

Биологический факультет Московского государственного
университета имени М.В. Ломоносова
Институт проблем экологии и эволюции
имени А.Н. Северцова РАН
Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН
Звенигородская биологическая станция имени С.Н. Скадовского
биологического факультета МГУ

**Эволюционная и функциональная
морфология позвоночных**
**Evolutionary and Functional Morphology
of Vertebrates**



Материалы II Всероссийской конференции и школы для
молодых учёных памяти Феликса Яновича Дзержинского

Materials of the Second Conference and Workshop dedicated
to Felix Yanovich Dzerzhinsky

Звенигородская биологическая станция МГУ,
6 – 9 октября 2022 г.

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2022

УДК 597/599+567/569+59.002
ББК 28.66
Э15

Эволюционная и функциональная морфология позвоночных. Материалы II Всероссийской конференции и школы для молодых учёных памяти Феликса Яновича Дзержинского. Москва: Т-во научных изданий КМК. 2022. 351 с., ил., портрет.

Ответственный редактор А.Б. Поповкина.

Редакторы: М.В. Калякин, Л.П. Корзун, Т.Б. Голубева, В.В. Шахпаронов.

Сборник материалов II Всероссийской конференции и школы «Эволюционная и функциональная морфология позвоночных» посвящён памяти Феликса Яновича Дзержинского (1937–2015) — заслуженного профессора Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, выдающегося морфолога, эволюциониста и преподавателя. Сборник включает 51 статью, посвящённую актуальным проблемам современной морфологии позвоночных животных: морфологии, биомеханике и эволюции костно-мышечной системы; функциональной морфологии кожных покровов и их производных; сравнительной анатомии и эволюции внутренних органов; эволюционной морфологии нервной системы и органов чувств; эволюционной эмбриологии, эволюции онтогенезов и морфогенетических механизмов; эволюционной палеонтологии позвоночных. Сборник содержит как статьи, подготовленные по результатам оригинальных научных исследований, так и аннотации лекций по морфологии. Они будут интересны не только профессионалам, но и учащимся вузов.

Evolutionary and Functional Morphology of Vertebrates. Materials of the Second Conference and Workshop dedicated to Felix Yanovich Dzerzhinsky. Moscow: KMK Scientific Press. 2022. 351 p., il., portrait.

Editor-in-Chief A.B. Popovkina.

Editors: M.V. Kalyakin, L.P. Korzun, T.B. Golubeva, V.V. Shakhparonov.

Transactions of the Second scientific conference “Evolutionary and Functional Morphology of Vertebrates” dedicated to Felix Yanovich Dzerzhinsky (1937–2015), honored Professor of Lomonosov Moscow State University, eminent morphologist, evolutionist, and teacher. Fifty-one research papers and abstracts of academic lectures are focused on current problems of modern morphology of vertebrates: morphology, biomechanics, and evolution of the muscle-bone system; functional morphology of the integument and its derivatives; comparative anatomy and evolution of the inner organs (viscera); evolutionary morphology of the nervous system and sensory organs; evolutionary embryology; evolution of ontogenetic and morphogenetic mechanisms; and evolutionary paleontology of vertebrates. The collection of papers is of interest for both professionals and students.

© Товарищество научных изданий
КМК, издание, 2022

ISBN 978-5-907533-46-2

© Коллектив авторов, 2022

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ АВТОПОДИЯ *RANA ARVALIS*
(NILSSON, 1842)**

А.Г. Трофимов

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург,
Россия*

**AUTOPODIUM VARIABILITY OF *RANA ARVALIS*
(NILSSON, 1842)**

A.G. Trofimov

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy
of Sciences, Yekaterinburg, Russia
e-mail: alexandertrofimov92@gmail.com*

Автоподий — дистальный отдел конечности, который подразделяется на базиподий (= мезоподий, запястье/предплюсна), метаподий (пять/плюсна) и акроподий (фаланги пальцев). Существует не менее 10 вариантов дефинитивного строения запястья и не менее 5 вариантов строения предплюсны современных бесхвостых амфибий (Fabrezi, 1992, 1993), из которых 7 типов запястья и 2 типа предплюсны встречаются в семействе Ranidae (Scott, 2005). Эти варианты не охватывают изменчивости преполлекса и прехаллюкса, в которых число элементов может варьировать (Fabrezi, 2001).

Элементы базиподия разделяются на преаксиальные и постаксиальные, согласно онто- и филогенетическому развитию (рис. 1а, е). Элементы метаподия и акроподия относятся к постаксиальным элементам, однако в некоторых исследованиях I палец наземной конечности (и подстилающий его элемент базиподия) выводят из преаксиальной части предкового унисериального или бисериального архиптеригия (Vorobyeva, 2014; Медников, 2018). Дистальная часть преполлекса и весь прехаллюкс, которые включают в мета- или акроподий, имеют преаксиальное происхождение.

Из 8 видов бурых лягушек Европы развитие скелета конечностей более или менее полно изучено лишь для вида *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 (Schmalhausen, 1907; Holmgren, 1933; Shubin, Alberch, 1986; Borkhvardt, 1996). Развитие конечности происходит в проксимо-дистальном и постерио-антериальном направлениях путём трёх общих для тетрапод процессов: 1) фор-

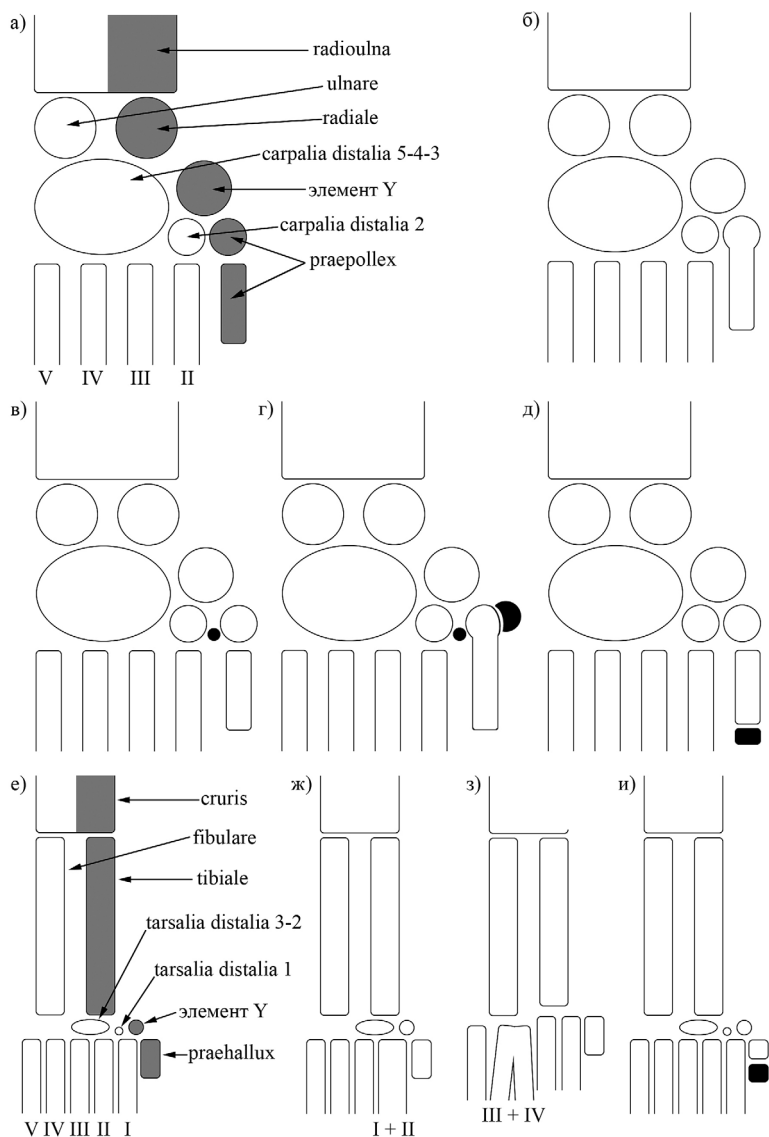


Рис. 1. Схема нормального строения автоподия передней (а) и задней (е) конечностей *R. arvalis* и некоторые anomальные варианты (б–д и ж–и). Серым показаны преаксиальные элементы, чёрным — экстра-элементы, римские цифры — номера метакарпалий и метатарзалей.

мирование мезенхимального зачатка *de novo*; 2) Y-образное ветвление одного зачатка на два последующих и 3) формирование зачатка путём сегментации (Shubin, Alberch, 1986). Элементы автоподия могут сохранять раннюю эмбриональную связь (первичное слияние), а также могут сливаться после разрушения данной связи или при её изначальном отсутствии (вторичные слияния).

Существуют достаточно ограниченные неэкспериментальные данные о встречаемости изменчивости базиподия у некоторых видов из семейств Bufonidae (Howes, Ridewood, 1888), Myobatrachidae (Davies, Littlejohn, 1986; Gollman, 1991), Rhinodermatidae (Anderson, 1978). Однако в подавляющей части исследований внутривидовая изменчивость не фиксируется, или связана только с изменчивостью онтогенетического пути получения дефинитивного состояния (Fabrezi, 1992; Fabrezi, Alberch, 1996; Fabrezi, Barg, 2001). При исследованиях отклонений в строении конечностей земноводных из природных местообитаний затрагиваются, как правило, внешние проявления аномалий, связанные с проксимальными отделами конечности или с пальцами: укорочение и искривление элементов, увеличение/уменьшение числа пальцев, их слияние, развитие дополнительных конечностей и т.п.

Объём исследованного материала составил 613 особей остромордой лягушки, собранных в июле – августе 2015–2018 гг. в 14 естественных местообитаниях Среднего и Приполярного Урала, а также Зауралья. У каждой особи был определён пол и проанализировано наличие метацеркарий трематод в мягких тканях. Все исследованные амфибии находились на последних стадиях метаморфоза или завершили его целиком. После 42–43-й стадии (Gosner, 1960) все элементы базиподия дифференцированы (Fabrezi et al., 2017). Для изучения строения скелета были изготовлены тотальные препараты по модифицированной методике бескислотного окрашивания альциановым синим и ализариновым красным на хрящ и кость, соответственно (Walker, Kimmel, 2007). Для интегральной оценки качества среды была использована типизация антропогенных ландшафтов В.Л. Вершинина (Vershinin et al., 2015), основанная на ежегодных анализах гидрохимического состава нерестовых водоёмов.

У 109 лягушек (17,8 %) отмечены отклонения в строении конечностей, из которых 100 особей (независимо от того, есть ли отклонения в вышележащих отделах конечности) имеют аберрантное строение автоподия (16,3 %): у 55 особей (9,0 %) отмече-

ны отклонения в автоподии задних конечностей, у 37 (6,0 %) — в автоподии передних конечностей и у 8 (1,3 %) — одновременно в двух отделах. У 20 остромордых лягушек отмечена изменчивость в базиподии: 13 особей с отклонениями в предплюсне, 6 особей с отклонениями в запястье и 1 особь с отклонениями в обоих отделах. У остальных 80 земноводных изменчивость затрагивает только более дистальные отделы — метаподий и акроподий (к которому здесь отнесены также преполлекс и прехаллюкс).

Из 7 остромордых лягушек с отклонениями в строении запястья выявлены 3 особи со слиянием элементов, у 3 особей наблюдалось увеличение числа элементов в нём и у 1 амфибии присутствовали обе аномалии. В первом случае наблюдаемое отклонение связано со слиянием частей преполлекса (рис. 1б), все особи имели одностороннее проявление аномалии. Известны виды, у которых преполлекс состоит из одного проксимального элемента или из 3–4 элементов совокупно (Fabrezi, 2001), но виды, у которых подобное строение было бы нормой, не известны.

Наибольший интерес представляют второй и третий тип отклонения, при которых наблюдается более 6 элементов в запястье (рис. 1в, г). У всех 4 земноводных с этими отклонениями был сформирован свободно лежащий элемент на границе преаксиальных и постаксиальных элементов, расположенный дистальнее элемента Y между карпалией дисталией 2 и проксимальным элементом преполлекса. Данный экстра-элемент меньше нормальных элементов запястья, и его происхождение представляет дискуссионный вопрос, поскольку карпалия дисталия 2 возникает путём Y-образного ветвления от карпалии дисталии 3, а проксимальный элемент преполлекса — путём сегментации из элемента Y. Только элемент Y в данной области запястья имеет несколько эмбриональных закладок: в его развитии разные авторы у разных видов описывают 1–4 зачатка. В настоящее время не известно видов современных бесхвостых земноводных с подобным дефинитивным строением. Некоторое сходство, при котором встречаются иные элементы в обсуждаемой области, отмечено у мезозойских ископаемых видов — *Notobatrachus degiustoi* Reig, 1956 и *Nevobatrachus gracilis* Nevo, 1968 (рис. 2А и 2К в статье Roček et al., 2022). Если предположить, что гипотеза двух пальцевых дуг в преаксиальной и постаксиальной частях у предковых тетрапод (Borkhvardt, 1996; Vorobyeva, 2014) верна, а преполлекс является рудиментом предпервого пальца, то с большой осторожностью данный экстра-элемент можно трактовать как некий руди-

мент предкового элемента дисталия карпаля 1, который в дальнейшем вошёл в состав элемента Y. В трёх случаях данное отклонение имело одностороннее проявление, у 1 особи было двусторонним, и на одной лапке был обнаружен 8-й элемент, расположенный рядом с преполлексом (рис. 1г). Происхождение данного элемента трактовать ещё сложнее, поскольку проксимальная часть преполлекса имеет одну эмбриональную закладку.

У 27 амфибий выявлено формирование второго дистального элемента преполлекса, 2 случая двустороннего проявления (рис. 1д). Как правило, самый дистальный элемент очень маленький и окружён соединительной тканью. Из анализа данного признака были исключены 23 особи, для которых развитие второго дистального элемента преполлекса является, вероятно, дефектом препарата. Подобное строение может быть связано с нарушением процесса сегментации.

Из 14 отмеченных случаев изменчивости предплюсны 12 связаны только с укорочением проксимального ряда, который состоит из двух элементов (*tibiale* и *fibulare*), представляющих собой длинные и объединённые эпифизами кости. Для запястья, как более компактной структуры, случаев укорочений не выявлено. Кроме того, укорочение — это наиболее часто встречающееся отклонение конечностей, которое отмечено в разных отделах у 63 из 109 особей с аномалиями конечностей (57,8 %) и может охватывать как фаланги единственного пальца, так и всю конечность целиком.

Два оставшихся случая изменчивости более сложны и связаны с односторонними отклонениями в дистальном ряду предплюсны. В первом случае (рис. 1ж) наблюдалось отсутствие элемента тарзалия дисталия 1. Можно предположить, что этот элемент вошёл в состав тарзалии дисталии 3–2 вследствие первичного слияния. Другие трактовки наблюдаемого строения могут быть такие: слияние с элементом Y или слияние с метатарзалией 1+2. Во втором случае (рис. 1з) наблюдался ряд отклонений: отсутствие бедренной кости, развитие 5-й конечности от кости голени, укорочение всех элементов конечности и слияние метатарзалий 3–4 у основания. В дистальном ряду предплюсны не обнаружено ни одного из трёх элементов, но, поскольку тарзалии дисталии дают начало метатарзалиям, можно предположить, что в результате слияния они вошли в состав проксимального ряда предплюсны или в эпифизы метатарзалий. Элемент Y или остался в составе эпифиза *tibiale*, или претерпел слияние с прехаллюксом.

Для 2 особей отмечено формирование второго элемента прехаллюкса (рис. 1и), в одном случае с двусторонним проявлением. При этом в латеральной части, расположенной ближе к сагиттальной плоскости, сохранялась зона слияния или неполного разделения. Иных отклонений в строении задних конечностей у этих особей не обнаружено. Подобное строение прехаллюкса из двух элементов (за исключением зоны слияния/неразделения) описано как норма для двух бурых лягушек Европы: *Rana dalmatina* Fitzinger, 1839 и *R. latastei* Boulenger, 1879 (Boulenger, 1898).

Всего отмечена 161 особь с трематодной инвазией (26,3 %); из 100 особей с отклонениями в строении автоподия 31 лягушка была заражена данными паразитами. Два отклонения — формирование второго элемента прехаллюкса (2 самки) и увеличение числа элементов в запястье (3 самца и 1 самка) — отмечены только у животных с метацеркариями. Можно предположить, что эти отклонения связаны с циклом регуляции ретиноевой кислоты, участвующей в дифференцировке конечностей. На примере трематоды *Ribeiroia ondatrae* Looss, 1907 известно, что метацеркарии в головастиках могут увеличивать содержание ретиноевой кислоты в почке конечности, а сама кислота регулирует экспрессию некоторых генов (Szuroczi et al., 2012).

У обеих особей (1 самец и 1 самка) с изменением числа элементов в предплюсне трематоды в мягких тканях не отмечены. Причины наблюдаемых отклонений, вероятно, связаны с генетическими и/или регуляторными нарушениями на ранних стадиях онтогенеза, однако выделить конкретные факторы, которые повлияли на формирование такого строения, не представляется возможным.

Из 4 особей со слиянием частей преполлекса только у 2 лягушек были метацеркарии в мягких тканях, в 3 случаях это были самки из самой урбанизированной части города (зона 2) и 1 самец из лесопаркового местообитания (зона 4). Можно предположить, что гидрохимические условия нерестовых водоёмов могут влиять на процесс сегментации преаксиальных элементов, но нельзя исключать сочетанного действия факторов и одинакового результата из-за влияния разных факторов.

Из 27 амфибий с развитием второго дистального элемента преполлекса только 9 особей имели трематодную инвазию. Для каждой зоны урбанизации отмечена хотя бы 1 особь с данным отклонением, однако на селитебных территориях (зоны 2 и 3) оно встречается чаще. Случаи двустороннего проявления отмечены только у

самок. Однозначной связи данной аномалии ни с полом, ни со степенью урбанизации, ни с наличием паразитов не выявлено.

Литература

- Медников Д.Н. 2018. Филогенез верхней конечности: от плавника к пятипалой конечности // Вопросы реконструктивной и пластической хирургии. Т. 21. Вып. 4. С. 55–60.
- Borkhvardt V.G. 1996. Comparative study of the development of limbs in larvae of the common frog *Rana temporaria* (Amphibia: Anura) and in *Salamandrella* (Caudata) // Russian Journal of Herpetology. Vol. 3. No. 1. P. 58–67.
- Boulenger G.A. 1898. The tailless batrachians of Europe. Pt 2. London. 376 p.
- Davies M., Littlejohn M.J. 1986. Frogs of the genus *Uperoleia* Gray (Anura: Leptodactylidae) in south-eastern Australia // Transactions of the Royal Society of South Australia. Vol. 110. No. 3. P. 111–143.
- Fabrezi M. 1992. El carpo de los anuros // Alytes. Vol. 10. No. 1. P. 1–29.
- Fabrezi M. 1993. The anuran tarsus // Alytes. Vol. 11. No. 2. P. 47–63.
- Fabrezi M. 2001. A survey of prepollex and prehallux variation in anuran limbs // Zoological Journal of the Linnean Society. Vol. 131. No. 2. P. 227–248.
- Fabrezi M., Alberch P. 1996. The carpal elements of anurans // Herpetologica. Vol. 52. No. 2. P. 188–204.
- Fabrezi M., Barg M. 2001. Patterns of carpal development among anuran amphibians // Journal of morphology. Vol. 249. P. 210–220.
- Fabrezi M., Goldberg J., Pereyra M.C. 2017. Morphological variation in anuran limbs: constraints and novelties // Journal of Experimental Zoology. Part B: Molecular and Developmental Evolution. Vol. 328. No. 6. P. 546–574.
- Gollman G. 1991. Osteological variation in *Geocrinia laevis*, *Geocrinia victoriana*, and their hybrid populations (Amphibia, Anura, Myobatrachinae) // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. Vol. 29. No. 4. P. 289–303.
- Gosner K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification // Herpetologica. Vol. 16. No. 3. P. 183–190.
- Holmgren N. 1933. On the origin of the tetrapod limb // Acta Zoologica. Vol. 14. P. 185–295.
- Howes G.B., Ridewood W. 1888. On the carpus and tarsus of the Anura // Proceedings of the Zoological Society of London. Vol. 11. P. 141–180.
- Roček Z., Dong L.P., Fabrezi M., Rong Y.F., Wang Y. 2022. Carpus in Mesozoic anurans: The Early Cretaceous anuran *Genibatrachus* from northeastern China // Cretaceous Research. Vol. 129. P. 1–9.

- Schmalhausen J.J.* 1907. Die Entwicklung des Skelettes der vorderen Extremität der Anuren amphibien // Anatomischer Anzeiger. Bd.31. S.177–187.
- Scott E.* 2005. A phylogeny of ranid frogs (Anura: Ranoidea: Ranidae), based on a simultaneous analysis of morphological and molecular data // Cladistics. Vol. 21. P. 507–574.
- Shubin N.H., Alberch P.* 1986. A morphogenetic approach on the origin and basic organization of the tetrapod limb // Evolutionary Biology. Vol. 20. P. 319–387.
- Szuroczki D., Vesprini N.D., Jones T.R.B., Spencer G.E., Carlone R.L.* 2012. Presence of *Ribeiroia ondatrae* in the developing anuran limb disrupts retinoic acid levels // Parasitology research. Vol. 110. P. 49–59.
- Vershinin V.L., Vershinina S.D., Berzin D.L., Zmeeva D.V., Kinev A.V.* 2015. Long-term observation of amphibian populations inhabiting urban and forested areas in Yekaterinburg, Russia // Scientific data. Vol. 21. P. 1–11.
- Vorobyeva E.I.* 2014. Symmetry and asymmetry in endoskeleton development in tetrapod-like limbs // Paleontological Journal. Vol. 48. No. 12. P. 1258–1265.
- Walker M.B., Kimmel C.B.* 2007. A two-color acid-free cartilage and bone stain for zebrafish larvae // Biotechnic & Histochemistry. Vol. 82. No. 1. P. 23–28.