УЛК 597.828:591.471.32

РАЗНООБРАЗИЕ КРЕСТЦОВО-УРОСТИЛЬНОГО ОТДЕЛА В СЕМЕЙСТВЕ BUFONIDAE (AMPHIBIA, ANURA). 2. АНАЛИЗ РАЗНООБРАЗИЯ МЕТОЛОМ СПЕКТРОВ

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

¹С.-Петербургский государственный университет, С.-Петербург 199034 ²Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034 е-mail: dig@mail333.com Поступила в редакцию 30.07,2004 г.

Статья посвящена анализу разнообразия норм строения крестца в семействе Bufonidae методом спектров (Коваленко, 1996). Оценены потенциальные возможности разнообразия крестца буфонид и отряда в целом, а также запреты на определенные комбинации признаков. Показано, что сложный крестец Anura фактически является мифом, который долгое время поддерживался благодаря проблемам его описания.

В 1-й части статьи (см. Коваленко, Данилов, 2...) было показано, что широкий диапазон вариантов строения норм крестца в семействе Вибопідае существенно выделяет его из всех остальных семейств бесхвостых амфибий (как примитивных, так и продвинутых). 2-я часть статьи посвящена анализу разнообразия норм строения методом спектров (Коваленко, 1996). Основная цель анализа – оценка изменчивости норм крестца буфонид на качественном уровне, сравнение спектра ее изменчивости со спектром отряда в целом и со спектром остальных семейств отряда.

Основной смысл метода спектров состоит в оценке изменчивости конкретной группы относительно всего спектра потенциальных возможностей: например, — сколько, и какие именно комбинации из числа возможных для отряда реализованы тем или иным семейством. Такой подход позволяет: 1) говорить о степени изменчивости, выраженной в объективном показателе — степени приближения к максимальным возможностям; 2) подвергнуть анализу запрещенные (или маловероятные) комбинации признаков; 3) при оценке как возможностей, так и запретов оперировать комбинациями признаков.

В свете полученных данных о закономерностях изменчивости норм крестца будет обсужден вопрос о сложном крестце у бесхвостых амфибий.

В статье использованы собственные и литературные данные о строении крестцово-уростильного отдела у представителей отряда. Подробная информация об объеме и источниках материала приведена в 1-й ч. статьи (Коваленко, Данилов, 2...). Все необходимые для понимания спектров количественные данные приведены в самих спектрах.

Практическое использование метода спектров предполагает следующие операции:

- 1) Единообразное и формализованное описание вариантов строения (комбинаций признаков) в виде формулы, что позволяет понимать строение конкретного варианта однозначно. О способе кодирования вариантов строения крестца см. раздел "Материал и методы" в первой части данной статьи.
- 2) Для анализа варианты нормы, встреченные в интересующей нас группе, вносятся в общий спектр потенциальных возможностей отряда (рис. 1). Этими данными заполняются ячейки спектра. В зависимости от целей анализа ячейки просто закрашиваются или в них проставляются некие символы (рис. 1), или указывается число реальных единиц, у которых встречен данный вариант строения (число экземпляров, видов, родов и др.; рис. 2, 3). Спектр потенциальной изменчивости крестца для отряда (Sp Anura) был рассчитан ранее (о принципе его построения см. Коваленко, 1996, 2000); он представляет собой шаблон для анализа как нормальных, так и аномальных вариантов крестца. В данной статье этот исходный спектр будет модифицирован под задачи работы, в которые входит анализ только норм строения, и будет показан принцип построения нового шаблона).
- 3) После заполнения шаблона проводится анализ числа и положения реальных вариантов в потенциальном спектре, а также соотношения их частот, т.е. дается оценка возможностей данной группы.
- Особую информацию представляет анализ числа и положения пустых ячеек спектра, служа-

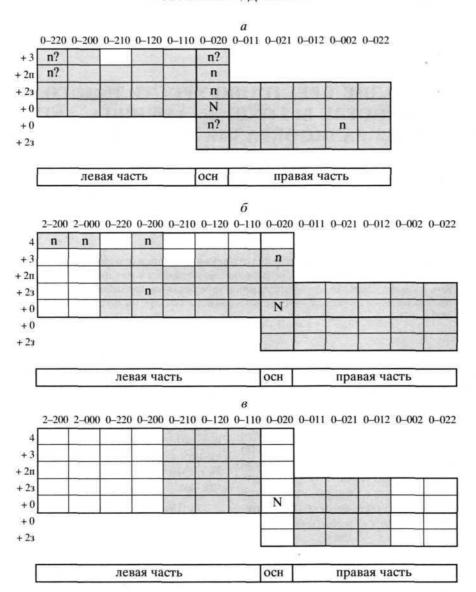


Рис. 1. Преобразование исходного спектра потенциальной изменчивости крестца Апига для анализа норм строения (a- исходный полный спектр потенциальной изменчивости крестца отряда, составленный в 1996 г.; $\delta-$ спектр потенциальной изменчивости крестца отряда, расширенный за счет новых вариантов нормы (2003 г.); a- положение асимметричных вариантов строения в новом спектре): осн – основной столбец и строка спектра, в котором располагается доминирующая по частоте норма строения (N) и большинство более редких норм строения крестца (n); n? — описанная норма строения, диагноз которой вызывает сомнения; знаки сверху и справа от спектра – коды столбцов и строк, соответственно (координаты ячеек, которые вместе составляют формулу варианта строения); левая и правая части – см. текст.

щих основой для анализа запретов на определенные комбинации признаков.

Знаки над спектром и слева от него (рис. 1a) представляют собой координаты ячеек — составные части формулы варианта (подробнее о кодировке вариантов см. 1-ю ч. данной статьи). Первая часть формулы имеет четыре позиции и кодирует число крестцовых диапофизов (0, 1, 2) и их положение на VII, VIII, IX и X сегментах; расположение кодов в верхней строке (над спектром) справа налево означает все более краниальное

положение крестца. Верхняя и нижняя части спектра (рис. 1a) содержат аналогичные варианты строения (зеркально отраженные в спектре). Но в верхней части расположены варианты с 9-ю туловищными позвонками (центральный столбец) или меньшим их числом (левая часть спектра), тогда как в нижней части – варианты с 10-ю туловищными позвонками. Знаки слева от спектра обозначают число слившихся позвоночных сегментов (обозначения выбраны относительно наиболее обычного крестцового – IX). Таким обра-

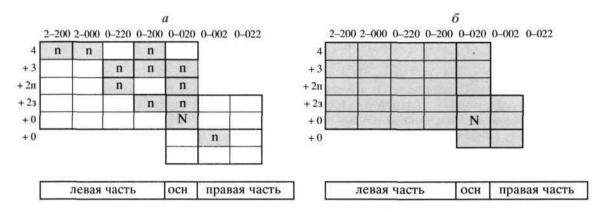


Рис. 2. Шаблон для сравнения диапазона изменчивости норм строения крестца Anura: a — спектр всех симметричных вариантов строения крестца и положение в нем реальных норм его строения, δ — спектр потенциальной изменчивости норм строения крестца (шаблон для анализа). Обозначения, как на рис. 1.

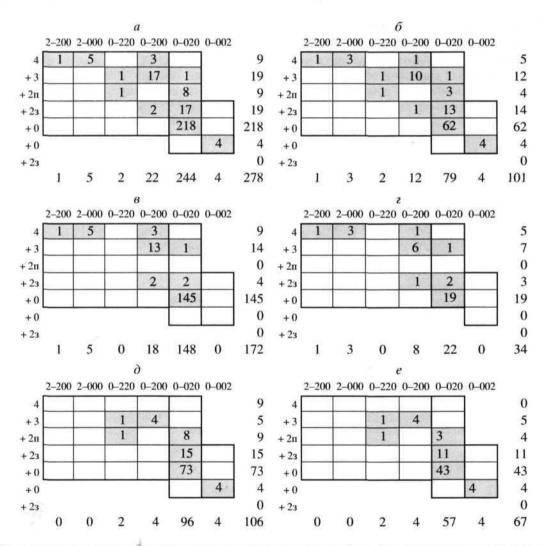


Рис. 3. Спектры реальной изменчивости нормы крестца на уровне видов (a, e, d) и на уровне родов (f, e, e): a, f – реальное разнообразие норм строения крестца в отряде (Sr Anura) относительно потенциальных возможностей отряда (Sp Anura); a, e – Sr Bufonidae в Sp Anura; a, e – Sr Anura без Bufonidae. В ячейках спектра на уровне видов и родов проставлено число тех из них, у которых встречен данный вариант нормы крестца; числа под спектром и справа от него отражают частоту встречаемости вариантов столбца и строки (результат суммирования); число в нижнем правом углу – сумма норм на уровне видов или родов. Обратите внимание, что сумма норм на уровне видов совпадает с количеством изученных видов, а на уровне родов – нет, так как у отдельных родов может быть более одной нормы (см. 1-ю ч. данной статьи). Остальные обозначения как на рис. 1.

зом, возможны следующие варианты обозначений: "+0" — все элементы подвижно сочленены (VIII, IX, уростиль); "+23" — слиты два задних, т.е. IX + уростиль; "+2п" — слиты только два передних (IX + VIII); "+3" — слиты все три (VIII + IX + уростиль); "+4" — слиты четыре задних элемента (VII + VIII + IX + уростиль). В верхней части спектра (строки снизу вверх) и в нижней части спектра (строки сверху вниз) содержатся варианты, в которых объединено все большее число позвоночных сегментов.

Числа справа и снизу от спектра (рис. 2, 3) показывают сумму реально встреченных вариантов (в строке или столбце, соответственно). Число в нижнем левом углу — общее число исследованных единиц (экземпляров, видов, родов).

Модификация спектра изменчивости крестца

Одно из преимуществ метода состоит в том, что спектры можно легко модифицировать в связи с получением новых данных или под конкретные задачи исследования. В рассматриваемом случае оба повода имели место. Среди представителей Bufonidae были выявлены новые для отряда варианты строения крестца (см. 1-ю ч. статьи) – с участием VII позвонка, что не учитывал ранее построенный спектр. В связи с этим спектр необходимо было расширить, добавив в него новые группы комбинаций. С другой стороны, задачей работы был анализ норм строения, поэтому некоторые части расширенного спектра можно было исключить из рассмотрения (а именно, асимметричные варианты крестца1). Для этого нужно было провести следующие операции.

Спектр потенциальной изменчивости крестца отряда, построенный ранее (Коваленко, 1996) включал как симметричные, так и асимметричные варианты строения (рис. 1a), так как был ориентирован на анализ не только норм строения, но и вариантов индивидуальной изменчивости. Реальные варианты строения заполняли его

почти полностью (45 вариантов из 46 возможных для отряда), но большинство норм строения и наиболее популярные варианты индивидуальной изменчивости располагались в пределах центрального столбца (0–020 — варианты с единственным крестцовым позвонком — IX). Относительно этого столбца спектр был симметричен: его левая и правая части содержали одинаковое число возможных для отряда вариантов строения.

Новые варианты нормы заставили увеличить спектр (рис. 16) на два столбца слева (2-200 и 2-000 – участие VII и VIII или только VII позвонков) и на одну строку сверху ("+4", что означает, что слиты четыре задних сегмента – VII, VIII, IX и уростиль). Отметим в расширенном спектре асимметричные варианты (рис. 1в) и удалим их (или скроем). Внеся в полученный спектр все известные на настоящий момент нормы строения крестца (рис. 2a), мы увидим, что в последнем столбце правой части спектра (0-022 - крестцовыми являются IX и X позвонки), а также в нижней строке той же части спектра (+23 – слияние IX и X позвонков) не заполнена ни одна ячейка. Это дает повод исключить эти группы вариантов из числа наиболее вероятных для отряда норм строения2.

В результате этих операций получен спектр потенциальных возможностей нормы крестца отряда (рис. 26), который можно использовать как шаблон для сравнения диапазона изменчивости в разных семействах. Он оказался резко асимметричным относительно основного столбца (0–020), где сосредоточены наиболее популярные для отряда варианты строения.

Анализ возможностей изменчивости

Степень изменчивости норм крестца

Заполним шаблон, проставив в ячейках число видов, у которых встречены данные варианты строения³. Спектр потенциальной изменчивости норм крестца (Sp N Anura) содержит 29 комбинаций (рис. 3a, 3б), из которых 12 встречены как реальные варианты строения (заполненные ячейки). Таким образом, потенции отряда реализованы примерно на 40%. Из этого числа 2 варианта (столбец 0–220) описаны только у вымерших Palaeobatrachidae (Špinar, 1972) и 5 вариантов – только у современных представителей Вufonidae (рис. 3a, 3a). Если из общего спектра отряда исключить данные по буфонидам (рис. 3d, 3e), то потенции отряда окажутся реализованными всего на 24%.

При сравнении спектра изменчивости современных видов Bufonidae (рис. 3*в*) со спектром всех

¹ Проблема симметрии и асимметрии гомодинамных элементов осевого скелета рассматривалась нами ранее (Коваленко, 1992 и др.) и было показано, что абсолютно симметричное строение встречается так же редко, как резко асимметричное. В частности, это касается формы, величины и направления поперечных отростков позвонков. Следовательно, можно говорить только о примерной симметрии позвонков. В данной статье под асимметричным крестцом понимается следующий вариант строения. Первое - нечетное число крестцовых диапофизов. Поскольку один позвонок может сформировать максимум два поперечных отростка, то нечетное число может означать, что какой-то позвонок несет всего один крестцовый диапофиз. Второе – общее число крестцовых диалофизов может быть и четным, но они могут располагаться на разных позвонках так, что какие-то позвонки будут нести всего один крестцовый отросток. Таким образом, в данном случае под асимметрией крестцового отдела понимаются все варианты строения, когда крестцовый диапофиз сформирован только на одной стороне какого-либо позвонка.

² О принципах определения спектра потенциальных возможностей подробнее см. Коваленко, 1996.

³ Здесь и далее речь пойдет только о вариантах строения нормы.

Таблица 1. Степень исследования крестца современных видов Anura

Семейство	Число современных таксонов					
	семейств	родов		видов		
		всего	иссле- довано	нсего	иссле- довано	
Bufonidae	1	33	31	446	172	
Остальные	28	319	53	4392	90	
Всего	29	352	84	4838	278	

Примечание. Данные о количестве современных родов и видов по: Frost (2002). Количество исследованных родов и видов указано на основе постоянно пополняемой базы данных авторов, включающей как литературные источники, так и собственные наблюдения.

остальных современных семейств (рис. 3д) обращают на себя внимание два момента: степень изменчивости крестца буфонид такая же, как у всех остальных современных семейств, вместе взятых, и даже на 1 вариант превышает последние: 8 и 7 вариантов, соответственно); сравниваемые спектры не одинаковы по положению реальных вариантов строения. Если к этому добавить, что диапазон изменчивости крестца в каждом семействе ограничен 1-2 вариантами, а у Bufonidae отмечено 8 вариантов (5 из которых встречаются только у них), то становится очевидным, что Bufonidae вносят непропорционально большой вклад в заполнение общего спектра (рис. 3а). Степень изменчивости крестца буфонид значительно выше, чем у всех остальных семейств. Но обратим внимание и на явную диспропорцию в числе видов, для которых исследованно строение крестца (табл. 1). Число исследованных видов буфонид превышает число их во всех остальных семействах (табл. 1) -172 (62%) и 106 (38%), соответственно. Несравнимо выше и доля исследованных родов по сравнению с остальными семействами (табл. 1) – 94% (31 род из 33) и 17% (53 рода из 319), соответственно.

Особенно наглядна эта диспропорция при сравнении доли исследованных видов и родов в крупных семействах (мелкие исследованы более полно). Среди крупных семейств (табл. 2), с количеством родов более 20 доля последних, для которых исследованно строение крестца, колеблется от 6 до 20%, в то время как у буфонид этот показатель достигает 94%; доля исследованных видов у буфонид — почти 39%, в других семействах она едва превышает 3%.

В результате возникает сразу несколько вопросов. Действительно ли Bufonidae — наиболее разнообразны по строению крестца или это лишь эффект большей исследованности семейства? Насколько велика вероятность того, что с увеличением исследованности других семейств спектр отряда окажется более полным или даже выйдет за очерченные нами границы? Действительно ли спектр потенциальных возможностей отряда в отношении норм строения так резко асимметричен или это результат преимущественного исследования определенных семейств?

Казалось бы, на эти вопросы можно ответить только опытным путем (расширением числа исследованных видов). Однако метод спектров предоставляет и другие возможности. Можно попытаться предсказать результат с помощью одного из показателей спектров, а именно — правила спектра.

Правило спектра изменчивости крестца отряда и семейства Bufonidae

Правило спектра (характер реализации потенциальных возможностей) в первую очередь зависит от соотношения частот его вариантов. Если частоты вариантов из спектра потенциальной изменчивости группы имеют примерно равные воз-

Таблица 2. Доля исследованных видов и родов (%) на строение крестца в крупных (включающих более 20 родов) семействах Anura

	Число				
Семейство	родов		видов		
	всего	исследованных	всего	исследованных	
Bufonidae	33	94	446	38.6	
Myobatrachidae	21	19	121	3.3	
Leptodactylidae	49	20	1097	0.9	
Hylidae	42	12	844	0.6	
Ranidae (включая Arthroleptidae, Astylosternidae, Hemisotidae, Mantellidae, Petropedetidae)	65	6	955	1.8	
Microhylidae	69	6	378	1.1	

Примечание. См. примечание к табл. 1. Семейство Bufonidae выделено как наиболее изученное.

можности реализации, заполнение спектра зависит только от объема выборки – чем больше выборка, тем полнее спектр. При недостатке фактического материала, спектр должен заполняться случайным образом (мозаично, незакономерно). Такой рисунок спектра означает, что правило заполнения спектра отсутствует.

Если же варианты неравноправны по вероятности их реализации, это должно отражаться на характере заполнения спектра потенциальных возможностей. Прежде всего, можно ожидать, что полнота спектра будет увеличиваться непропорционально увеличению объема выборки. Например, при возрастании числа исследованных единиц (родов, видов, экземпляров) будет быстрее изменяться не число вариантов, а число единиц определенных вариантов: в спектре количество заполненных ячеек будет возрастать медленнее, чем цифры в ячейках. Такая картина приводит к выводу, что заполнение спектра зависит не столько от объема выборки, сколько от соотношения частот вариантов. Последнее означает, что имеются какие-то ограничения на одни варианты и преимущества в частоте у других. Тогда по распределению реальных вариантов в спектре и соотношению их частот можно сформулировать правило заполнения спектра и с его помощью предсказать, какова вероятность реализации всех остальных потенций группы.

Ранее было показано, что индивидуальная изменчивость у представителей разных семейств подчиняется определенному правилу (Коваленко, 1996, 2000, 2003). Проверим (вначале на уровне отряда), существует ли правило спектра изменчивости для норм крестца.

У подавляющего большинства видов отряда (244 из 278 исследованных, 88%) единственным крестцовым является IX позвонок (столбец 0-020, рис. 3а), и наиболее вероятная комбинация в этой группе (218 из 278, 78%) – подвижное сочленение крестцового позвонка и с предкрестцовым, и с уростилем (строка "+0", рис. 3а). Эту комбинацию можно назвать нормой среди норм строения, так как она частотно настолько преобладает над остальными возможными вариантами, насколько обычно преобладает норма над вариантами индивидуальной изменчивости в пределах вида (доля остальных вариантов составляет от 0.4 до 6.3%). Чтобы избежать тавтологии и разночтений (норма среди норм), назовем наиболее популярный вариант строения крестца (ячейка 0-020(1)+0) основным вариантом для отряда, а наиболее популярную группу комбинаций (столбец 0-020) - основной группой вариантов (основным столбцом спектра).

Все ячейки общего для отряда спектра норм крестца (рис. 3*a*), располагающиеся слева от основного столбца (левая часть спектра), представ-

ляют собой комбинации, в которых крестец располагается на позвонках, находящихся ближе к переднему концу тела, чем в основном столбце (смещение крестца вперед4). В правой части спектра располагаются ячейки, содержащие варианты, в которых положение крестца более каудальное, чем в основном столбце. Сравнение правой и левой частей спектра дает бесспорный результат: более краниальное положение крестца (относительно обычного IX позвонка) значительно вероятнее для известных видов бесхвостых амфибий, чем более каудальное. Это видно и по числу потенциально возможных вариантов (общее число ячеек соответствующих частей спектра – 20 и 3), и по числу реальных вариантов (число заполненных ячеек 7 и 1), и по общему числу видов (по цифрам в заполненных ячейках – 30 и 4). Видно, что спектр отряда имеет диагональное заполнение от нижнего правого угла к левому верхнему (а не мозаичное). Следовательно, имеется некоторая закономерность реализации норм строения. В чем она заключается?

Закономерность заполнения основного столбца (единственным крестцовым является IX позвонок) можно сформулировать следующим образом. Наибольшую вероятность имеет вариант, в котором все элементы заднего отдела сочленены подвижно (строка "+0" верхней части спектра – 218 видов, рис. 3а). Следующими по популярности являются варианты, в которых крестцовый позвонок слит или с уростилем (строка "+23" -17 видов), или с предкрестцовым (строка "2п" – 8 видов). Самую низкую вероятность имеет вариант VIII + IX + уростиль (строка "+3", 1 вид). Присоединение к этому блоку еще и VII позвонка (верхняя ячейка основного столбца), а также наличие автономного Х позвонка (нижняя ячейка основного столбца) - в качестве нормы строения не встречены ни разу. Эти комбинации либо запрещены, либо имеют слишком низкую вероятность.

Закономерности заполнения правой части спектра, казалось бы, не просматриваются, поскольку реально встречен всего 1 вариант (рис. 3a). Но даже единственный вариант, будучи оцененным относительно всех потенциальных возможностей своей части спектра, несет определенную информацию. Это вариант (столбец 0–002) означает, что единственным крестцовым является полноценный X позвонок, причем не слитый ни с предшествующим позвонком, ни с уростилем (строка +0 нижней части спектра), то есть речь идет об увеличении числа туловищных позвонков до 10.

⁴ Смещение крестца вперед (или назад) — понятие, которое батрахологи часто используют при описании аномальных вариантов строения, а также при обсуждении эволюционных тенденций отряда. С нашей точки эрения, это понятие некорректно (см. раздел "Обсуждение" ч. 2 данной статьи), но поскольку пока оно общепринято, в некоторых случаях мы будем использовать его в качестве дополнительного.

Этот вариант отмечен достаточно редко — всего у 4-х видов из 278 исследованных. Однако эти 4 вида (рис. 3a) представляют еще и 4 разных рода (рис. $3\overline{o}$) — два современных (Ascaphus, Leiopelma) и два вымерших (Notobatrachus, Vieraella⁵).

Учитывая, что в этой части спектра имеется всего 3 потенциально возможных варианта, можно было ожидать, что число исследованных родов и видов дадут более равномерное заполнение ячеек, если не существует ограничений на комбинации. Но, по-видимому, ограничения все же существуют, и соседние ячейки в этой части спектра остались незаполненными неслучайно. И тому есть объяснение. Наиболее высокую вероятность имеют варианты основного столбца (0-020). Отклонения от него (вправо и влево) менее вероятны. При сравнении левой и правой частей спектра (см. выше) - варианты левой части имеют явно более высокую вероятность реализации, чем правой. Это уже существенно ограничивает заполнение левой части спектра (требуется произведение вероятностей двух низкочастотных параметров).

В пределах правой части спектра заполнена та ячейка, которая предполагает, что крестцовым является полноценный X позвонок, подвижно сочлененный с передним позвонком и уростилем (4 вида и 4 рода). В индивидуальной изменчивости варианты строения с увеличением числа туловищных позвонков встречаются (рис. 1а, две нижние строки правой части спектра), причем как в продвинутых семействах (Bufonidae, Ranidae), так и в примитивных (Discoglossidae). У последних (например, у Bombina) эти варианты показывают даже довольно высокие для аномалий частоты, но только при условии подвижного сочленения между задними элементами (рис. 4θ , строки "+0"). Достаточно предположить, что вероятность любых слияний в заднем отделе позвоночника (при условии 10 туловищных позвонков) ниже, чем вероятность их автономного развития, и факт незаполнения ячеек этой части спектра становится объяснимым. Требуется произведение вероятностей трех составляющих: вероятность отклонения от вариантов основного столбца, вероятность отклонения в сторону именно правой части спектра, вероятность слияний между задними элементами осевого скелета для вариантов правой части спектра. Примем это заключение как рабочую гипотезу для дальнейших рассуждений. Косвенно его поддерживают данные по индивидуальной изменчивости (Коваленко, 1996, 2000) – варианты слияний в крестцовом отделе при наличии 10 туловищных позвонков исключительно редки (рис. 4a). Они отмечены пока только у представителей родов Bufo и Rana, а вероятность каждого из них составляет 0.01-0.02%.

Закономерности заполнения левой части спектра более очевидны. Левая часть содержит 20 потенциально возможных вариантов с участием VIII и IX позвонков (столбец 0-220), только VIII (столбен 0-200), только VII (столбен 2-000), VII и VIII позвонков (столбец 2–200). При этом в качестве норм строения реализованы всего 7 вариантов, и располагаются они в спектре не случайным образом. Порядок столбцов (справа налево от основного столбца) отражает в целом все более краниальное положение крестца. Порядок строк (снизу вверх от основного варианта) отражает в целом слияние все большего числа сегментов в заднем отделе позвоночника. Характер заполнения этой части спектра реальными вариантами отражает общие закономерности. Один крестцовый позвонок имеет большую вероятность, чем два, независимо от порядкового номера крестцовых сегментов (ср. частоты столбцов 0-200 и 0-220, а также - 2-000 и 2-200). Чем более краниальное положение имеет крестец, тем меньше вероятность полного заполнения соответствующего столбца (ср. частоты столбцов 0-020, 0-200 и 2-000, что соответствует IX, VIII и VII крестцовым позвонкам). Иными словами – чем краниальнее расположен крестец, тем выше вероятность слияния сегментов в заднем отделе позвоночника.

Итак, имеется правило спектра изменчивости крестца отряда, и его можно сформулировать следующим образом. Заполнение всего спектра в целом можно назвать диагональным (от правого нижнего угла к левому верхнему) и асимметричным (с преобладанием вероятностей левой части над вероятностями правой). В левой части большую вероятность имеют верхние ячейки, в правой части — нижние. Какую информацию несут эти факты?

Среди нормальных вариантов строения число туловищных позвонков у известных видов бесхвостых амфибий колеблется от 10 до 7 (столбцы слева направо). Последний туловищный позвонок всегда несет крестцовые отростки, при этом чем меньше туловищных позвонков, тем больше вероятность формирования слияний в заднем отделе позвоночника; вероятность формирования двух крестцовых позвонков всегда много ниже, чем одного, и характерна для вариантов левой части спектра (при более краниальном положении крестца).

Это правило было сформулировано по данным видового разнообразия отряда (рис. 3a), но оказалось справедливым и для спектров изменчивости крестца, составленных отдельно для Вufonidae (рис. 3a) и для всех остальных семейств отряда (рис. 3d). Однако в 1-й части статьи было показано, что разнообразие вариантов строения крестца не коррелирует с объемом родов. Это означает, что выявленные закономерности могут

⁵ Согласно другой интерпретации (Baez, Basso, 1996), Vieraella имеет 11 туловищных позвонков.

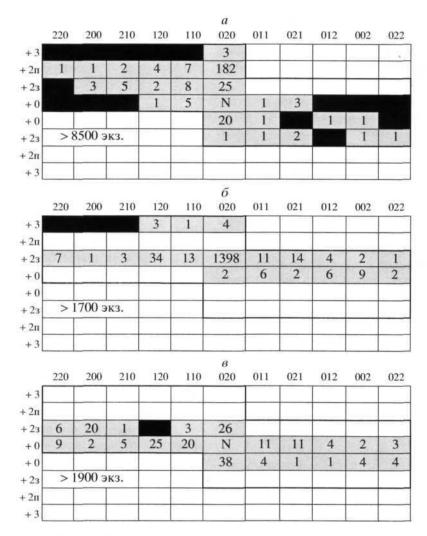


Рис. 4. Спектры индивидуальной изменчивости крестца у разных родов Anura: a — спектр реальной изменчивости у представителей рода Rana (Sr Rana в Sp Anura), собственные и литературные данные; δ — спектр реальной изменчивости у представителей рода Rana (Sr Rana в Sp Anura), только собственные данные; θ — спектр реальной изменчивости у представителей рода Rana (Sr Rana в Sp Anura), собственные и литературные данные. Серым цветом отмечены реально встреченные варианты в изменчивости; черным — варианты, не встреченные в реальной изменчивости, но предположительно возможные для данной группы (достраивающие спектр потенциальной изменчивости). В ячейках проставлено число экземпляров, у которых встречен данный вариант строения. Для спектров θ и θ суммирование невозможно из-за частого отсутствия информации об объеме выборки (числе нормальных вариантов строения) в литературных источниках, поэтому число исследованных экземпляров оценено приблизительно. Остальные обозначения как на рис. 1.

не выполняться при проведении анализа на уровне родов. Для проверки этого предположения мы построили такие же спектры, но в ячейках проставили число родов (рис. 36, 3ε , 3ε). Как видно, полученные спектры показали те же закономерности.

Таким образом, несмотря на то, что Bufonidae в отношении строения крестцового отдела позвоночника — наиболее изученное на настоящий момент семейство, правило изменчивости крестца у его представителей соответствует правилу изменчивости такового у представителей всех остальных семейств (и на уровне видов, и на уровне родов), т.е. это правило является общим для отряда

в целом. Наиболее вероятно, что оно не изменится даже при увеличении объема данных о строении крестца у еще неисследованных представителей отряда. Это означает, что степень заполнения спектра отряда, если и увеличится, то незначительно: скорее всего, просто возрастет дистанция между вероятностями реализации типичных и редких вариантов строения. В случае, если число вариантов строения крестца в других, пока менее исследованных семействах сравняется с таковым в семействе Bufonidae, последнее потеряет статус "самого разнообразного семейства" и окажется не таким оригинальным, как это видится сейчас. Если же при увеличении объема данных сущест-

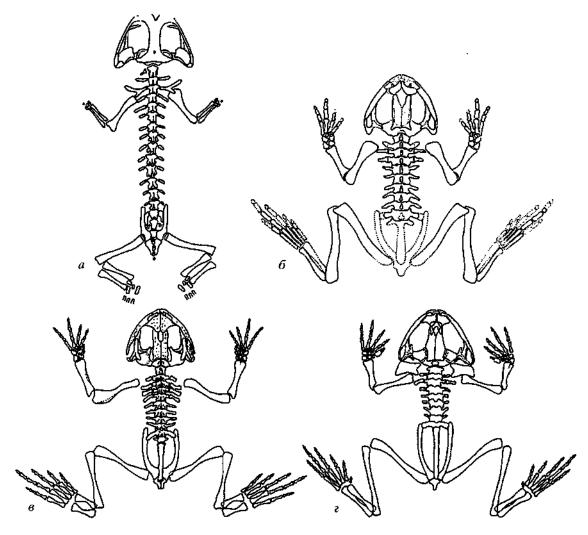


Рис. 5. Строение крестцового отдела в отряде Proanura (a) и у ранних представителей отряда Anura (δ - ϵ): a – скелет Triadobatrachus massinoti, ранний триас Мадагаскара, вид сверху; δ – скелет Vieraella herbstii, ранняя юра Аргентины, вид сверху; ϵ – скелет Notobatrachus degiustoi, поздний триас Аргентины, вид сверху; ϵ – скелет Eodiscoglossus santonjae, поздняя юра или ранний мел Испании, вид сверху (все по: Estes, Reig, 1973).

венная разница в диапазоне изменчивости крестца между Bufonidae и остальными семействами тем не менее сохранится, необходимо обратить более пристальное внимание на положение этого семейства в общей филогенетической схеме.

Анализ запретов на комбинации

Обычно анализ реального разнообразия норм строения включает процедуру построения более или менее полного ряда изменчивости признака и определения в нем наиболее примитивного члена ряда (рис. 5). Далее, в зависимости от положения примитивной формы в этом ряду, определяют одно или несколько направлений изменений (от примитивной формы к продвинутым), т.е. реконструируют динамику изменения отдельных признаков по статическим картинкам (фактически используя прием мультипликации).

Отметим две логические погрешности такого подхода. Первая заключается в том, что ряды строятся из реально встреченных состояний отдельных признаков, и именно они оказываются наиболее полными (например, ряд из порядкового номера крестцового позвонка, ряд из числа слившихся позвонков и т.п.). Затем эти ряды совмещаются, и оказывается, что ряд реальных комбинаций прерывистый (в подавляющем большинстве случаев из реальных комбинаций непрерывные ряды построить практически невозможно). Однако этим обстоятельством пренебрегают, и недостающие комбинации берутся из числа аномальных вариантов (например, Дубинин, 1949) или просто домысливаются. Складывается впечатление, что исследователи априори исходят из того, что состояния признаков свободно комбинируются между собой, хотя хорошо известно, что таких признаков очень немного.

Вторая логическая погрешность имеет в своей основе то, что никак не используется и не обсуждается, как если бы она "по умолчанию" считалась незначимой. Но такая информация не может быть незначимой ни с точки зрения общей идеи отбора (она должна входить в характеристику успециых и неуспешных вариантов), ни с точки зрения целостности организма (коррелятивных изменений в ходе развития). Наконец, ее нельзя не учитывать при реконструкции "недостающих переходных форм", которые, для того чтобы осуществить переход от одной нормы к другой, должны иметь достаточно высокую частоту реализации (хотя бы для противостояния случайной элиминации). Фактически исследователи, не учитывающие вероятность комбинаций признаков, исходят из того, что если есть пример реализации состояния "А1" (одно из состояний признака А) и состояния "В1" (одно из состояний признака В), то комбинацию "А1-В1" можно принять в качестве переходной в процессе филогенеза, без учета того, насколько велика ее вероятность.

Эти неоправданные допущения (свободное комбинирование и представление о том, что вероятность комбинации не имеет значения) и приводят к тому, что модели эволюционных преобразований приобретают явно искусственный оттенок за счет попыток создания непрерывного ряда, вопреки реальным данным. Большинство филогенетических схем содержит множество таких узлов, в которых располагаются свободно домысленные (предполагаемые) комбинации признаков.

Метод спектров – оценка реальных возможностей относительно потенциальных – позволяет выявить правило расположения пропусков (пустых ячеек). То есть метод дает основания для анализа запретов на те или иные комбинации и исключения этих комбинаций в качестве переходных форм, если вероятность их слишком низка.

Так, спектр изменчивости крестца Anura показывает существование связи между положением крестца на том или ином сегменте и вероятностью слияния позвонков в заднем отделе туловища чем краниальнее положение крестца, тем больше вероятность слияний (и наоборот). Следовательно, уже нельзя произвольно допустить возможность реализации любой комбинации из реально встреченных состояний всех признаков. Например, спектр показывает, что сочетание признаков -VII крестцовый позвонок (столбец 2–000), за которым следуют нормально сформированные VIII и IX туловищные позвонки, а за ними – уростиль, при условии подвижного сочленения между собой всех этих элементов (нижняя ячейка столбца) - не может быть реализовано как норма строения. Такая комбинация невозможна (или имеет слишком низкую вероятность реализации), хотя по отдельности все ее составляющие встречаются среди норм строения крестца бесхвостых амфибий.

Этот пример можно считать гротескным, поскольку всякий исследователь, который знакомился с вариантами строения крестца Anura, легко согласится, что упомянутая выше комбинация невероятна (по опыту, без аргументации). Можно однако привести пример запретов, которые менее очевидны, но могут быть достаточно аргументированы. Обратим внимание на то, что наиболее популярная по частоте ячейка спектра (рис. 3а, вариант реализован у 218 видов из 278 исследованных) справа, слева и снизу окружена пустыми ячейками (запретами). Непосредственная близость этих ячеек к основному варианту в спектре означает, что они отличаются от этого варианта по состоянию всего одного признака, тем не менее, дистанция по вероятностям их реализации очень велика. Все эти ячейки, оказавшиеся пустыми в спектре норм строения, могут быть заполнены вариантами индивидуальной изменчивости (потому они и вошли в спектр потенциальной изменчивости). Но и в качестве отклонений от нормы они должны иметь высокую вероятность реализации, хотя бы среди аномалий, чтобы иметь шанс стать нормой. Если мы обратимся к данным по индивидуальной изменчивости (рис. 4), то увидим, что варианты, окружающие в спектре основной вариант нормы, встречаются далеко не у всех видов. Более того, если один из этих вариантов встречается у одного вида с довольно высокой для аномалий частотой, то у другого он может не встречаться вовсе. Данные спектров индивидуальной изменчивости показывают, что варианты строения часто проявляются по принципу "или/или". Если у вида проявляются варианты строки "+3" в левой части спектра (рис. $4\overline{6}$), то строка "+0" (той же части спектра) оказывается незаполненной; при заполненности строки "+0" (рис. 4в) в спектре оказывается незаполненной строка "+3".

Все это свидетельствует о том, что не всякая комбинация из числа теоретически возможных и не всяким видом может быть воспроизведена (даже в виде отклонения). Очевидно, не всякая мыслимая комбинация может быть реализована в виде нормы строения, а пропуски в построенных рядах закономерны и не могут быть произвольно заполнены домысленными комбинациями, основанными на том, что эволюционные преобразования обязаны быть постепенными. Переход от нормы к норме на дефинитивном материале вполне может выглядеть как скачок, так как всего один шаг онтогенеза (например, сокращение числа туловищных позвонков всего на один) вызывает коррелятивное изменение других признаков (в данном случае ведет к слияниям в крестцовом отделе).

Примитивные и продвинутые варианты строения крестца

Выше уже говорилось, что обычная процедура реконструкции динамики эволюционных изменений подобна приемам мультипликации. От состояния предполагаемого предка к состоянию предполагаемого продвинутого потомка строится как можно более непрерывный ряд вариантов. Недостающие звенья такой цепи домысливаются, причем без учета вероятности их реализации. В нашем случае ключевым признаком является сокращение числа туловищных позвонков, что согласуется с представлениями об основных направлениях эволюции отряда (Tihen, 1965; Duelman, Trueb, 1986). Anura - самые короткотелые позвоночные животные из всех известных. Очевидно, что их предок имел большее число туловищных сегментов. Общепринятая теория эволюции (дарвинизм, синтетическая теория эволюции) заставляет нас принять версию о постепенном сокращении числа туловищных позвонков. А это означает, что в ряду, построенном из известных нам норм строения крестца, самой примитивной будет форма с большим числом позвонков.

Обратимся к данным палеонтологической летописи. Единственным связующим звеном между настоящими Anura и палеозойскими амфибиями является Triadobatrachus (рис. 5a) из раннего триаса Мадагаскара (Piveteau, 1937; Rage, Roček, 1989), имевший 15 туловищных позвонков. Самые ранние и более короткотелые формы Anura (рис. 56, 58), у которых известно строение позвоночника, происходят из ранней и поздней юры Аргентины (Vieraella herbstii и Notobatrachus degiustoi, соответственно; Estes, Reig, 1973; Sanchiz, 1998). Эти вымершие формы по всем признакам – уже настоящие бесхвостые амфибии, имевшие 10 (Notobatrachus) или, возможно, 11 (Vieraella) туловищных позвонков (Baez, Basso, 1996; Sanchiz, 1998). У Notobatrachus X позвонок крестцовый, и слияния в заднем отделе позвоночника отсутствуют. Следующий предполагаемый шаг представляет Eodiscoglossus santonjae из поздней юры или раннего мела Испании (Estes, Reig, 1973; рис. 52), который демонстрирует 9 туловищных позвонков (и это – основной вариант спектра). Среди находок мелового периода и позднее основной вариант строения крестца (0-020) доминирует настолько, что большее или меньшее число туловищных позвонков вообще не встречается. Все известные варианты нормы у вымерших форм укладываются в основной столбец спектра - на основе IX крестцового позвонка. Исключение составляют только представители вымершего семейства Palaeobatrachidae (Spinar, 1972), демонстрирующие варианты с участием VIII и IX позвонков (рис. 1а, столбец 0-220). Но и здесь речь не идет о сокращении, либо об увеличении числа туловищных позвонков, основным крестцовым является IX позвонок.

Иными словами, основной вариант спектра (норма среди норм) рано появляется в палеонтологической летописи, рано начинает преобладать и преобладает среди современных представителей отряда до сих пор.

Что же это за магическое число – 9 туловищных позвонков? Если это всего лишь переход от большего числа туловищных сегментов (15 или 10) к меньшему (8 или 7), то чем объясняется такая высокая его частота среди современных форм (рис. 3a), и почему он окружен запретами (см. выше)? В исходном спектре возможностей, учитывающем нормальные и аномальные варианты строения, этот вариант занимает почти центральную позицию (рис. 16, в ячейке стоит символ "N") и демонстрирует максимальные частоты среди вариантов изменчивости норм (см. ч. 1 данной статьи). На основе именно 9 туловищных позвонков реализуется и максимальное число вариантов строения крестца (рис. 3a, столбец 0–020), т.е. при этом их количестве число запретов минимально.

Иными словами, сумма данных говорит о том, что 9 туловищных позвонков наиболее вероятное состояние не только для современных, но и для вымерших бесхвостых амфибий. Тогда, может быть, именно оно и было исходным (примитивным) для отряда состоянием (тем более, что именно оно имеет наименьшее число запретов), а все производные на основе меньшего или большего числа туловищных позвонков -- есть менее вероятные отклонения в одну и другую строну спектра? Удивительно, что спектр асимметричен именно в сторону более краниального положения крестца (см. выше), теоретически следовало бы ожидать обратной картины. Очевидно, что сокращение числа сегментов туловищного отдела имеет предел (пока таким пределом выглядит 7 туловищных позвонков). Увеличение числа туловищных позвонков должно иметь значительно меньше чисто морфологических (конструктивных) ограничений, если принимать, что все они были реализованы в ходе эволюции при переходе от более длиннотелого предка. Однако в реальном разнообразии современных и вымерших форм мы наблюдаем картину, противоположную теоретически ожидаемой.

Если приведенные аргументы верны, то общая схема филогении Anura (Duellman, Trueb, 1986; см. рис. 3 в ч. 1 настоящей статьи) потребует модификации. В основании ветвления семейств должна стоять группа именно с 9-ю туловищными позвонками, и на эту роль вполне могут претендовать именно Bufonidae. При этом, однако, должны быть соблюдены два условия: если их исключительно высокое разнообразие не является арте-

фактом (результатом степени исследованности) и если мы принимаем, что изменчивость у примитивных групп должна быть больше, чем у продвинутых.

К сожалению, выполнимость обоих этих условий на настоящий момент проверить нельзя. Особую трудность представляет именно второе из них. Данные о закономерностях изменчивости столь ограничены, что ни одна из версий о механизмах эволюции не может предсказать, какую изменчивость следует ожидать у примитивных и продвинутых групп (Коваленко, 2003). Поэтому последние приведенные рассуждения следует принимать лишь как спекулятивные, т.е. построенные на допущениях.

Миф о сложном крестце у Anura

Известно, что у тетрапод пояс передних конечностей не имеет опоры, а пояс задних конечностей физически связан с задним отделом позвоночника (опирается на него). Такую особенность обычно связывают с тем, что у тетрапод задние конечности являются движителем. Они через тазовый пояс и осевой скелет сообщают всему телу поступательное движение, а передние конечности и их пояс выступают как амортизаторы. Именно в свете таких представлений обычно дают определение крестцового отдела - как отдела позвоночника, осуществляющего связь с поясом задних конечностей и создающего опору тазу (см. Биологический энциклопедический словарь, 1986). Исходя из этого, были выделены и маркеры крестцовых позвонков: позвонки, контактирующие с тазом и несущие увеличенные (крестцовые) отростки⁶. Однако оказалось, что эти морфологические признаки ненадежны, в частности, в применении к анализу сложного крестца птиц. Дефинитивный таз у птиц контактирует и с крестцовыми позвонками, и с позвонками, лежащими впереди и позади них. При этом далеко не все из этих позвонков несут увеличенные отростки, что и привело к исключительно громоздкой терминологии частей позвоночника, входящих в synsacrum птиц (см. обзор терминологии Малашичев, 2000).

У большинства видов Anura таз в норме контактирует с единственным позвонком, который несет явно увеличенные поперечные отростки. Эти отростки и по их длине, и по ширине дистального края настолько отличаются от отростков невральных дуг, лежащих непосредственно впереди и позади этого позвонка, что определить крестцовый позвонок легко даже на расчлененном скеле-

те. Это обстоятельство привело к тому, что наличие увеличенных отростков на задних позвоночных сегментах стали расценивать как признак, достаточный для диагноза крестцового отдела (их связь с тазом при этом часто даже не рассматривалась). По мере накопления данных о разных вариантах строения заднего отдела позвоночника у Апига, возникли сложности их описания, рассмотренные в ч. 1 статьи. Они, в свою очередь, породили терминологическую путаницу и возможность разной интерпретации конкретных вариантов строения.

Во многом именно из-за этого возник своеобразный миф о наличии сложного крестца у целого ряда видов бесхвостых амфибий. Ошибочное представление удерживалось довольно долго изза кажущейся надежной поддержки его с трех разных сторон: 1) оно вписывалось в теоретические представления о генеральных путях эволюции крестца в отряде - укрепление крестца для прыгающей локомоции; 2) все новые варианты "сложного крестца" рассматривались среди норм строения, при этом авторы описаний ориентировались на число отверстий для выхода спинномозговых нервов (критику такого подхода см. Коваленко, 1999); 3) все новые варианты с участием более одного позвонка в составе крестца описывались у самых разных видов в рамках индивидуальной изменчивости.

Используя крестец Anura в качестве модельного объекта, мы собрали весь доступный материал о вариантах его межвидовой и индивидуальной изменчивости. Анализ этого материала и привел нас к заключению, что сложный крестец у Апига – это миф, и в теоретическом отношении, и в применении к конкретным вариантам строения. Для аргументации этого заключения необходимо конкретизировать, что именно понимается под термином "сложный крестец" у Апша: 1) простое увеличение числа крестцовых позвонков; 2) их обязательное слияние (в том числе и их поперечных отростков); 3) слияние крестцового позвонка (позвонков) с другими позвоночными сегментами, не участвующими в сочленении с тазом; 4) другие признаки?

Нобл (Noble, 1931) при анализе строения крестца у Oreophrynella quelchii констатировал увеличение числа крестцовых позвонков. Он использовал показатель "число отверстий для выхода спинномозговых нервов" для подсчета числа позвонков, принимающих участие в формировании крестцовых крыльев. Определив таким образом, что в состав крестца у этого вида входит 2–3 крестцовых позвонка, полно слитых между собой и с уростилем, он (возможно, метафорически) назвал такой вариант строения "сложным крестцом". Возникла аналогия с synsacrum птиц, которая сразу была легко воспринята и до сих пор подавляющим

⁶ Здесь мы намеренно опускаем дискуссионные вопросы о природе этих отростков у разных тетрапод. У Anura крестцовые отростки закладываются и развиваются в целом так же, как и поперечные отростки всех туловищных позвонков, поэтому мы с полным правом называем их поперечными отростками или диапофизами.

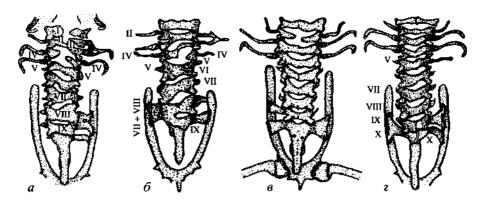


Рис. 6. Индивидуальная изменчивость сложного крестца Anura: *a*, *б* – редкие случаи объединения поперечных отростков задних туловищных позвонков у ранних сеголеток *Xenopus laevis* при синдроме "HC" (нарушение сегментации, нарастающая асимметрия в расположении зачатков позвонков), вид сверху; *в*, *г* – типичные варианты индивидуальной изменчивости в строении крестца ранних сеголеток *X. laevis* (без объединения крестцовых поперечных отростков), вид сверху. I–X – тела позвонков.

большинством авторов не подвергается сомнению (см. Duellman, Trueb, 1986). Но это, безусловно, была всего лишь аналогия. На самом деле, сходство этих конструкций очень поверхностное, ограничивающееся лишь тем, что число крестцовых позвонков больше одного. Для "сложного крестца" Апига показательна большая (и даже очень большая) площадь крестцовых крыльев, что не характерно для птиц. Общепринятая версия подразумевает полное объединение диапофизов сложного крестца бесхвостых амфибий, тогда как птицам слияние отростков как раз несвойственно. Для Anura обычно подвижное сочленение таза с крестцовыми отростками (Emerson, 1979), для птиц – неподвижное. Причем у тех амфибий, которые имеют максимальный состав крестца (например, Pipidae), подвижность таза относительно крестцовых крыльев в горизонтальной плоскости необыкновенно велика даже для Anura (Palmer, 1960; Trueb, 1996).

Таким образом, Нобл (Noble, 1931) специально не определил, что следует понимать под сложным крестцом Anura. Позднее это понятие тоже никем не было определено, и им пользовались совершенно произвольно. Например, при описании вариантов индивидуальной изменчивости - случаев увеличения числа крестцовых диапофизов до 3 или 4 (Kovalenko, 1994; Коваленко, 1999). При этом никак не учитывалось, на каких позвоночных сегментах они располагаются (впереди или позади обычного крестцового), а также объединены ли эти позвонки и слиты ли их поперечные отростки. Именно за счет неточности определения постепенно накапливалось все большее число случаев "сложного крестца" среди аномальных вариантов у представителей Anura (обзор фактических данных см. Коваленко, 1992).

Первые сомнения, касающиеся поставленных вопросов, возникли у нас, когда оказалось, что

все известные случаи увеличения числа крестцовых позвонков в индивидуальной изменчивости у видов, имеющих в норме один крестцовый позвонок, демонстрируют автономное развитие крестцовых диапофизов (Коваленко, Данилов, 1994). Крестцовые отростки одной стороны остаются автономными даже в условиях слияния тел и/или невральных дуг позвонков, которые их несут. В редких случаях - поперечные отростки одной стороны оказываются слитыми, но граница между ними всегда хорошо выражена, что говорит об их слиянии на поздней стадии развития. Встречены исключительно редкие варианты индивидуальной изменчивости относительно полного объединения поперечных отростков слившихся позвонков (рис. 6a, 6δ). К ним относится образование пластин крестца, подобных пластинам сложного крестца - всего два случая и только у Xenopus laevis (Kovalenko, 1994) – проявившихся на фоне синдрома "нарушение сегментации" (синдром "НС"; Коваленко, 1983, 2000). При этом в обоих случаях сохранились следы автономного развития отростков (отверстие в пластине объединенных отростков, не являющееся, однако, отверстием выхода спинномозговых нервов; рис. 6a, 66). В начальные условия синдрома "НС" (Коваленко, 1983) входит асимметричное положение сегментов правой и левой сторон, что ведет к формированию блоков из нечетного числа закладок позвонков и создает препятствия для их автономного развития. Это условие не позволяет прямо сравнивать эти аномалии с нормальным строением (начальные условия онтогенеза – слишком разные). Но полученные нами варианты аномалий (ряды переходных вариантов) демонстрируют общее правило: чем позднее нарушено условие автономного развития позвоночного сегмента (обычное условие для норм строения), тем большее число признаков, присущих этому автономному сегменту, он успевает сформировать. Иными словами, - если объединенные позвоночные сегменты не имеют характерных для них признаков, то их автономное развитие было нарушено до той стадии развития, на которой они должны формироваться (Коваленко, 2000; Коваленко, Данилов, 1994).

Из этого мы можем заключить, что Anura имеют возможность формировать более двух расширенных диапофизов в заднем отделе позвоночника в рамках индивидуальной изменчивости (рис. 68, 62). По сумме данных можно заключить и то, что эти отростки с высокой вероятностью должны оставаться автономными (или нести следы автономного развития). Правило это может быть нарушено только при условии нарушения сегментации (см. выше).

Есть еще одна важная особенность строения крестцово-уростильного отдела Anura, которая усиливает различие между synsacrum птиц и предполагаемым "сложным крестцом" Anura. Некоторые виды бесхвостых амфибий (например, Didynamipus sjoestedti; Grandison, 1981) демонстрируют необычные образования - более или менее развитые пластины уростиля (см. описания и рисунки і ч. статьи), представляющие, скорее всего, разрастание костной манжетки (аргументацию см. Коваленко, 1999). При крайнем развитии эти пластины в ходе онтогенеза объединяются с каудальной частью крестцовых диапофизов и тем самым увеличивают площадь крестцовых крыльев, создавая впечатление, что в состав крестца вносят вклад и передние хвостовые элементы (см. Lynch, 1973).

Пластины уростиля увеличивают площадь крестцовых крыльев, но не входят в состав крестца. При сокращении числа туловищных позвонков уростиль не удлиняется, как можно было бы ожидать, а скорее — укорачивается.

Возможности реконструкции событий онтогенеза по деталям дефинитивного строения были нами ранее показаны и аргументированы (Коваленко, 1992; Коваленко, Данилов, 1994). В приложении к этапам развития туловищных позвонков у Апига это означает, что в ситуации, когда не выражены самые общие детали строения невральных дуг, не должны были успеть сформироваться и их поперечные отростки (например, у *Osor*nophryne percrassa; Ruiz-Carranza, Hernandez-Camacho, 1976). Из этого следует, что большинство вариантов строения так называемого "сложного крестца" на самом деле является вариантами простого крестца, в которых единственный крестцовый позвонок слит с уростилем и/или с предкрестцовым позвонком, а его крестцовые диапофизы объединены с пластинами уростиля.

На настоящий момент нам известен всего один вид, у которого в состав крестца входит 2 позвонка (VII и VIII): это представитель семейства Вufonidae – Osornophryne bufoniformes (Ruiz-Carranza,

Неглалееz-Сатасho, 1976; рис. 2ж в 1 ч. статьи). От "классического" варианта сложного крестца у Апша он отличается тем, что, во-первых, его поперечные отростки несут явные следы автономного развития (несмотря на то, что они слиты); и, во-вторых — хорошо выраженной границей между задним крестцовым отростком и пластинами уростиля. К сожалению, авторы описания (Ruiz-Carranza, Hernandez-Camacho, 1976), дав хорошие иллюстрации, не указали, на основании какого числа исследованных экземпляров выделена норма строения для вида (не исключено, что это — всего лишь вариант индивидуальной изменчивости другого вида).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

- На настоящий момент нами установлены следующие факты:
- 1) семейство Bufonidae исследовано на строение крестца существенно более полно, чем другие семейства отряда;
- 2) разнообразие вариантов строения крестца в семействе Bufonidae существенно выше, чем в остальных семействах отряда (у его представителей отмечено 5 вариантов строения, уникальных для отряда, из 12 реально встреченных в отряде);
- 3) всего у 1 вида из всех, исследованных на строение крестца в пределах отряда, отмечено увеличение числа крестцовых позвонков до двух (Osornophryne bufoniformes, Bufonidae).
- II. Существует общее правило спектра изменчивости норм строения крестца у Anura. Скорее всего, это правило не изменится даже при увеличении объема данных о строении крестца у еще неисследованных представителей отряда. Это означает, что число вариантов строения крестца в других семействах может сравняться с таковым у Bufonidae, и тогда Bufonidae потеряет статус "самого разнообразного семейства", т.е. окажется не таким оригинальным, как это видится сейчас.
- III. Если же при увеличении объема данных существенная разница в диапазоне изменчивости крестца между Bufonidae и остальными семействами все же сохранится, это должно послужить основанием для более пристального внимания на положение этого семейства в общей филогенетической схеме. Аргументами для этого является то, что признаки крестца включают целый ряд параметров, которым приписывается ведущая роль в эволюции отряда (общее число туловищных позвонков, число крестцовых позвонков, слияния в заднем отделе туловища и др.).

IV. Наиболее популярными вариантами строения крестца среди современных и вымерших бесхвостых амфибий являются варианты на основе 9 туловищных позвонков. Пока нет данных о постепенном переходе от 15 туловищных позвонков

предполагаемого предка Anura (Triadobatrachus) к 10 туловищным позвонкам современных и вымерших форм Археобатрахий. Если же имел место скачкообразный переход, то уже не имеет значения, каким был исходный для Anura вариант — предок, имеющий 9 или 10 позвонков. Но по своим характеристикам в общем спектре изменчивости вариант "9 туловищных позвонков" более подходит на роль исходного состояния крестца для отряда, чем вариант на основе 10 туловищных позвонков.

- V. Правило спектра крестца Anura показывает, что:
- 1) варианты более краниального положения крестца относительно IX позвонка (в качестве нормы строения) значительно более вероятны для представителей отряда, чем более каудальное его положение;
- 2) сокращение числа туловищных позвонков сопровождается слияниями в заднем отделе позвоночника, причем эти слияния связаны, скорее, с числом туловищных позвонков, чем с числом крестцовых диапофизов;
- один крестцовый позвонок и в межвидовой, и в индивидуальной изменчивости более вероятен для бесхвостых амфибий, чем два таких позвонка;
- VI. Метод спектров показывает, что пропуски в рядах изменчивости носят закономерный характер, и недостающие варианты не могут быть произвольно домыслены. Следовательно, переход от одной нормы к другой не только может быть скачкообразным, но, возможно, не может быть другим.

VII. Ни семейство буфонид, ни отряд в целом не демонстрируют тенденцию ни к увеличению числа крестцовых позвонков, ни к сокращению числа туловищных сегментов по сравнению с типичным состоянием.

VIII. Применение понятия "сложный крестец" (синсакрум) к строению заднего отдела позвоночника бесхвостых амфибий следует понимать как "фигуру речи", отражающую исключительно поверхностное сходство этих структур у птиц и бесхвостых амфибий. Черты их сходства сводятся только к тому, что число крестцовых позвонков у бесхвостых амфибий в исключительных случаях может быть больше одного, и в этой связи уже не имеет значения диагноз таких единичных случаев — ни для понимания эволюции отряда, ни для понимания эволюции тетрапод.

IX. Анализ индивидуальной изменчивости показывает, что формирование крестцовых диапофизов на двух соседних сегментах не запрещено для бесхвостых амфибий, но это не означает, что такой вариант может выступить в качестве переходной нормы строения (вероятность его слишком низка). Увеличение числа позвонков в составе крестца для бесхвостых не является показателем эволюционной стадии развития, скорее, такие варианты следует рассматривать всего лишь как реализацию редких возможностей. Их осуществление в индивидуальной изменчивости обеспечивается высокой плодовитостью некоторых видов. Пока нет уверенности, что такое состояние может выступать как норма строения.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

Биологический энциклопедический словарь, 1986. Ред. Гиляров М.С. М.: Советская энциклопедия. 831 с.

Дубинин В.Б., 1949. Изменение шейного отдела позвоночника в филогенезе и онтогенезе // Журн. общей биол. Т. 10. № 2. С. 42–75.

Коваленко Е.Е., 1983. Коррелятивные изменения в позвоночнике травяной лягушки Rana temporaria // Зоол, журн. Т. 62, Вып. 4, С. 564-569. – 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) // Зоол. журн. 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 бесквостых амфибий // Вестн. СПбГУ. Сер. 3 (Биол.). Вып. 4. С. 10–24. — 2006. Разнообразие крестцово-уростильного отдела в семействе Bufonidae (Amphibia, Anura). 1 Фактическое разнообразие крестца у буфонид // Зоол. журн. Т. 85. Вып. 4.

Малашичев Е.Б., 2000. Какие позвонки слагают сложный крестец птиц? // Рус. орнитол. журн. Экспрессвыпуск 124. С. 3–18.

Baez A.M., Basso N.G., 1996. The earliest known frogs of the Jurassic of South America: review and cladistic appraisal of their relationships // Munchner Geowissenschaft. Abhandl. Reihe A (Geologie Palaeontol.). Bd. 30. S. 131–168.

Duellman W.E., Trueb L., 1986. Biology of Amphibians. N.-Y.: McGraw-Hill Book Co. 670 p.

Emerson Sh.B., 1979. The ilio-sacral articulation in frogs: form and function // Biol. J. Linn. Soc. V. 11. № 2. P. 155–168.

- Estes R., Reig O.A., 1973. The early fossil record of frogs: a review of evidence / Ed. Vial J.L. Evolut. Biol. of the Anurans: Contemporary Res. on Major Problems. Columbia: Univ. Missouri Press. P. 11-63.
- Frost D.R., 2002. Amphibian species of the World: an online reference. Version 2.21. Электронная база данных доступна по адресу: http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html.
- Grandison A.G.C., 1981. Morphology and phylogenetic position of the west African Didynamipus sjoestedti Andersson, 1903 (Anura: Bufonidae) // Monit. Zool. Ital. (N.S.) Suppl. 15. P. 187-215.
- Kovalenko E.E., 1994. The compound sacrum in individual variability of common platanna (*Xenopus laevis*) // Rus. J. Herpetol. V. I. № 2. P. 172–178.
- 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.
- Noble G.K., 1931. The Biology of the Amphibia. N.-Y.: McGraw-Hill Book. Co. 577 p.
- Palmer M., 1960. Expanded ilio-sacral joint in the toad Xenopus laevis // Nature, V. 187, P. 797-798.

- Piveteau J., 1937. Paleontologie de Madagascar. XXIII, Un Amphibien du Trias inférieur // An. Paléontol. V. 26. P. 135-177.
- Rage J.-C., Roček Z., 1989. Redescription of Triadobatrachus massinoti (Piveteau, 1936) an anuran amphibian from the Early Triassic // Palaeontographica. Abt. A. Bd. 206. P. 1-16.
- Ruiz-Carranza P.M., Hernandez-Camacho J.I., 1976. Osornophryne, genero nuevo de anfibios bufonidos de Colombia y Ecuador // Caldasia. N. 11. P. 93–148.
- Sanchiz B., 1998. Salientia / Ed. P. Wellnhofer, Handbuch der Paläoherpetologie. Munchen: Verlag Dr. Friedrich Pfeil. 275 p.
- Spinar Z.V., 1972. Tertiary frogs from Central Europe. Prague: Czechoslovak Acad. Sci. 286 p.
- Tihen J. A., 1965. Evolutionary trends in frogs // Amer. Zool. V. 5. P. 309-318.
- Trueb L., 1996. Historical constraints and morphological novelties in the evolution of the skeletal system of pipid frogs (Anura: Pipidae) / Eds. Tinsley R.C., Kobel H. The Biology of Xenopus R.L. Oxford: Clarendon Press. P. 349-377.

DIVERSITY OF THE SACRAL-UROSTYLE REGION IN THE FAMILY BUFONIDAE (AMPHIBIA, ANURA). 2. ANALYSIS OF DIVERSITY USING METHOD OF SPECTRA

E. E. Kovalenko¹, I. G. Danilov²

¹St. Petersburg State University, St. Petersburg 199034, Russia ²Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia e-mail: dig@mail333.com

The diversity of the sacral-urostyle region in the family Bufonidae was analyzed by the method of spectra (Kovalenko, 1996). Potentialities of the sacrum diversity in bufonids and the whole order are estimated; certain prohibitory combinations of characters are considered. The composite sacrum, so-called synsacrum, in Anura is shown to be a myth, which was supported for a long time because of difficulties in description of this organ.