

УДК 597.828:591.471.32

РАЗНООБРАЗИЕ КРЕСТЦОВО-УРОСТИЛЬНОГО ОТДЕЛА В СЕМЕЙСТВЕ BUFONIDAE (AMPHIBIA, ANURA). 1. ФАКТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КРЕСТЦА У БУФОНИД

© 2006 г. Е. Е. Коваленко¹, И. Г. Данилов²

¹С.-Петербургский государственный университет, С.-Петербург 199034

²Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034

e-mail: dig@mail333.com

Поступила в редакцию 30.07.2004 г.

Приведен обзор собственных и литературных данных по вариантам нормального строения заднего отдела позвоночника в семействе Bufonidae (172 вида из 31 рода). Выявлены спорные варианты строения; для части из них предложен и аргументирован новый диагноз (в частности, в отношении так называемого “сложного крестца”). На примере родов семейства Bufonidae как наиболее исследованного на строение крестца показано, что разнообразие норм крестца не связано с объемом группы. Обсуждение посвящено вопросу о причинах столь высокого разнообразия заднего отдела позвоночника у Bufonidae.

Данная статья является продолжением серии работ по анализу межвидовой и индивидуальной изменчивости на модельном объекте – крестцово-уростильном отделе¹ бесхвостых амфибий. Главная цель этого направления исследований – выявление закономерностей проявления изменчивости. Отсюда возникли основные задачи: определить характер изменчивости крестца у представителей разных семейств; установить тенденции индивидуальной и межвидовой изменчивости; очертить направления эволюции крестца в отдельных семействах и в отряде в целом².

Крестец Anura – очень удобный объект для исследования изменчивости, в частности, потому что накоплен большой фактический материал по вариантам его строения. Многие его признаки используются систематиками в качестве диагностических и, как правило, включаются в описание новых видов, что позволяет значительно расширить базу собственных данных. Однако обширная литературная информация о вариантах строения заднего отдела позвоночника рассредоточена по отдельным статьям, что затрудняет ее использование. Крупные сводки по эволюции и филогении отряда (Noble, 1931; Trueb, 1973; Duellman, Trueb, 1986; Ford, Cannatella, 1993 и др.) компилируют основные сведения по отдельным диагностическим признакам, но, естественно, не могут содержать

полную информацию и лишь очерчивают возможный разброс межвидовой и индивидуальной изменчивости в пределах семейств. Для наших целей требовалось обобщение иного рода – точное число вариантов строения крестца, их встречаемость на уровне разных таксономических единиц, выявление наиболее популярных и наиболее редких, а также “запрещенных” (или маловероятных) вариантов строения.

Суммированию накопленных данных препятствует отсутствие единой и строгой схемы описания заднего отдела позвоночника, хотя все его диагностически важные характеристики уже давно выявлены (Lynch, 1973; Trueb, 1973; Duellman, Trueb, 1986). Описания зачастую произвольны, составлены лишь по отдельным признакам, без привлечения других. При этом остается неясным, осталось ли их состояние для автора неизвестным или оно “по умолчанию” соответствует типичному строению для данного таксона. Еще сложнее понять, какова норма строения крестца у описываемого вида, если автор приводит информацию сразу о 2–3 его вариантах, без указания, какой из них является нормой, т.к. выборка крайне мала (см., например, Trueb, 1971). В некоторых случаях остается неясным, у всех ли исследованных особей определено строение крестца и позвоночника в целом (см., например, Gluesenkamp, 1995). Все это приводит не только к разночтению литературных описаний, но и к ошибочным диагнозам в сводках об эволюционных тенденциях в тех или иных группах, составленным на их основе. Данные сводок, в свою очередь, оказывают влияние на диагноз вновь описываемых видов, авторы которых невольно подстраиваются под “выявленные” тенденции.

¹ Крестцово-уростильный отдел – задний отдел позвоночника (крестцовый позвонок, или позвонок, и уростиль). Для краткости мы будем в качестве его синонима использовать термин крестец. Это оправдано тем, что для характеристики крестца используют обычно и признаки окружающих его сегментов (некоторые признаки уростиля и предкрестцового позвонка, общее число туловищных и т.д.).

² Полный список работ на эту тему см. Коваленко, 2000.

В связи с вышесказанным, компиляция данных по строению крестца Bufonidae представляет интерес как для исследований изменчивости (основные задачи направления), так и для систематики (ревизия накопленных данных). Кроме того, в семействе, в котором за последние годы описано много новых видов, представлено наибольшее число вариантов нормального строения осевого скелета. Здесь также встречаются очень редкие и даже уникальные для отряда варианты строения крестца, а после пипид (Pipidae) – это единственное семейство, у представителей которого описан сложный крестец.

В работе приведен обзор собственных и литературных данных по вариантам нормального строения заднего отдела позвоночника в семействе Bufonidae, выявлены и аргументированы ошибки описаний. Проведено формализованное описание всех известных вариантов, позволяющее оценивать изменчивость не по отдельным признакам, а по их комбинациям, используя метод спектров (Коваленко, 1996). Предварительные результаты данного исследования сообщались ранее (Коваленко, Danilov, 2003).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Авторами исследовано строение заднего отдела позвоночника у 65 современных видов из 20 родов Bufonidae на материалах коллекции Британского музея естественной истории, Лондон (далее BMNH). Для анализа использованы сухие препараты скелетов взрослых особей, а также ализариновые препараты, тотально окрашенные на хрящ и кость и просветленные в глицерине (табл. 1). Собраны литературные данные о строении позвоночника у 155 современных видов из 31 рода этого семейства (табл. 2). Названия и состав таксонов Алига приводятся согласно списку мировой фауны бесхвостых амфибий (Frost, 2002).

Использовано краткое формализованное описание нормальных и аномальных вариантов строения крестцово-уростильной области, предложенное Коваленко (1996). Описание представлено в виде формулы, которая учитывает 7 признаков крестца (и их возможные состояния) и обязывает описывать их состояния однозначно.

Формула крестца состоит из трех частей: знаки до скобки, знак в скобках и знаки после скобки (рис. 1). Первая часть формулы описывает, какой сегмент несет крестцовые отростки (расширенные диапофизы) и сколько таких отростков несет каждый сегмент (0, 1 или 2). Ранее (Коваленко, 1996) предполагалось, что у бесхвостых амфибий крестцовые отростки могут быть сформированы

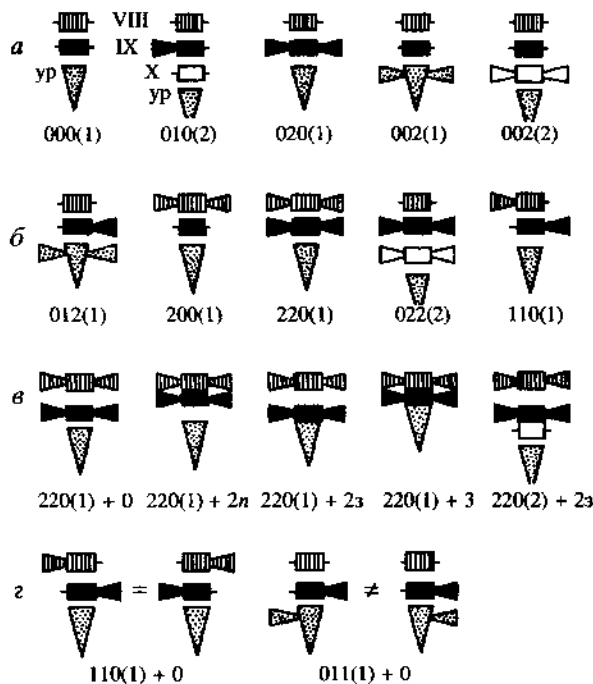


Рис. 1. Схематичное изображение некоторых вариантов строения крестца Алига и их формализованное описание (см. текст).

только на VIII, IX и X³ сегментах. Поэтому в первой части формулы было предусмотрено всего три позиции: первая – число крестцовых отростков на VIII позвонке, вторая – на IX и третья – на X позвонке. Конкретные варианты формул означали следующее. Например: 200 (один крестцовый – VIII позвонок, несущий два отростка); 020 (то же, но крестцовый – IX позвонок); 120 (всего 3 крестцовых диапофиза: один – на VIII и два – на IX позвонках). Но среди представителей Bufonidae были обнаружены новые (редкие для отряда) варианты крестца – участие VII позвонка в сочленении с тазом. Поэтому первую часть формулы пришлось расширить на одну позицию (соответственно, впереди от трех изначальных). Эту новую позицию мы отделили дефисом для облегчения узнавания одних и тех же вариантов строения, описанных при помощи разных вариантов формулы. Внешне формула приведенных выше вариантов изменится, но их интерпретация останется прежней: 0–200 = 200; 0–020 = 020; 0–120 = 120. Например, первая часть формулы и в виде 0–200, и в виде 200, означает одно и то же: на VII позвонке крестцовых нет, на VIII – их два, на IX и X – нет.

Вторая часть формулы осталась прежней – цифра в скобках означает, входит ли X сегмент в состав уростиля (1) или является самостоятельным

³ Здесь и далее римскими цифрами обозначены порядковые номера позвоночных сегментов, арабскими – число тех или иных элементов.

Таблица 1. Список скелетов и просветленных препаратов Bufonidae из коллекции Британского музея (BMNH), использованных в данной работе

Вид	№ экземпляров	Вид	№ экземпляров
<i>Altiphrynoides malcolmi</i>	1974.2585 ^a , 1974.2589, 1974.2622, 1975.1993 ^a , 2027–2030 ^a , бн ^a	<i>Bufo quadriporcatus</i>	169
<i>Ansonia leptopus</i>	137	<i>B. raddei</i>	142, 812
<i>A. malayana</i>	1974.4135	<i>B. simus</i>	1681
<i>Atelopus oxyrhynchus</i>	6.30.16	<i>B. spinulosus</i>	156
<i>Bufo americanus</i>	167	<i>B. superciliaris</i>	152, 942
<i>B. arabicus</i>	1903.5.28.37, 147	<i>B. terrestris</i>	165, 166, 840
<i>B. asper</i>	170, 171, 840, 1051	<i>B. tuberosus</i>	162
<i>B. blanfordi</i>	114	<i>B. valliceps</i>	179, 1980
<i>B. boreas</i>	143, 301	<i>B. viridis</i>	1915.9.15.13, 145, 669, 670, 1076, 1154, 2671
<i>B. bufo</i>	158, 159, 671, 780, 1075, 1362, 1363, 2667, 26н	<i>Dendrophryniscus minutus</i>	1970.133 ^a
<i>B. calamita</i>	140, 677, 757, бн	<i>Didynamipus sjoestedti</i>	1969.1638 ^a
<i>B. californicus</i>	394	<i>Leptophryne borbonica</i>	1973.632 ^a , 1973.634 ^a
<i>B. camerunensis</i>	151	<i>Melanophryniscus stelzneri</i>	133, 137
<i>B. cavifrons</i>	1513	<i>Mertensophryne micranotis</i>	1951.1.8.28
<i>B. claviger</i>	168	<i>Nectophryne afra</i>	146, 147, 1913.10.29.44 ^a , 1976.1357 ^a
<i>B. crucifer</i>	177	<i>N. batesii</i>	1978.805 ^a
<i>B. debilis</i>	1416	<i>Nectophrynoides cryptus</i>	1972.1288, 1982.1135 ^a , 1982.1291
<i>B. dodsoni</i>	155, бн	<i>N. tornieri</i>	438, 12.2.12, 1974.439 ^a , 1974.442 ^a
<i>B. exsul</i>	301	<i>N. viviparus</i>	1929.6.1.11 ^a , 1931.5.7.2, 850
<i>B. fastidiosus</i>	1505	<i>Nimbaphrynoides liberiensis</i>	1978.1320 ^a
<i>B. granulatus</i>	96.6.29.12	<i>N. occidentalis</i>	1972.1905 ^a , 1975.1909, 1978.655 ^a
<i>B. haematiticus</i>	139, 341, 510	<i>Oreophrynella macconelli</i>	1976.700 ^a
<i>B. holdridgei</i>	361	<i>O. quelchii</i>	1973.3494 ^a
<i>B. houstonensis</i>	190	<i>Pedostibes hosii</i>	136
<i>B. intermedius</i>	264	<i>Pelophryne brevipes</i>	1974.3136
<i>B. lemairii</i>	бн	<i>Schismaderma carens</i>	1907.4.9.11, 1977.1206 ^a
<i>B. lughensis</i>	2530	<i>Spinophrynoides osgoodi</i>	1972.1300, 1924, 1974.2634 ^a , 1975.2060, 1975.2070 ^a
<i>B. margaritifera</i>	178	<i>Werneria preussi</i>	1906.3.30.166, 1979.730 ^a
<i>B. marinus</i>	172–176, 46н	<i>Wolterstorffina mirei</i>	1979.733 ^a
<i>B. mauritanicus</i>	148, 674–676		
<i>B. mazatlanensis</i>	1427		
<i>B. melanostictus</i>	163, 1121		
<i>B. pentoni</i>	153		

Примечание. ^a Ализариновый препарат (остальные экземпляры в виде сухих скелетов), бн – экземпляр без номера.

позвонком (2). Иными словами, это означает, что при значении второй части формулы “(1)” – число туловищных позвонков меньше десяти (9 или меньше), а при ее значении “(2)” – их число равно 10 (или больше).

Третья часть формулы (знаки за скобками) показывает, каковы отношения между задними позвоночными сегментами – подвижно или неподвижно они сочленены (и сколько сегментов сочленены неподвижно). Так, “+0” в системе комбинаций “(1)”

Таблица 2. Литературные источники, содержащие информацию о строении позвоночника в семействе Bufonidae

Вид	Источник
<i>Altiphrynoides malcolmi</i>	Grandison, 1978 (как <i>Nectophrynoides</i>)
<i>Andinophryne colomai</i> , <i>A. olallai</i>	Hoogmoed, 1985
<i>Ansonia fuliginea</i>	Barbour, 1938 (= <i>Pedostibes altitudinis</i>)
<i>A. longidigita</i> , <i>A. minuta</i>	Tihen, 1960: (= <i>Ansonia</i> sp.; см. Inger, 1960)
<i>Ansonia muelleri</i>	Tihen, 1960
<i>Atelophryniscus chrysophorus</i>	McCranie et al., 1989
<i>Atelopus Boulengeri</i> , <i>A. carrikeri</i> , <i>A. certus</i> , <i>A. chiriquiensis</i>	McDiarmid, 1971
<i>A. cruciger</i>	McDiarmid, 1971; Cannatella, 1986 (fig. 1)
<i>A. ebenoides</i>	McDiarmid, 1971
<i>A. elegans</i>	Noble, 1922; McDiarmid, 1971
<i>A. exiguus</i> , <i>A. flavescens</i> , <i>A. glyphus</i> , <i>A. igne-</i> <i>scens</i> , <i>A. longirostris</i> , <i>A. oxyrhynchus</i> , <i>A. pa-</i> <i>chydermus</i> , <i>A. senex</i> , <i>A. spumarius</i> , <i>A. spurrelli</i>	McDiarmid, 1971
<i>A. varius</i>	Noble, 1922 (pl. III, figs. 1-4); McDiarmid, 1971
<i>A. walkeri</i> , <i>A. zeteki</i>	McDiarmid, 1971
<i>Bufo alvarius</i>	Tihen, 1962
<i>B. americanus</i>	Cope, 1889 (pl. LVIII, LIX); Tihen, 1962, 1962a (fig. 28); Holman, 1963
<i>B. arenarum</i> , <i>B. blombergi</i> , <i>B. boreas</i>	Tihen, 1962
<i>B. bufo</i>	Adolphi, 1898 (= <i>B. cinereus</i>); Böhme, 1977 (fig. e), 1982 (figs. a, b, c, g, h, f); Boulenger, 1898 (fig. 81); Goto, 1906 (= <i>B. vulgaris</i>)
<i>B. calamita</i>	Tihen, 1962a; Böhme, 1977 (fig. g)
<i>B. californicus</i> , <i>B. canaliferus</i> , <i>B. canorus</i>	Tihen, 1962
<i>B. cataulaciceps</i>	Pregill, 1981 (как <i>Peltophryne</i>)
<i>B. cavifrons</i> , <i>B. chilensis</i> , <i>B. coccifer</i>	Tihen, 1962
<i>B. cognatus</i>	Tihen, 1959, 1962 (fig. 35), 1962a (figs. 27, 29, 41, 42, 43)
<i>B. compactilis</i> , <i>B. crucifer</i> , <i>B. debilis</i>	Tihen, 1962
<i>B. empusus</i>	Tihen, 1962; Pregill, 1981 (как <i>Peltophryne</i>)
<i>B. exsul</i>	Tihen, 1962
<i>B. fenoulheti</i>	Tihen, 1960
<i>B. fluviaticus</i>	Pregill, 1981 (как <i>Peltophryne</i>)
<i>B. fowleri</i>	Noble, 1922; Tihen, 1962
<i>B. fractus</i> , <i>B. guentheri</i> , <i>B. gundlachi</i>	Pregill, 1981 (как <i>Peltophryne</i>)
<i>B. gemmifer</i> , <i>B. granulatus</i> , <i>B. guentheri</i> , <i>B. haem-</i> <i>maticus</i> , <i>B. hemiophrys</i> , <i>B. houstonensis</i>	Tihen, 1962
<i>B. ictericus</i>	Tihen, 1962; Reig, 1972 (fig. 3-1b)
<i>B. kellogi</i>	Tihen, 1962
<i>B. lemur</i> , <i>B. longinasus</i>	Pregill, 1981 (как <i>Peltophryne</i>)
<i>B. lonnbergi</i>	Tihen, 1960
<i>B. macrocristatus</i> , <i>B. margaritifera</i> (= <i>B. typhonius</i>)	Tihen, 1962
<i>B. marinus</i>	Benham, 1894 (= <i>B. aqua</i>); Noble, 1922; Tihen, 1962 (fig. 31)
<i>B. marmoreus</i> , <i>B. mazatlanensis</i>	Tihen, 1962
<i>B. melanopleura</i>	Tihen, 1960
<i>B. melanostictus</i>	Raichoudhury, Das, 1931
<i>B. microscaphus</i>	Tihen, 1962
<i>B. nyikae</i>	Tihen, 1960
<i>B. nelsoni</i> , <i>B. occidentalis</i>	Tihen, 1962
<i>B. pantherinus</i>	Cope, 1889 (pl. LX)
<i>B. parkeri</i>	Tihen, 1960
<i>B. peltocephalus</i>	Tihen, 1962; Pregill, 1981 (как <i>Peltophryne</i>)

Таблица 2. Окончание

Вид	Источник
<i>B. perplexus</i> , <i>B. punctatus</i> , <i>B. quercicus</i>	Tihen, 1962
<i>B. raddei</i>	Tihen, 1962a
<i>B. regularis</i>	Benham, 1894 (= <i>B. pantherinus</i>); Al-Hussaini, 1939; Sedra, Shokralla, 1958
<i>B. retiformis</i> , <i>B. schneider</i> (= <i>B. paracnemis</i>), <i>B. speciosus</i> , <i>B. spinulosus</i>	Tihen, 1962
<i>B. superciliaris</i>	Noble, 1922
<i>B. taladai</i>	Pregill, 1981 (как <i>Peltophryne</i>)
<i>B. terrestris</i> , <i>B. trifolium</i> , <i>B. valliceps</i>	Tihen, 1962
<i>B. vertebralis</i>	Tihen, 1960
<i>B. viridis</i>	Adolphi, 1892 (= <i>B. variabilis</i>); Tihen, 1962a; Böhme, 1977 (fig. f)
<i>B. vittatus</i>	Tihen, 1960
<i>B. woodhousii</i>	Tihen, 1962, 1962a (fig. 43)
<i>Capensibufo rosei</i> , <i>C. tradouwi</i>	Grandison, 1980
<i>Crepidophryne epioticus</i>	Savage, Kluge, 1961 (fig. 5)
<i>Dendrophryniscus brevipollicatus</i>	McDiarmid, 1971
<i>D. leucomystax</i>	Izeckson, 1968 (figs. 4–6); McDiarmid, 1971
<i>D. minutus</i>	McDiarmid, 1971
<i>Didynamipus sjoestedti</i>	Grandison, 1978, 1981 (fig. 2)
<i>Frostius pernambucensis</i>	Cannatella, 1986 (fig. 1)
<i>Laurentophryne parkeri</i>	Tihen, 1960; Grandison, 1978
<i>Leptophryne borbonica</i>	Davis, 1935
<i>Melanophryniscus moreirae</i> , <i>M. rubriventris</i> , <i>M. stelzneri</i> , <i>M. tumifrons</i>	McDiarmid 1971
<i>Mertensophryne micranotis</i>	Tihen, 1960; Grandison, 1978; Poynton, 1991
<i>Metaphryniscus sosai</i>	Senaris et al., 1994 (fig. 9)
<i>Nectophryne afra</i> , <i>N. batesii</i>	Tihen, 1960; Grandison, 1978
<i>Nectophrynoides cryptus</i> , <i>N. tornieri</i> , <i>N. viviparus</i>	Tihen, 1960; Grandison, 1978
<i>Nimbaphrynoides occidentalis</i>	Grandison, 1978
<i>Oreophrynella quelchii</i>	Noble, 1926 (fig. 4); McDiarmid, 1971
<i>Osornophryne bufoniformes</i>	Ruiz-Carranza, Hernandez-Camacho, 1976 (fig. 8); Cannatella, 1986
<i>O. anisana</i> , <i>O. guacamayo</i> , <i>O. percrassa</i>	Hoogmoed, 1987 (figs. 7, 20)
<i>O. sumacoensis</i>	Gluesenkamp, 1995
<i>Pedostibes everetti</i>	Barbour, 1938
<i>P. hosii</i>	Barbour, 1938; Tihen, 1960
<i>P. kempfi</i> , <i>P. tuberculatus</i>	Barbour, 1938
<i>Pelophryne albotaeniata</i>	Barbour, 1938; Tihen, 1960
<i>P. brevipes</i>	Barbour, 1938 (= <i>P. signata</i>); Graybeal, Cannatella, 1995
<i>P. guentheri</i> , <i>P. macrotis</i>	Barbour, 1938
<i>P. misera</i>	Graybeal, Cannatella, 1995
<i>Pseudobufo subasper</i>	Tihen, 1960; Graybeal, Cannatella, 1995
<i>Rhamphophryne acrolopha</i> , <i>R. festae</i> , <i>R. macrorrhina</i> , <i>R. nicefori</i> , <i>R. rostrata</i>	Trueb, 1971 (fig. 9)
<i>Schismaderma carens</i>	Tihen, 1962 (как <i>Bufo</i>)
<i>Spinophrynoides osgoodi</i>	Grandison, 1978, 1981 (как <i>Nectophrynoides</i>)
<i>Stephopaedes anotis</i> , <i>S. loveridgei</i>	Poynton, 1991
<i>Truebella skoptes</i> , <i>T. tothastes</i>	Graybeal, Cannatella, 1995 (fig. 7)
<i>Werneria bambutensis</i> , <i>W. mertensi</i> , <i>W. preussi</i> , <i>W. tandyi</i>	Amiet, 1976; Grandison, 1978
<i>Wolterstorffina mirei</i>	Tihen, 1960; Grandison, 1978
<i>W. parvipalmata</i>	Grandison, 1978

означает, что все позвоночные сегменты (VII, VIII, IX и уrostиль) сочленены подвижно (слияний нет). Тот же знак "+0" в системе комбинаций "(2)" – означает, что подвижно сочленены VII, VIII, IX, X (самостоятельный позвонок) и уrostиль. Другие варианты третьей части формулы включают: "+2п" – слиты два последних туловищных позвонка (VIII и IX), а уrostиль с последним туловищным (IX) сочленен подвижно; "+2з" – слиты два задних элемента – последний туловищный позвонок и уrostиль (например, IX крестцовый и уrostиль неподвижно соединены); "+3" – слиты все элементы, начиная с первого крестцового по уrostиль включительно (VIII + IX + уrostиль); "+4" – то же, если первым является седьмой позвонок (VII + VIII + IX + уrostиль).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты ревизии

Семейство Bufonidae наиболее полно изучено среди Anura на предмет строения крестца и позвоночника в целом. Строение крестца известно у 172 из 446 современных видов (40%), принадлежащих 31 из 33 родов (94%) (табл. 3). В семействе, по литературным данным, предполагалось не менее 10 вариантов нормы, в том числе и варианты сложного крестца. Однако наш опыт по ревизии строения крестца в семействе Pipidae показал, что выявленные ошибки диагноза могут существенно снизить число реальных вариантов. Так, в семействе Pipidae оно было снижено до 2-х, вместо предполагаемых 5–6, в частности, за счет "сложного крестца". Было показано, что все пипиды имеют один крестцовый позвонок (Коваленко, 1999). Поэтому требовалось в первую очередь провести ревизию и установить истинное число вариантов строения крестца у буфонид.

Для всех представителей семейства характерны крестцовые отростки, дистальный край которых значительно (в 3–4 раза) шире их основания (рис. 2). При этом отростки четко обособлены как самостоятельная структура. В некоторых случаях на передней части уrostиля формируется небольшая костная пластина неопределенной формы, слитая с крестцовыми диапофизами, например, у *Didynamipus sjostedti* (Grandison, 1981; рис. 2z). У других видов такая пластина может быть развита значительно больше и протягиваться от заднего края крестцовых отростков к концу уrostиля (рис. 2д–2ж), увеличивая площадь крестцово-уростильного отдела в несколько раз. К сожалению, в оригинальных описаниях сведения о наличии и степени развития этой костной пластины приводятся далеко не всегда, поэтому в формализованное описание этот признак не вошел, но мы будем дополнять описание в тех случаях, когда такая информация имеется.

Таблица 3. Количество родов и видов Bufonidae, у представителей которых изучено строение крестца

Род*	Число видов		
	всего	исследованных	в том числе исследованных авторами
<i>Adenomus</i>	3	0	0
<i>Altiphrynoides</i>	1	1	1
<i>Andinophryne</i>	3	2	0
<i>Ansonia</i>	21	6	2
<i>Atelophryniscus</i>	1	1	0
<i>Atelopus</i>	71	18	1
<i>Bufo</i>	252	85	40
<i>Bufoides</i>	1	0	0
<i>Capensibufo</i>	2	2	1
<i>Crepidophryne</i>	1	1	0
<i>Dendrophryniscus</i>	7	3	1
<i>Didynamipus</i>	1	1	1
<i>Frostius</i>	1	1	0
<i>Laurentophryne</i>	1	1	0
<i>Leptophryne</i>	2	1	1
<i>Melanophryniscus</i>	13	4	1
<i>Mertensophryne</i>	1	1	1
<i>Metaphryniscus</i>	1	1	0
<i>Nectophryne</i>	2	2	2
<i>Nectophrynoides</i>	6	3	3
<i>Nimbaphrynoides</i>	2	2	2
<i>Oreophrynella</i>	6	2	2
<i>Osornophryne</i>	6	5	0
<i>Pedostibes</i>	6	4	1
<i>Pelophryne</i>	9	5	1
<i>Pseudobufo</i>	1	1	0
<i>Rhamphophryne</i>	10	5	0
<i>Schismaderma</i>	1	1	1
<i>Spinophrynoides</i>	1	1	1
<i>Stephopaedes</i>	4	2	0
<i>Truebella</i>	2	2	0
<i>Werneria</i>	4	4	1
<i>Wolterstorffina</i>	3	2	1
Всего	446	172	65

* Для современных родов и видов по: Frost, 2002.

Среди признаков крестца Anura ведущим является порядковый номер крестцового позвонка. Поэтому целесообразно организовать по этому признаку все известные для отряда варианты в шесть групп, четыре из которых объединяют варианты с единственным крестцовым позвонком

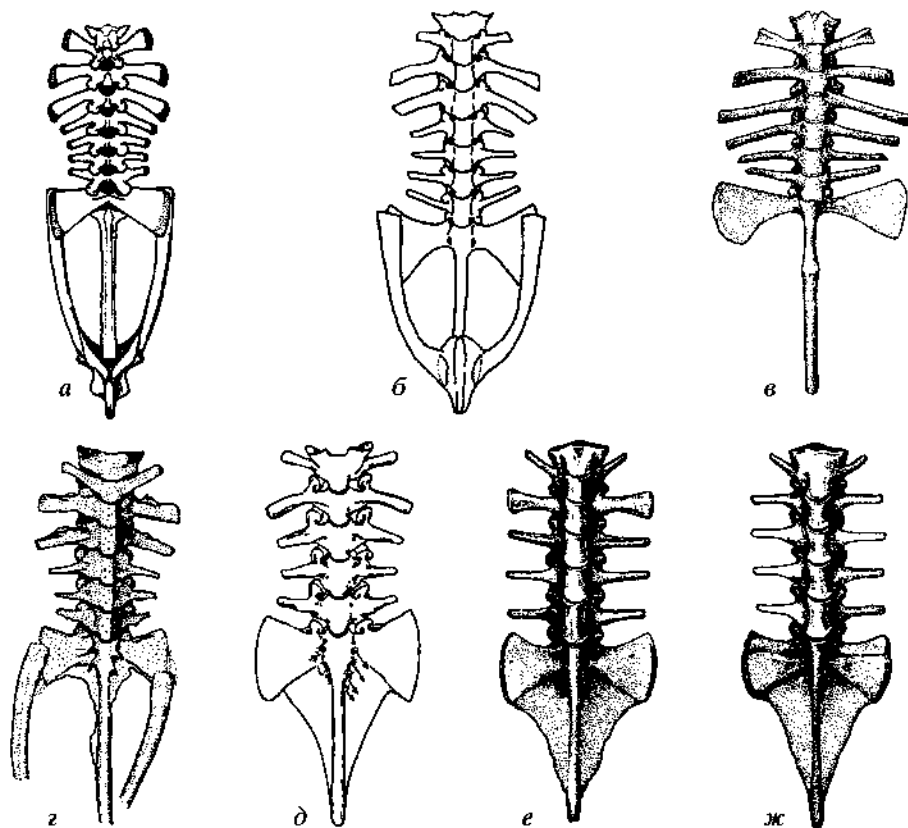


Рис. 2. Строение крестца у представителей Bufonidae: а – *Bufo bufo* (по: Boulenger, 1898, с изменениями); б – *Frostius pernambucensis* (по: Canatella, 1986); в – *Rhamphophryne festae* (по: Trueb, 1971); г – *Didynamipus sjostedti* (по: Grandison, 1981); д – *Oreophrynella quelchii* (по: Noble, 1926); е – *Osornophryne percrassa* (по: Ruiz-Carranza, Hernandez-Camacho, 1976); ж – *Osornophryne bufoniformes* (по: Ruiz-Carranza, Hernandez-Camacho, 1976). Все рисунки без масштаба.

(X, IX, VIII или VII), и два – с двумя крестцовыми позвонками. У буфонид эти группы представлены следующим образом (табл. 4).

1. Группы комбинаций с X крестцовым позвонком (10 туловищных позвонков и уrostилем). В этой группе известен всего один вариант нормы: 0–002(2) + 0 – один крестцовый, слияний нет (*Asaphidae*: Ritland, 1955; *Leopelmatidae*: Moffat, 1974). У представителей некоторых других семейств, в том числе и у видов Bufonidae, такой вариант строения встречается только в индивидуальной изменчивости и у большинства из них имеет очень низкую частоту среди отклонений от нормы. Ни в норме, ни в индивидуальной изменчивости формирование костных пластин уrostиля при таком варианте строения не отмечено.

2. Группы комбинаций с IX крестцовым позвонком (9 туловищных позвонков и уrostилем). У буфонид встречено три варианта из четырех, известных для отряда. Варианты нормы у буфонид различаются по объединению крестцового позвонка с впереди или позади лежащими позвоночными сегментами.

2.1. 0–020(1) + 0 – девять туловищных позвонков; последний из них – крестцовый; крестцовый

подвижно сочленен и с предкрестцовым позвонком (VIII), и с уrostилем, в состав которого входят все сегменты, начиная с X (рис. 2а). Это самый популярный вариант среди представителей Bufonidae – 140 видов из 20 родов, что составляет 81% и 65% от общего числа исследованных, соответственно. Одновременно этот вариант – и самый обычный в отряде (82% видов, 73% родов). Ни в норме, ни в индивидуальной изменчивости формирование костных пластин уrostиля при таком варианте строения не отмечено.

2.2. 0–020(1) + 2з – то же по составу, но крестцовый позвонок неподвижно соединен с уrostилем (IX + уrostиль; рис. 2б). В отряде в целом он представляет собой второй по популярности вариант строения (17 видов из 13 родов) и один из самых частых вариантов аномалий (Коваленко, 2000). Среди буфонид вариант довольно редок и отмечен только у двух видов: *Frostius pernambucensis* (Cannatella, 1986) и *Nectophryne batesii* (наши данные). Род *Frostius* содержит всего один вид; род *Nectophryne* – два вида, у второго из которых крестцовым является VIII позвонок (вариант 3.2.). В обоих случаях костные пластины уrostиля не отмечены.

Таблица 4. Встречаемость вариантов нормы крестца в пределах родов Bufonidae

Род	Варианты		
	основной	другие	
Один и самый популярный для отряда вариант (17 родов из 31)			
<i>Altiphrynoidea</i>	0-020(1) + 0		
<i>Andinophryne</i>	0-020(1) + 0		
<i>Ansonia</i>	0-020(1) + 0		
<i>Atelophryniscus</i>	0-020(1) + 0		
<i>Atelopus</i>	0-020(1) + 0		
<i>Bufo</i>	0-020(1) + 0		
<i>Capensibufo</i>	0-020(1) + 0		
<i>Crepidophryne</i>	0-020(1) + 0		
<i>Leptophryne</i>	0-020(1) + 0		
<i>Melanophryniscus</i>	0-020(1) + 0		
<i>Nectophrynoidea</i>	0-020(1) + 0		
<i>Pedostibes</i>	0-020(1) + 0		
<i>Pseudobufo</i>	0-020(1) + 0		
<i>Schismaderma</i>	0-020(1) + 0		
<i>Spinophrynoidea</i>	0-020(1) + 0		
<i>Stephopaedes</i>	0-020(1) + 0		
<i>Werneria</i>	0-020(1) + 0		
Один, но отличный от основной нормы, вариант (7 родов из 31)			
<i>Frostius</i>	0-020(1) + 2з		
<i>Didynamipus</i>	0-200(1) + 3		
<i>Laurentophryne</i>	0-200(1) + 3		
<i>Mertensophryne</i>	0-200(1) + 3		
<i>Pelophryne</i>	0-200(1) + 3		
<i>Metaphryniscus</i>	2-000(1) + 4		
<i>Oreophrynella</i>	2-000(1) + 4		
Два варианта (2 рода из 31)			
<i>Dendrophryniscus</i>	0-020(1) + 0	0-020(1) + 3	
<i>Nectophryne</i>	0-020(1) + 2з	0-200(1) + 3	
Три варианта (2 рода из 31)			
<i>Rhamphophryne</i>	0-020(1) + 0	0-200(1) + 2з	0-200(1) + 3
<i>Osornophryne</i>	0-200(1) + 4	2-000(1) + 4	2-200(1) + 4
Норма не определена (3 рода из 31)			
<i>Nimbaphrynoidea</i>	0-020(1) + 2з	0-200(1) + 3	2-000(1) + 4
<i>Truebella</i>	0-020(1) + 0	0-020(1) + 2з	0-200(1) + 3
<i>Wolterstorffina</i>	0-020(1) + 0	0-020(1) + 2з	

Примечание. Указаны только рода, у которых известно строение крестца.

2.3. 0-020(1) + 2п – то же по составу, но крестцовый позвонок слит только с предкрестцовым позвонком (VIII + IX), а с уростилем сочленен подвижно. У буфонид такой вариант встречается только в индивидуальной изменчивости (как норма строения неизвестен). В качестве нормы он

описан у 8 современных видов из 2 семейств: Dendrobatidae – 5 видов рода *Dendrobates* (Дубинин, 1949; Silvestrone, 1978) и Ranidae – *Ptychadena* sp. (наши данные), *P. mascareniensis* (Al-Hussaini, 1941), *Rana curtipes* (Ramaswami, 1933). Определен он как норма строения и для трех вымерших ви-

Таблица 5. Встречаемость варианта 0–200(1) + 3 у Апуга

Семейство	Род	Общее число видов/ исследованных видов	Виды, у которых встречен этот вариант	
Bufonidae	<i>Didynamipus</i>	1/1	<i>D. sjoestedti</i>	
	<i>Laurentophryne</i>	1/1	<i>L. parkeri</i>	
	<i>Mertensophryne</i>	1/1	<i>M. micranotis</i>	
	<i>Nectophryne</i>	2/2	<i>N. afra</i>	
	<i>Osornophryne</i>		6/5	<i>O. antisana</i>
				<i>O. guacamayo</i>
	<i>Pelophryne</i>		9/5	<i>P. albotaeniata</i>
				<i>P. brevipes</i>
				<i>P. guentheri</i>
				<i>P. macrotis</i>
			<i>P. misera</i>	
<i>Rhamphophryne</i>		10/5	<i>R. festae</i>	
			<i>R. rostrata</i>	
Pipidae	<i>Hymenochirus</i>	4/3	<i>H. boettgeri</i>	
			<i>H. curtipes</i>	
	<i>Pipa</i>	7/3	<i>P. myersi</i>	
	<i>Pseudohymenochirus</i>	1/1	<i>P. merlini</i>	
	<i>Eoxenopoides</i>	1/1	<i>E. reuningi</i> (верхний эоцен-олигоцен)	

дов *Rana* (Taylor, 1942), однако это мнение весьма уязвимо для критики, поскольку для *Rana* это наиболее частый вариант аномалий (см. Коваленко, 1992).

2.4. 0–020(1) + 3 – то же по составу, но крестцовый позвонок слит не только с уростилем, но еще и с предкрестцовым позвонком (VIII + IX + уростиль). Среди современных представителей вариант отмечен только у одного вида Bufonidae (*Dendrophryniscus minutus*: McDiarmid, 1971; наши данные), т.е. он относится к числу уникальных для отряда норм крестца (встречен в этом качестве только у Bufonidae). В индивидуальной изменчивости других семейств (например, Ranidae, Pipidae) вариант встречается, но имеет низкую частоту (Коваленко, 2000).

Есть еще два вымерших представителя из семейства Pelobatidae, для которых такой вариант был определен как норма строения крестца: миоценовый *Scaphiopus alexanderi* (Zweifel, 1956) и плиоценовый *Neoscapiopus noblei* (Taylor, 1942; =*Scaphiopus*, см. Šanchiz, 1998). Однако на фосильном материале, представленном единичными экземплярами, трудно убедительно аргументировать, что вариант представляет собой норму строения, а не вариант изменчивости (см. Коваленко, 1992).

3. Группы комбинаций с участием только VIII крестцового позвонка (8 туловищных позвонков; IX и X сегменты являются хвостовыми и входят в состав уростиля). Всего в отряде описано три комбинации этой группы. Все три встречаются среди буфонид, и два из них – только в этом семействе.

3.1. 0–200(1) + 2з – восемь туловищных позвонков (IX + уростиль), VIII – крестцовый, подвижно соединенный с уростилем. Как норма строения вариант встречается только у представителей семейства Bufonidae – у двух видов (*Rhamphophryne acrolopha*, *R. nicefori*) одного рода, содержащего всего 5 видов (Trueb, 1971). Один из них (*R. macrorrhina*) демонстрирует типовой для семейства (и отряда) вариант строения – 0–020(1) + 0. У остальных четырех видов число туловищных позвонков сокращено до восьми. Среди последних вариантов два вида демонстрируют подвижное сочленение крестца и уростиля (*Rhamphophryne acrolopha*, *R. nicefori*), и два – неподвижное их сочленение (VIII + уростиль; *R. festae*, *R. rostrata*).

3.2. 0–200(1) + 3 – в отличие от предыдущего варианта, VIII позвонок слит с уростилем (VIII + уростиль; IX – в составе уростиля; рис. 2б). Такой вариант как норма строения отмечен у 13 видов из 7 родов Bufonidae (табл. 5). Он второй по частоте

встречаемости в семействе и третий – в отряде в целом, однако высокую частоту его встречаемости в пределах отряда создают именно представители буфонид. Этот вариант отмечен еще только в одном семействе – у четырех современных и одного вымершего вида *Pipidae* (табл. 5). Интересно, что как вариант отклонений от нормы эта комбинация не отмечена ни разу даже у представителей *Pipidae* и *Bufo*, где он встречается как норма строения.

Среди буфонид этот вариант нормы свойствен небольшим по объему родам: трем монотипическим (*Didynamipus*, *Laurentophryne*, *Mertenophryne*), одному виду *Nectophryne* (из всего двух видов рода), двум *Osornophryne* (всего 6 видов, 5 исследованных), всем исследованным *Pelophryne* (всего 9 видов, 5 исследовано) и двум видам *Rhamphophryne* (всего 10 видов, 5 исследованных).

3.3. 0–200(1) + 4 – крестцовые отростки несет VIII позвонок, но в отличие от предыдущего варианта, он образует неподвижное сочленение не только с уrostилем, но и с сегментом, расположенным впереди от него (слиты все сегменты заднего отдела позвоночника, начиная с VII). Этот вариант строения нормы крестца исключительно редок, он встречен только у буфонид, и всего у одного рода – *Osornophryne*. Но данный нами диагноз небезупречен (неочевиден). В пределах рода *Osornophryne* описано пять современных видов, и строение их крестца у дефинитивных особей интерпретировать непросто (рис. 2e). У всех видов рода число туловищных позвонков сокращено до восьми, и VIII позвонок слит с более каудальными элементами в одну структуру. У всех видов имеются костные пластины уrostиля (рис. 2e), при этом VIII и VII позвонки слиты, что и создает трудность для описания. Возникает вопрос: сколько позвонков входят в состав крестца этих видов – один (VIII) или два (VII и VIII), т.е. считать ли поперечные отростки VII позвонка крестцовыми или нет?

Скелеты двух видов (*Osornophryne antisana*, *Os. guacamayo*) исследованы с помощью рентгена (Hoogmoed, 1987; fig. 20), и результаты анализа позволяют заключить следующее. Расширенные диапофизы несет один позвонок (VIII), он неподвижно соединен с уrostилем. Костные пластины уrostиля имеют четкую границу с крестцовыми отростками и значительно уже последних. Крестцовый позвонок слит с предкрестцовым (VII + VIII), причем слияние этих сегментов происходит в онтогенезе так рано, что VII позвоночный сегмент не успевает сформировать многие из черт, присущих типичному туловищному сегменту – его тело укорочено, невральная дуга недоразвита, поперечные отростки не выражены (недоразвиты или не развиты вовсе). По сумме этих данных мы за-

ключили, что VII позвонок не принимает участия в формировании крестцовых крыльев.

Для аргументации этого заключения можно обратиться к аналогичным отношениям между предкрестцовым и крестцовым позвонками в группе вариантов с IX крестцовым позвонком. Слияние между крестцовым и предкрестцовым позвонками довольно часто встречается в вариантах индивидуальной изменчивости в пределах самого распространенного варианта нормы, когда единственным крестцовым является IX позвонок (вариант 0–020(1) + 2п). Например, у *Ranidae* вариант “VIII + IX и подвижное сочленение с уrostилем” – самая частая аномалия позвоночника. При этом сам предкрестцовый позвонок (в данном случае VIII) может быть развит в разной степени: от нормально сформированных всех деталей его строения, кроме сустава, до ситуации, когда он представляет собой рудиментарный придаток IX позвонка. Ранее было показано, что степень развития позвонков при слиянии прямо связана с тем, как рано в онтогенезе это слияние возникает (Коваленко, 1992; Коваленко, Данилов, 1994). В зависимости от степени слияния позвонков, поперечные отростки VIII позвонка могут быть совершенно автономны или в разной степени слиты с крестцовыми диапофизами IX позвонка.

Слияние VIII и IX позвонков (при том, что IX – единственный крестцовый) встречается в отряде и как норма строения (см. пункт 2.3.). Но во всех этих случаях поперечные отростки VIII позвонка автономны, поэтому не возникало сомнений, что VIII позвонок не участвует в сочленении с тазом. Слияние IX крестцового позвонка и с предкрестцовым, и с уrostилем (вариант 0–020(1) + 3) встречается значительно реже (см. пункт 2.4.). Но и здесь не возникали сомнения в том, что единственным крестцовым является IX позвонок. Иными словами, сам по себе факт слияния крестцового и предкрестцового позвонков еще не означает включение предкрестцового позвонка в сочленение с тазом.

Все приведенные выше аргументы в пользу заключения, что у *Os. antisana* и *Os. guacamayo* имеется всего один крестцовый позвонок, относятся и к еще одному виду этого рода – *Os. percrassa* (Ruiz-Carranza, Hernandez-Camacho, 1976; рис. 2e). По интерпретации авторов описания, в формировании крестцового отдела позвоночника принимают участие два позвонка – VIII и IX. Однако представленные иллюстрации заставляют усомниться в диагнозе и определить это строение как один крестцовый позвонок, неподвижно сочлененный с предкрестцовым, поперечные отростки которых были объединены в ходе окостенения (вариант 0–200(1) + 4). Степень развития поперечных отростков VII позвонка определить трудно, но очевидно, что они фактически не принимают

участия в формировании крестцовых крыльев. Сам позвонок в целом недоразвит, имеет короткое тело и узкую невральную дугу, основания его поперечных отростков существенно уже, чем и у крестцового позвонка, и у остальных туловищных.

Однако строение заднего отдела позвоночника еще у одного вида этого рода буфонид – *Os. bufoniformes* (Ruiz-Carranza, Hernandez-Camacho, 1976; рис. 2ж) интерпретировать еще сложнее. Описание этого варианта будет дано ниже (вариант 6.1.), после завершения описания групп вариантов с участием одного крестцового позвонка.

4. Единственным крестцовым является VII позвонок. Число туловищных позвонков сокращено до семи; все остальные сегменты, начиная с VIII, – хвостовые и входят в состав уростиля. Теоретически в этой группе можно было бы ожидать реализации всех (не менее четырех) комбинаций, которые встречались в основной группе (IX крестцовый). Тогда здесь реализовывались бы и подвижное сочленение с уростилем (который здесь включает в себя все сегменты, начиная с VIII), и все типы слияний между крестцовым позвонком и соседними позвоночными сегментами, но среди всех представителей отряда встречен только один вариант этой группы.

4.1. 2–000(1) + 4 – семь туловищных позвонков, последний из которых крестцовый, и все элементы заднего отдела позвоночника, начиная с VII, консолидированы. Эта комбинация признаков оказалась не такой уж редкой, несмотря на сокращение числа туловищных позвонков до семи (минимальная длина туловищного отдела для представителей отряда). Но она встречена только как норма строения и только у представителей буфонид. Вариант отмечен у 5 видов из 4 родов: *Metaphryniscus sosai*, *Nimbaphrynoides liberiensis*, *Oreophrynella macconelli*, *Or. quelchii*, *Osornophryne sumacoensis*. Этот вариант строения, впервые описанный Ноблом (Noble, 1926) у *Oreophrynella quelchii* (рис. 2д), долгое время считался “сложным крестцом” (состоящим из нескольких позвонков). Позднее подобное строение было приписано и представителям Pipidae (Cannatella, Trueb, 1988), у которых выделяли 2 и даже 3 крестцовых позвонка, ориентируясь на число отверстий для выхода спинномозговых нервов (см. Duellman, Trueb, 1986 и др.). Однако более детальный морфологический анализ, особенно просветленных глицериновых препаратов, показал, что у всех пипид крестцовые отростки несет всего один позвонок (Коваленко, 1999). Такой же вывод можно сделать и в отношении изученных нами видов буфонид, которые имеют один крестцовый позвонок (VII), слитый со всеми более каудальными сегментами.

5. Два крестцовых позвонка – VIII и IX (9 туловищных позвонков, два последних из которых являются крестцовыми; более каудальные сегмен-

ты объединены в уростиль). Описано два варианта строения этой группы и оба – только у вымерших Palaeobatrachidae (Špinar, 1972): 5.1. – слиты оба крестцовых позвонка, но имеется подвижное сочленение с уростилем – вариант 0–220(1) + 2з (*Palaeobatrachus grandipes*; Špinar, 1972, text-fig. 18A); 5.2. – слиты оба крестцовых и уростиль – вариант 0–220(1) + 3 (*Palaeobatrachus diluvianus*; Špinar, 1972, text-fig. 18C). Последний вариант описан по одному экземпляру (Špinar, 1972).

6. Два крестцовых позвонка – VII и VIII (8 туловищных позвонков, два последних из которых являются крестцовыми; более каудальные сегменты объединены в уростиль).

Среди всех известных видов бесхвостых амфибий только один вид отвечает такому условию – *Osornophryne bufoniformes* (Bufonidae; Ruiz-Carranza, Hernandez-Camacho, 1976). Диагноз, данный авторами описания (рис. 2ж) соответствует формуле 2–200(1) + 4: крестцовыми являются VII и VIII позвонки, слитые между собой и со всеми более каудальными позвоночными сегментами. На рисунке, представленном авторами, видно, что имеет место слияние VII + VIII + уростиль. Отростки VII позвонка имеют четкую границу с крестцовыми отростками VIII позвонка. Это говорит о довольно длительном автономном развитии отростков VII позвонка, но объединение тел и невральных дуг этих позвонков привело к тому, что их поперечные отростки оказались сначала сближенными, а потом объединенными костной манжеткой (о способе реконструкции динамики онтогенеза по признакам строения дефинитивной конструкции см. Коваленко, Данилов, 1994). Отростки VII позвонка больше, чем отростки всех остальных предкрестцовых позвонков, и даже несколько расширены дистально, что формально заставляет определить их как участвующие в сочленении с тазом (о попытках дать определение крестцовым позвонкам, а также сложному крестцу см. Коваленко, 1992; Коваленко, Данилов, 1994; Kovalenko, 1994). Именно эти формальные признаки заставили нас выделить описанный вариант строения крестцово-уростильной области в самостоятельную группу – два крестцовых позвонка.

Итог ревизии

Таким образом, у буфонид отмечено 8 вариантов строения крестца: три варианта с участием единственного IX крестцового; три варианта с участием единственного VIII крестцового; один вариант с участием единственного VII крестцового; один вариант с участием VII и VIII позвонков. Из них 5 вариантов уникальны для отряда – на настоящий момент они встречены только в семействе Bufonidae (у 11 видов из 8 родов). Большинство из них редки и для буфонид (отмечены только у одного вида или одного рода), но один – вариант

2-000(1) + 4 – встречен у 5 видов из 4 родов этого семейства.

Из табл. 3 видно, что до сих пор остается неизвестным строение заднего отдела позвоночника у родов *Adenomus* и *Bufoides*. Для большинства мелких родов семейства строение крестца известно у всех современных видов, а в крупных родах строение крестца описано примерно у трети видов. По имеющейся у нас информации можно заключить, что *Bufoidea* – семейство, наиболее изученное на строение нормы крестца. Его палеонтологическая история имеет документальные свидетельства с верхнего палеоцена Южной Америки (Sanchez, 1998). В некоторых случаях остатки были весьма многочисленными (Böhme, 1982), однако разнообразие крестца в этих материалах ограничивалось лишь индивидуальной изменчивостью. Все известные вымершие представители буфонид имеют типичное для семейства и отряда строение крестца – вариант 0-020(1)+0.

Большинство родов жаб демонстрируют всего один вариант нормального строения крестца (табл. 4). В двух родах отмечено 2 варианта нормы (*Dendrophryniscus*, *Nectophryne*), а в двух других – даже 3 варианта нормы (*Osornophryne*, *Rhombophryne*). В трех родах описано 2-3 варианта строения, но для некоторых видов норма не выявлена (*Nimbaphrynoidea occidentalis*, *Truebella tothastes*, *T. skoptes*, *Wolterstorffina parvipalmata*).

Полученные результаты позволяют вынести на обсуждение следующие три вопроса: причины ошибок диагноза вариантов строения крестца в семействе *Bufoidea*; возможность использования *Bufoidea* как модельной группы для анализа связи между объемом таксона (или степенью его исследованности) и числом вариантов нормы; причина столь высокого разнообразия в строении крестца буфонид.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проблемные варианты строения крестца у *Bufoidea*

Проблемные варианты крестца у буфонид можно разделить на три группы: неточности описаний (описание можно понять по-разному); отсутствие указаний, какой вариант из отмеченных для вида является нормой строения; возможность разной интерпретации дефинитивных вариантов строения.

Первая группа вариантов связана с небрежностями в оригинальных описаниях. Эту проблему разрешить довольно легко – провести переописание вариантов согласно предложенному нами стандарту. Во многих случаях для этого достаточно хороших иллюстраций автора. Например, рисунки позволяют понять, что именно имел в виду автор, указывая в описании “число позвонков”:

общее число туловищных, число предкрестцовых, число функциональных (подвижно сочлененных) позвонков и т.п. Наконец, можно описание сделать заново, используя образцы соответствующих видов. Мы имели и ту, и другую возможность уточнения описаний, поэтому в этой группе сомнительных для нас вариантов не осталось.

Причина трудностей в определении нормы у видов второй группы, на первый взгляд, очевидна, она связана со слишком маленькими выборками. Поэтому кажется, что исследование большего числа особей позволит установить, какой вариант строения, из числа описанных, количественно преобладает у данного вида. Но в таком случае для недавно открытых и описанных (особенно, редких) видов этот путь решения может оказаться отложенным на неопределенно долгое время. Однако сама по себе информация о том, что среди буфонид встречены виды, норму крестца у которых трудно определить, заслуживает внимания. Столь высокое разнообразие вариантов крестца (до 2-3 вариантов в небольшой выборке) в любом случае говорит об очень высокой индивидуальной изменчивости, в чем, собственно, и состоит истинный корень проблемы. Такой высокий уровень изменчивости крестца ранее не отмечался для представителей других семейств Анига.

Кроме того, в этих случаях нечеткость описаний создает особую трудность в интерпретации данных. Примером может служить следующая информация по строению крестца у *Dendrophryniscus*: “...обычно семь туловищных позвонков, хотя некоторые экземпляры имеют только шесть позвонков. У экземпляров с шестью позвонками наблюдается слияние между первым и вторым туловищными позвонками или между шестым и седьмым, или между седьмым и крестцовым позвонками. Некоторые экземпляры без слияний; у них, по-видимому, последний туловищный позвонок включен в состав крестцового позвонка” (McDiarmid, 1971, p. 24). И далее: “Уростиль слит с крестцовым позвонком у четырех просветленных экземпляров *D. brevipollicatus* [авт. – из 10 изученных, включая 6 с помощью рентгена] и одного просветленного *D. minutus* [авт. – из 13 изученных, включая 11 с помощью рентгена и 2-х просветленных]. Рентгеновские снимки нескольких экземпляров [авт. – не указаны виды и экземпляры] показывают сочленение...” (там же, p. 26). Из контекста статьи становится понятным, что цитируемый автор рассматривает первый позвонок (атлас) как шейный, а не туловищный, а слившиеся позвонки принимает за один позвонок. Если это так, то получается, что у этого рода всегда 8 предкрестцовых позвонков, а крестцовым всегда является IX. Тогда возможные формулы крестца: 0-020(1) + 0; 0-020(1) + 3; 0-020(1) + 2з. Всего в рассматриваемой работе фигурируют 3 вида этого рода (*Dendrophryniscus brevipollicatus*,

D. leucomystax, *D. minutus*). К сожалению, мы имели возможность описать строение крестца (согласно единой схеме) только у одного из этих видов (*D. minutus*) и только у 1 экземпляра (коллекционный номер BMNH 1970.133; вариант 0-020(1) + 3). Для *D. leucomystax* нам удалось найти более определенное описание, сопровождаемое иллюстрациями (Izeckson, 1968, fig. 4-6), из которого следует, что большинство исследованных Изеконом особей (из какого числа – неясно) имело самое обычное для семейства строение крестца (вариант 0-020(1) + 0). И только у трех экземпляров отмечено слияние крестца и уростиля (вариант – 0-020(1) + 2з), что, судя по всему, является одним из частых для этого вида вариантов индивидуальной изменчивости. Таким образом, *D. brevipollicatus* – наиболее проблемный вид этого рода (из числа исследованных), поскольку о строении его крестца дополнительных сведений нами не найдено. По контексту работы (McDiarmid, 1971) можно только догадываться, что слияние крестцового позвонка и уростиля исключение для этого вида (4 экз. из 10), а следовательно, нормой строения является самый обычный для семейства вариант [0-020(1) + 0].

Ко второй группе можно отнести еще 4 вида из трех родов (табл. 4). У большинства этих проблемных видов (*Truebella tothastes*, *Tr. skoptes*, *Wolterstorffina parvipalmata*) набор типов строения, претендующих на норму организации крестца, представлен довольно обычными для семейства вариантами. Мы не имели возможности исследовать строение крестца у этих видов, но какой бы ни оказалась их норма строения, это не может существенно повлиять на общую картину межвидовой изменчивости семейства (так же, как и в случае с представителями рода *Dendrophryniscus*). Даже вариант 0-200(1) + 3, будучи редким для отряда в целом, довольно часто встречается в пределах семейства (табл. 4).

Норма строения только у одного вида из этой группы (*Nimbaphrynoides occidentalis*) представляет для нас интерес. У этого вида описано три варианта строения крестца – с участием IX, VIII и VII позвонков в сочленении с тазом (табл. 4). Последний из них (вариант 2-000(1) + 4) относится к группе уникальных для отряда. Если он является нормой у *N. occidentalis*, то число видов буфонид, имеющих этот вариант, увеличивается до 6-ти (вместо 5-ти). Особенно интригует то, что у второго вида этого рода (а их в составе рода всего два) – *Nimbaphrynoides liberiensis* – именно этот вариант (2-000(1) + 4) отмечен как норма строения.

Проблема третьей группы вариантов не так проста, хотя к ней относятся всего два вида буфонид. Это виды, для которых норма строения крестца установлена надежно, но само его строение вызывает разночтения. При этом диагноз

здесь уже имеет принципиальное значение, так как речь идет о вариантах, не встречаемых у других видов Алуга.

В обоих случаях в описаниях авторов речь идет о смещении крестца на VII позвоночный сегмент. Это не вызывает сомнений только для *Oreophrynella quelchii*. В отношении *Osornophryne percrassa* мы склонны дать другой диагноз – единственным крестцовым является VIII туловищный позвонок (аргументы см. выше). Не вызывает сомнений и то, что имеет место консолидация всех позвоночных сегментов, начиная с VII и каудальнее, в единый блок. И именно эта консолидация вызывает затруднения в определении, какое именно число позвонков участвует в формировании крестцового отдела – один или два (возможно, даже больше; Noble, 1926).

Строение заднего отдела позвоночника у двух видов *Oreophrynella* (*O. macconelli*, *O. quelchii*) мы исследовали на ализариновых препаратах (BMNH 1976.700, 1973.3494). Анализ показал, что крестцовые отростки формирует всего один позвонок, а именно VII; все более каудальные позвоночные сегменты входят в состав уростиля (то есть являются хвостовыми невральными дугами). Такое же строение крестцово-уростильного отдела известно для представителей Pipidae, которое тоже долгое время интерпретировали как сложный крестец. И именно анализ просветленных препаратов показал (Коваленко, 1999), что у всех пипид крестец простой (крестцовые диапофизы формирует всего один позвонок). Поэтому мы даем другой диагноз строения крестца у этого рода: имеется один крестцовый позвонок (VII), неподвижно соединенный с уростилем (вариант 2-000(1) + 4); пластины уростиля объединены с крестцовыми диапофизами.

О строении крестца у второго вида этой группы (*Osornophryne percrassa*) мы могли судить лишь по качественным рисункам авторов описания (Ruiz-Campanza, Hernandez-Camacho, 1976; fig. 7). Данных о количестве изученных экземпляров нет. Поэтому, прежде всего, возникает вопрос, является ли этот вариант строения нормой? На рисунке видно, что имеется шесть подвижно сочлененных предкрестцовых позвонков, VII позвонок недоразвит и слит с VIII. Принципиально важно, участвует ли недоразвитый позвонок в формировании крестцовых крыльев? Мы склонны думать, что не участвует. Поперечные отростки (в том числе и крестцовые) у бесхвостых амфибий являются производными невральной дуги. Вид сверху показывает, что слияние между VII и VIII сегментами произошло на очень ранних этапах онтогенеза – VII невральная дуга не успела сформировать даже те черты, которые развиваются до появления поперечных отростков (см. Коваленко, 1985; Коваленко, Данилов, 1994). И сверху, и снизу

зу видно, что основания расширенных диапофизов принадлежат VIII сегменту. Отсюда мы ставим диагноз: один крестцовый позвонок (VIII), объединенный с предкрестцовым (VII) и с уростилом (вариант 0–200(1) + 4); пластины уростилия объединены с крестцовыми диапофизами.

Однако даже если принять, что у *Osornophryne percrassa* имеется два крестцовых позвонка, то это не увеличит общее число вариантов строения крестца в семействе (и в отряде в целом), так как у другого вида – *O. bufoniformis* формально имеются два крестцовых позвонка (VII и VIII; вариант 2–200(1) + 4). У *O. bufoniformes* два последних туловищных позвонка тоже слиты (VII + VIII), но не так полно, как в предыдущем случае, и каждый из них несет расширенные диапофизы. Эти диапофизы слиты, но между ними имеется хорошо выраженная граница (Ruiz-Carranza, Hernandez-Samacho, 1976; fig. 8). Имеется и костная пластина уростилия, объединенная с крестцовыми диапофизами VIII позвонка.

Связь между числом вариантов строения крестца и объемом группы

К настоящему времени строение крестца Anura исследовано у представителей всех современных и одного полностью вымершего семейства (Palaeobatrachidae). Всего описано 45 вариантов (Коваленко, 2003). Однако степень исследованности семейств неодинакова. Из общего числа вариантов 12 встречаются как норма строения, причем в большинстве семейств всего 1–2 из них. У буфонид же мы зарегистрировали 8 вариантов строения. С чем связано такое высокое разнообразие – с особенностями эволюции этого семейства, с его большим объемом или с наибольшей исследованностью? Поставленные вопросы побудили нас использовать данные по буфонидам для проверки этих предположений.

Результаты сравнения данных, представленных в табл. 3 и 4, настолько ясны, что не требуют специального статистического подтверждения. Очевидно, что при увеличении объема рода или степени его изученности не наблюдается увеличения количества вариантов строения крестца. Можно привести следующие аргументы в пользу такого заключения.

1) В 17 родах разного объема (от 252 видов до монотипических) отмечен всего 1 вариант нормы крестца, причем типичный не только для семейства, но и для отряда в целом [вариант 0–020(1) + 0]. Это относится и к самому крупному и наиболее исследованному роду *Vifo* (всего 252 вида, исследовано 85 видов). 2) Все случаи увеличения числа вариантов до 2-х или 3-х, в том числе и резко отличающихся от основной нормы, относятся к ма-

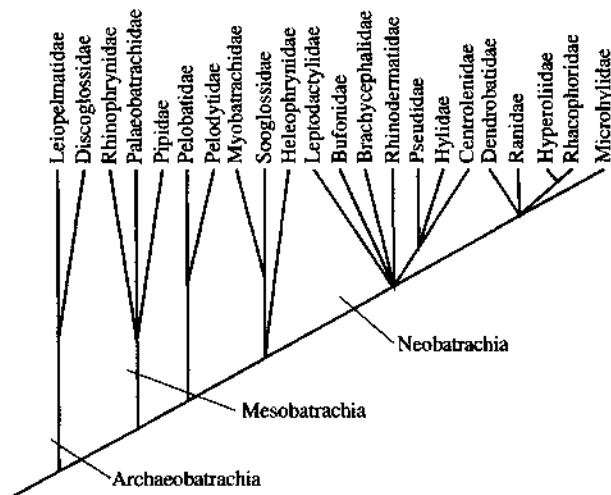


Рис. 3. Филогенетическая схема Anura (по: Duellman, Trueb, 1986, с изменениями).

леньким, а не к большим родам. Так, род *Osornophryne* (всего 6 видов, исследовано 5 видов) демонстрирует 3 варианта, и все они отличны от наиболее часто встречающегося в отряде. 3) Особенно показательным, что все случаи “неустановленной нормы” строения крестца (в маленькой выборке много вариантов) тоже относятся к мелким родам (их всего 3), которые полностью исследованы. 4) Все случаи уникальных для отряда вариантов строения встречаются именно в маленьких родах. Кроме того, маленький род может демонстрировать всего один вариант нормы, но он имеет отличия от обычной для отряда нормы сразу по нескольким признакам (вариант 2–000(1) + 4 – *Metaphryniscus*, *Oreophrynella*).

Что значит высокое разнообразие норм строения крестца у буфонид?

Разнообразие строения норм крестца в семействе Bufonidae можно оценить как максимальное. Однако увеличение числа видов отряда, исследованных на строение крестца, может в дальнейшем увеличить и число реализованных вариантов норм строения, при этом Bufonidae потеряют свое особенное положение. В качестве источников новой информации наиболее перспективными нам представляются крупные семейства, такие как Leptodactylidae, Hylidae и Microhylidae, а в их границах – мелкие рода, что подсказывают результаты анализа семейства Bufonidae.

Но если при увеличении объема данных, дистанция между диапазонами изменчивости Bufonidae и других семейств не изменится или изменится незначительно, то придется пересматривать либо состав этого семейства, либо его положение в общей филогенетической схеме от-

ряда. К сожалению, общие закономерности изменчивости столь мало изучены, что мы не можем предсказать, в какой группе следует ожидать больший диапазон изменчивости – примитивной или продвинутой? Положение Bufonidae в этой схеме не отвечает ни первой, ни второй характеристике – оно срединное (рис. 3). При такой постановке вопроса высоким разнообразием одного признака можно было бы пренебречь. Однако в формализованное описание крестца входит сразу несколько признаков и, по крайней мере, часть из них является принципиальной для понимания эволюции отряда в целом: общее число туловищных позвонков, число крестцовых, слияния в заднем отделе осевого скелета.

Прежде чем подводить итог под всеми сомнениями и вопросами, мы предлагаем читателю ознакомиться с той информацией, которую предоставляет метод спектров (Коваленко, 1996). Его результаты представлены в следующей части данной статьи.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны господину Б. Кларку (B. Clarke, BMNH) за предоставление возможности И.Г. Данилову изучить коллекции по Bufonidae в Британском музее естественной истории. Авторы выражают благодарность анонимным рецензентам за внимательное прочтение работы и ценные замечания.

Работа выполнена при поддержке Гранта Президента Российской Федерации по поддержке ведущих научных школ (НШ-1647.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дубинин В.Б., 1949. Изменение шейного отдела позвоночника в филогенезе и онтогенезе // Журн. общей биол. Т. 10. № 2. С. 42–75.
- Коваленко Е.Е., 1985. Строение, развитие и изменчивость позвоночника травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ. 16 с. – 1992. Аномалии позвоночника бесхвостых амфибий. С.-Пб.: СПбГУ. 142 с. – 1996. Анализ изменчивости крестца Anura. 1. Метод анализа изменчивости крестца бесхвостых амфибий // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 1. С. 52–66. – 1999. Строение крестцово-уростильного отдела в семействе Pipidae (Amphibia, Anura) // Там же. Т. 78. Вып. 1. С. 57–69. – 2000. Изменчивость посткраниального скелета бесхвостых амфибий (Amphibia, Anura) // Дис. ... докт. биол. наук. С.-Пб.: СПбГУ. 118 с. – 2003. Изменчивость крестца у шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (Pipidae) при нормальном морфогенезе конечностей // Зоол. журн. Т. 82. Вып. 10. С. 1222–1238.
- Коваленко Е.Е., Данилов И.Г., 1994. Редкие варианты аномального строения позвоночника бесхвостых амфибий // Вестн. СПбГУ. Сер. 3 (Биол.). Вып. 4. С. 10–24.
- Adolphi H., 1892. Über Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien. 1. *Bufo variabilis* Pall. // Morph. Jahrb. Bd. 19. H. 3. S. 313–375. – 1898. Ibid. 3. *Bufo cinereus* Schneid. // Ibid. Bd. 25. H. 1. S. 449–490.
- Al-Hussaini A.H., 1939. Notes on the anatomy of Egyptian toads (*Bufo regularis* Reuss and *Bufo viridis* Laur.) // Bul. Fac. Sci. Fouad I Univ. Cairo. V. 19. N. 3. P. 1–40. – 1941. The osteology of *Rana mascareniensis* Dum. et Bibr. // Ibid. V. 24. P. 75–89.
- Amiet J.-L., 1976. Observations anatomiques et biologiques sur le genre *Werneria* Poche, 1903 (Amphibiens Anoures, fam. Bufonidae) // Rev. Zool. Afr. V. 90. P. 33–45.
- Barbour T., 1938. Notes on "Nectophryne" // Proc. Biol. Soc. Washington. V. 51. P. 191–195.
- Benham W.B., 1894. Notes on a particularly abnormal vertebral column of the bull-frog and certain other variation in the anuran column // Proc. Zool. Soc. London. P. 477–481.
- Böhme G., 1977. Zur Bestimmung quartärer Anuren Europas an Hand von Skelettelementen // Wiss. Z. Humboldt- Univ. Berlin, Math.-Nat. B. 26. № 3. S. 283–300. – 1982. Osteologische Anomalien bei anuren Amphibien (Salientia) // Ibid. B. 31. № 3. S. 201–207.
- Boulenger G.A., 1898. The tailless batrachians of Europe, Part II. London. P. 211–376.
- Cannatella D.C., 1986. A new genus of bufonid (Anura) from South America, and phylogenetic relationships of Neotropical genera // Herpetologica. V. 42. P. 193–201.
- Cannatella D.C., Trueb L., 1988. Evolution of pipoid frogs: intergeneric relationships of the aquatic frog family Pipidae (Anura) // Zool. J. Linn. Soc. V. 94. P. 1–38.
- Cope E.D., 1889. The Batrachia of North America // Bul. U. S. Nat. Mus. N. 34. P. 1–525.
- Davis D., 1935. A new genera and family position for *Bufo borbonica* // Field Mus. Nat. Hist. Publ., Zool. Ser. 20. P. 87–92.
- Duellman W.E., Trueb L., 1986. Biology of Amphibians. N.-Y.: McGraw-Hill Book Co. 670 p.
- Ford L.S., Cannatella D.C., 1993. The major clades of frogs // Herpetological Monographs. № 7. P. 94–117.
- Frost D.R., 2002. Amphibian species of the world: an online reference. Vers. 2.21. Электронная база данных доступна по адресу: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>.
- Gluesenkamp A.G., 1995. A new species of *Osornophryne* (Anura: Bufonidae) from Volcan Sumaco, Ecuador with notes on other members of the genus // Herpetologica. V. 51. № 3. P. 268–279.
- Goto S., 1906. A few cases of meristic variation in the common toad and isopod // Annot. Zool. Japon. V. 5. P. 267–276.
- Grandison A.G.C., 1978. The occurrence of *Nectophrynoides* (Anura Bufonidae) in Ethiopia. A new concept of the genus with a description of a new species // Monit. Zool. Ital. (N.S.) Suppl. 11. P. 119–172. – 1980. A new genus

- of toad (Anura: Bufonidae) from the Republic of South Africa with remarks on its relationships // *Bul. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*. V. 39. P. 293–298. – 1981. Morphology and phylogenetic position of the west African *Didynamis sjoestedti* Andersson, 1903 (Anura: Bufonidae) // *Monit. Zool. Ital. (N.S.) Suppl.* 15. P. 187–215.
- Graybeal A., Cannatella D.C., 1995. A new taxon of Bufonidae from Peru, with descriptions of two new species and a review of the phylogenetic status of supraspecific bufonid taxa // *Herpetologica*. V. 51. № 2. P. 105–131.
- Holman J.A., 1963. Anuran sacral fusions and the status of the Pliocene genus *Anchylorana* Taylor // *Herpetologica*. V. 19. № 3. P. 160–166.
- Hoogmoed M.S., 1985. A new genus of toads (Amphibia: Anura: Bufonidae) from the Pacific slopes of the Andes in Northern Ecuador and southern Colombia, with the description of two new species // *Zool. Meded.* V. 59. P. 251–274. – 1987. New *Osornophryne* (Amphibia: Anura: Bufonidae) from the Atlantic versant of the Andes in Ecuador // *Ibid.* V. 61. P. 209–242.
- Inger R.F., 1960. A review of the Oriental toads of the genus *Ansonia* // *Fieldiana Zool.* V. 39. P. 473–503.
- Izecksohn E., 1968. Nova especie de “*Dendrophryniscus*” do estado do Rio de Janeiro (Amphibia, Salientia) // *Rev. Brasil Biol.* V. 28. № 4. P. 357–362.
- Kovalenko E.E., 1994. The compound sacrum in individual variability of common platanna (*Xenopus laevis*) // *Rus. J. Herpetol.* V. 1. № 2. P. 172–178.
- Kovalenko E.E., Danilov I.G., 2003. Variants of sacrum in the Bufonidae (Amphibia: Anura) // 12th Ord. Gen. Meet. Soc. Europ. Herpetologica. Programme & Abstracts. 12–16 Aug. 2003. St. Petersburg. P. 88.
- Lynch J.D., 1973. The transition from archaic to advanced frogs / Ed. Vial J. L. *Evolut. Biol. of the Anurans: Contemporary Res. on Major Problems*. Columbia: Univ. Missouri Press. P. 133–182.
- McCranie J.R., Wilson L.D., Williams K.L., 1989. A new genus and species of toad (Anura: Bufonidae) with an extraordinary streamadapted tadpole from northern Honduras // *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist.* № 129. P. 1–18.
- McDiarmid R.W., 1971. Comparative morphology and evolution of frogs of the Neotropical genera *Atelopus*, *Dendrophryniscus*, *Melanophryniscus*, and *Oreophrynella* // *Sci. Bul. Los Angeles Co. Mus. Nat. Hist.* № 12. P. 1–66.
- Moffat L.A., 1974. The development and adult structure of the vertebral column in *Leiopelma* (Amphibia: Anura) // *Proc. Linn. Soc. N. S. W.* V. 98. № 3. P. 142–174.
- Noble G.K., 1922. The phylogeny of the Salientia. I. The osteology and the thigh musculature, their bearing on classification and phylogeny // *Bul. Am. Mus. Nat. Hist.* № 46. P. 1–87. – 1926. The pectoral girdle of the brachycephalid frogs // *Am. Mus. Novit.* № 230. P. 1–14. – 1931. *The Biology of the Amphibia*. N.-Y.: McGraw-Hill Book. Co. 577 p.
- Poynton J.C., 1991. Amphibians of southeastern Tanzania: with special reference to *Stephopaedes* and *Mertensophryne* (Bufonidae) // *Bul. Mus. Comp. Zool.* V. 152. P. 451–473.
- Pregill G.K., 1981. Cranial morphology and the evolution of West Indian toads (Salientia: Bufonidae): resurrection of the genus *Peltophryne* Fitzinger // *Copeia*. P. 273–285.
- Raichouhury D.P., Das D.S., 1931. Observation on the malformations in the common Bengal toad, *Bufo melanostictus* (Schneid) // *Anat. Anz.* V. 71. P. 120–131.
- Ramaswami L.S., 1933. The vertebral column of some South Indian frogs // *Curr. Sci.* № 1. P. 306–309.
- Reig O., 1972. *Macrogenioglottus* and the South American bufonid toads / Ed. Blair W.F. *Evolution in the genus Bufo*. Austin: Univ. Texas Press. P. 14–36.
- Ritland R.M., 1955. Studies on the postcranial morphology of *Ascapus truei*. 1. Skeleton and spinal nerves // *J. Morphol.* V. 97. № 1. P. 119–177.
- Ruiz-Carranza P.M., Hernandez-Camacho J.I., 1976. *Osornophryne*, genero nuevo de anfibios bufonidos de Colombia y Ecuador // *Caldasia*. № 11. P. 93–148.
- Šanchiz B., 1998. Salientia / Ed. Wellnhofer P. *Handbuch der Paläoherpetologie*. Munchen: Verlag Dr. Friedrich Pfeil. 275 p.
- Savage J.M., Kluge A.G., 1961. Rediscovery of the strange Costa Rica toad, *Crepidius epioticus* Cope // *Rev. Biol. Trop.* № 9. P. 39–51.
- Sedra S.N., Shokralla N., 1958. Seven interesting abnormal urostyles of *Bufo regularis* Reuss // *Čs. Morfologie*. V. 6. № 1. P. 1–6.
- Señaris J.C., Ayarzagüena J., Gorzula S., 1994. Los sapos de la familia Bufonidae (Amphibia: Anura) de las tierras altas de la guayana venezolana: Descripción de un nuevo genero y tres especies // *Publ. Asoc. Amigos de Donana*. № 3. 1–37.
- Silverstone P.A., 1975. A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Dendrobates* Wagler // *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. Sci. Bul.* V. 21. P. 1–55.
- Špinar Z.V., 1972. Tertiary frogs from Central Europe. Prague: Czechoslovak Acad. Sci. 286 p.
- Taylor E.H., 1942. Extinct toads and frogs from the Upper Pliocene deposits of Meade County, Kansas // *Kansas Univ. Sci. Bul.* V. 28. № 10. P. 199–235.
- Tihen J.A., 1959. An interesting vertebral anomaly in a toad *Bufo cognatus* // *Herpetologica*. V. 15. № 1. P. 29–30. – 1960. Two new genera of African bufonids, with remarks on the phylogeny of related genera // *Copeia*. P. 225–233. – 1962. Osteological observations on New World *Bufo* // *The Amer. Midl. Natur.* V. 67. P. 157–183. – 1962a. A Review of New World fossil bufonids // *Ibid.* V. 68. P. 1–50.
- Trueb L., 1971. Phylogenetic relationships of certain Neotropical toads with the description of a new genus (Anura: Bufonidae) // *Contrib. Sci. Los Angeles Co. Mus.* № 6. P. 1–40. – 1973. Bones, frogs, and evolution / Ed. Vial J. L. *Evolut. Biol. of the Anurans: Contemporary Res. on Major Problems*. Columbia: Univ. Missouri Press. P. 65–132.
- Zweifel R.G., 1956. Two pelobatid frogs from the Tertiary of North America and their relationships to fossil and recent forms // *Amer. Mus. Novit.* № 1762. P. 1–45.

**DIVERSITY OF THE SACRAL-UROSTYLE REGION
IN THE FAMILY BUFONIDAE (AMPHIBIA, ANURA).
1. ACTUAL DIVERSITY OF SACRUM IN BUFONIDAE**

E. E. Kovalenko¹, I. G. Danilov²

¹St. Petersburg State University, St. Petersburg 199034, Russia

²Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia

The authors' and literature data on the normal morphology of the sacralurostyle region in the family Bufonidae (171 species of 31 genera) are reviewed. Controversial variants of the structure are discussed. A new diagnosis is proposed for them, for so-called synsacrum in particular. By the example of Bufonidae family, as the most investigated one in respect to the sacrum structure, the diversity of normal variants of sacrum morphology was shown independent of the number of species in the genus (group volume). The reasons for the high diversity of the sacral region in Bufonidae are discussed.