

**О ВАРИАНТАХ В СТРОЕНИИ КОНЕЧНОСТЕЙ
В ПОПУЛЯЦИЯХ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА
(*SALAMANDRELLA KEYSERLINGII* DYBOWSKY, 1870,
AMPHIBIA, HYNOBIIIDAE)**

Д. В. Змеева

Институт экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург)

**VARIANTS OF ANATOMY STRUCTURE
IN SIBERIAN SALAMANDER POPULATIONS
(*SALAMANDRELLA KEYSERLINGII* DYBOWSKY, 1870,
AMPHIBIA, HYNOBIIIDAE)**

D. V. Zmeeva

Institute of Plant & Animal Ecology, Russian Academy of Science,
Ural division (Ekaterinburg)

Were analyzed variants of the structure of Siberian salamander juvenile's limbs from natural populations. It was found that share of individuals with structure deviated from standart is 79,2 %. It was mentioned variants with polymerization and oligomerization of the constituent elements. Polimerization is more frequent variant. To clarify the concepts of normal limb structure of Siberian salamander is needed more researches.

Анализируются варианты строения конечностей сеголеток сибирского углозуба из природных популяций. Установлено, что доля особей с вариантами строения, отклоняющимися от стандартных, составила 79,2 %. Отмечены как полимеризация, так и олигомеризация составляющих элементов. Чаще встречаются варианты с полимеризацией. Требуется проведение дополнительных исследований для уточнения представлений о норме строения конечностей сибирского углозуба.

Сибирский углозуб относится к числу наиболее примитивных представителей низших наземных позвоночных, является при этом монофилетической ветвью [Поляков, 2010]. Однако имея такие «не-совершенные» признаки, вид занимает самый широкий ареал среди земноводных, что говорит о его экологической пластичности

[Берман, 2002]. Сегодня в семействе Hynobiidae насчитывают около 50 видов, объединяемых в 8–10 родов, таким образом, это третье по видовому богатству семейство хвостатых [Frost, 2009].

Существует предположение о его близости к истокам происхождения целого ряда групп, а именно: к стегоцефалам и саркоптеригиевым рыбам. С позиций эволюционной морфологии *S. keyserlingii* является уникальной моделью для выяснения ряда закономерностей формирования земноводных и тетрапод в целом [Vorobyeva, 1998]. Достоверно углозубы известны начиная с миоцена-плиоцена Казахстана и Европы. В Сибири остатки сибирского углозуба найдены пока лишь в голоценовых отложениях [Хозацкий, 1982; Чхиквадзе, 1984]. Однако недавние находки криптобранхоидных амфибий из юры и раннего мела северного Китая демонстрируют значительное сходство с рецентными Hynobiidae, что предполагает длительную историю эволюции семейства Hynobiidae. Центром дифференциации самого семейства Hynobiidae считаются горы центрального Китая [Fei, Ye, 1984].

S. keyserlingii входит в семейство, которое составляет группу базовых таксонов хвостатых амфибий [Shubin, Wake, 1996]. Приведем основные характерные черты углозуба:

1) проксимодистальная дифференциация преаксиальной, медиальной и постаксиальной ветвей вследствие раннего образования мезенхимной массы у бифуркации зейгоподия;

2) первоначальная связь медиальной ветви с постаксиальной в области интермедиальной конденсации;

3) ранее образование интермедиальной конденсации в близком контакте с ульнарной (фибулярной) конденсацией;

4) доминирование задней или постаксиальной ветви (ульнарной-фибулярной) на раннем развитии конечности;

5) относительно позднее формирование *basale commune*, которая возникает главным образом как небольшая дистальная-2 конденсация в основании второго пальца и позднее сливающаяся с дистальной-1 конденсацией;

6) слияние скелетных элементов предпочтительно в продольном, чем в поперечном направлении; обычно объединение медиальных элементов с постаксиальными, чем с преаксиальными;

7) в 75 % слияние *intermedium* с *ulnare*;

8) наличие двух центральных элементов в стандартной морфологии;

9) наличие хорошо развитого долговременного эпидермально-го плавничка между первым и вторым пальцами, использующегося в балансировке и локомоции личинки как ценогенетическая адаптация [Vorobyeva, 1996].

Целью данной работы являлось изучение вариабельности в строении конечностей сеголеток сибирского углозуба природных популяций. В связи с поставленной целью необходимо было решить следующие задачи:

1. Освоить методику просветления мягких тканей по методу Доусона и окрашивание скелета с помощью бинарного красителя.

2. Исследовать фенотипические особенности строения аутоподия ряда популяций, формирующегося в условиях антропогенного воздействия и, в частности, как элемент скелета существенно зависимого как от внешних, так и от внутренних факторов.

3. Сравнить наши данные с литературными, полученными в лабораторных условиях.

Материал и методы

Исследование выполнено на сеголетках *Salamandrella keyserlingii*, населяющих следующие лесопарки: Шарташский, Калиновский, Юго-Западный. Объем выборки составил 82 особи. Обесцвечивание мягких тканей производилось по методу Доусона (1926) и с помощью применения бинарного красителя. Препараты просмотрены на микроскопе Nikon Eclipse 80i, фотографии сделаны при помощи фотокамеры BenQ DC C640.

Результаты и обсуждение

Доля особей со стандартной морфологией конечностей составила 20,7 %, соответственно доля особей с аномальным базиподиумом – 79,3 % (таблица). Таким образом, был поставлен вопрос: существует ли такое понятие, как стандартное (нормальное) строение базиподиума конечностей у сибирского углозуба?

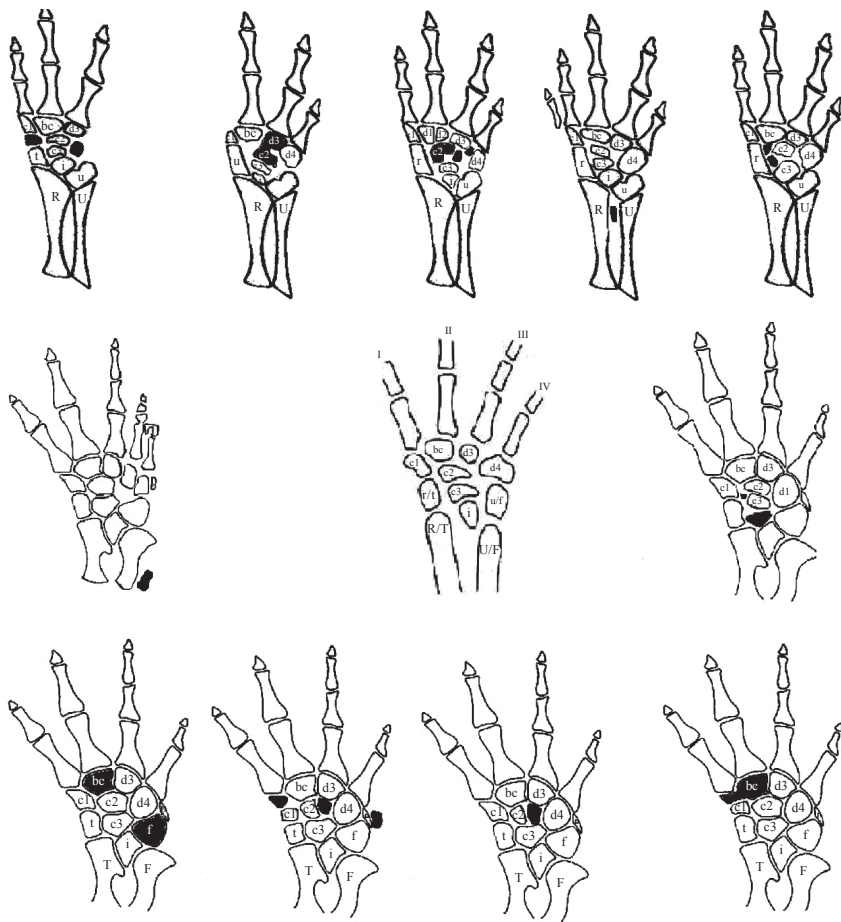
Коваленко (2003) в своей работе по эффекту нормы, определяет это понятие как наиболее часто встречающееся строение и комбинацию элементов скелета. Однако в данном случае мы считаем, что применять такое понятие не совсем целесообразно, скорее всего, его можно рассматривать как один из вариантов строения, которое в онтогенезе возникает первым как одна из стадий развития аксиальной, медиальной и постаксиальной ветвей. У сеголеток расположение, количество добавочных элементов, слияние костей являются результатом гармонического развития в ходе морфогенеза. Количество вариантов строения конечностей: 37. На передних лапах 15 вариантов строения, на задних – 23. В лабораторных условиях 11 вариантов на передних конечностях и 16 на задних.

Количество аномалий в конечностях

Конечность	Стандартная морфология, %	Число аномальных конечностей, %	Сочетанные аномалии, %
Передняя правая	7,3	42,6	9,7
Левая передняя	65,8	34,1	8,5
Правая задняя	63,4	36,5	12,1
Левая задняя	67,0	32,9	6,0

При сравнении, в общем, передних и задних конечностей по стандартной морфологии получены следующие данные: передние ноги – 42,6 %, задние – 46,3 %. У взрослых углозубов наблюдается обратная ситуация: на передних конечностях встречаемость аномалий гораздо выше, чем на задних, вследствие регенерации после каких-либо механических повреждений. Наличие аномальной регенерации, связанной с травмами в брачный период либо нападением хищников, значительно изменяет картину встречаемости аномалий, сложившуюся в процессе онтогенеза [Вершинин, 1990]. В данном случае наши данные позволяют судить о реальной ситуации в строении конечностей еще не в половозрелый период (см. рисунок).

При сравнении правых и левых конечностей можно выдвинуть предположение о наиболее часто используемых в локомоции ко-



В центре: стандартная морфология конечности.

Обозначения: R – os radius; T – os tibia; U – os ulna; F – os fibula; r – radiale; t – tibiale; i – intermedium; u – ulnare; f – fibulare; c1 – centralia 1; c2 – centralia 2; c3 – centralia 3; bc – basale commune (d1 + d2); d3, d4 – distale carpale/distale tarsale

нечностей, либо о наличии направленной асимметрии. В данном случае в правой передней конечности выявлен наибольший процент аномалий (42,6 %) и достаточно высокий процент сочетанных аномалий (9,7 %). Также на правой задней ноге количество

аномалий – 36,5 %, сочетанных аномалий 12,1 %. Можно выдвинуть предположение, что «правши» среди углозубов встречаются чаще, чем «левши». Также возникает вопрос: наличие сочетанных аномалий – случайность или закономерность? В нашем исследовании комбинации различных мальформаций всегда были разные.

Заключение

1. Доля особей с отклонениями от морфологии конечностей, считавшейся стандартной, составила 79,2 %. Таким образом, представление о норме строения конечностей сибирского углозуба нуждается в уточнении.

2. В выборках сеголеток из природных популяций отмечено гораздо большее число вариантов строения, нежели в лабораторных. Для передних конечностей выявлено 15 вариантов строения базиподиума, для задних – 23. Картина девиантных форм строения конечностей взрослых особей отличается по причине возрастных различий, а также наличия аномальной регенерации.

3. Полимеризация элементов выражена гораздо чаще, чем слияние или отсутствие элементов, что поддерживает гипотезу о том, что углозубы достаточно близки по строению конечностей к стегоцефалам и саркоптеригиевым рыбам.

Благодарности

Выражаем благодарность д-ру биол. наук В. Л. Вершинину (зав. лабораторией функциональной экологии наземных животных Института экологии растений и животных – ИЭРиЖ УрО РАН, зав. кафедрой зоологии УрФУ) за помощь в сборе материала, мл. науч. сотр. Д. Н. Медникову (лаборатория проблем эволюционной морфологии Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН – ГУ ИПЭЭ РАН) за помощь в освоении методики окрашивания скелета.

Библиографические ссылки

Басарукин А. М., Боркин Л. Я., 1984. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii*

на острове Сахалин // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Л. : ЗИН АН СССР. С. 12–54.

Берман Д. И., 2002. Идеальный приспособленец, или Адаптивная стратегия сибирского углозуба // Природа. № 10. С. 62–65.

Вершинин В. Л., 1990. Уровень рекреационной нагрузки и состояние популяций сибирского углозуба // Животные в условиях антропогенного ландшафта : сб. науч. тр. Свердловск. С. 10–17.

Коваленко Е. Е., 2003. Эффект нормы признака и его теоретическое значение // Эволюционная биология: история и теория. Вып. 2. С. 66–87.

Полярков Н. А., 2010. Филогенетические связи и систематика хвостатых амфибий семейства углозубов (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 27 с.

Хозацкий Л. И., 1982. Земноводные и пресмыкающиеся // Четвертичная система. Стратиграфия СССР. М. : Недра. С. 248–262.

Чхиквадзе В. М., 1984. Обзор ископаемых хвостатых и бесхвостых земноводных СССР // Изв. АН Груз. ССР. Т. 10, № 1. С. 5–13. (Сер. биолог.).

Fei L., Ye C., 1984. On the geographical distribution, center of differentiation and phylogenetic relationship of the different genera of Hynobiidae (Amphibia, Salamandriiformes) // Acta zool. sinica. Vol. 30, Nr 4. P. 385–392.

Frost D. R., Grant T., Faivovich J., Bain R. H., Haas A., Haddad C. F. B., De S3 R. O., Channing A., Wilkinson M., Donnellan S. C., Raxworthy C. J., Campbell J. A., Blotto B. L., Moler P., Drewes R. C., Nussbaum R. A., Lynch J. D., Green D. M., Wheeler W. C., 2006. The amphibian tree of life. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. Vol. 297. P. 1–370.

Shubin N., Wake D., 1996. Phylogeny, Variation, and Morphological Integration // Amer. Zool. Vol. 36. P. 51–60.

Vorobyeva E. I., Hinchliffe R. J., 1996. Developmental Pattern and Morphology of *Salamandrella keyserlingii* Limbs (Amphibia, Hynobiidae) including some evolutionary aspects // Russian J. of Herpetology. Vol. 3, Nr. 1. P. 68–81.

Vorobyeva E. I., Hinchliffe R. J., 1998. Phylogenetic variability and larval adaptations in the developing limbs of the Hynobiidae // Advances in Amphibian Res. in the Former Soviet Union. Nr 3. P. 21–34.