позвонке, а разрастающаяся костная манжетка, объединяя их с уростилом, формирует основную часть крестцового крыла. Результаты исследования развития этой структуры у *H. boettgeri* показали, что большее, чем у остальных *Anura*, несоответствие длин мышечного и неврального сегментов в крестцовой области приводит к расщеплению крестцовой септы ганглием и объединению части ее волокон с закрестцовой (VIII) септой. В результате основная часть крестцового крыла формируется на основе обширной сети коллагеновых волокон принадлежащих VII септе, и объединяющих VII невральную дугу и VIII презигапофиз. Вследствие уникальности прохождения волокон крестцовой септы, крестцовое крыло *H. boettgeri* по направлению роста, характеру охрящевания и положению относительно осевого скелета существенно отличается от всех диапофизов других видов *Anura*. Но тот факт, что эта структура развивается на основе одной септы, позволяет утверждать, что она является поперечным отростком одного (VII) позвонка. Таким образом, развитие крестцовых крыльев *H. boettgeri* не соответствует ни одному из предложенных ранее сценариев. Морфогенетические механизмы, определяющие площадь этих структур, отличаются от таковых, описанных у других исследованных *Anura*. Поэтому состояние этого признака у данного вида, скорее всего, не стоит рассматривать как примитивное или продвинутое относительно известных вариантов строения крестца.

4.2. Крестцово-уростильное сочленение. Хорошо известно, что необходимым условием образования сустава между скелетными элементами является их подвижность друг относительно друга. Эту подвижность в крестцово-уростильной области у *R. temporaria* и *B. bufo* обеспечивают рано возникающая десятая пара *mm. intercrurales* и *mm. coccygeosacrales*, сгибающие осевой скелет, в дорсовентральной и латеральной плоскостях, соответственно

(Ноздрачев, Поляков, 1994). У *X. laevis* и *H. boettgeri mm. intercrurales* очень слабые (могут и вовсе отсутствовать). Копчиково-крестцовые мышцы у них закладываются на 52 стадии, т.е. гораздо позднее, чем у *R. temporaria* и *B. bufo* (48 стадия). Эти мышцы формируются так поздно, что ко времени их появления хрящевые дуги и тела крестцового и закрестцового позвонков успевают уже полностью срастись, а хрящ в местах их контакта – гипертрофироваться. В результате образование сустава между ними становится невозможным. У *B. bombina*, как и у *X. laevis*, *mm. coccygiosacrales* закладываются поздно. Но у первого вида их функцию латерального сгибателя берет на себя десятая пара *mm. intertransversarii*, соединяющая крестцовые и закрестцовые поперечные отростки. Последняя появляется одновременно со спереди лежащими парами одноименных мышц на стадии 47 и, вместе с хорошо развитыми *mm. intercrurales*, обеспечивает образование подвижного сустава между крестцом и уrostилем. Таким образом, основными факторами, обуславливающими формирование двух разных типов крестцово-уростильного сочленения (подвижного и неподвижного), являются межвидовые различия в топографии и времени возникновения мышц крестцово-уростильной области. В результате анализа литературных данных по нормальному строению крестцово-уростильного комплекса, удалось выявить устойчивые сочетания признаков, подтверждающие этот вывод и часть сделанных ранее. Например, при узких крестцовых отростках, или при наличии поперечных отростков на уrostиле, характерных для *Anura* с ранним появлением *mm. coccygiosacrales* или десятой пары *mm. intercrurales*, соответственно, крестцово-уростильное сочленение оказывается всегда подвижным. При очень широких отростках, характерных для представителей видов с поздним появлением *mm. coccygiosacrales*, это сочленение всегда неподвижное (кроме тех случаев, когда на уrostиле есть поперечные отростки). Кроме того, полученные данные по различиям в условиях формирования крестцово-уростильного сочленения также помогают понять причины межвидовых различий в тенденциях индивидуальной изменчивости крестца (Коваленко, 1996, 2006 и др.). Например, то, что для *R. temporaria* и *B. bombina* (видов с ранним возникновением *mm. coccygiosacrales* или десятой пары *mm. intertransversarii*, соответственно) слияние крестца с уrostилем в индивидуальной изменчивости имеет низкую вероятность. Или то, что у *X. laevis* (у вида с поздним возникновением *mm. coccygiosacrales*), последний туловищный позвонок независимо от его номера почти всегда слит с уrostилем.

4.3. Крестцово-тазовое сочленение. Эмерсон (Emerson, 1979) выделила у *Anura* 3 типа крестцово-тазового сочленения (I, IIА, IIВ). Основными признаками, по которым различаются выделенные типы, являются: 1) наличие диартроза между контактирующими частями крестца и таза (I – нет, II – есть), 2) степень расширенности крестцовых отростков (I – очень широкие, IIА – умеренно расширенные, IIВ – цилиндрические), 3) ширина, длина и характер крепления связки, объединяющей подвздошные отростки таза с крестцом (узкая, короткая, крепящаяся на дистальный конец крестцового диапофиза – IIВ; умеренно широкая и длинная, крепящаяся на основание крестцового диапофиза – IIА; очень широкая и длинная, не крепящаяся на осевой скелет – I). Вопрос о причинах формирования разных типов крестцово-тазового сочленения морфологами специально не ставился. Однако корреляция между состояниями признаков этого сочленения привлекала их внимание. По нашим данным у видов *Anura*, демонстрирующих разные типы крестцово-тазового сочленения во взрослом состоянии, зачаток отростка *ilium* появляется на одной и той же стадии (42) и охрящевеет с одинаковой скоростью. Кроме того, положение зачатка таза и его подвздошного отростка

относительно крестцовой септы у этих видов может быть одинаковое. Первые различия в росте подвздошного отростка таза у разных видов проявляются после установлении связи между ним и *m. iliolumbalis p. lateralis* (49 стадия). Сокращаясь, она тянет отросток *ilium* вперед и меняет направление его роста. По мере увеличения отростка в размерах его дистальный конец смещается не только дорсально, но и краниально относительно крестцовой септы. Степень краниального смещения зависит от положения брюшной полости относительно последней. От степени этого смещения, в свою очередь, зависит расстояние между дистальными концами крестцового диапофиза и отростка *ilium*, а, следовательно, и возможность или невозможность формирования диартроза между ними. Также от степени смещения дистального конца подвздошного отростка зависит длина и ширина связки, объединяющей таз с крестцом.

Роль *ilium* в развитии крестца неоднократно обсуждалась морфологами (Dragomirova, 1935; Hodler, 1949b; Коваленко, 1985; Kovalenko, Kovalenko, 1996 и др.). Полученные мною данные показали, что само по себе наличие или отсутствие *ilium* не может влиять на такие признаки крестцового диапофиза, как ширина его основания и длина самого отростка. Однако степень сближения таза и крестца во время развития, вероятно, является дополнительным фактором, влияющим на форму крестцового диапофиза. Наличие четкой корреляции между типом связи таз-крестец и степенью расширенности крестцовых диапофизов подтверждает это предположение.

Из приведенных данных легко сделать заключение, что положение брюшной полости и наклон ее задней стенки определяет степень продвижения дистального конца *ilium* относительно крестца. Это, в свою очередь, определяет состояния основных признаков крестцово-тазового сочленения.

Выводы

1. Гормонозависимая перестройка мышечной системы личинок бесхвостых амфибий является ведущим морфогенетическим фактором, определяющим особенности роста поперечных отростков позвонков *Aneides*.

2. Размер и форма конкретного поперечного отростка зависят от топологии пространства, в котором он развивается. На топологию этого пространства, в свою очередь, влияют следующие факторы:

а) взаимное расположение септы и нервного ганглия в сегменте, которое определяет площадь зоны крепления септальных волокон на невральную дугу, что в свою очередь определяет ширину основания развивающегося на этих волокнах диапофиза;

б) относительная ширина пространства между невральной дугой и миомерами в период закладки и начального роста диапофиза;

в) количественное соотношение личиночных и взрослых мышечных трубочек в миомерах, прилегающих к септе, которое отражается на степени разрушения последних во время метаморфоза;

г) время закладки поперечного отростка относительно начала метаморфоза мышечной системы головастика;

д) особенности прохождения вторичного миогенеза у конкретного вида.

3. Перечисленные факторы варьируют у *Aneides* относительно независимо друг от друга и поэтому создают множество комбинаций условий для формирования диапофизов. Этим и объясняется столь высокая межвидовая и индивидуальная изменчивость этих структур.

4. Основой исключительно крупных крестцовых крыльев у *Hymenochirus boettgeri* (так называемого «сложного крестца») является одна пара поперечных отростков (седьмого позвонка). Развитие этой единственной пары существенно отличается от развития крестцовых диапофизов других видов. Причиной этого является большее, чем у остальных *Anura*, несоответствие длин мышечного и неврального сегментов в крестцовой области.

5. Основным фактором, определяющим формирование двух разных типов крестцово-уростильного сочленения *Anura* (подвижного и неподвижного), являются различия в топографии и времени возникновения мышц крестцово-уростильной области.

6. Формирование того или иного типа крестцово-тазового сочленения у бесхвостых амфибий зависит от положения дистального конца подвздошного отростка таза относительно крестцового позвонка. Последнее, в свою очередь, определяется положением брюшной полости личинки относительно осевого комплекса.

Список работ, опубликованных по теме диссертации в изданиях, рекомендованных ВАК

1. Kovalenko E.E., Kovalenko Ju.I., 1996. Certain pelvic and sacral anomalies in *Anura* // Russ. J. Herpetol. V.3. № 2. P. 172-177.

2. Коваленко Е.Е., Кружкова Ю.И., 2000а. Аномалии задних конечностей у лабораторной шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (*Anura*, *Pipidae*). 1. Феномен массовых аномалий // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Вып. 1. № 3. С. 3-21.

3. Коваленко Е.Е., Кружкова Ю.И., 2000б. Аномалии задних конечностей у лабораторной шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (*Anura*, *Pipidae*). 2. Коррелятивные изменения таза и задних конечностей // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Вып. 3. № 19. С. 9-24.

4. Коваленко Е.Е., Кружкова Ю.И., 2001. Аномалии задних конечностей у лабораторной шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (*Anura*, *Pipidae*). 3. Характеристики спектра изменчивости и параметры, влияющие на них // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Вып. 1. № 3. С. 3-17.

5. Кружкова Ю. И., 2006. Преобразование личиночной мускулатуры и формирование крестца у *Anura* // Зоол. Журн. Т. 85. № 8. С. 959-970.

6. Kovalenko E. E. and Kruzhkova Yu. I., 2006. The structure of postcranial skeleton in *Xenopus laevis* (*Anura*: *Pipidae*) at underdevelopment of pelvic girdle // Russ. J. Herpetol. V. 13. № 3. P. 181 – 186.

Список работ, опубликованных по теме диссертации в других изданиях

1. Кружкова Ю. И., 2001. Аномалии задних конечностей *Xenopus laevis* (*Anura*, *Pipidae*) // Вопросы герпетологии. Материалы Первого Съезда Герпетологического Общества им. А. М. Никольского. Пушино-Москва. С. 127-129.

2. Kruzhkova Yu. I., 2001. Aberrations of the pelvis and hind limbs in *Xenopus laevis* // J. Morphol. V. 248. № 3. P. 270.

3. Kruzhkova Yu. I., 2005. The distal limb part's variability in Amphibia and Reptilia // Herpetologia Petropolitana, N. Ananjeva & O.Tsinenko (eds.). P. 155 – 159.

4. Кружкова Ю. И., 2008. Строение и развитие крестцового отдела позвоночника у *Hymenochirus boettgeri* (*Anura*, *Pipidae*) // Вопросы герпетологии. Материалы Третьего Съезда Герпетологического Общества им. А. М. Никольского. С. 215-221.

Подписано в печать 01.09.2008г.
Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 1,0. Тираж 200 экз.
Заказ № 890.

Отпечатано в ООО «Издательство "ЛЕМА"»
199004, Россия, Санкт-Петербург,
В.О., Средний пр., д.24, тел./факс: 323-67-74
e-mail: izd_lemma@mail.ru

