

**ФОРМА ТЕЛ ПОЗВОНКОВ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ****Е. Е. Коваленко**

Ленинградский государственный университет

Хорошо известны основные морфологические типы тел позвонков бесхвостых амфибий: опистоцельные, процельные и амфицельные. Поскольку для каждого вида легко описать форму тел позвонков, этот признак издавна привлекал внимание систематиков как диагностический (Noble, 1922, 1931; Griffiths, 1963). В последние годы форма тел позвонков Anura используется для обозначения типа позвоночника (амфицельный, аномоцельный, опистоцельный, процельный, дипласиоцельный) и входит в комплекс диагностических признаков (Lynch, 1973; Trueb, 1973). Помимо этих основных вариантов строения тел позвонков или их сочетаний в одном позвоночнике, известны и другие, например двояковыпуклые тела, двумышечковое сочленение, а также довольно широкий спектр форм тел позвонков, встречающихся в позвоночниках, имеющих отклонения от нормального строения (Коваленко, 1981). Исследователи нередко отмечают, что значения модификаций этого признака совершенно неясны (Trueb, 1973), и это, естественно, осложняет использование формы тел позвонков при решении вопросов филогении и систематики бесхвостых амфибий.

Настоящее исследование показало, что широкопринятое представление о формировании тел позвонков Anura, выдвинутое Мукерджи (Mookerjee, 1931) неверно. Другие предложенные схемы (Spinar, 1972; Борхвардт, 1975, 1982) объясняют образование лишь основных известных типов строения тел и не касаются механизмов развития таких конструкций, как например двояковыпуклые тела крестцовых позвонков многих форм или амфицельное тело VIII позвонка лягушек из семейства Ranidae. Изложенные в настоящей работе фактические данные и основанные на них теоретические положения позволяют не только понять, как формируется тот или иной тип тел позвонков, но и обсудить возможные причины вариаций и индивидуальной изменчивости этого признака.

**Материал и методика**

Основой проведенного исследования послужили серийные материалы, охватывающие все этапы эмбрионального и личиночного развития травяной лягушки *Rana temporaria* от стадии 25 до стадии 54 (Дабагян, Слепцова, 1975), а также постметаморфозные особи (сеголетки, молодые и половозрелые лягушки разного возраста). Основной материал по взрослым стадиям получен на кафедрах Ленинградского университета после использования его на практических занятиях. Личинки и сеголетки добыты в естественных водоемах, а также выращены в лабораторных условиях из икринок. Всего исследовано 1489 особей травяной лягушки: взрослых — 773, сеголетков — 82, личинок — 634, из этого числа 124 взрослых особи и 117 личинок и сеголетков (добытых в природе и выращенных в лаборатории) имели аномалии в строении позвоночника.

Кроме того, исследованы серийные и фрагментарные материалы еще по 9 видам бесхвостых амфибий из коллекций кафедры зоологии позвоночных, а также любезно предоставленные В. Г. Борхвардтом и Е. В. Анисимовой: краснобрюхая жерлянка *Bombina bombina*, серая жаба *Bufo bufo*, зеленая жаба *Bufo viridis*, обыкновенная квакша *Hyla arborea*, обыкновенная чесночница *Pelobates fuscus*, кавказская крестовка *Pelodytes caucasicus*, шпорцевая лягушка *Xenopus laevis*, остромордая лягушка *Rana arvalis*, озерная лягушка *Rana ridibunda*.

Фиксаторами служили формалин в разведении 1:9 и 70-градусный спирт. Все объекты, использованные для приготовления гистологических препаратов, проводились через спирты, хлороформ и заливались в парафин. Фронтальные, сагиттальные и поперечные срезы толщиной 10 мкм окрашены гематоксилином Делафильда или азаном по Генденгайну. Тотальные препараты взрослых особей окрашивались ализарином с просветлением мягких тканей (Hardaway and Williams, 1975); личинки очищались от мягких тканей и окрашивались дифференцированно на хрящ и кость (Борхвардт, Караваева, 1982). Для выявления индивидуальной изменчивости было изготовлено более 800 сухих расчлененных позвоночников взрослых особей.

В статье приняты следующие условные обозначения: *z* — граница между позвонками; *змиц* — зачаток мышцелка; *км* — костная манжетка; *миц* — мышцелок; *од* (*од VIII*, *од IX*, и т. п.) — основание невральнoй дуги (восьмого, девятого позвонка); *рх* — разрушенный хрящ; *скл* — складка оболочки хорды; *сп* — сегментная перегородка; *х* — хорда.

## Результаты наблюдений (фактические данные)

### Развитие оснований дуг, тел позвонков и межпозвоночных мышцелков травяной лягушки

Стадии 25—37. У эмбрионов уже на стадии формирования туловищных сомитов в углублениях между ними различимы тонкие коллагеновые волокна, которые протягиваются к хорде, мозгу и покровам. Ряд фактов дает основания считать эту связь механически прочной (Борхвардт, Коваленко, 1985). На стадии формирования миомеров эти септальные волокна обнаруживают связь с оболочкой хорды, а позже — с покровами, спинной аортой и оболочкой околomозговой полости. Коллагеновые септальные волокна с миосептами образуют плотные соединительнотканые перегородки — сегментные перегородки\*. Мышечные пластины изогнуты в нескольких плоскостях и имеют сложную форму так же, как и сегментные перегородки, разграничивающие их. На ранних эмбриональных стадиях сегментные перегородки направлены к хорде под прямым углом. Но уже на стадии вылупления личинок их миосепты скошены от хорды и мозга назад и к периферии, так что внутренние части мышечных пластин расположены более каудально, чем внутренние части сегментных перегородок, связанные с оболочками хорды и мозга.

Стадии 38—45. Скелетогенная мезенхима скапливается между осевыми органами; мезенхимные клетки распределяются вокруг мозга и хорды неравномерно, образуя несколько скоплений. Одним из первых в каждом сегменте образуется «вертикальное скопление», клетки которого концентрируются сразу за сегментной перегородкой на уровне верхней части хорды и нижней части мозга (вклейка, рис. 1, 1). Нижняя, часть этого скопления представляет собой зачаток основания дуги. Вокруг хорды клетки располагаются более равномерно. Процесс охрящевания оснований невральных дуг начинается с плотных мезенхимных скоплений, расположенных сразу за септальными волокнами и, распространяясь спереди назад, постепенно захватывает всю мезенхиму, расположенную вдоль верхней части хорды (рис. 1, 1-3). Процесс охрящевания перихордальной мезенхимы медленно распространяется от оснований невральных дуг, которые как бы все больше обрастают хорду. В позвоночных участках молодой хрящ оснований дуг постепенно, без всякой границы, переходит в мезенхимное перихордальное скопление. В IX сегменте основания дуг не опускаются по бокам от

---

\* Сегментные перегородки — перегородки, разделяющие сегменты. При первом описании эти структуры были названы «септальными перегородками» (Борхвардт, Коваленко, 1985), однако этот термин представляется неудачным.

хорды, а растут между хордой и мозгом; процесс их охрящевания распространяется одинаково во все стороны.

Стадии 46 - 54. В среднетуловищных сегментах зачатки межпозвоночных хрящей формируются перед задней перегородкой каждого сегмента по мере роста оснований в каудальном направлении (вклейка, рис. 1, 3—5). Задолго до охрящевания этих зачатков между основаниями соседних невральных дуг оболочка хорды прогибается внутрь (рис. 1, 3). В начальный период формирования этого прогиба оболочка хорды в межпозвоночных участках образует мелкие складки (вклейка, рис. 1, 3—4). В образовавшемся вдавлении скапливается недифференцированная мезенхима. На стадии метаморфоза основания соседних невральных дуг смыкаются над межпозвоночным участком и одно из них несколько перекрывает другое (вклейка, рис. 1, 5). Края прогиба сближаются и образуется складка, заполненная мезенхимными клетками. Между основаниями VIII и IX невральных дуг межпозвоночная складка оболочки хорды практически не образуется, лишь на уровне верхней трети хорды можно наблюдать небольшой прогиб. Впереди от оснований IX дуги над хордой формируется крупное мезенхимное скопление (вклейка, рис. 3), дающее начало переднему мышцелку IX позвонка (вклейка, рис. 4). Между основаниями IX и X невральных дуг недифференцированная мезенхима скапливается вдоль плоскости X септальной перегородки (вклейка, рис. 3), по бокам от хорды — зачатки задних мышцелков IX позвонка. Незадолго до метаморфоза вокруг хорды формируются тонкие хрящевые кольца тел позвонков; их ткань сначала обызвествляется, а вскоре метаморфоза замещается костью.

Постметаморфозное развитие. Сразу после метаморфоза ткань межпозвоночных перихордальных колец дифференцируется в хрящ (вклейка, рис. 1, б). Их объем резко возрастает, образуются хрящи шаровидной формы (вклейка, рис. 2, 1—2). Происходит сдавливание хорды в межпозвоночных участках, межпозвоночные хрящи противоположных сторон образуют мышцелок (вклейка, рис. 2, 3). Процесс его окостенения идет от оснований дуг. Сустав между туловищными позвонками образуется в конце первого года жизни. Эпихордальное скопление мезенхимных клеток между VIII и IX позвонками охрящевает полностью к концу первого года, а сустав образуется только на втором году жизни.

## Форма тел дефинитивных позвонков бесхвостых амфибий

Выпукло-вогнутые позвонки Апига весьма разнообразны по форме. Представление о том, что существуют лишь три возможных варианта строения тел — амфицельные, процельные и опистоцельные — не верно. Это основные типы конструкций, которые нельзя назвать даже наиболее часто встречающимися. Правильнее будет сказать, что у большинства современных Апига тела предкрестцовых позвонков (иногда не всех предкрестцовых) бывают либо процельные, либо опистоцельные. Амфицельные тела, то есть двояковогнутые, по существу встречаются только в семействах Ranidae, Microhylidae и Rhacophoridae. Такое строение характерно для тела VIII позвонка у представителей этих групп.

Суммируя собственные и литературные данные можно перечислить все возможные варианты строения тела позвонков бесхвостых амфибий.

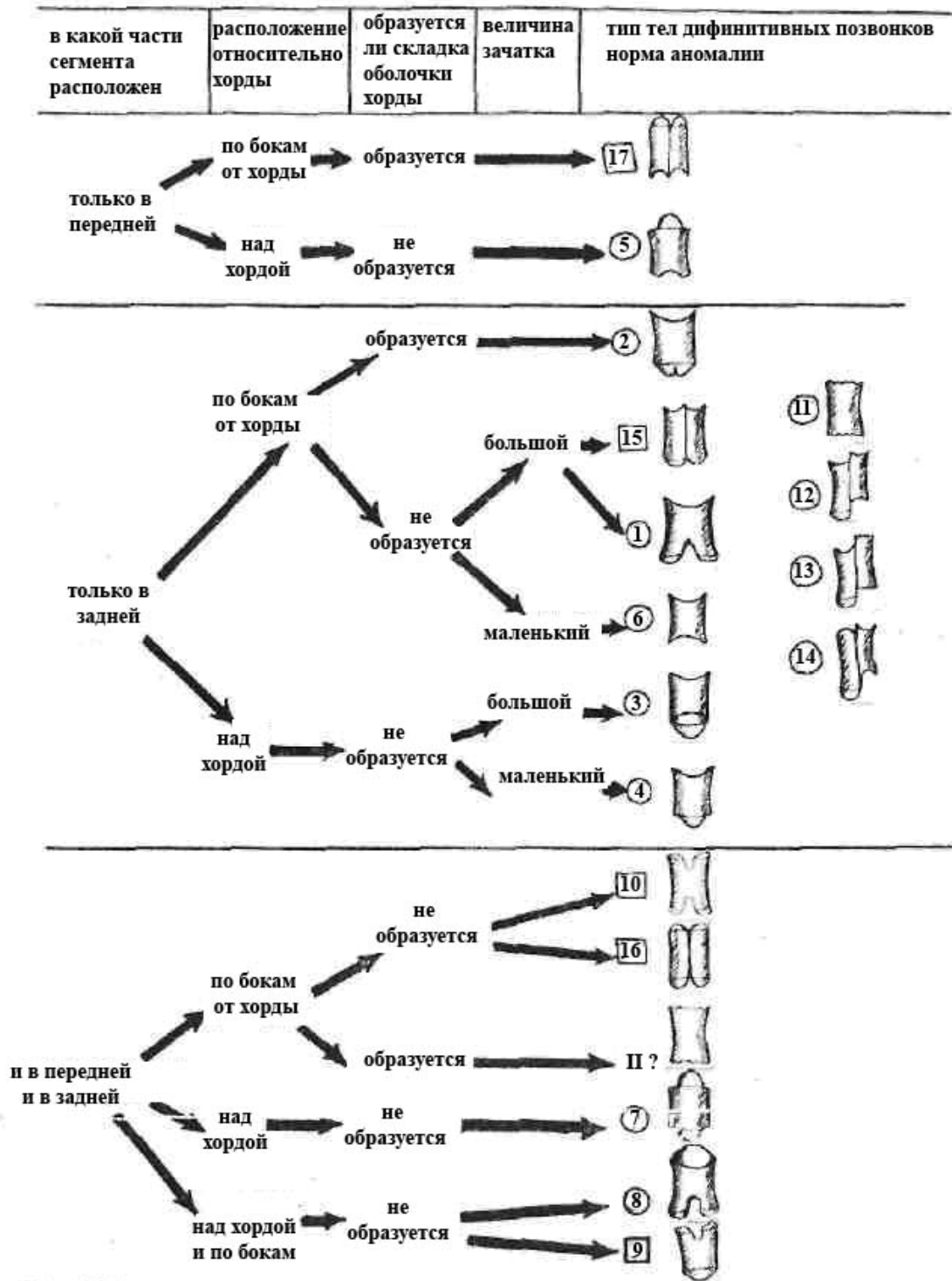
### Формы тела позвонков, характерные для дефинитивных позвончиков нормального строения

I. Процельные. Позвонки, отнесенные к этой группе, имеют тела вогнутые спереди и выпуклые сзади; отличаются друг от друга по строению заднего, выпуклого, конца тела.

1) Тело позвонка имеет сзади два мышцелка (рис. 1, 1). Такое строение имеет крестцовый позвонок тех форм, в позвоночнике которых все позвонки процельные, а сочленение с уrostилем осуществляется при помощи двух мышцелков, например, у представителей Bufonidae.

2)

Расположение зачатков мышечков



**Рис.1** Возможные варианты положения зачатков мышечков в сегменте и возможные варианты строения тел позвонков бесхвостых амфибий  
 Цифрами в кружке обозначены варианты строения тел позвонков реально существующие, обнаруженные при настоящем исследовании или описанные в литературе; цифры в квадрате - варианты строения тел позвонков теоритически возможные, но не обнаруженные ни у современных, ни у вымерших представителей; II? - неясно, возможно ли такое строение тела позвонка в норме

Тело позвонка имеет сзади один мышечлок. Этот мышечлок состоит из двух боковых масс, разделенных более или менее глубокой срединной бороздой (вклейка, рис. 1, 2). Борозда может быть слабо выражена и плохо заметна у старых особей, но на фронтальных срезах таких позвонков следы двойственности всегда можно обнаружить (рис. 2, 3). Такое строение имеют все предкресцовые позвонки тех форм, тела позвонков которых развиваются перихордально. Исключение составляют группы,

Diplasiocoela, у представителей которых только 7 предкрестцовых позвонков имеют такое строение тел.

3) Тело позвонка имеет сзади один, единый (без следов двойственности) мышцелок. Мыщелок крупный, у молодых лягушек при длительной мацерации может быть отделен от тела позвонка (рис. 1, 3). На фронтальных срезах и тотальных окрашенных препаратах имеет хорошо выраженную границу с телом и основаниями дуг своего позвонка. Такое строение имеют позвонки тех форм, тела которых развиваются эпихордально, зачаток мышцелка образуется над хордой в задней части сегмента и состоит из большого количества мезенхимных клеток; например, у представителей семейства Pelobatidae.

4) Тело позвонка имеет сзади один небольшой мышцелок, без следов двойственности и без границы с телом и основаниями дуг своего позвонка (рис. 1, 4). Этот тип характерен для форм с эпихордальным развитием тел позвонков; зачаток мышцелка у них небольшой, располагается над хордой в задней части сегмента, например, у представителей семейства Pelodytidae.

II. Опистоцельные позвонки имеют тела вогнутые сзади и выпуклые спереди (рис. 1, 5). Мыщелок единый, обычно несколько уплощенный дорсо-вентрально. Такие позвонки характерны для форм, имеющих ярко выраженное эпихордальное развитие тел позвонков, например, для *Bombina bombina*.

III. Амфицельные позвонки имеют тела вогнутые и спереди и сзади, при этом и передняя и задняя вогнутость является элементом сустава, т. е. отделена от соседнего позвонка суставной щелью и несет характерную суставную поверхность (рис. 1, 5). Среди бесхвостых амфибий такие позвонки можно обнаружить лишь у видов, отнесенных к группе Diplasiocoela, например, VIII позвонок травяной лягушки.

IV. Двояковыпуклые позвонки. В норме такое строение имеют крестцовые позвонки у представителей некоторых групп. Тело позвонка может иметь примерно одинаковые выпуклости и сзади и спереди (рис. 1, 7) или нести сзади два мышцелка (рис. 1, 8) первый из этих вариантов встречается, например, у *Bombina bombina*, второй — у *Rana temporaria*. Можно представить себе еще два варианта строения двояковыпуклых тел:

а) тело несущее спереди два мышцелка, а сзади один (рис. 1, 9) и б) тело несущее и спереди и сзади по два мышцелка (рис. 1, 10), однако такие варианты формы тел не известны.

#### Индивидуальные вариации формы тел позвонков

V. Плоские тела позвонков. Обнаруживаются при отсутствии диартроза между позвонками; при недлительной мацерации позвонки обычно можно разделить и тогда видно, что соприкасающиеся поверхности неровные, шероховатые (рис. 1, 11). Такое anomальное строение сустава довольно часто обнаруживается, например, у травяной лягушки, особенно между VIII и IX позвонками (данные настоящего исследования). Возможно, такое строение имеют тела позвонков с «неразделенной межпозвоночной тканью», например, *Ascaphus truei* (Ritland, 1955).

VI. Несимметричные тела позвонков. Описаны в литературе у форм с перихордальным типом развития (Grewal, Dasgupta, 1967;

Коваленко, 1981, 1983). Например, правая половина позвонка - процельная, а левая — амфицельная (рис. 1, 12), то есть задний конец позвонка имеет одновременно и мыщелок и ямку. Возможны несколько вариантов несимметричных суставов (рис. 1, 12—14), наличие которых, как правило, связано с асимметричным строением позвоночника (Коваленко, 1983).

VII. Небольшие отклонения в форме суставных мыщелков. Обнаружены следующие вариации: наличие очень глубокой вертикальной борозды на мыщелке у взрослых особей при перихордальном типе развития; наличие нескольких борозд или ямок на мыщелке так, что он оказывается разделен на 3—4 неравные части; наличие в центре мыщелка глубокой впадины и другие (Коваленко, 1981).

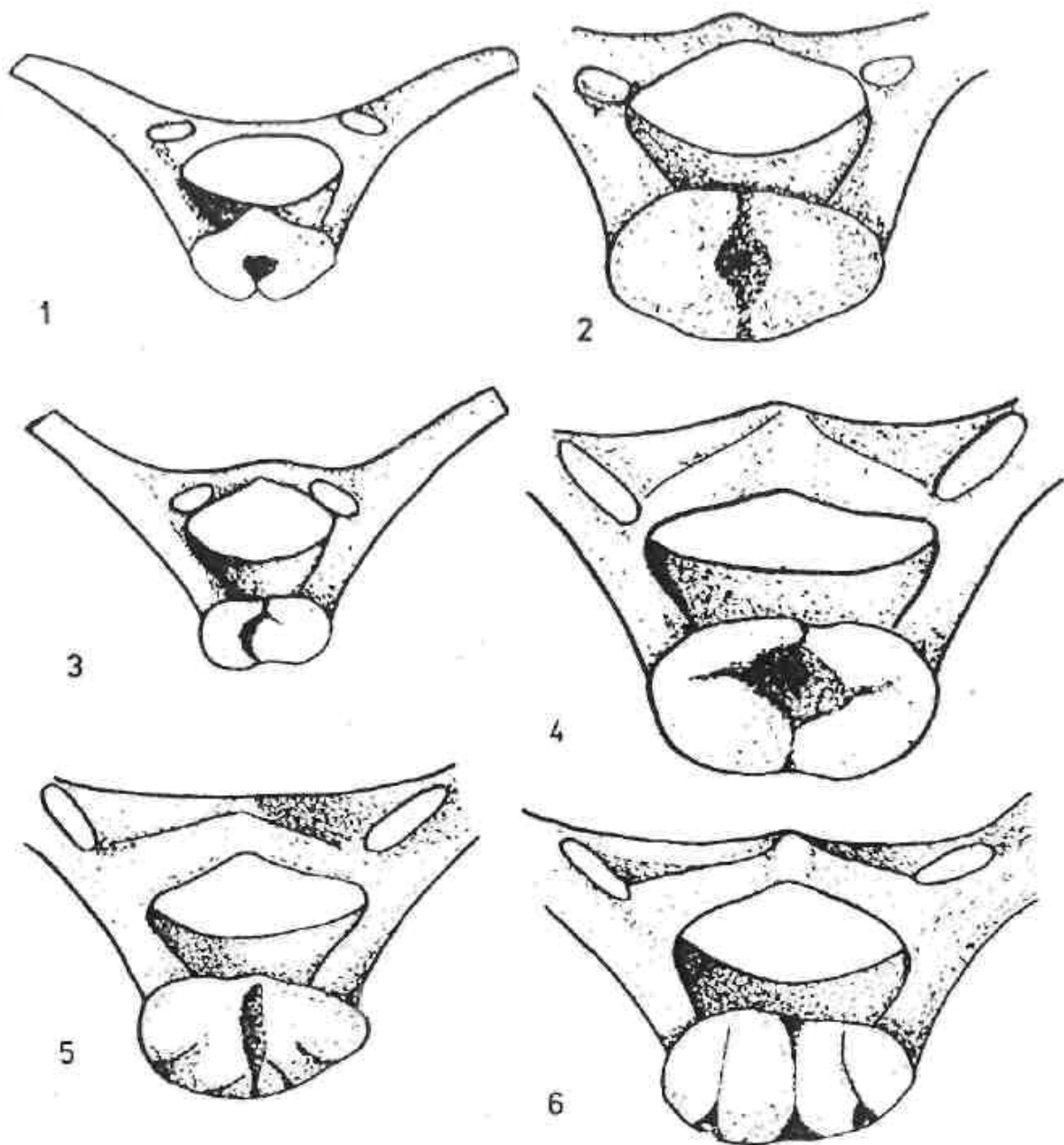
VIII. Симметричное тело позвонка состоит из двух хорошо выраженных половин, правой и левой, имеющих одинаковую форму (рис. 1, 15—17). Такая форма тел теоретически возможна у видов с перихордальным развитием, но не обнаружена при настоящем исследовании и не описана в литературе. Формы тел позвонков, подобные изображенным на рис. 1, 15—16, были обнаружены у травяной лягушки (Коваленко, 1983), однако не были симметричны — правые и левые части тел были значительно смещены относительно друг друга вдоль длинной оси тела. По-видимому, относительная самостоятельность правых и левых зачатков позвонка может возникать (или, вернее, сохраняться) только при асимметричном расположении.

Анализ собственных и литературных данных показывает, что наиболее изменчивы суставные элементы VII, VIII и IX позвонков, вариации в их строении составляют примерно 90% всех отклонений в суставах. Например, строение переднего мыщелка IX позвонка травяной лягушки настолько разнообразно, что трудно выделить даже основные типы вариаций (рис. 2). Следует специально отметить, что суставные ямки демонстрируют значительно меньшую изменчивость, чем мыщелки.

## Обсуждение

### Образование ироцельности при перихордальном типе развития

Общепринято, что межпозвоночная ткань в ходе своего развития сдавливает хорду. Считают, что это достигается путем увеличения объема межпозвоночного зачатка (Емельянов, 1925; Mookerjee, 1931; Sedra and Moursi, 1958 и другие). Действительно, у всех бесхвостых амфибий с перихордальным типом развития и, в частности, у личинок травяной лягушки *Rana temporaria* задолго до охрящевания межпозвоночного перихордального кольца между основаниями соседних невральных дуг наблюдается образование прогиба оболочки хорды (вклейка, рис. 1, 3—6). Тот факт, что слабая межпозвоночная ткань «сжимает» хорду больше, чем мощные хрящевые основания невральных дуг, можно было бы объяснить ростом самой хорды. При интенсивном росте хорды полное перихордальное кольцо может препятствовать ее расширению в межпозвоночных участках. Одновременно это объяснило бы и более позднее охрящевание межпозвоночной ткани по сравнению с основаниями дуг: хорда растягивает ткань межпозвоночного кольца и таким образом препятствует его охрящеванию (Борхвардт, 1975; 1982). Однако исследование показало, что рост хорды прекращается примерно в то время когда начинается



**Рис. 2. Вариации в строении переднего мыщелка IX позвонка травяной лягушки (вид спереди)**

образование межпозвоночного прогиба ее оболочки (Коваленко, 1985а).

Ряд фактов, отмеченных при исследовании развития позвоночника травяной лягушки и других видов с перихордальным типом развития, противоречит предположению о том, что межпозвоночная ткань еще до метаморфоза тем или иным способом сдавливает хорду. При сжатии хорды следовало бы ожидать, что плотность межпозвоночного кольца будет максимальной в непосредственной близости от оболочки хорды, сама оболочка хорды будет сильно растянута внутри вдавления, а вакуолизированные клетки хорды в этом участке будут вытянуты вдоль периметра вдавления. В действительности наблюдается картина прямо противоположная ожидаемой. На поперечных и фронтальных срезах можно видеть, что плотность межпозвоночной ткани заметно увеличивается от хорды к периферии, а между оболочкой хорды и тканью перихордального кольца даже образуется свободно? пространство (вклейка, рис. 1, 3).

В начальный период формирования «вдавления» в межпозвоночных участках образуются мелкие складки оболочки хорды (вклейка, рис. 1, 4), тогда как в позвоночных участках она всегда прямая. Клетки хорды вокруг вдавления более мелкие, чем в остальных участках и вытянуты от оболочки хорды внутрь (вклейка, рис. 1, 3—5).

Можно привести еще много косвенных аргументов, противоречащих гипотезе «сжатия» хорды в межпозвоночных участках, таких как ориентация клеток и волокон внутри «вдавления», неодинаковый размер вдавления снизу и сверху хорды и даже отсутствие его в нижней части хорды на границе между VIII и IX сегментами у личинок травяной лягушки. Интересные данные получены при анализе личинок из экспериментальной серии, отличающихся быстрым развитием и исключительно мелкими размерами тела (Коваленко, 1985б). У этих личинок на стадии метаморфоза межпозвоночная ткань слабо развита, оболочка хорды между основаниями невральных дуг образует узкие, направленные внутрь хорды складки (вклейка, рис. 7), которые не имеют постоянной формы в различных сегментах тела. Пространство внутри складки заполнено в основном волокнами и стенки ее могут спадаться.

У личинок из этой же экспериментальной серии, но с асимметричным строением позвоночника, часто образуются незамкнутые межпозвоночные полукольца (см. Коваленко, 1983, рис. 1). Тем не менее у них можно видеть межпозвоночные вдавления (вклейка, рис. 7), т. е. складки в межпозвоночных участках образуются и при наличии неполного перихордального кольца.

На основании изложенных здесь данных по нормальному и аномальному развитию позвоночника предлагается следующая схема развития межпозвоночных участков у видов, имеющих перихордальное развитие.

После того, как в состав каждого из хрящевых оснований невральных дуг включена большая часть мезенхимных клеток сегмента, сконцентрированных у поверхности хорды, увеличение оснований дуг идет в основном за счет гипертрофии хрящевых клеток. Основание дуги занимает большее пространство во всех направлениях, в том числе и вдоль хорды. Будучи плотно прижатыми к хорде основания невральных дуг в каждом сегменте растягивают оболочку хорды в продольном направлении, а в межпозвоночной области ее натяжение ослабевает. При сближении соседних дуг оболочка хорды между их основаниями образует складку, которая тем больше вдаётся в хорду, чем больше сближаются основания дуг (вклейка, рис. 1, 3—5). В образовавшейся складке соединительнотканые волокна, окружающие хорду, лежат рыхло, так как они не натянуты; здесь же постепенно скапливаются мезенхимные клетки, оставшиеся невключенными в состав заднего края основания. Когда основания соседних дуг смыкаются над складкой, мезенхимные клетки оказываются как бы в закрытой ловушке. Дальнейшее увеличение объема хряща дуг приводит к некоторому перекрытию одного основания другим, при этом края складки оказываются сближенными (вклейка, рис. 1, 5).

Пока межпозвоночная мезенхима не дифференцируется в хрящ, величина складки меняется мало. При возрастании плотности межпозвоночного зачатка начинается процесс охрящевания. Объем зачатка резко возрастает, образуется межпозвоночный хрящ шаровидной формы (вклейка, рис. 2, 1—3). Далее межпозвоночные хрящи увеличиваются в размерах равномерно во все стороны, как внутри хорды, так и наружу от нее. Происходит сдавливание хорды в межпозвоночных участках; основания невральных дуг приподнимаются над межпозвоночным хрящом и отодвигаются друг от друга (вклейка, рис. 2, 1—2).



## Формирование передневыпуклых и двояковыпуклых тел позвонков при эпихордальном развитии

Основания дуг крестцового позвонка травяной лягушки располагаются эпихордально и растут над хордой примерно одинаково в переднем и в заднем направлении, чем очень напоминают развитие оснований дуг у личинок *Bombina bombina* (Борхвардт, 1975). При таком развитии межпозвоночное мезенхимное скопление образуется как в передней части сегмента, перед основаниями дуг, так и в задней части сегмента, между основаниями дуг и задней септальной перегородкой (вклейка, рис. 3, 4). Передний межпозвоночный зачаток располагается над хордой. Он представляет собой очень крупное мезенхимное скопление, которое, дифференцируясь в хрящ, образует один мышцелок, сдавливающий хорду сверху (вклейка, рис. 6). Межпозвоночный зачаток, образующийся у заднего конца сегмента, представляет собой два небольших скопления справа и слева от хорды, расположенных у наружного края оснований дуг (вклейка, рис. 3—5). Клетки заднего скопления раньше, чем переднего, дифференцируются в хондроциты и постепенно включаются в состав заднего края основания, формируя лишь небольшие выпуклости. У краснобрюхой жерлянки в последнем туловищном сегменте и спереди и сзади формируется один мышцелок, а в среднетуловищном сегменте клетки заднего скопления также постепенно включаются в состав основания и формируют край суставной ямки.

### Формирование процельности при эпихордальном развитии.

#### Свободные межпозвоночные диски

У личинок обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* и кавказской крестовки *Pelodytes caucasicus* основания дуг располагаются эпихордально, но растут не совсем так как у личинок краснобрюхой жерлянки, поскольку распространяются преимущественно в заднем направлении и не сразу проникают между хордой и мозгом. Поэтому у этих видов большая часть межпозвоночной мезенхимы скапливается в задней части сегмента, как у травяной лягушки, но над хордой, как у краснобрюхой жерлянки. У кавказской крестовки зачаток межпозвоночного мышцелка небольшой (Анисимова, 1985) и тело дефинитивного позвонка слабовыпуклое. У обыкновенной чесночницы напротив, межпозвоночное скопление мезенхимы очень крупное. Большое количество клеток создает большую их плотность, процесс охрящевания идет медленно. Он начинается в середине межпозвоночного зачатка и распространяется к периферии. При увеличении объема зачатка клетки, располагающиеся по периферии, оказываются сжатыми основанием дуги и межпозвоночным хрящом, что, возможно, препятствует их дифференцировке и они долго не включаются в состав хряща.

У некоторых современных бесхвостых амфибий часто отмечают наличие свободных межпозвоночных дисков, например, у представителей семейств *Pelobatidae*, *Myobatrachidae* (Lynch, 1973; Duellman and Trueb, 1986), причем только у молодых особей. При настоящем исследовании наличие двух хорошо выраженных границ в межпозвоночной ткани отмечено у постметаморфозных обыкновенных чесночниц, у некоторых молодых травяных лягушек в IX позвонке (передний мышцелок), а также у некоторых личинок травяной лягушки в отдельных туловищных сегментах

(вклейка, рис. 2, 2). Замечено, что появление второй границы всегда наблюдается в относительно крупном мезенхимном скоплении. Обычно на гистологических препаратах плотный слой клеток (в данном случае плотный слой недифференцированной мезенхимы на периферии хрящевого мышцелка) красится интенсивнее, на тотальных препаратах недифференцированная мезенхима не красится совсем. Эти особенности и создают впечатление дискретности или самостоятельности межпозвоночного хряща у молодых особей.

В дальнейшем этот слой, как и вся межпозвоночная ткань, дифференцируется в хондроциты и граница исчезает. Возможно, это связано с общим увеличением размеров и соответственно меньшим давлением со стороны соседних позвонков на межпозвоночную ткань. У *Pelobates fuscus* такая граница может сохраняться очень долго, и при мацерации слой недифференцированных клеток или молодых хрящевых клеток подвергается разрушению, как это часто бывает с концевыми отделами поперечных и сочленовных отростков. В результате мышцелок остается не' связанным ни с передним, ни с задним позвонком. Подобные свободные межпозвоночные диски относительно часто обнаруживаются у молодых травяных лягушек между VIII и IX позвонками, где образуется очень крупное скопление мезенхимы и сустав формируется очень поздно.

#### Формирование амфицельного тела VIII позвонка у травяной лягушки

Амфицельность тела VIII позвонка считается одним из диагностических признаков, по которому, в частности, была выделена группа Diplasiocoela: Ranidae, Microchylidae, Rhacophoridae (Noble, 1922). Однако во всех этих семействах известны исключения — группы видов, у представителей которых VIII позвонок в норме процельный (Mookerjee, 1932; Ramaswami, 1933; Lynch, 1973). Среди представителей Ranidae известны также виды, у которых в норме VIII позвонок слит с IX: *Rana curtipipes* (Ramaswami, 1933; Mahendra, 1936), *Rana mascareniensis* [= *Ptychadena mascareniensis*] (Al-Hussaini, 1941).

Вопрос о причинах развития VIII амфицельного позвонка до сих пор не исследовался. Отсутствие морфогенетических данных является препятствием для интерпретации значения этого признака в филогенезе (Mookerjee, 1932; Ramaswami, 1933; Lynch, 1973; Trueb, 1973 и другие).

Амфицельное тело VIII позвонка развивается благодаря тому, что тело IX позвонка развивается эпихордально и имеет крупный передний мышцелок. Детальное, изучение развития этого отдела позвоночника обнаружило еще ряд особенностей.

В задней части VIII сегмента складка оболочки хорды образуется только на уровне верхней части хорды, между основаниями VIII и IX невральных дуг. Здесь формируется небольшой межпозвоночный зачаток со стороны VIII сегмента (вклейка, рис. 5). В норме его развития подавляется крупным эпихордальным мышцелком IX позвонка (вклейка, рис. 6). Однако при определенных условиях (например при недоразвитии мышцелка IX позвонка) этот зачаток может частично или полностью охрящевать. Наличие такого зачатка со стороны VIII позвонка должно отражаться на развитии мышцелка IX позвонка даже при нормальном течении процессов дифференцировки. Действительно, этот мышцелок отличает необычайно высокая индивидуальная изменчивость. На его поверхности встречаются всевозможные выемки, борозды и даже довольно крупные отверстия (рис. 2). Это можно расценивать как результат влияния межпозвоночного зачатка VIII позвонка, который препятствует равномерному росту хрящевого мышцелка IX позвонка. Сустав

между этими сегментами окончательно формируется гораздо позже, чем между другими туловищными позвонками, примерно к третьему году жизни у травяной лягушки, а нередко не образуется совсем. Иногда позвонки, между которыми нет сустава, удается расчленивать. В этом случае контактирующие поверхности тел шероховатые, межпозвоночная ткань обычно неравномерно распределена между позвонками.

В последнем туловищном сегменте морфология осевых органов отличается от таковой как в туловище, так и в хвосте (Коваленко, Анисимова, 1985). У травяной лягушки такое изменение условий формирования осевого скелета в полной мере проявляется уже в начале последнего туловищного сегмента, что ведет к формированию характерных черт IX позвонка: эпихордальное, передневыпуклое тело, узкие невральные дуги и т. п. У видов рода *Bufo* развитие процельного IX позвонка проходит в условиях, мало отличающихся от таковых в других туловищных сегментах, а резкое изменение морфологии осевого комплекса наблюдается на границе IX и X сегментов. Наблюдение за развитием этого отдела у зеленой жабы *Bufo viridis* показало, что мезенхимный зачаток здесь также образуется со стороны обоих сегментов, но в норме развиваются мышечки IX позвонка. Слияние крестцового позвонка с уростилем среди представителей Bufonidae встречается и как норма строения (Tihen 1965; Trueb, 1971, 1973), и как индивидуальное отклонение (Adolphi, 1892, 1898; Goto, 1906; Noble, 1931).

Очевидно, особенности морфологии последнего туловищного сегмента, а, следовательно, и условия формирования осевого скелета в этом сегменте, могут варьировать, например, в зависимости от того, резко или постепенно заканчивается полость тела в конце туловищного отдела. Такие вариации выражаются в разнообразии видовых конструкций, но, по всей видимости, могут являться причиной и индивидуальных вариаций.

### Морфогенетические факторы и механизмы, определяющие форму тел позвонков бесхвостых амфибий

Существует несколько гипотез, объясняющих механизм формирования выпукло-вогнутых сочленений тел позвонков бесхвостых амфибий.

По мнению одних авторов, ведущая роль в формировании таких сочленений принадлежит характеру подвижности тел позвонков относительно друг друга (например, Spinar, 1972). Данные экспериментальных исследований показывают, что подвижность элементов является необходимым условием для формирования настоящего сустава между ними (Sullivan, 1966, 1974; Murray and Drachman, 1969 и другие), однако на форму суставных элементов, она, по-видимому, не влияет.

Другие авторы придерживаются точки зрения Мукерджи (Mookerjee, 1930, 1931), который считает, что соединительнотканые волокна растающие в межпозвоночную ткань, не только обеспечивают дискретность между телами, но и определяют форму сустава. Форма сустава зависит от направления врастания соединительной ткани (MacBride, 1932; Mookerjee and Das, 1939; Mookerjee and Ganguly, 1948; Trueb 1973 и другие).

В. Г. Борхвардт (1975, 1982) считает, что самой общей причиной выпукло-вогнутых сочленений является разница в диаметре контактирующих элементов, что приводит к охвату одного элемента другим. Сама разница в диаметре контактирующих частей в онтогенезе может достигаться различными путями. Значительную роль в формировании охвата одного элемента другим играет форма оснований невральных дуг, в частности, крутизна их передних и задних краев (Борхвардт, 1975, 1982).

Сравнение развития среднетуловищного (процельный), крестцового (двояковыпуклый) и последнего предкрестцового (амфицельный) позвонков травяной лягушки показало, что во всех случаях межпозвоночная ткань формируется из клеток, оставшихся не включенными в состав хрящевых оснований дуг и тел позвонков. Мышечки, формирующиеся из этой ткани, закладываются и развиваются не между сегментами, а всегда в пределах определенного сегмента, между его сегментными

перегородками, закрепленными на оболочке хорды. Каким образом, вопрос, который ставился многими авторами — к какому позвонку отходит межпозвоночный мышцелок и почему именно к этому — снимается. Проблема сводится к следующему вопросу: почему именно в данной части сегмента (передней или задней) скапливается недифференцированная мезенхима.

В среднетуловищных сегментах травяной лягушки так же, как и в туловищных сегментах других форм с перихордальным развитием, основания дуг растут от передней границы сегмента к задней, поэтому остаток мезенхимных клеток скапливается в задней части сегмента по всему периметру хорды. Один мышцелок здесь образуется благодаря тому, что: 1) мезенхима попадает в складку оболочки хорды и оказывается под основаниями дуг, что способствует сдавливанию хорды и сближению противоположных зачатков; 2) сегменты правой и левой стороны располагаются "симметрично, поэтому противоположные зачатки лежат строго против друг друга и в норме образуют симметричный мышцелок. При эпихордальном развитии один мышцелок формируется на базе сразу единого мезенхимного зачатка.

Обнаруживается связь между характером развития оснований дуг и формой тела позвонка (рис. 1). При перихордальном развитии образование межпозвоночного зачатка возможно только у задней границы сегмента; это приводит к формированию процельных позвонков с одним (туловищные позвонки представителей *Rana*, *Bufo* и других) или двумя мышцелками (например, крестцовый позвонок *Bufo viridis*). При эпихордальном развитии, по-видимому, возможно большее число вариантов: скопление мезенхимных клеток преимущественно перед основаниями дуг над хордой (туловищные позвонки *Bombina bombina*), преимущественно позади оснований над хордой (туловищные позвонки *Pelobates fuscus*, *Pelodytes caucasicus*), и впереди и позади оснований дуг над хордой (последний туловищный позвонок *Bombina bombina*), впереди оснований дуг над хордой и позади них по бокам от хорды (крестцовый позвонок *Rana temporaria*). Возможно сочетание двух основных способов развития тел в одном позвоночнике и даже в одном позвонке. Например, основания дуг атласа травяной лягушки развиваются перихордально, однако их самые передние части лежат эпихордально и образуют небольшой выпуклый медиальный выступ, в результате тело этого позвонка — двояковыпуклое (суставные площадки атласа располагаются на основаниях дуг). Сочетание перихордального и эпихордального типов развития в соседних сегментах может приводить к образованию других форм тел позвонков, например, амфицельного, как в VIII сегменте травяной лягушки.

Таким образом, форма тела позвонка бесхвостых амфибий зависит от величины и местоположения в сегменте зачатка межпозвоночного мышцелка (рис. 1). Это, в свою очередь, зависит от характера роста оснований дуг данного сегмента и сегментов, соседних с ним. Характер роста оснований дуг и тел позвонков в значительной мере определяется типом развития, т. е. положением оснований дуг относительно хорды. Какие же морфогенетические факторы определяют тип развития?

Опистоцельные тела позвонков краснобрюхой жерлянки формируются под влиянием следующих морфогенетических факторов: мощные нижние части миомеров, которые плотно облегают хорду почти по всей ее высоте и припятствуют скоплению мезенхимных вокруг нее; небольшая изогнутость и скошенность мышечных сегментов

которая приводит к тому, что «тупиковые пространства» (Коваленко, 1985а) в верхней части сегмента слабо выражены и основная масса клеток скапливается у самой верхней части хорды и между ней и мозгом. У личинок краснобрюхой жерлянки относительная величина полости тела заметно меньше, чем у других исследованных видов; по крайней мере, она в меньшей степени перекрывает осевой комплекс по высоте и, следовательно, в меньшей степени сдерживает рост мышечных сегментов. Можно думать, что именно это обстоятельство приводит к меньшим изменениям первоначальной формы мышечных пластин. Если относительное увеличение кишечной полости представляет собой прогрессивную эволюционную тенденцию в группе бесхвостых амфибий, то состояние осевого комплекса и условия развития осевой мезенхимы, характерные для краснобрюхой жерлянки (эпихордальное развитие), можно считать примитивными по сравнению с таковыми у травяной лягушки, серой и зеленой жаб, (перихордальный тип развития). Интересно, что условия для эпихордального развития последнего туловищного позвонка травяной лягушки определяются факторами, подобными таковым у краснобрюхой жерлянки — крупный миомер и небольшой объем кишечной полости в конце туловищного отдела (Коваленко, Анисимова, 1985).

#### К вопросу об эволюции формы тел позвонков бесхвостых амфибий

Существуют две точки зрения на возникновение процельной и опистоцельной форм тел позвонков бесхвостых амфибий, ни одну из которых на основании полученных данных ни опровергнуть, ни подтвердить нельзя. Одни авторы считают, что опистоцельность и процельность возникли в ходе исторического развития группы не одновременно, а последовательно, и одна форма тел позвонков есть производное другой (Griffiths, 1963; Inger, 1967; Kluge and Farris, 1969); другие полагают, что эти формы тел возникли независимо (Spinar, 1972; Lynch, 1973; Trueb, 1973). И те и другие авторы признают, что наиболее примитивной формой тел позвонков в группе бесхвостых следует считать амфицельную. Данные настоящего исследования дают основания сомневаться в этом положении.

Анализ собственных и литературных данных показал, что у всех современных бесхвостых амфибий развитие позвонков проходит с задержкой развития части клеток и образованием так называемых межпозвоночных тел. Строго говоря, в группе бесхвостых амфибий не известны современные формы, позвоночник которых состоит из амфицельных позвонков, т. е. из двояковогнутых позвонков, между которыми нет межпозвоночной ткани. У представителей семейств *Ascaphidae* и *Leiopelmidae* позвонки, если рассматривать не только их костную часть, как часто делают, а весь позвоночный сегмент, не являются амфицельными (Ritland, 1955), поскольку между их костными телами располагается хорошо развитая межпозвоночная ткань.

Позвоночник со свободными межпозвоночными дисками, например у представителей *Pelobatidae*, также не является результатом особого способа развития, сближающего эту конструкцию с гипотетическим предковым «амфицельным позвоночником». Свободные межпозвоночные диски представляют собой лишь временную, возрастную стадию, которая характерна при формировании крупного межпозвоночного зачатка. Действительно амфицельное тело VIII позвонка травяной лягушки формируется под воздействием крупного эпихордального мышечка IX позвонка и при недоразвитии последнего VIII позвонок становится обычным процельным.

Таким образом, неясно, возможно ли в принципе формирование позвоночника амфидельного типа у бесхвостых амфибий. К палеонтологическим находкам, по-видимому, следует относиться осторожно, поскольку при фоссилизации позвонки, например, видов семейства *Pelobatidae*, особенно молодых особей, могут терять мышелок и выглядеть как амфицельные. Размещение скелетогенной мезенхимы в сегменте, время и последовательность ее дифференцировки у личинок бесхвостых амфибий тесно связаны с морфологией окружающих мезенхиму структур. Количество мезенхимы, величина и форма миомеров, хорды, мозга, крупная кишечная полость — все эти факторы определяют способ развития позвоночника (Борхвардт, 1973, 1982; Коваленко, 1985а). Если примитивные Анига имели личинок, у которых развивались все основные характерные для группы особенности строения, то скорее всего у них не могли формироваться амфицельные позвонки — двояковогнутые позвонки, между которыми нет межпозвоночной ткани. Тогда можно предполагать, что уже на самых ранних этапах исторического развития у бесхвостых амфибий формировались выпукло-вогнутые сочленения между позвонками.

При обсуждении вопроса о том, какие позвонки возникли раньше: про- или опистоцельные, прежде всего нужно четко, разделять два типа процельности: 1) продельные позвонки, формирующиеся при эпихордальном развитии тел; зачаток мышелка единый, сам мышелок ни на какой стадии онтогенеза не обнаруживает двойственности (рис. 1, 3—4); например, у обыкновенной чесночницы и кавказской крестовки; 2) процельные позвонки, формирующиеся при перихордальном развитии тел; зачаток мышелка состоит из двух боковых масс, мышелок долго обнаруживает следы двойственности (рис. 1. 2); например, у травяной лягушки, серой и зеленой жаб.

По типу развития, а значит по строению окружающих позвоночник структур, несомненно следует сближать опистоцельные и первый тип продельных позвонков. Поскольку при эпихордальном развитии положение зачатка мышелка возможно и сзади и спереди от оснований дуг, вполне вероятно, что эти две формы тел возникли в истории приблизительно одновременно, что совпадает с представлениями Шпинара (Spinar, 1972). Второй тип процельности представляется мне более продвинутым вариантом строения и развития тел позвонков и должен быть тесно связан с увеличением относительного размера кишечной полости головастика, причем дипласиоцельность, очевидно, представляет собой производное второго типа процельности. Это подтверждает предположение Труеб (Trueb, 1973) о том, что дипласиоцельность есть вариация более широко распространенной процельности. К этому можно добавить, что при сравнении развития позвоночников дипласиоцельного типа и процельного типа 2 обнаружено гораздо меньше различий, чем при сравнении продельного типа 2 и продельного типа 1.

### Заключение

Межпозвоночная скелетогенная мезенхима бесхвостых амфибий — это клетки, дифференцировка которых в хондроциты задерживается по сравнению со временем охрящевания оснований невральных дуг и тел позвонков. Происходит это, возможно, благодаря действию чисто механических факторов, препятствующих охрящеванию (Борхвардт, 1982). Препятствовать охрящеванию может, например, ограниченный

объем пространства, в котором находится мезенхима; с возрастом и увеличением размеров особи этот фактор исчезает. Клетки, оказавшиеся между основаниями соседних дуг независимо от того, в передней или задней части этого сегмента они расположены, при охрящевении образуют шаровидный мышцелок. Положение этого мышцелка или мышцелков и определяет форму дефинитивного позвонка (рис. 1).

Поскольку именно наличие мышцелка определяет форму тела позвонка, с точки зрения анатомии было бы правильнее определять эту форму не через положение вогнутости, а через положение выпуклости — передневыпуклые, задневыпуклые или двояковыпуклые позвонки. Но, учитывая, что термины про- и опистоцельные не противоречат сути дела и в то же время более привычны, видимо целесообразно не менять терминологию.

Выпукло-вогнутые сочленения между позвонками возникли, по-видимому, уже на первых этапах исторического развития группы. Первыми, скорее всего, были тела, формировавшиеся в результате эпихордального развития. Возможно независимое возникновение опистоцельности и процельности первого типа; если допускать, что эти формы возникли последовательно, то наиболее вероятно, что опистоцельность первична. Процельность второго типа — явно более продвинутое состояние признака. Сейчас не представляется возможным точно определить, от какой из первых двух форм произошла процельность на основе перихордального развития, но не следует исключать возможность, что само перихордальное развитие могло возникнуть в каждой из двух «эпихордальных линий» независимо.

Автор благодарит В. Г. Борхвардта и Е. Б. Анисимову за советы и критические замечания, высказанные при обсуждении полученных результатов и в ходе подготовки рукописи к печати, а также за предоставление материала по ряду видов бесхвостых амфибий.

## ЛИТЕРАТУРА

Анисимова Е. В. Строение крестцово-уростильного сочленения у кавказкой крестовки (*Pelodytes caucasicus*).— В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. VI Всесоюзн. герпетол. конф. Л., Наука, 1985, с. 10—11.

Борхвардт В. Г. О движущих факторах в эволюции позвоночного столба.— Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. 2, с. 220—224.

Борхвардт В. Г. Строение и развитие позвоночника бесхвостых земноводных.— Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. I, с. 68--79.

Борхвардт В. Г. Морфогенез и эволюция осевого скелета (теория скелетного сегмента). Л, изд-во Ленингр. ун-та, 1982, 144 с.

Борхвардт В. Г., Караваева К. Ю. Методика очистки и окраски скелетов мелких позвоночных.— Зоол. журн., 1982, т. 61, вып. 1, с. 120 — 121.

Борхвардт В. Г., Коваленко Е. Е. Роль механических взаимодействий в развитии миомеров и осевого скелета анамний. - Вестн. Ленингр. ун-та, 1985, № 3, Биология, вып. 1, с. 3—10.

Дабаян Н. В., Слепцова Л. А. Травяная лягушка — *Rana temporaria*.— В кн.: Объекты биологии развития. М., Наука. 1975, с. 442—463.

Емельянов С. В. К вопросу о развитии позвоночника амфибий.— Русск. зоол. журн., 1925, т. 5. вып. 1—2, с. 53—69.

Коваленко Е. Е. О сочленении тел позвонков травяной лягушки *Rana temporaria*.— В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. V Всесоюзн. герпетол. конф. Л., Наука, 1981, с. 65—66.

- Коваленко Е. Е.* Коррелятивные изменения и позвоночнике травяной лягушки *Rana temporaria*.— Зоол. журн., 1983, т. 62, вып. 4, с. 564 - 569.
- Коваленко Е. Е.* Строение, развитие и изменчивость позвоночника травяной лягушки (*Rana temporaria* L.), Автореф. канд. дис., Л., 1985а, 17 с.
- Коваленко Е. Е.* Особенности строения позвоночника у личинок травяной лягушки при высокой плотности развития.— В кн.: Вопросы герпетологии. Автореф. докл. VI Всесоюзн. герпетол. конф. Л., Наука, 1985б, с. 97—98.
- Коваленко Е. Е., Анисимова Е. В.* О природе уростиля бесхвостых амфибий.— В кн.: Организм в онто- и филогенезе. Л., 1985, рукопись деп. в ВИНТИ от 17/1-85 № 463—85, с. 32—41.
- Adolphi H.* Uber Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsaule anurer Amphibien 1 (*Bufo variabilis* Pall.)— Morph. Jahrb., 1892, Bd. 19, H. 3, S. 313—375.
- Adolphi H.* Ober Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsaule anurer Amphibien 3 (*Bufo cinereus* Schneid.)— Morph. Jahrb., 1898, Bd. 25, H. 1, S. 115—143.
- Al-Hussaini A. H.* The osteology of *Rana mascareniensis*.— Dum. et Bibr. Bull. Fac. Sci. Fouad 1 Univ., Cairo, 1941, vol. 24, p. 75—89.
- Duellman W. E. and Trueb L.* Biology of Amphibians. Mc Graw-Hill Book Company, 1986, 670 p.
- Goto S.* A few cases of merestic variation in the Common Toad and Isopod.— Annot. Zoolog. Japonenses, 1903—1906, 1906, vol. 5, part 1—5, p. 267—276.
- Grewal M. S. and Dasgupta S.* Skeletal polymorphism and genetic drift in a Delfi frog *Rana cyanophlyctis*.— Genet. Res., 1967, vol. 9, p. 299—307.
- Griffiths I.* The phylogeny of the Salientia.—Biol. Rev., 1963, vol. 38, p. 241—292.
- Hardaway T. E. and Williams K. L.* A procedure for double staining cartilage and bone.— Brit. J. Herpetol., 1975, vol. 5, N 4, p. 473—474.
- Inger R. F.* The development of a phylogeny of frogs.— Evolution, 1967, vol. 21, N 2, p. 369—384.
- Kluge A. G. and Farris I. S.* Quantitative phyletics and the evolution of anurans.— Syst. Zool., 1969, vol. 18, p. 1—32.
- Lynch I.* The transition from archaic to advanced frogs.— In book: Evolutionary biology of the anurans. Univ. of Missouri Press Columbia, 1973, p. 1—64.
- MacBride E. W.* Recent work on the development of the vertebral column.— Biol. Rev., 1932, vol. 7, N 2, p. 108—148.
- Mahendra B. C.* The vertebral column of the Anura.— Curr. Sc, 1936, vol. 4, N 10. P. 744.
- Mookerjee H. K.* On the development of the vertebral column of Urodela.— Philos. trans. Roy. Soc. London, 1930, ser. B., vol. 218, p. 415—446.
- Mookerjee H. K.* On the development of the vertebral column of Anura,— Philos. Trans. Roy. Soc. London, 1931, ser. B., vol. 219, p. 165—196.
- Mookerjee H. K.* On the morphology of the vertebral column of *Rhacophorus maximus*.— Curr. Sci., 1932, vol. 1, N 6, p. 165—166.
- Mookerjee H. K. and Das S. K.* Further investigation on the developments the vertebral column in Salientia (Anura).— Morphol., 1939, vol. 64, N 2. p. 167—209.



*Mookerjee H. K. and Ganguly D. N.* On the formation of the axial skeleton in *Branchiostoma lanceolatus* and its bearing on the evolution of the vertebral column of the other Chordata.—Proc. Zool. Soc. Bengal., 1948, vol. 1, № 2, p. 141 — 152.

*Murray P. D. F. and Drachman D. B.* The role of movement in the development of joints and related structures: the head and neck in the chick embryo.— J. Embryol. Exptl. Morphol., 1969, vol. 22, N 3, p. 349—371.

*Noble G. K.* The phylogeny of the Salientia. 1 The osteology and the thigh musculature, their bearing on classification and phylogeny.— Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 1922, vol. 46, № 1, p. 1-87.

*Noble G. K.* The biology of the Amphibia. New York and London, 1931, 577 p.

*Ramaswami L. S.* The vertebral column of some South Indian Frogs. Curr. Sci., 1933, Vol 1, p. 306—309.

*Ritland R. M.* Studies on the post-cranial morphology of *Ascaphys fraci*. I Skeleton and spinal nerves.—J. Morphol., 1955, vol. 97, N 1. p. 119—177.

*Sedra Sh. N. and A. A. Moursi A. A.* The ontogenesis of the vertebral column of *Bufo regularis* Reuss.— Ceskoslov. Morfol., 1958, r. 6, s. I, p. 7—32.

*Spinar Z. V.* Tertiary frogs from Central Europe. Prague, 1972, 286 p.

*Sullivan G. E.* Prolonged paralysis of the chick embryo, with special reference to effects on the vertebral column.— Austral. J. Zool., 1966, vol. 14, N I, p. 1 -17.

*Sullivan G. E.* Skeletal abnormalities in chick embryos paralysed with decamethonium.— Austral. J. Zool., 1974, vol. 22, N 4, p. 429-438.

*Tihen J. A.* Evolutionary trends in frogs.— Amer. Zool., 1965, vol. 5, p. 309 - 318.

*Trueb L.* Phylogenetic relationships of certain neotropical toads with the description of few genus (Anura: Bufonidae).— Contr. Sci., 1971, № 216, 40 p.

*Trueb L.* Bones, frogs and evolution.— In book: Evolutionary biology of the anurans. Univ. of Missouri Press. Columbia, 1973, 65—132.

## FORMS OF VERTEBRAL BODIES IN ANURA

**E. E. Kovalenko**

*Development of Vertebrate Zoology, State University of Leningrad*

All the possible variants of normal and abnormal structure of vertebral bodies in Anura and new data on the development of vertebral bodies and intervertebral tissue in *Rana temporaria* are described. Data on the vertebral bodies development in *Rana arvalis*, *Bufo viridis*, *Pelobates fuscus*, *Pelodytes caucasicus*, *Bombina bombina* are used for comparison. Principally new scheme of the formation of intervertebral bodies in perichordal type of development is suggested. Morphogenetic factors which determin the form of Anura's vertebral bodies, including formation of amphicoelous body of 8 vertebra in *Rana temporaria* and the development of the so-called «free intervertebral discs» in *Pelobates fuscus* are discussed.