

**Морфологическая эволюция  
бесхвостых амфибий:  
гетерохронии,  
миниатюризация,  
личиночные специализации**

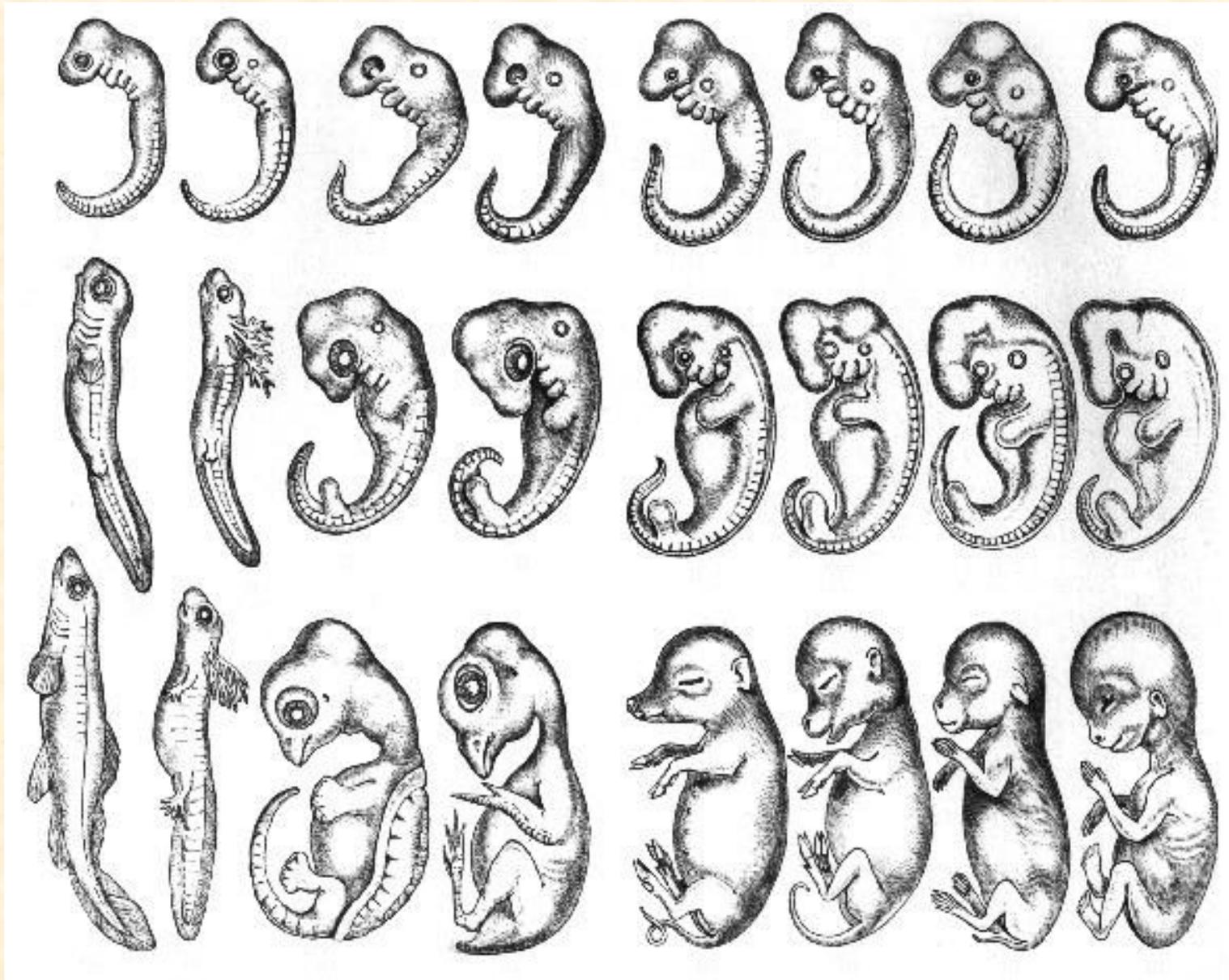


**Васильева Анна Борисовна**

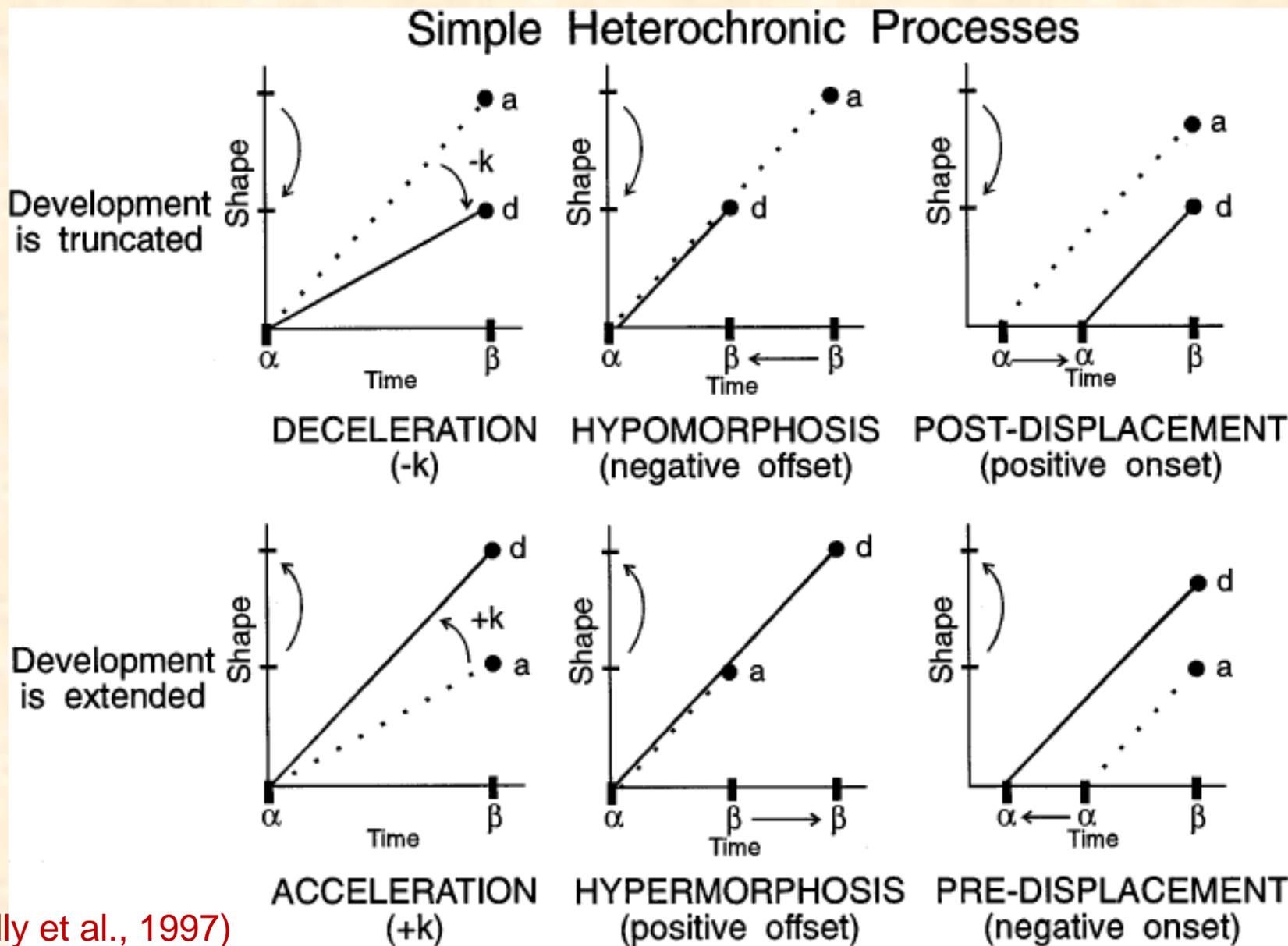
*Биологический факультет МГУ,  
ИПЭЭ РАН (Тропический центр)*

## Э. Геккель:

**Гетерохронии** – изменения сроков закладки и (или) темпов развития органов в ходе филогенеза

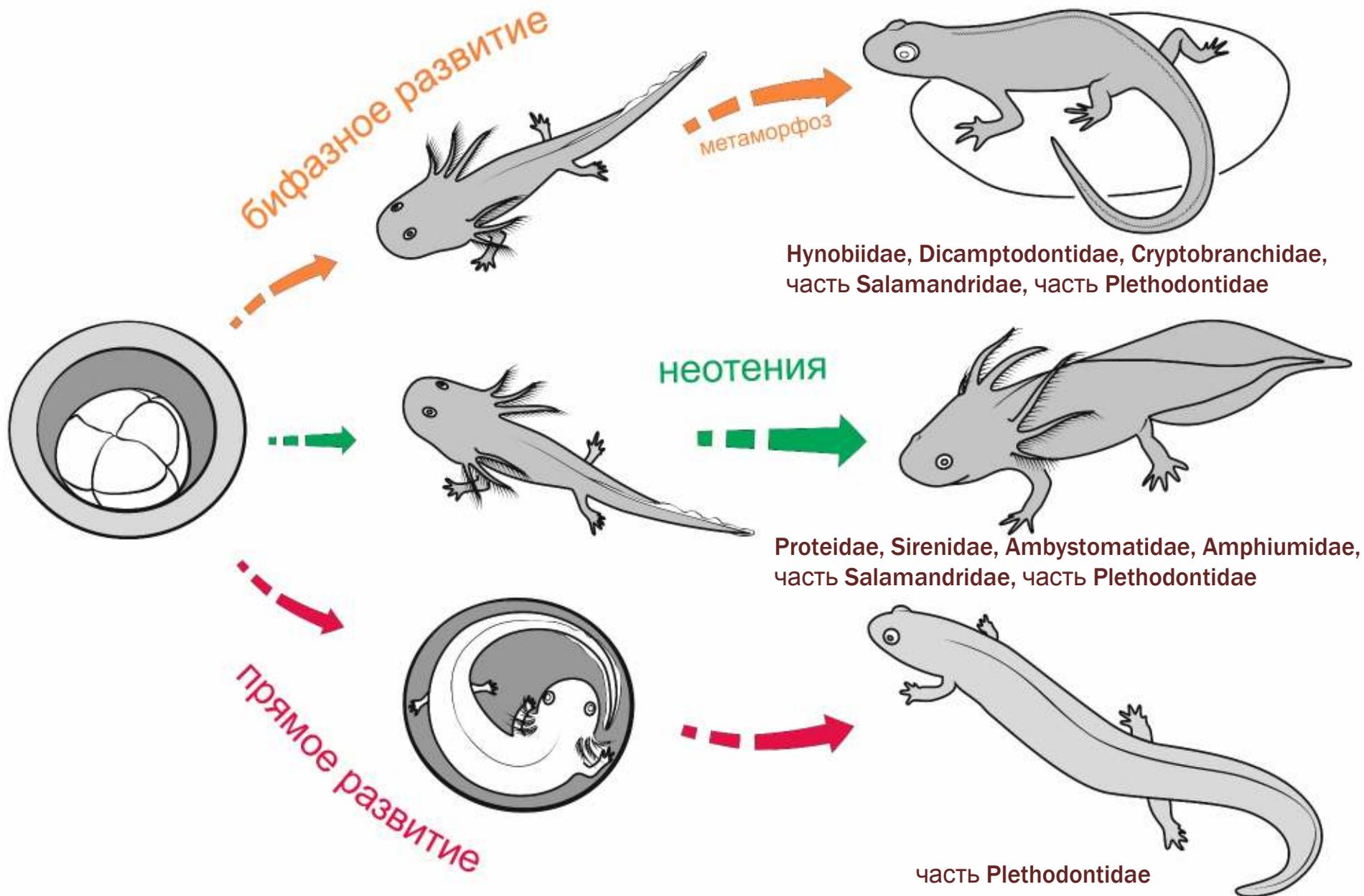


**Гетерохрония: эволюционное изменение сроков или скорости реализации онтогенетических событий, приводящих к морфологическим изменениям у потомков по сравнению по с предковыми формами.**



(from Reilly et al., 1997)

# Типы онтогенеза в отряде Urodela



# Хвостатые амфибии: **БОЛЬШИЕ** и маленькие

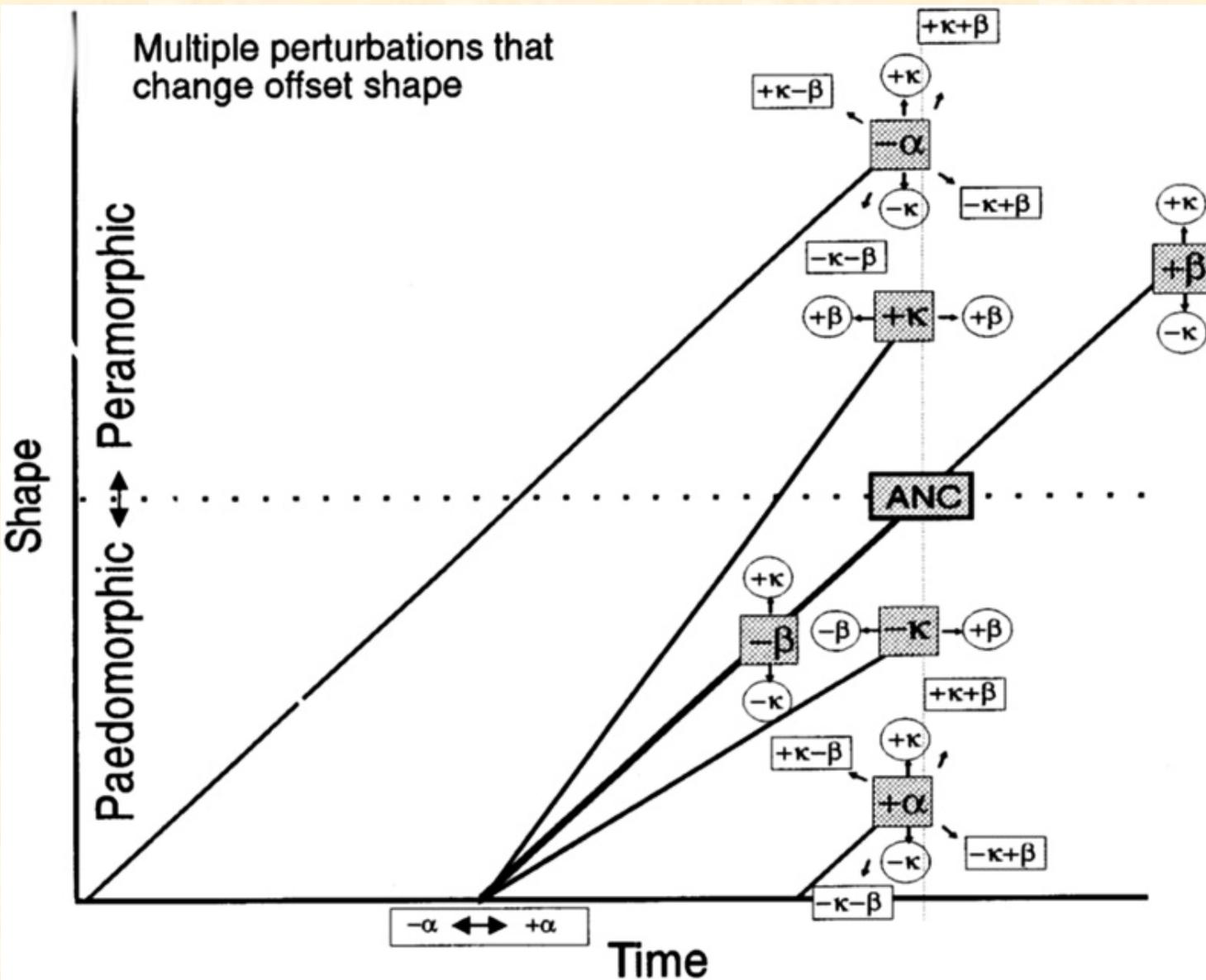


*Andrias*



*Thorius*

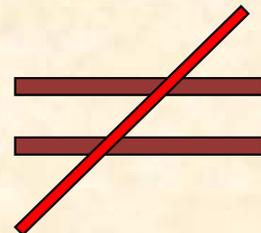
Каждый организм – сложная мозаика признаков, сформированных под действием гетерохронных процессов.



**Миниатюризация – эволюция по пути  
экстремального уменьшения размеров тела,  
подразумевающая морфологические, физиологические и др. перестройки.**



**миниатюрный**



**маленький**

# Бесхвостые амфибии: **БОЛЬШИЕ** и маленькие



*Puixcephalus adspersus*



*Nyctibatrachus pulivijayani*

## **Миниатюризация у Anura:**

изменение формы черепа (увеличение мозговой капсулы, вертикализация латеральных элементов), утрата элементов скелета).

(Yeh, 2002)

## **Цель исследования 1:**

- выявить возможную связь между миниатюризацией, онтогенезом и экологией разных видов лягушек.

## **Фокусный объект:**

- скелетная система.

## **Задачи:**

- сравнить дефинитивную морфологию скелета у лягушек разных экологических групп и размерных классов, с разными типами онтогенеза.

- сопоставить развитие скелета у лягушек с выраженными различиями в размерах и дефинитивной морфологии

## **Методы:**

- полевые и лабораторные наблюдения: сбор данных об условиях нереста, оценка репродуктивных параметров (размер кладки, размер яиц, сроки эмбрионального / личиночного развития);
- сбор / выращивание онтогенетических серий личинок;
- дифференциальная окраска скелетных тканей (кость, хрящ);

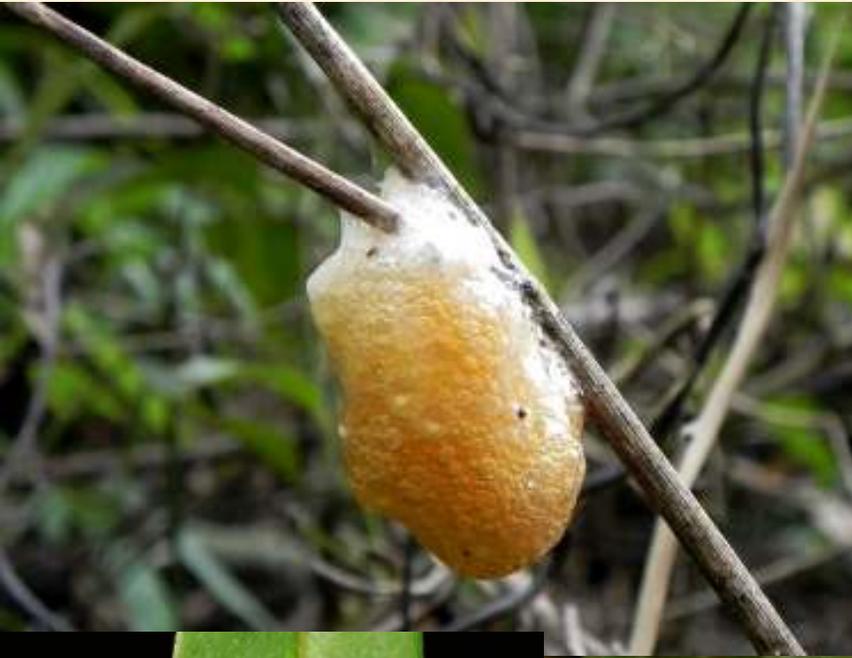
у модельных семейств –  
**Rhacophoridae и Microhylidae**

Fam. **Rhacophoridae**



Размеры: 25-90 мм

# Формы размножения ракофорид



# *Rhaorchestes gryllus*: прямое развитие



Диаметр яйца: 6.3 мм

Размер кладки: 20–22 яиц

Эмбриональный период: 25-30 дней

Стадия вылупления: завершение метаморфоза

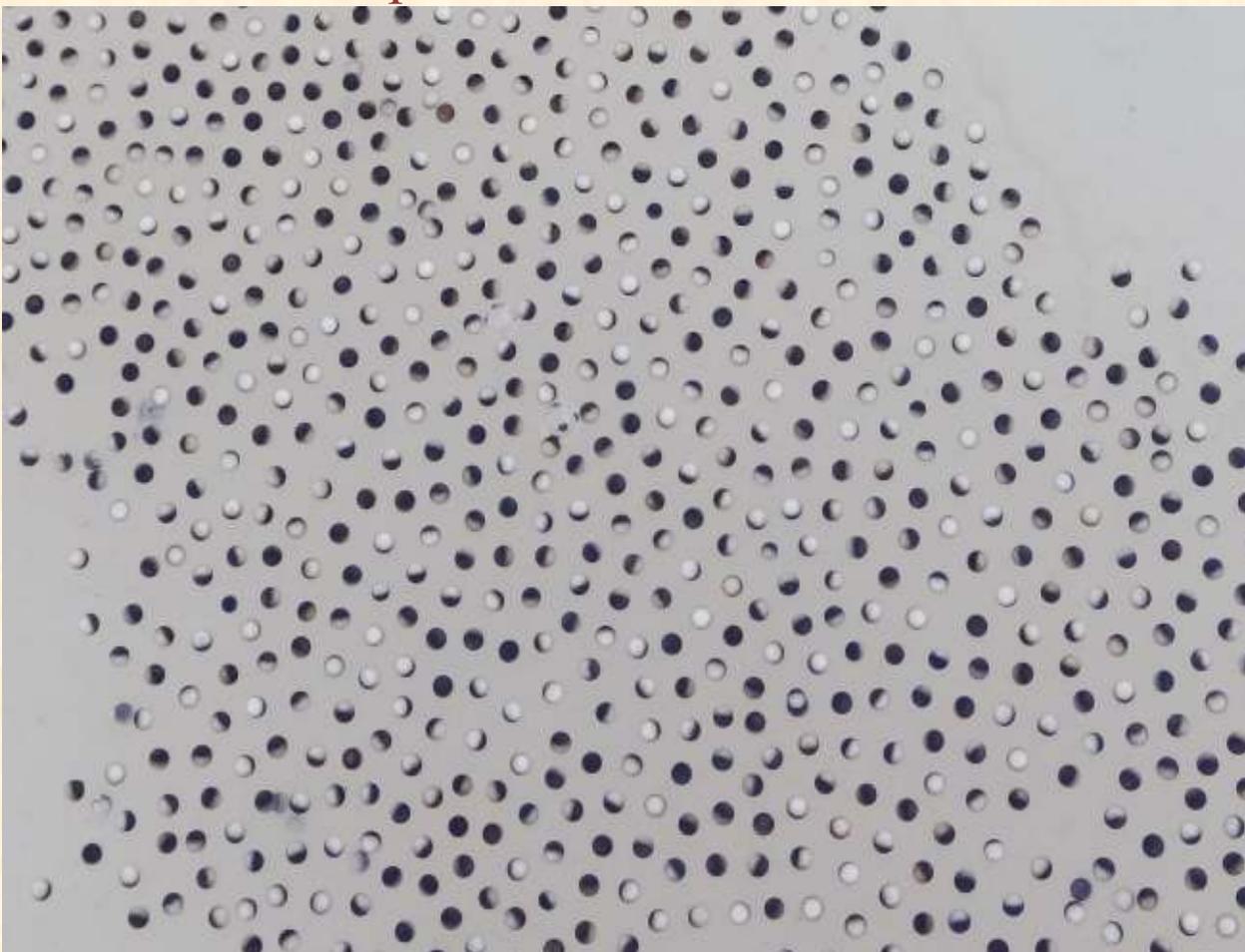
Fam. **Microhylidae**



Размеры: 12-82 мм

# Формы размножения микрохилид

в открытых водоемах



в микроводоемах



# Развитие костного черепа в онтогенезе бесхвостых амфибий (на примере *Calluella guttulata*)



ст. 36

*parasphenoideum*  
*frontoparietale*  
*exoccipitale*



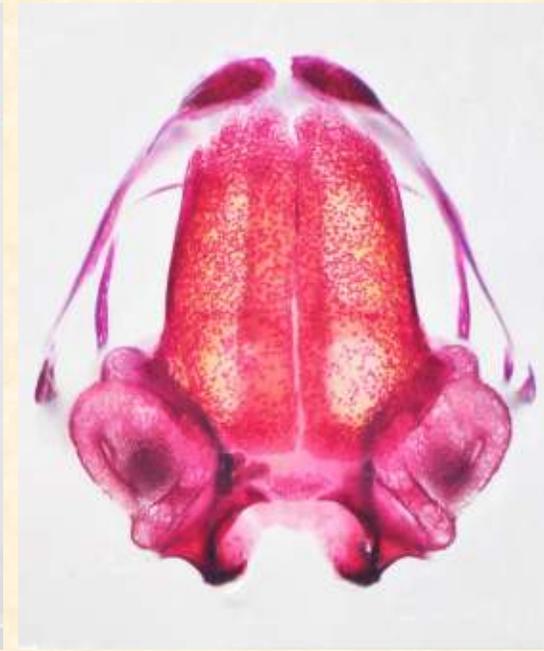
ст. 38

*prooticum*  
*praemaxillare*  
*nasale*  
*maxillare*  
*septomaxillare*



ст. 41

*squamosum*  
*pterygoideum*  
*angulare*  
*dentale*

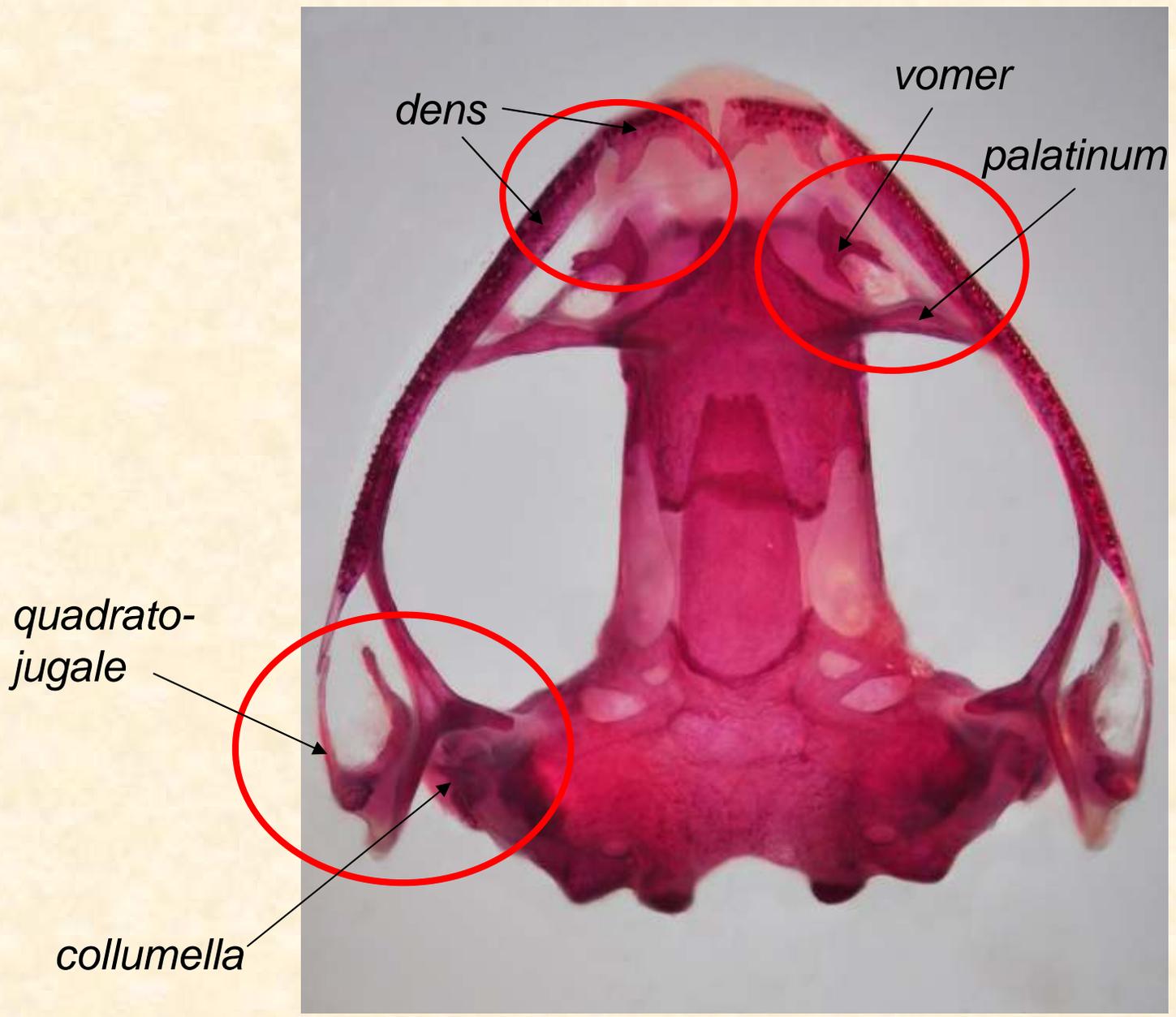


ст. 46 и ПМР\*

*quadratojugale*  
*mentomandibulare*  
*vomer*  
*palatinum*  
*collumella*  
*sphenethmoideum*

ПМР\* - постметаморфное развитие

# «Зоны особого внимания»:



# Признаки миниатюризации у ракофорид:



утрата  
зубов на  
*vomer*

редукция  
*palatinum*



*Kurixalus  
baliogaster*

48.8 mm

23.5 mm



*Theloderma  
leaf*

# Изменение последовательности развития костей в черепе ракофорид с разным типом развития:



*Rhacophorus annamensis*

## вылупление

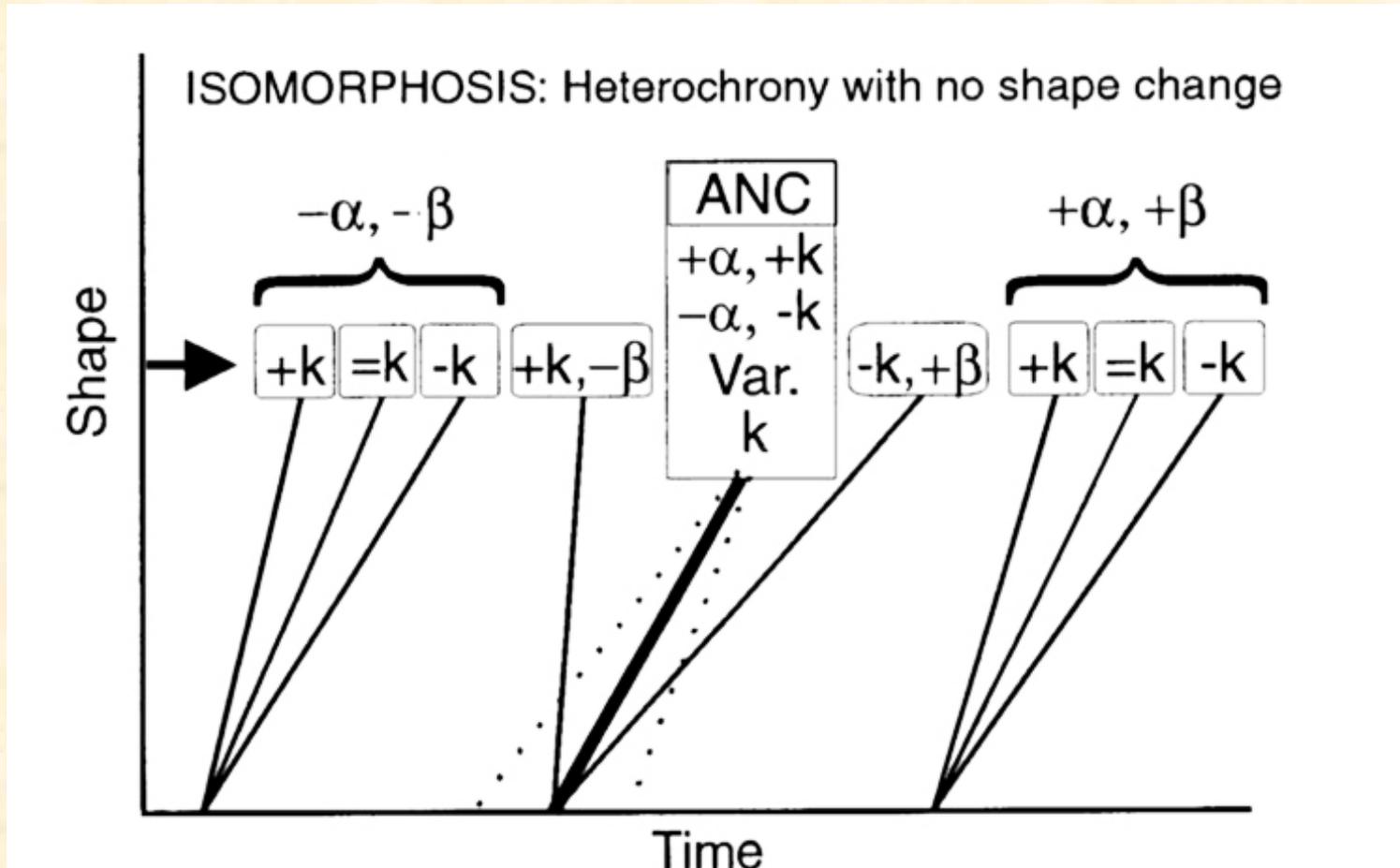
frontoparietale  
parasphenoideum  
exoccipitale  
prooticum  
praemaxillare  
septomaxillare  
maxillare, angulare  
dentale, nasale,  
squamosum  
quadratojugale  
palatinum  
pterygoideum, vomer  
mentomandibulare  
columella



*Raorchestes gryllus*

frontoparietale  
parasphenoideum  
angulare  
praemaxillare,  
squamosum  
dentale, maxillare  
septomaxillare,  
quadratojugale  
exoccipitale  
mentomandibulare  
pterygoideum  
palatinum  
nasale  
вылупление  
prooticum  
columella

**Изоморфоз:**  
гетерохронные изменения в онтогенезе, не приводящие к изменениям морфологии взрослых особей.



(... и источник эволюционных перестроек онтогенеза)

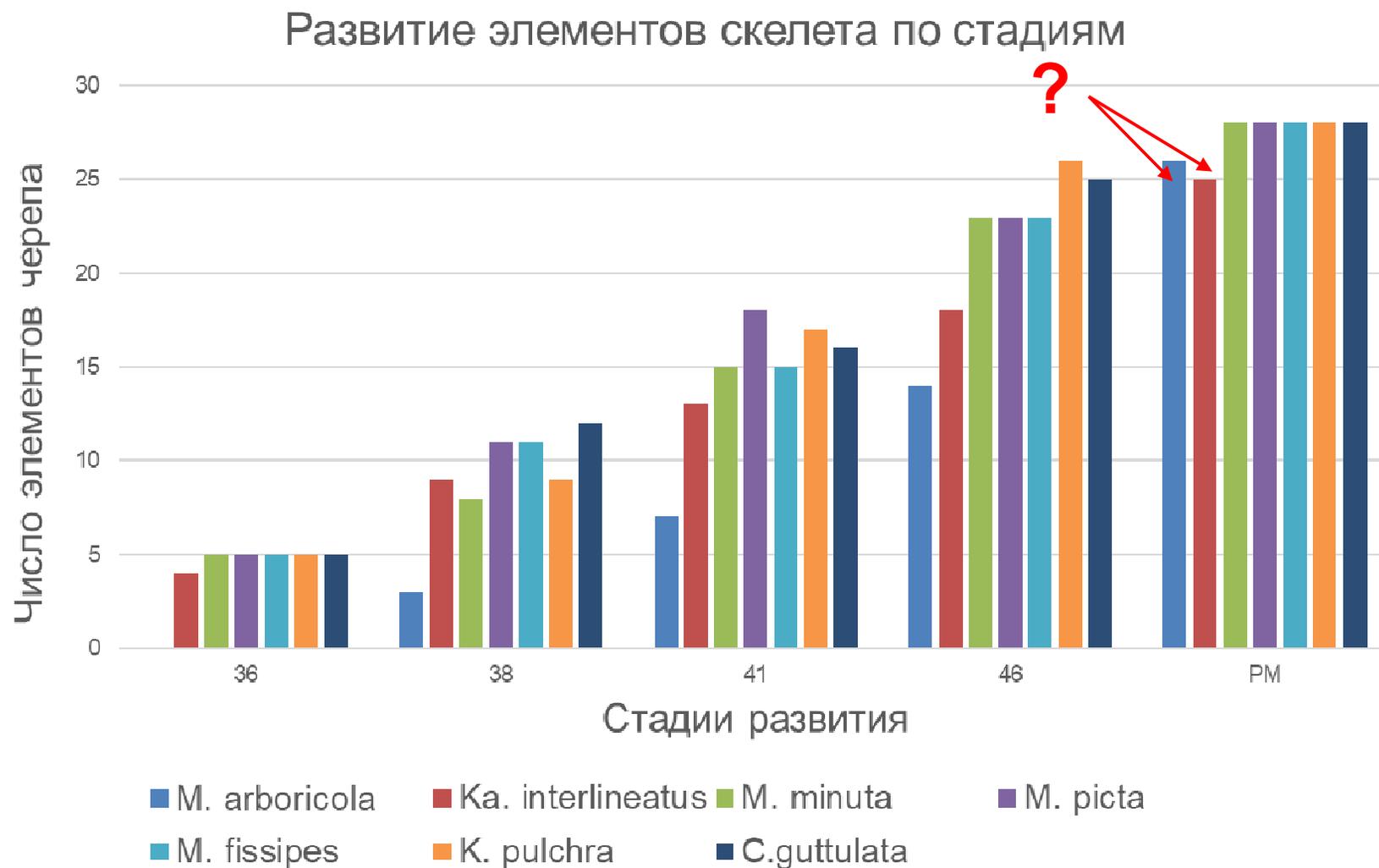
# Гетерохронии в развитии костей черепа у лягушек с разной степенью эмбрионизации онтогенеза:

R h a c o p h o r i d a e			Eleutherodactylidae
Виды с бифазным развитием	<i>Philuatus silus</i> (Kerney et al., 2007)	<i>Raorchestes gryllus</i>	<i>Eleutherodactylus coqui</i> (Hanken et al., 1992)
<p><b>вылупление</b> frontoparietale parasphenoideum <b>exoccipitale</b> <b>prooticum</b> praemaxillare septomaxillare maxillare, angulare dentale, nasale, squamosum quadratojugale palatinum pterygoideum, vomer mentomandibulare columella</p>	<p>frontoparietale parasphenoideum <b>exoccipitale</b> praemaxillare maxillare angulare dentale squamosum <b>вылупление</b> septomaxillare <b>prooticum</b> mentomandibulare pterygoideum, nasale columella vomer, quadratojugale</p>	<p>frontoparietale parasphenoideum angulare praemaxillare, squamosum dentale, maxillare septomaxillare, quadratojugale <b>exoccipitale</b> mentomandibulare pterygoideum palatinum nasale <b>вылупление</b> <b>prooticum</b> columella</p>	<p>angulare squamosum parasphenoideum praemaxillare frontoparietale <b>exoccipitale</b> maxillare pterygoideum dentale septomaxillare, quadratojugale <b>вылупление</b> <b>prooticum</b> nasale vomer</p>

**эндохондральные окостенения**    **кости челюстной дуги и подвески**

В разных группах Anura при усиливающейся эмбрионизации наблюдаются сходные гетерохронии в развитии черепных окостенений.

# Развитие скелета у микрохилид разных размерных классов



Мелкие виды *Microhyla*  
с разным типом развития



*Microhyla arboricola*  
13-17 мм

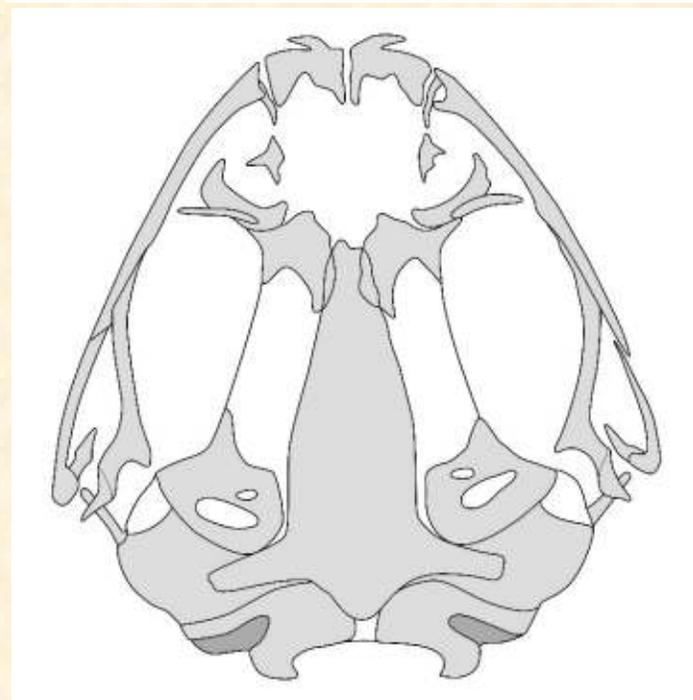
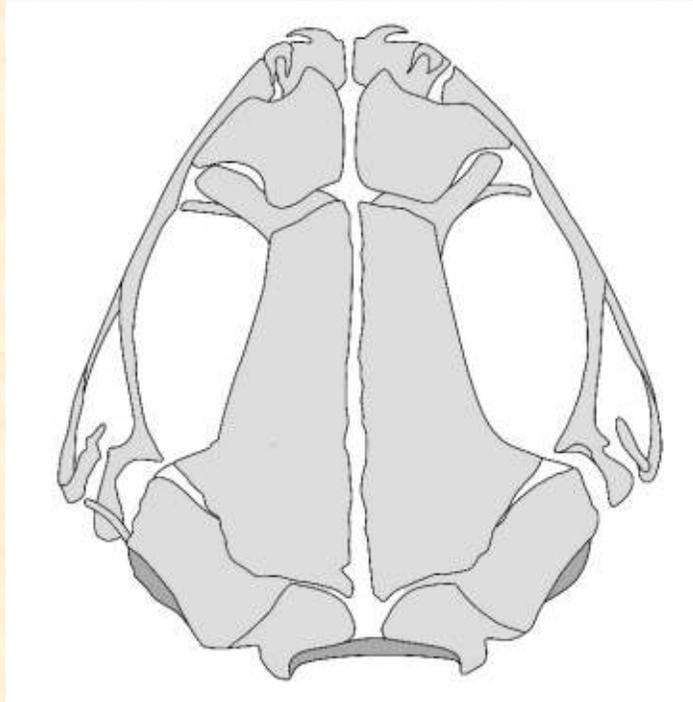


*Microhyla minuta*  
15-17 мм

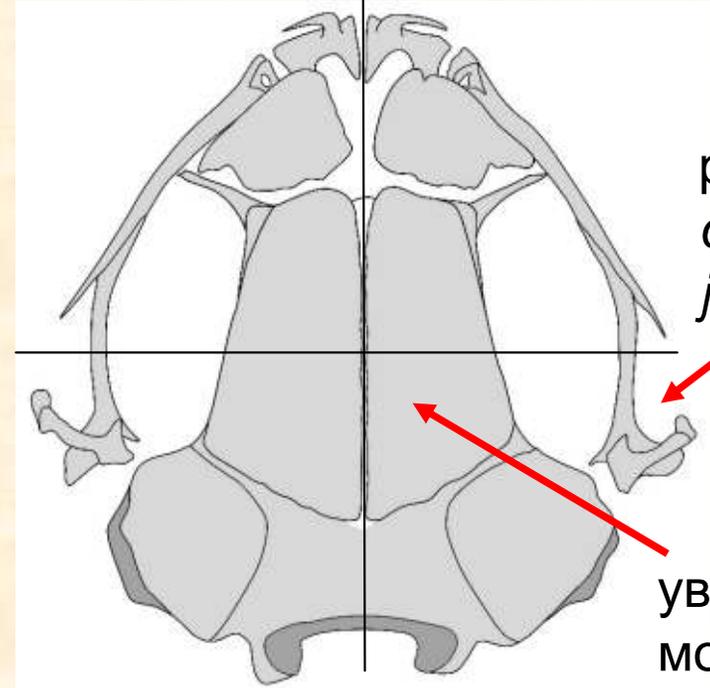


# Признаки миниатюризации у *Microhyla*

*Microhyla minuta*

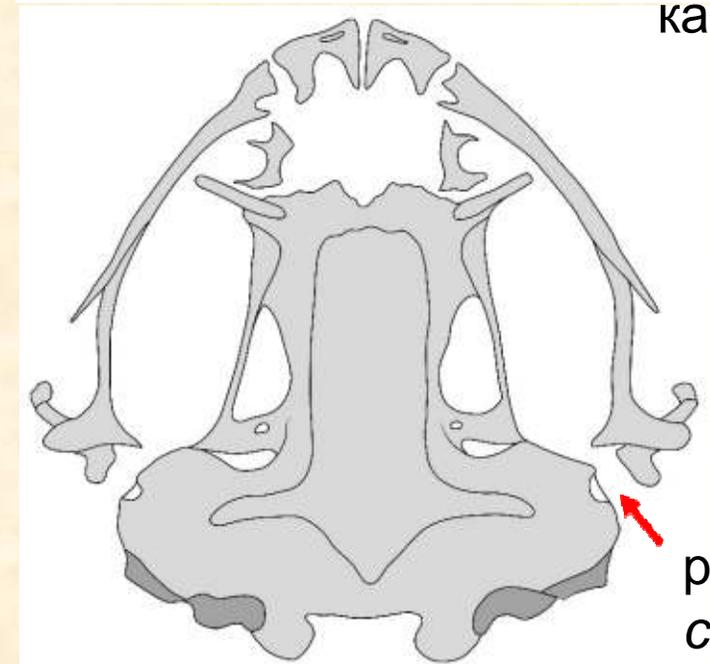


*Microhyla arboricola*



редукция  
*quadrato-*  
*jugale*

увеличение  
МОЗГОВОЙ  
КАПСУЛЫ



редукция  
*columella*

# Состояние максиллярной дуги у *Microhyla* с разным типом развития

*Microhyla minuta*



дуга  
замкнута

*Microhyla arboricola*



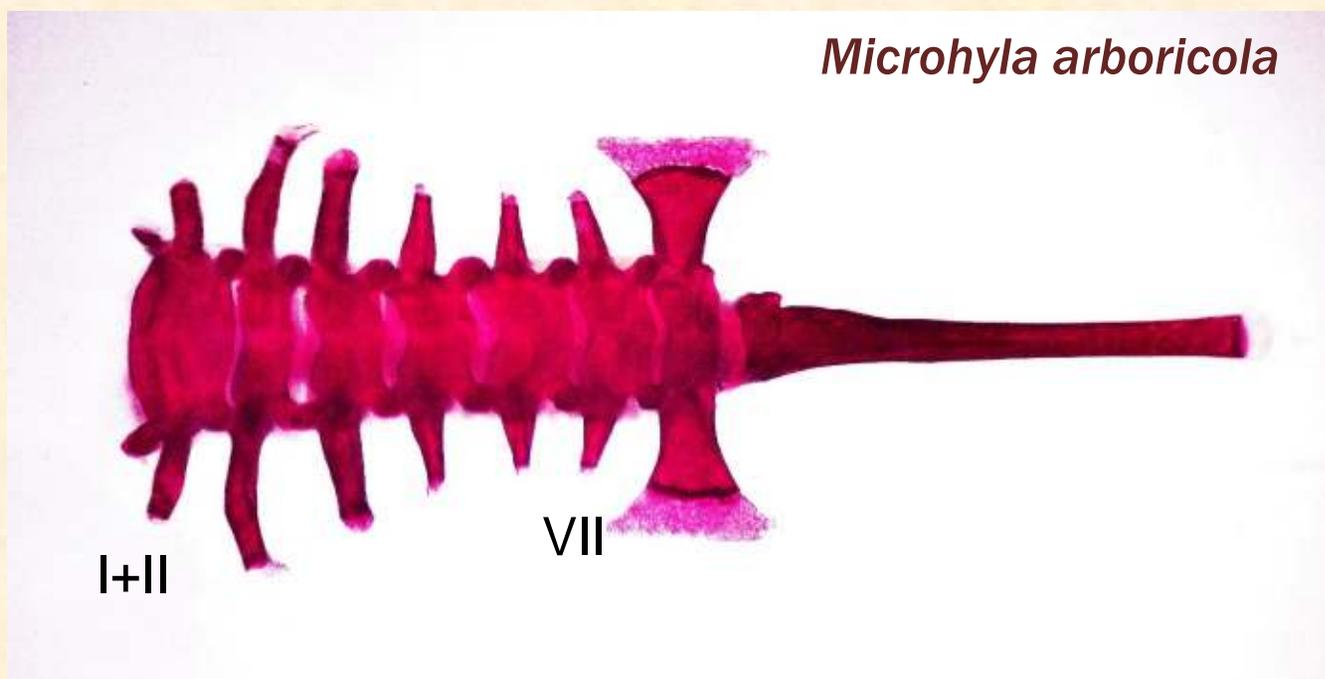
дуга не  
замкнута

# Состояние позвоночника у *Microhyla* с разным типом развития

*Microhyla minuta*

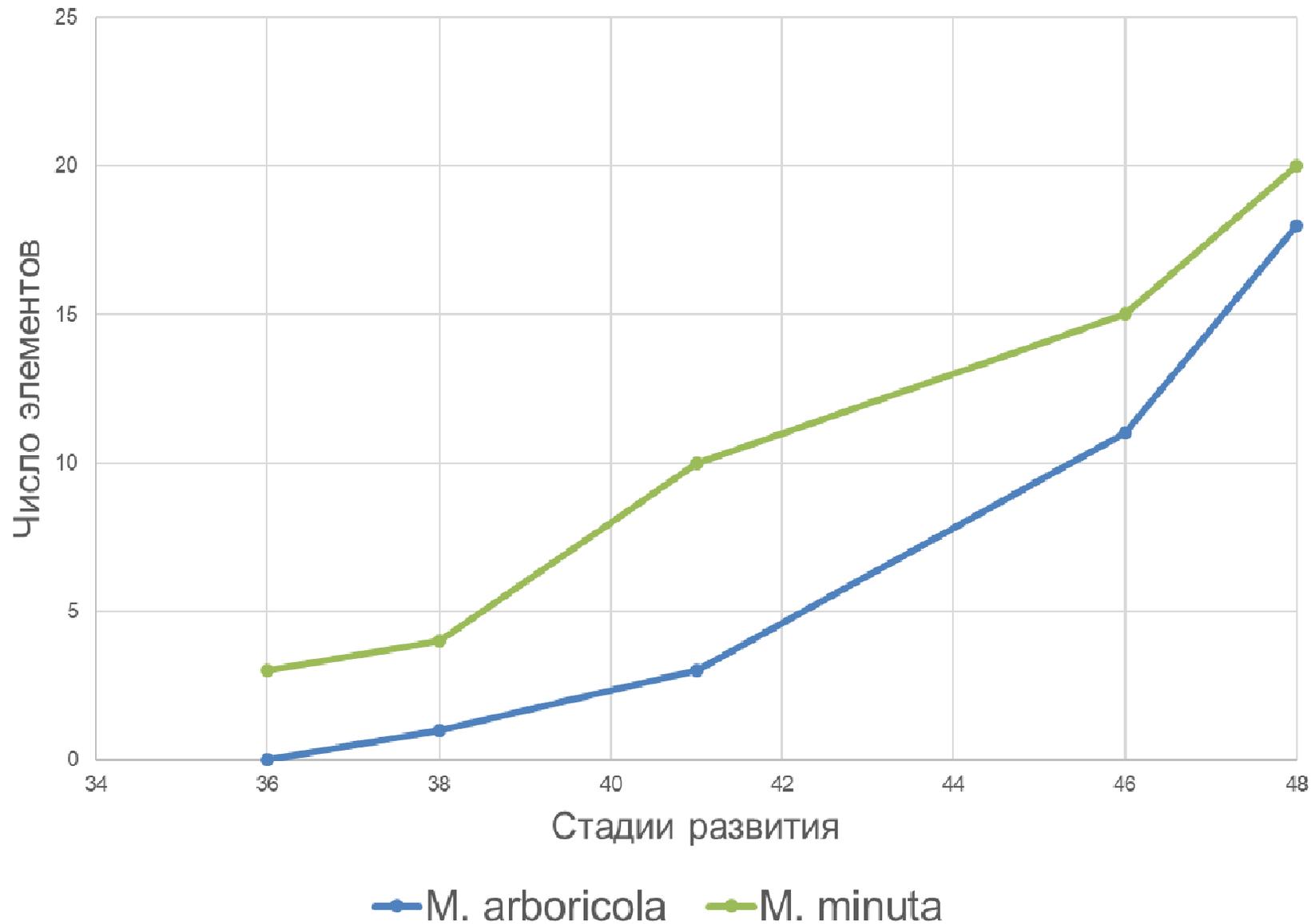


*Microhyla arboricola*

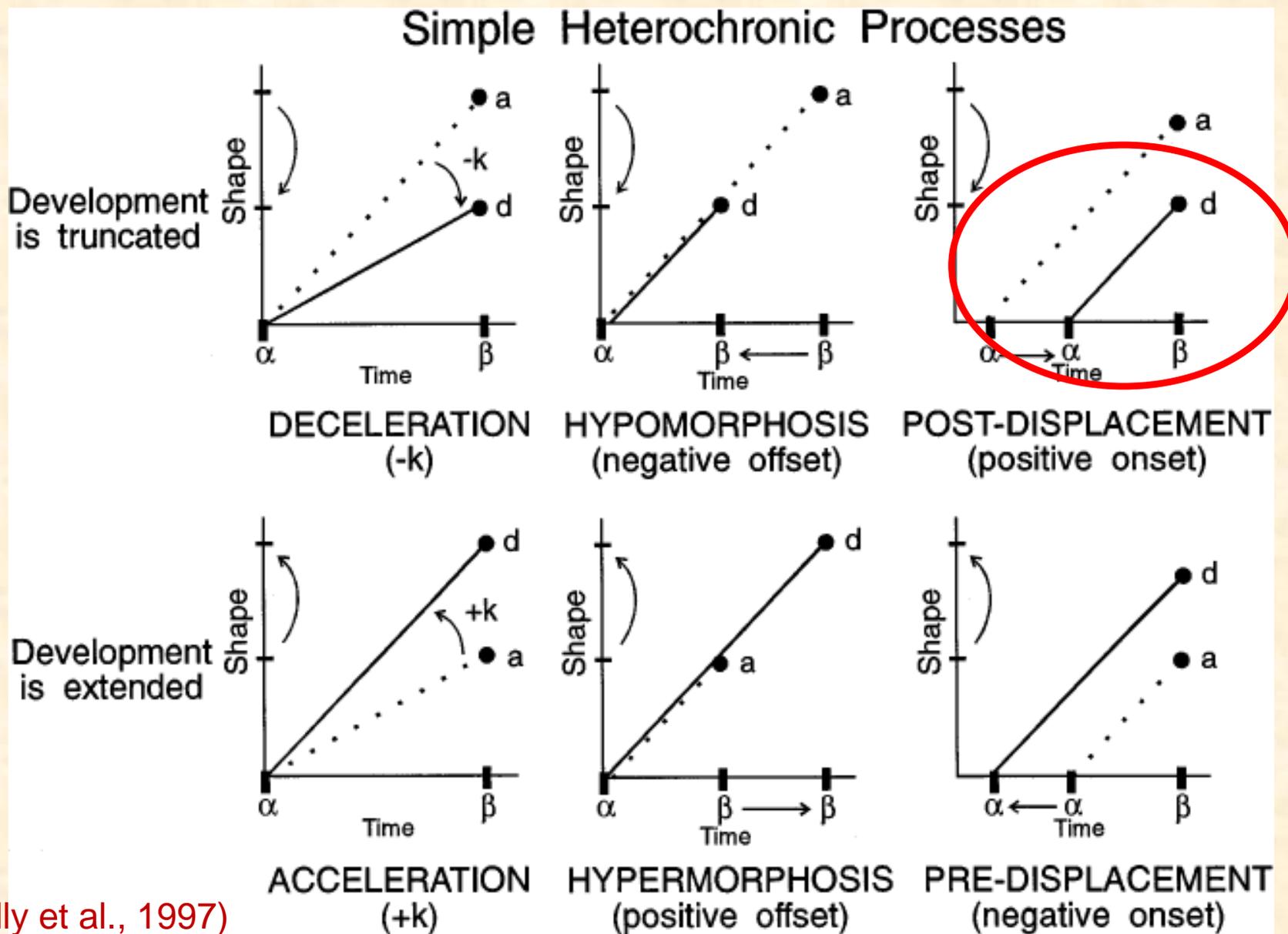


# Темпы развития черепа у *Microhyla* с разным типом развития

Развитие элементов скелета по стадиям



**Гетерохрония: эволюционное изменение сроков или скорости реализации онтогенетических событий, приводящих к морфологическим изменениям у потомков по сравнению по с предковыми формами.**

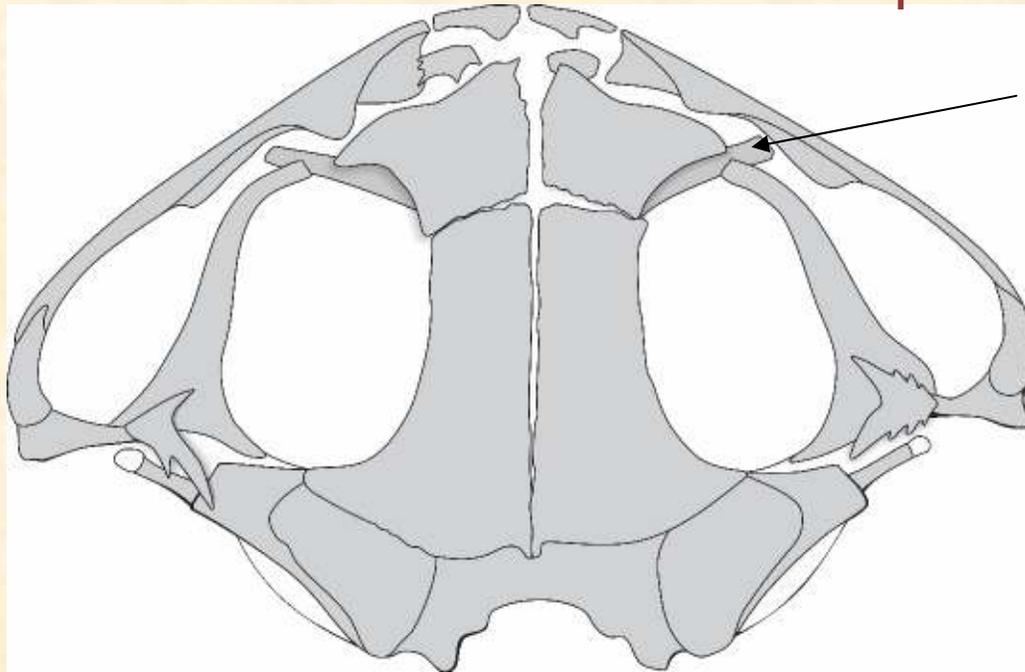


(from Reilly et al., 1997)

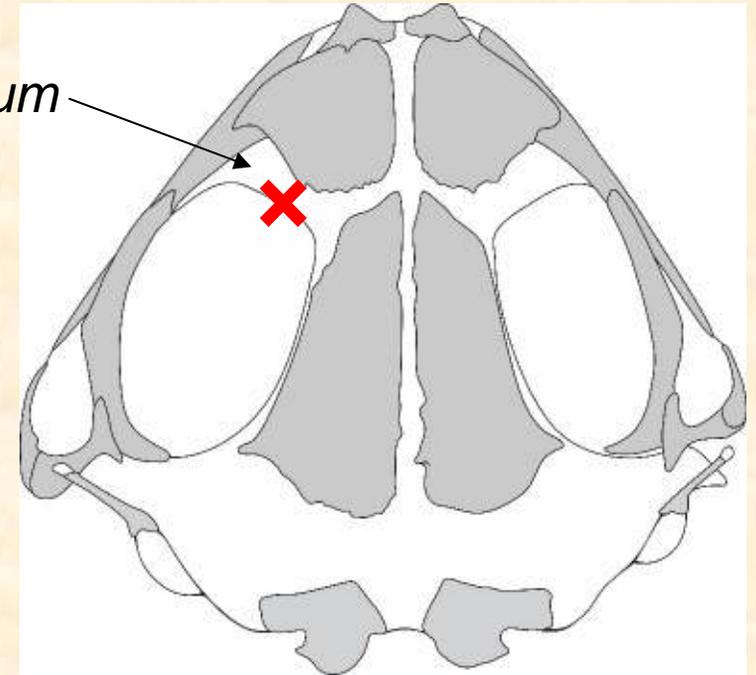
## Экологические особенности *Microhyla arboricola*



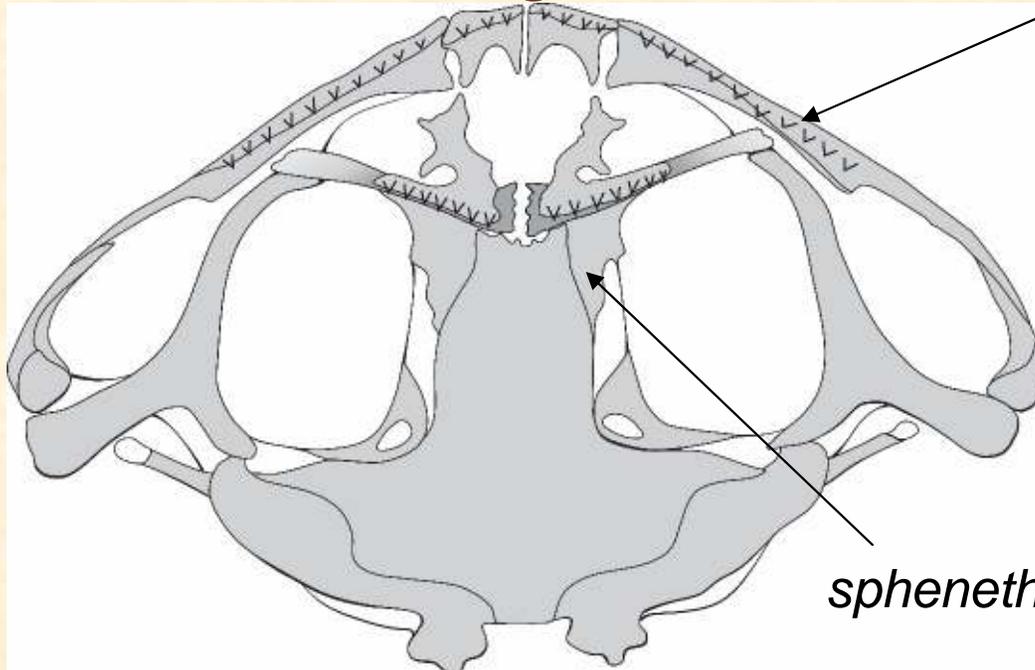
# Строение дефинитивного черепа у двух видов «крупных» микрохилид



*Calluella guttulata*

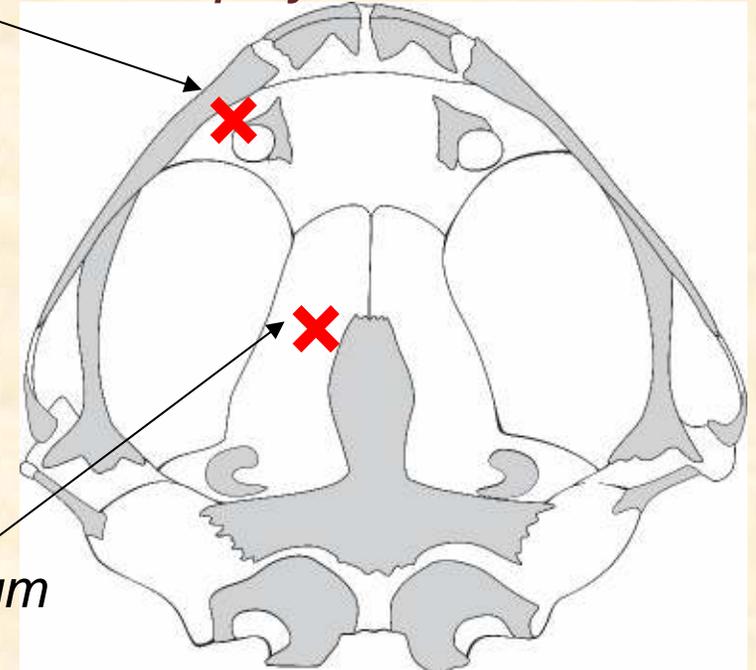


*Kalophrynus interlineatus*

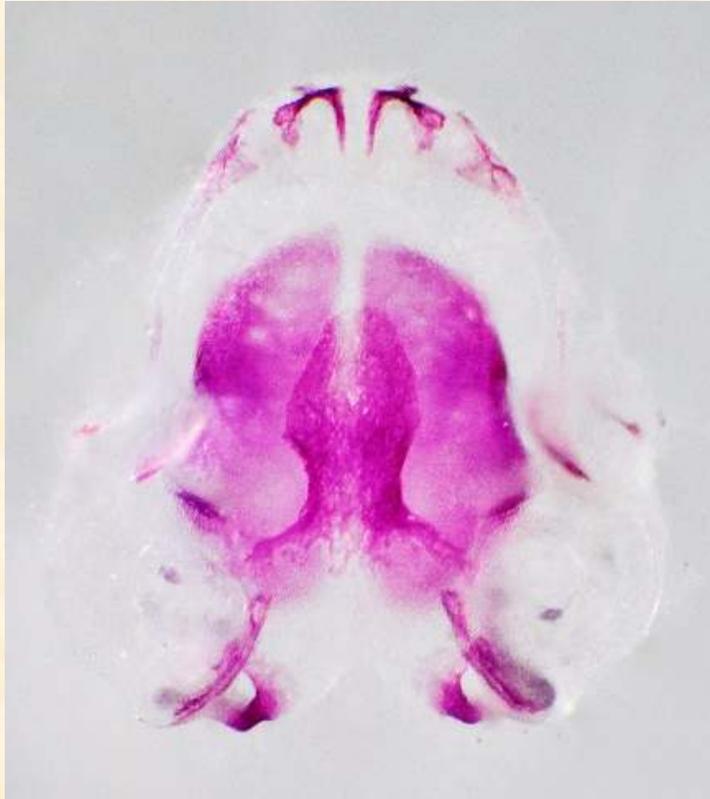


*sphenethmoideum*

*dens*



Состояние скелета у двух видов «крупных» микрохилид на метаморфозе



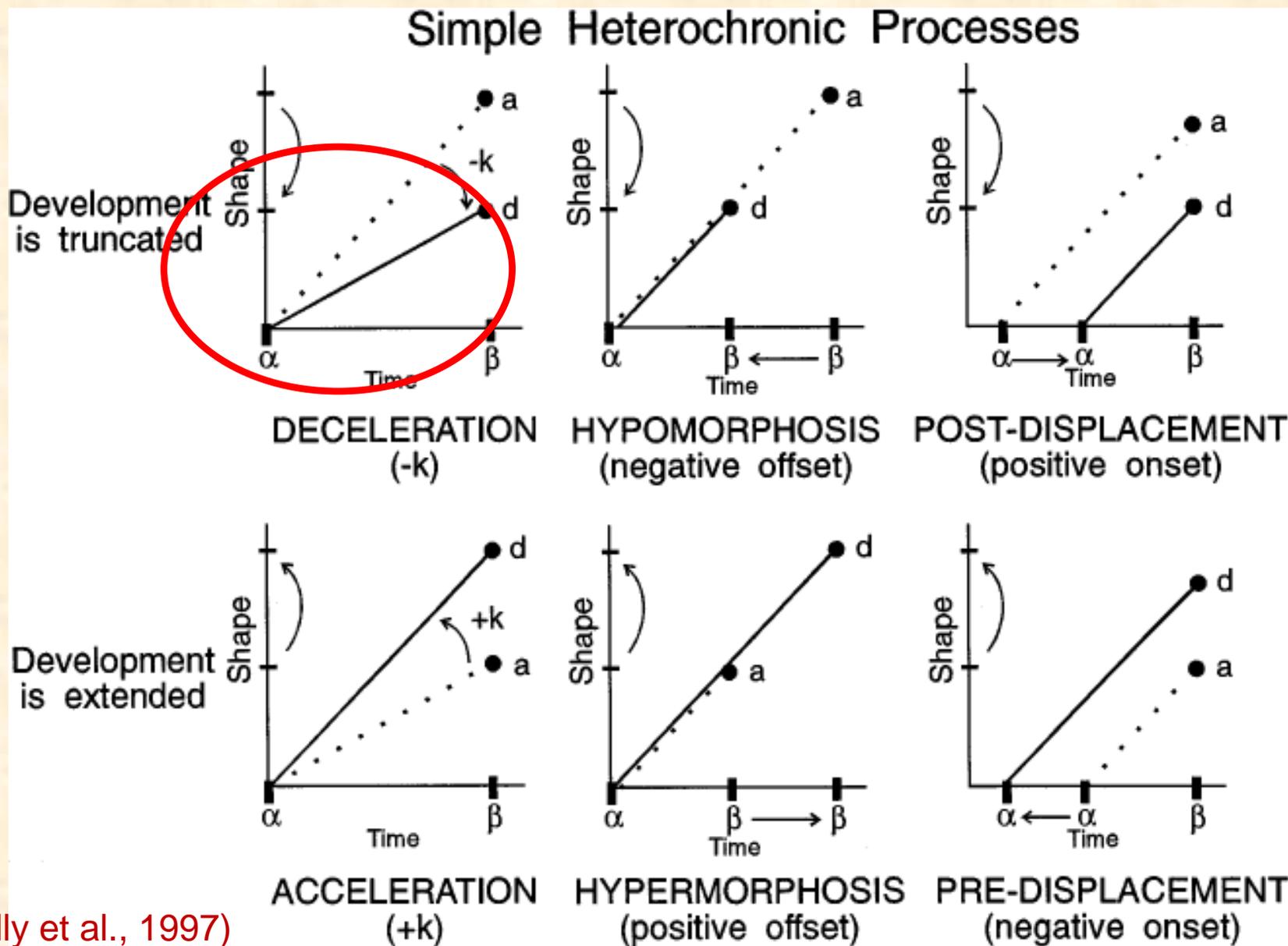
*Kalophrynus interlineatus*



*Calluella guttulata*



**Гетерохрония: эволюционное изменение сроков или скорости реализации онтогенетических событий, приводящих к морфологическим изменениям у потомков по сравнению по с предковыми формами.**



(from Reilly et al., 1997)

Экологические особенности *Kalophrynus interlineatus*:  
размножение в эфемерных водоемах; очень короткий  
личиночный период



## **Цель исследования 2:**

- выявить морфологические адаптации и особенности развития видов со специализированными личинками, занимающими нетипичные для своей группы экологические ниши.

## **Фокусные объекты:**

- ротовой аппарат; пищеварительная система; череп и гиобранхиальный аппарат.

## **Задача:**

- сравнить личиночную морфологию у близкородственных видов, различающихся способами размножения и условиями развития головастика.

# Стратегии выживания потомства у лягушек, размножающихся в микроводоемах

Лягушки рода *Theleoderma* (Rhacophoridae):  
небольшое число всеядных



*Microhyla borneensis* (Microhylidae):  
эндотрофные головастики



# Головастики-оофаги

**Оофагия – питание яйцами; в применении к головастикам под этим термином обычно подразумевают питание конспецифическими яйцами и определенную степень родительской заботы.**

**Всего известно несколько десятков видов лягушек с головастиками-оофагами, распространенных в тропических областях Южной Америки, Африки и Азии, и принадлежащих главным образом к семействам *Dendrobatidae*, *Hylidae*, *Leptodactylidae*, *Mantellidae* и *Rhacophoridae*.**

**Некоторые головастики – облигатные оофаги, то есть приспособлены к питанию исключительно яйцами.**

Виды с головастиками-оофагами,  
встречающиеся во Вьетнаме:



*Rhacophorus vampyrus*  
(Rhacophoridae)

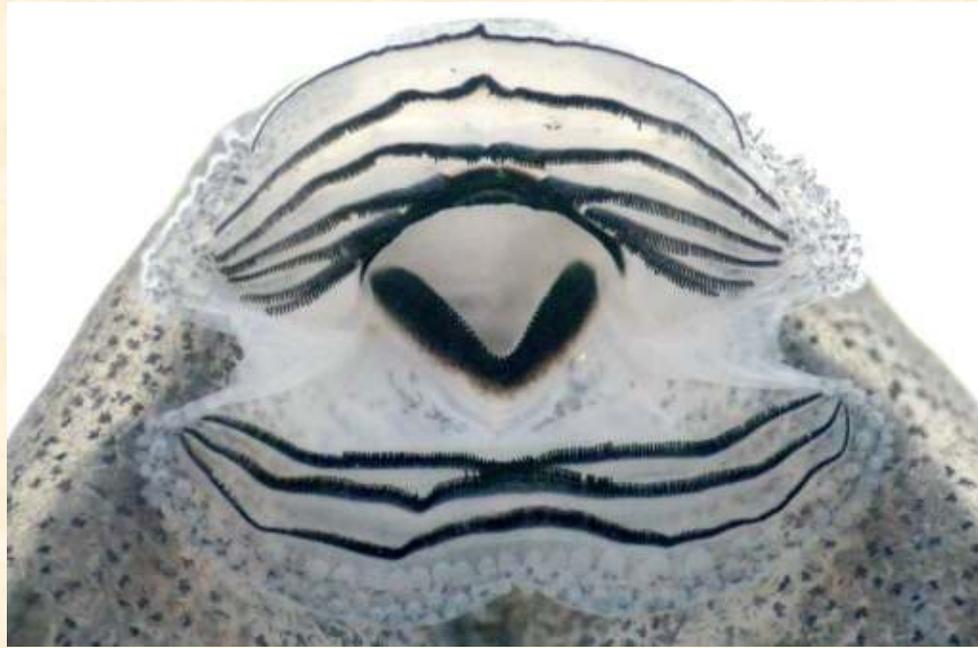
43-45 mm



*Microhyla arboricola*  
(Rhacophoridae)

13-17 mm

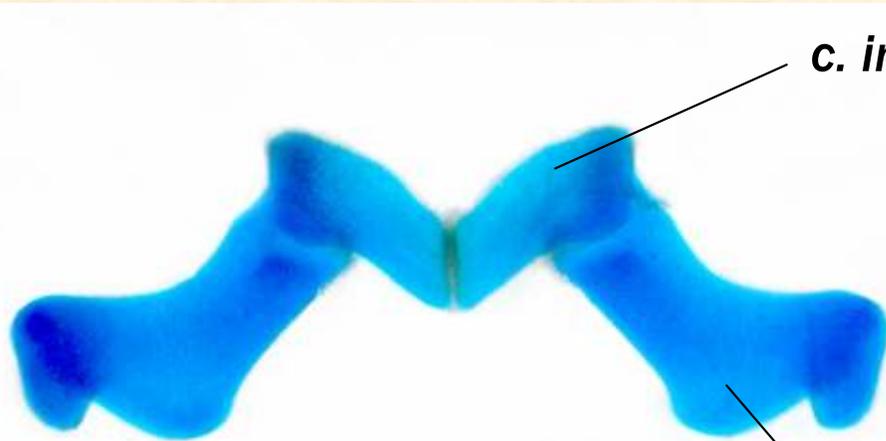
# Ротовой аппарат головастики-оофагов: *Rhacophorus vampyrus*



Ротовой аппарат и нижняя  
челюсть *Rhacophorus annamensis*

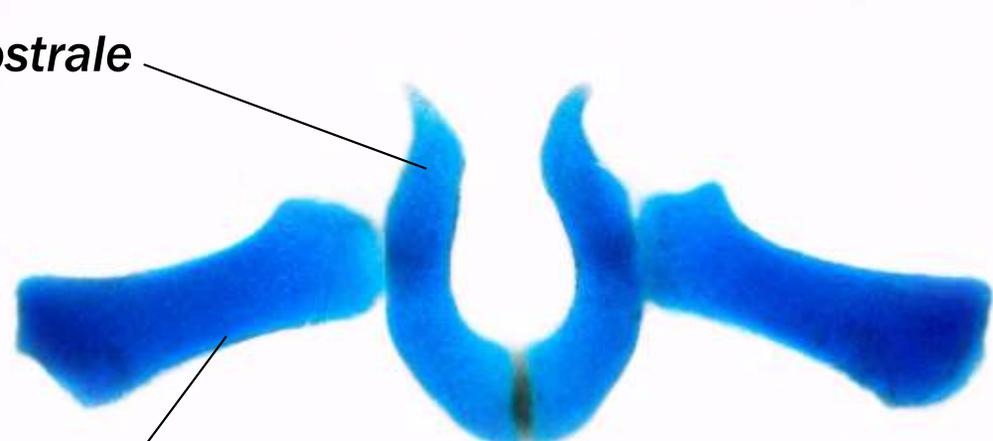


Ротовой аппарат и нижняя  
челюсть *Rhacophorus vampyrus*

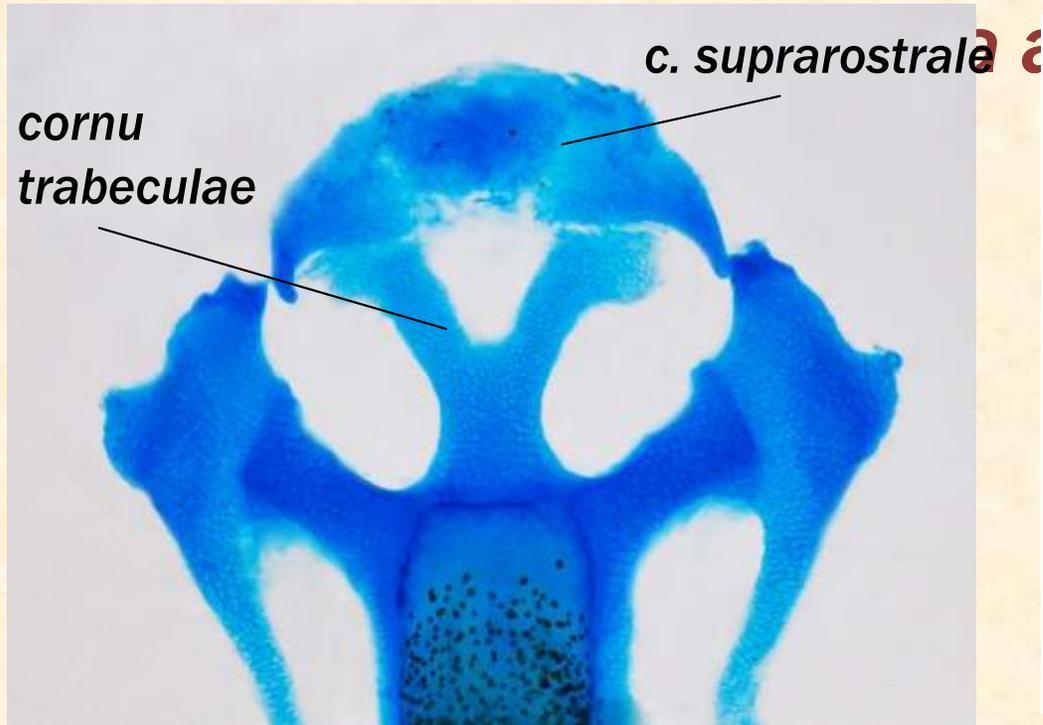


*c. infrarostrale*

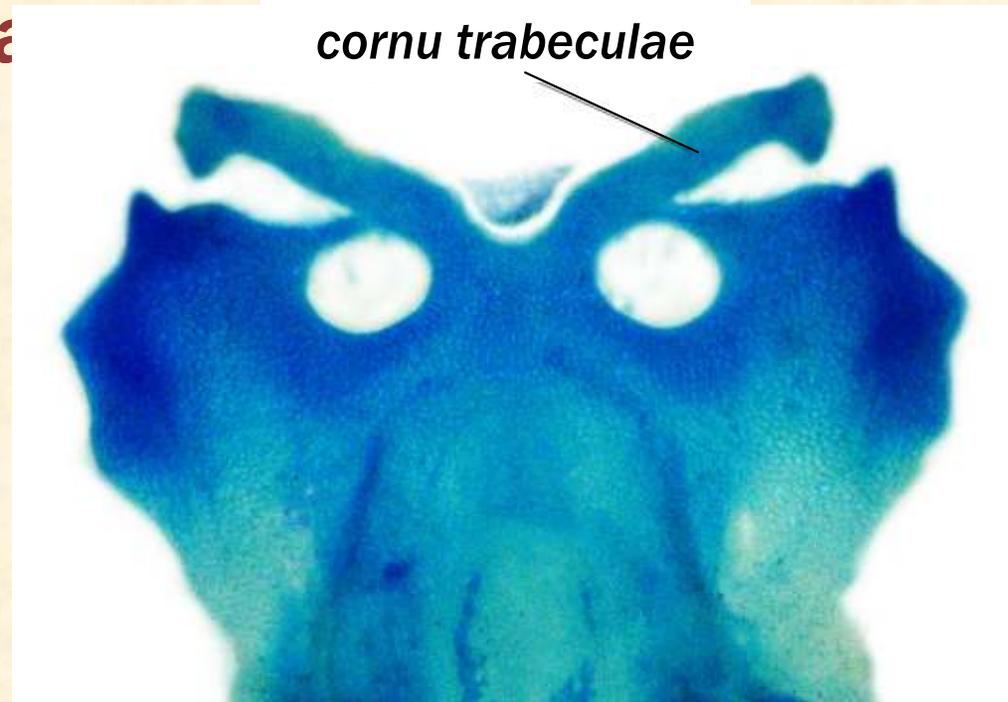
*c. meckeli*



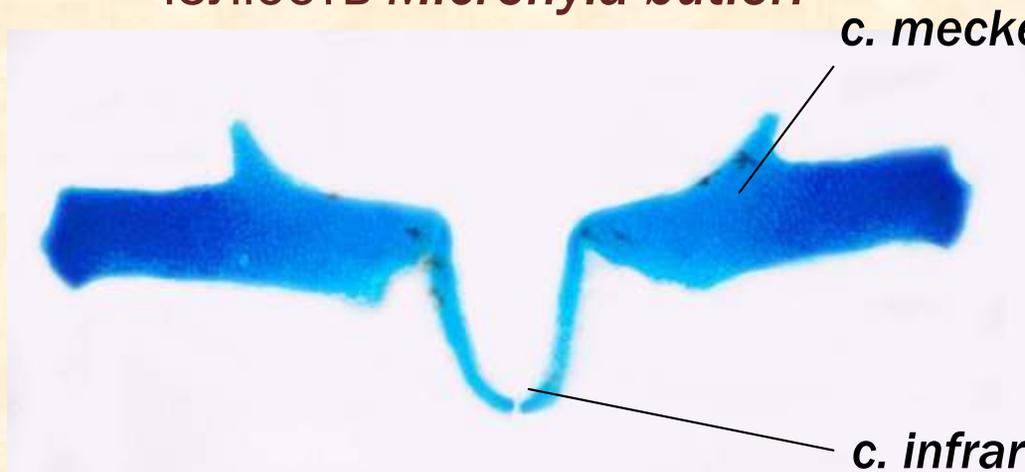
# Ротовой аппарат головастиков-оофагов:



Ротовые хрящи и нижняя челюсть *Microhyla butleri*



Ротовые хрящи и нижняя челюсть *Microhyla arboricola*



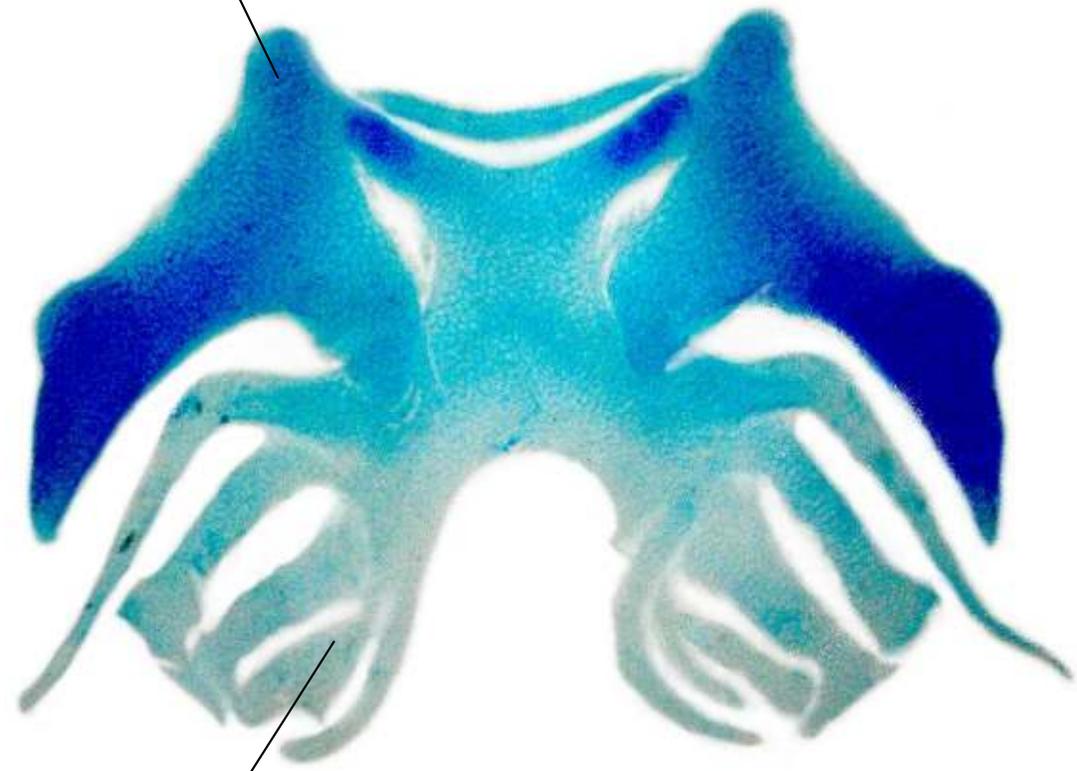
# Гиобранхиальный аппарат головастика-оофагов: *Microhyla arboricola*

Типичный гиобранхиальный  
аппарат микрохилид:  
*Microhyla butleri*

Гиобранхиальный аппарат  
*Microhyla arboricola*



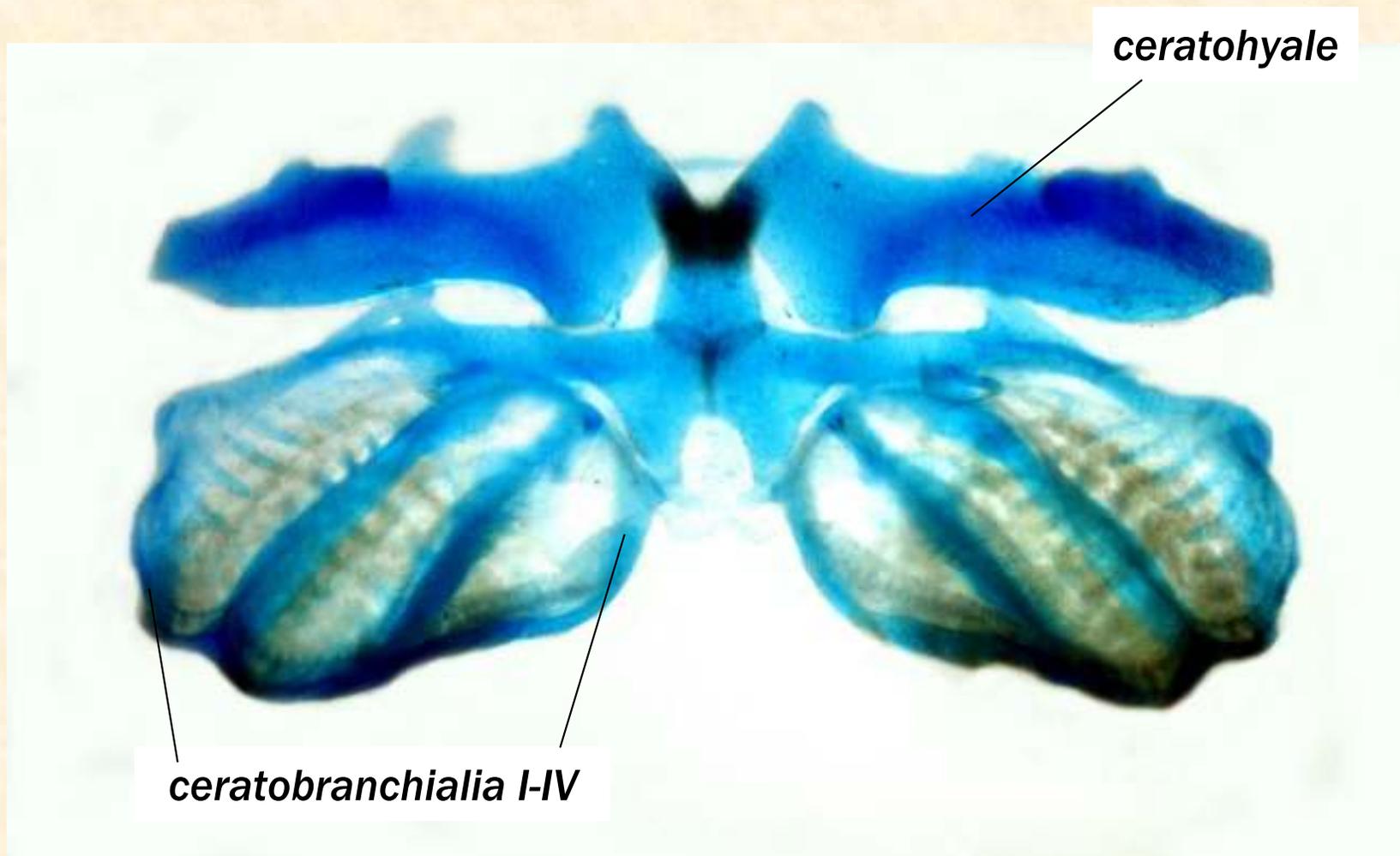
ceratohyale



ceratobranchialia I-IV

# Гиобранхиальный аппарат головастика *Rhacophoridae*: обитатели открытых водоемов

Гиобранхиальный аппарат  
*Rhacophorus helenae*

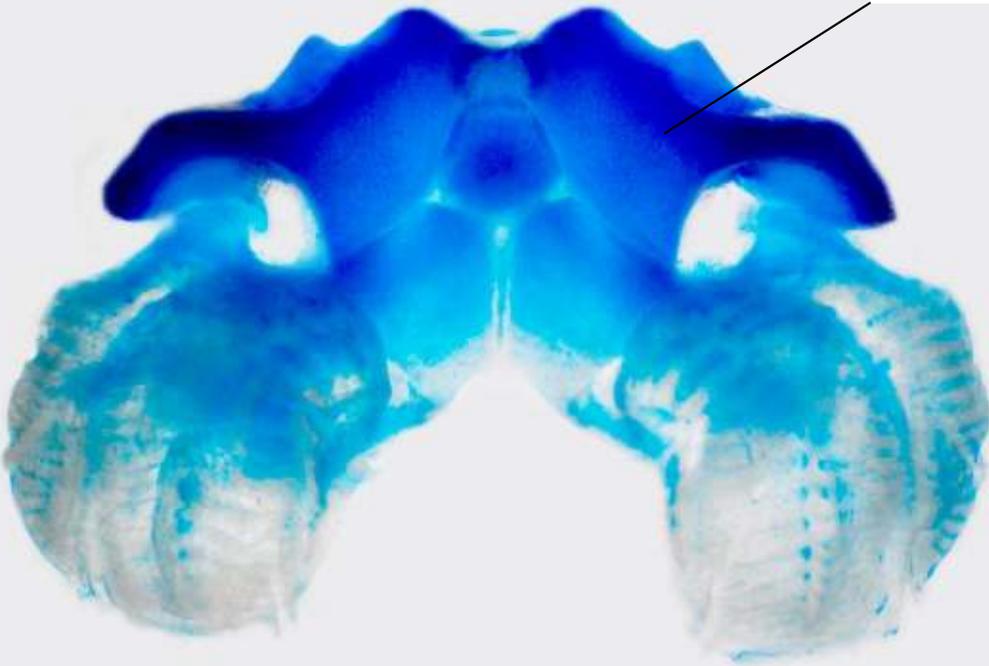


# Гиобранхиальный аппарат головастика *Rhacophoridae*: обитатели древесных микроводоемов

Гиобранхиальный аппарат  
*Theلودerma vietnamense*

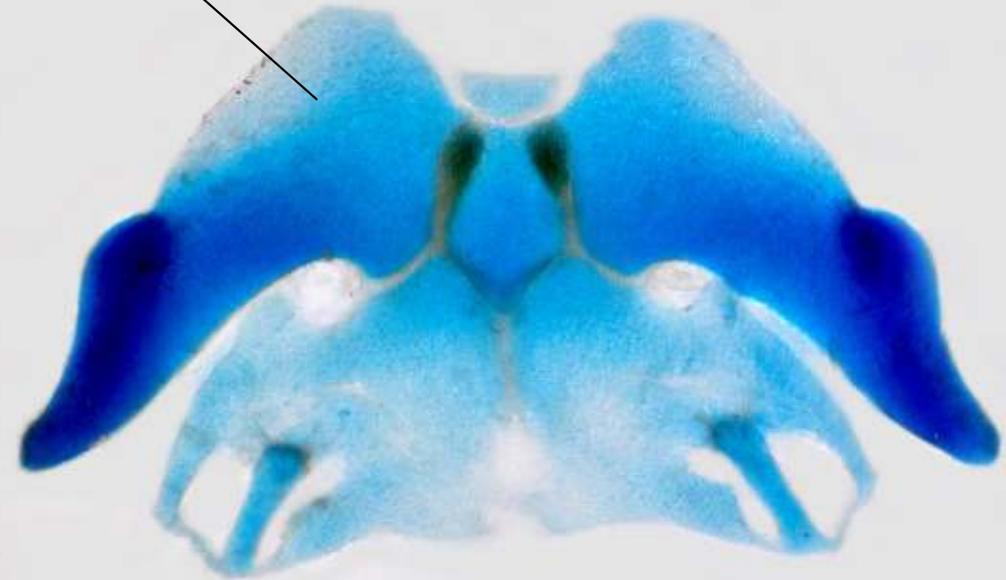
Гиобранхиальный аппарат  
*Rhacophorus vampyrus*

*ceratohyale*



*ceratobranchialia I-IV*

нормально развитая жаберная  
корзинка



*ceratobranchialia I-III*

редукция поперечных  
элементов жаберной корзинки  
и одной пары жаберных дуг

# Пищеварительный тракт головоастиков: **Rhacophoridae**

Типичный головоастик  
ракофорид: *Rhacophorus*  
*annamensis*



Головастик  
*Rhacophorus vampyrus*



# Пищеварительный тракт головастика: **Microhylidae**

Типичный головастик  
микрохилид: *Microhyla butleri*



Головастик  
*Microhyla arboricola*



# Внешний облик головастика, обитающих в открытых водоемах, и головастика-оофага

Типичные головастики

Оофаги



длина хвоста : длина тела

1.5 - 2.2

3.1 - 3.4

## Заключение

Онтогенез амфибий широко подвержен гетерохронным процессам, которые могут существенно влиять на дефинитивную морфологию этих животных (размеры тела, состояние скелета).

Присущая бесхвостым амфибиям пластичность онтогенеза позволяет широко варьировать темпы развития, приспособляясь к различным местообитаниям.

Период личиночного развития, в ходе которого могут формироваться морфологические адаптации к очень специфическим условиям обитания, может способствовать освоению амфибиями новых экологических ниш.

**Спасибо за  
внимание**



Автор благодарит  
В. Л. Трунова и Э. Галояна за предоставленные  
фотографии.