ДОКЛАДЫ АКАДЕМИИ НАУК, 2010, том 431, № 3, с. 426–429

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 597.9:577.175.44

НОСОВАЯ КОСТЬ ИСПАНСКОГО ТРИТОНА (PLEURODELES WALTL; SALAMANDRIDAE; URODELA): РАЗВИТИЕ И МЕХАНИЗМЫ ЕГО РЕГУЛЯЦИИ

© 2010 г. С. В. Смирнов, А. Б. Васильева, К. М. Меркулова

Представлено академиком Э.И. Воробьёвой 19.03.2009 г.

Поступило 01.04.2009 г.

В черепе хвостатых амфибий одни кости отличаются значительным постоянством формы и развития, другим присуща вариабельность. Среди последних наиболее изменчива nasale (носовая кость, НК) – парное покровное окостенение в передней части крыши черепа, которое присутствует не у всех саламандр и может занимать разное топографическое положение. Так, у Ranodon sibiricus и Salamandrella keyserlingi (сем. Hynobiidae) НК располагается на крыше хрящевой обонятельной капсулы (tectum nasale) и на хряще tectum internasale соответственно латерально и медиально по отношению к восходящему отростку предчелюстной кости (proc. ascendens oss. praemaxillaris, papm) (рис. 1а). У сиренов (Siren spp., сем. Sirenidae) НК занимает медиальное положение относительно этого отростка. У остальных Urodela она располагается латерально от отростка – на крыше носовой капсулы, хотя у некоторых саламандр (например, у испанского тритона, Pleurodeles waltl, сем. Salamandridae) с возрастом разрастается в медиальном направлении, налегает на papm и заходит на tectum internasale медиальнее отростка (рис. 1б).

Развитие НК у разных саламандр тоже может различаться. У гинобиид НК формируется из двух центров окостенения, возникающих медиально и латерально относительно papm и позднее сливающихся с образованием единого костного элемента [1]. У сирена НК развивается из единственного центра окостенения, появляющегося медиально от papm [2], у остальных саламандр, в том числе у испанского тритона [1] – из центра, формирующегося латерально от papm на крыше носовой капсулы. Однако в [3, 4] было обнаружено, что у испанского тритона НК может развиваться из нескольких центров окостенения.

У разных саламандр различаются механизмы регуляции развития НК. У Eurycea bislineata (сем. Plethodontidae), Ambystoma mexicanum (сем. Ambystomatidae) и Triturus vulgaris (сем. Salamandridae) развитие НК индуцируется гормонами щитовидной железы (тиреоидными гормонами, ТГ) [5–7]. У S. keyserlingi ее развитие индуцируется обонятельным мешком [8]. Обонятельный мешок индуцирует развитие НК и у испанского тритона [9]; однако недавно были получены данные, указывающие на то, что в регуляции морфогенеза НК у этого вида могут участвовать ТГ [3].

Испанский тритон является излюбленным и наиболее изученным объектом биологии развития амфибий. Результаты исследований, проведенных на нем, традиционно экстраполируются на хвостатых амфибий в целом. Однако именно для испанского тритона данные по развитию НК и механизмам его регуляции оказываются наиболее противоречивыми. В этих обстоятельствах представляется целесообразным детально исследовать развитие НК и роль гормонов щитовидной железы в регуляции ее морфогенеза у P. waltl.

С этой целью исследовали развитие НК в норме и на фоне искусственно пониженного и повышенного уровней ТГ. Икру, полученную от лабораторного скрещивания пары P. waltl, разделили на три порции и поместили в чистую воду (контроль), в $2 \cdot 10^{-9}$ М щелочной раствор трииодтиронина (T_3) и в 0.02%-ный раствор тиомочевины – гойтрогена, подавляющего секреторную функцию щитовидной железы и вызывающего дефицит ТГ в плазме крови. Вылупившиеся из икры личинки развивались соответственно на фоне нормального, высокого и низкого уровней гормона. Животных регулярно фиксировали и тотально окрашивали “на кость и хрящ” ализарином красным и альцианом синим. Скорость развития в целом и скорость развития черепа изменялись в зависимости от экспериментальных условий, в которых развивались животные. Контрольные животные достигали метаморфоза не ранее 54 дней после вылупления. У животных, содержавшихся в растворе T_3, отмечалось ускоренное наступление метаморфоза (на 10 дней раньше) и преждевременное появление покровных костей черепа –

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской Академии наук, Москва

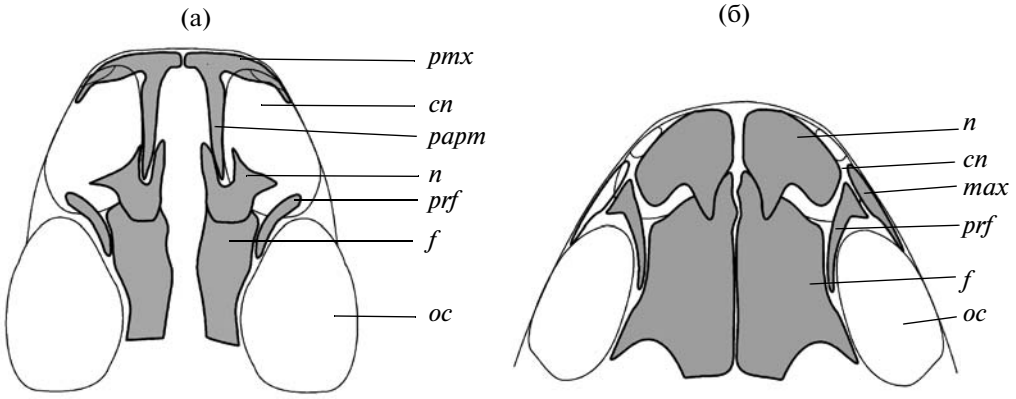

Рис. 1. Обонятельная область черепа S. keyserlingi (а) и P. waltl (б). Вид сверху. *cn* – capsula nasalis; *f* – frontale; *max* – maxillare; *n* – nasale; *oc* – oculus; *papm* – proc. ascendens oss. praemaxillaris; *prf* –praefrontale.

maxillare, praefrontale и nasale. При развитии животных в растворе тиомочевины скорость личиночного развития замедлялась, метаморфоз был подавлен: даже в возрасте двух с половиной лет животные сохраняли признаки личиночной морфологии (наружные жабры, дорзальный и хвостовой плавники, личиночное состояние нёбной области черепа). Появление костей, в норме формирующихся непосредственно перед началом или во время метаморфоза (maxillare, praefrontale и nasale), сильно запаздывало, и даже у самых старых особей они оставались рудиментарными.

У контрольных тритонов НК возникает на 54-й стадии развития (стадии определяли по таблице нормального развития [10]), самое раннее появление ее кальцинированной закладки отмечено на 39-й день после вылупления. НК развивается из центра окостенения, возникающего на хряще крыши носовой капсулы латерально от papm. Окостенение быстро разрастается по поверхности носовой капсулы, а на стадии 55а, распространяясь в медиальном направлении, налегает на papm. Дальнейший рост в медиальном направлении приводит к тому, что правая и левая НК достигают друг друга и соединяются швом.

У животных, содержавшихся в растворе T_3 и развивавшихся на фоне повышенного ТГ-уровня, НК возникает на 49–50-й стадиях развития. Самый ранний срок ее появления – 31-й день после вылупления. Кость развивается из центра окостенения, появляющегося на крыше носовой капсулы латерально от papm. Она быстро разрастается по поверхности tectum nasale, налегает на papm и в результате дальнейшего роста в медиальном направлении достигает противоположной НК, с которой соединяется швом. У животных, содержавшихся в растворе тиомочевины, НК появляется не ранее 55-й стадии. Ее самое раннее появление отмечено у животного в возрасте 8.5 мес после вылупления, хотя она может отсутствовать у животных более старшего возраста. Среди 19 тритонов в возрасте от 8.5 до 29 мес после вылупления у трех экземпляров (9–12 мес) НК отсутствовала, у остальных присутствовала в виде рудимента, который у разных особей занимал разное положение и мог состоять из нескольких обособленных элементов. У трех экземпляров НК была представлена единичным окостенением, располагавшимся на крыше носовой капсулы латеральнее papm. У остальных она была представлена крупным окостенением, налегающим на papm, и одним или несколькими более мелкими окостенениями, располагающимися латеральнее этого отростка на хрящевой крыше обонятельной капсулы (рис. 2). Чаще всего на обонятельной капсуле присутствовала единичная кость, но иногда таких окостенений было несколько (до четырех), в таком случае они располагались в линию параллельно papm. У некоторых животных, судя по форме помещающихся на носовой капсуле элементов НК, произошло слияние нескольких изначально раздельных окостенений. У двух экземпляров слились воедино окостенения, расположенные на papm и на крыше носовой капсулы. У них левая НК была представлена одним крупным окостенением, налегающим на papm и хрящ носовой капсулы, а правая – отдельным окостенением над papm и еще двумя–тремя мелкими окостенениями, налегающими на хрящ носовой капсулы. У всех животных НК были рудиментарны, и даже у самых старших тритонов правая и левая НК были далеко разнесены друг от друга.

Таким образом, высокий уровень ТГ, вызванный воздействием экзогенного T_3, ускоряет появление и развитие НК, а дефицит ТГ, вызванный ингибированием функциональной активности щитовидной железы, напротив, замедляет их. При замедленном развитии НК оказывается представлена несколькими окостенениями, которые могут длительное время сохранять самостоятельность.

У амфибий некоторые покровные кости черепа, имеющие сложное происхождение, развива-

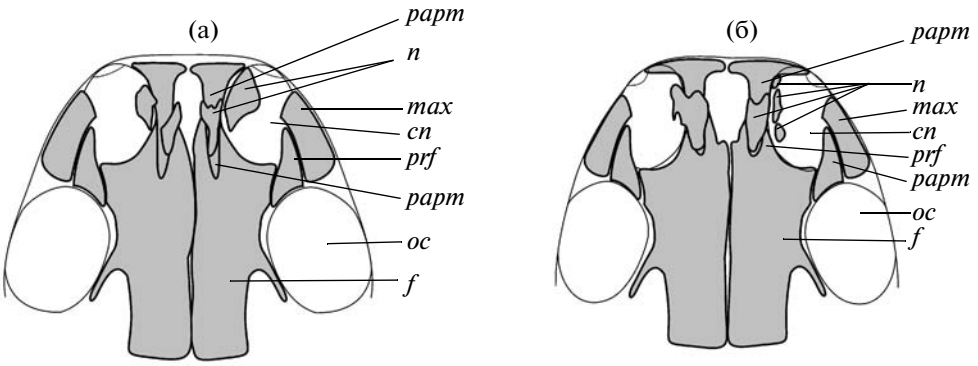

Рис. 2. Варианты строения обонятельной области черепа у P. waltl, развивавшихся в условиях дефицита тиреоидных гормонов (а, б). Вид сверху. Обозначения те же, что на рис. 1.

ются из нескольких самостоятельных неминерализованных ранних закладок, которые вскоре после своего возникновения сливаются и начинают кальцинироваться как единое целое. Как следствие, такие кости формируются из одного центра окостенения и воспринимаются исследователями как простые по происхождению. Недавние экспериментальные исследования [4] показали, что дефицит ТГ тормозит слияние таких отдельных закладок, в результате чего они начинают кальцинироваться как самостоятельные центры окостенения. Соответственно появление нескольких окостенений на месте НК у испанских тритонов, развивавшихся в условиях дефицита ТГ, указывает на то, что в норме у них в формировании этой кости принимают участие несколько ранних закладок и что НК является сложной по происхождению костью. До сих пор среди хвостатых амфибий сложное происхождение НК было безусловно доказано только для гинобиид. У них эта кость формируется в результате слияния двух центров окостенения, один из которых располагается на крыше обонятельной капсулы, а другой – медиальнее. Они гомологичны соответственно nasale и postrostrale кистеперых рыб [1]. Согласно Н.С. Лебёдкиной, наличие postrostrale – плезиоморфный признак, унаследованный от рыбообразных предков амфибий. Он сохранился у примитивных рецентных саламандр, но был утрачен у эволюционно продвинутых [1]. Появление у испанского тритона самостоятельного окостенения, которое возникает медиальнее собственно НК и позднее сливается с ней, указывает на то, что элемент покровного черепа, предположительно гомологичный postrostrale, сохраняется (в скрытом виде) и у представителей эволюционно продвинутых групп саламандр.

Согласно З. Рочеку, располагающаяся на обонятельной капсуле амфибий кость, обычно называемая носовой, является сложной по происхождению. В ее состав входят несколько костей, гомологичных тектальным и носовым элементам кистеперых рыб [11]. Появление у испанского тритона нескольких окостенений на tectum nasale свидетельствует в пользу этого предположения. Таким образом, НК у P. waltl – сложное по происхождению окостенение, образованное слиянием костей, гомологичных носовым, постростральным и тектальным элементам черепа кистеперых рыб.

Ранее экспериментальными методами было показано, что у испанского тритона для развития НК необходимо присутствие обонятельного мешка [9]. Наши эксперименты наглядно доказывают, что развитие НК зависит также от ТГ. Очевидно, в индукции НК у испанского тритона задействованы оба фактора (обонятельный мешок и ТГ). У всех животных как контрольных, так и экспериментальных НК возникала только после формирования хрящевой обонятельной капсулы. У тритонов, испытывавших в ходе развития дефицит ТГ, крыша капсулы была в разной степени недоразвита, и ее размеры и форма сильно варьировались у разных животных. Формирующиеся на ней элементы НК при своем разрастании строго “следовали” форме и размерам крыши носовой капсулы, никогда не заходя за ее границы. Такое жесткое соотношение между окостенениями и подстилающим их хрящом указывает на то, что последний принимает участие в регуляции процесса формирования НК. Остается неясным, функционирует ли хрящ как индуктор или его роль ограничивается тем, что он является субстратом для развивающейся НК, но его присутствие необходимо для формирования этой кости.

Таким образом, НК испанского тритона формируется из нескольких закладок и процесс ее развития индуцируется и регулируется согласованным действием нескольких факторов. Изменение в действии хотя бы одного из них (например ТГ) приводит к значительным изменениям в развитии и дефинитивном состоянии НК.

Помимо испанского тритона, развитие НК из нескольких центров окостенения отмечено у A. mexicanum и A. gracile (сем. Ambystomatidae) и

Triturus alpestris (сем. Salamandridae) [2, 12]. Участие нескольких факторов в регуляции морфогенеза НК, а именно ТГ и хряща носовой капсулы, обнаружено у E. bislineata (сем. Plethodontidae) и T. vulgaris (сем. Salamandridae) [5, 13]. Очевидно, сложное, множественное происхождение НК и многофакторное регулирование ее морфогенеза – распространенные среди хвостатых амфибий явления. Вероятно, значительная вариабельность в развитии и строении НК у хвостатых амфибий в значительной мере обусловлена ими.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 07–04–00141а), гранта Президента РФ “Ведущие научные школы” (НШ–2210.2008.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Лебедкина Н.С.* Эволюция черепа амфибий. М.: Наука, 1979. 283 с.
2. *Rose C.S.* In: Amphibian Biology. Australia: Surrey Beatty, 2003. V. 5. P. 1686–1783.
3. *Смирнов С.В., Васильева А.Б.* // ДАН. 2001. Т. 379. № 5. С. 715–717.
4. *Смирнов С.В., Васильева А.Б., Меркулова К.М.* // ДАН. 2008. Т. 418. № 5. С. 715–717.
5. *Rose C.S.* // J. Morphol. 1995. V. 223. P. 234–261.
6. *Смирнов С.В., Васильева А.Б.* // ДАН. 2004. Т. 395. № 1. С. 139–141.
7. *Смирнов С.В., Васильева А.Б.* // ДАН. 2003. Т. 388. № 5. С. 714–717.
8. *Лебедкина Н.С.* В кн.: Вопросы эволюции онтогенеза. М.: Наука, 1979. С. 120–126.
9. *Corsin J.* In: Problems Actuels de Paleontologie. P., 1967. P. 295–300.
10. *Gallien L., Durocher M.* // Bull. Biol. Fr. Belg. 1957. T. 91. P. 97–114.
11. *Roček Z.* // Acta Univ. carol. Biol. 1981. V. 1980. P. 1–164.
12. *Smirnov S.V., Vassilieva A.B.* // Russ. J. Herpetol. 2005. V. 12. P. 113–126.
13. *Smirnov S.V., Vassilieva A.B.* // Russ. J. Herpetol. 2003. V. 10. P. 93–110.