



УДК 597.8

О. В. Ткаченко

Национальный университет «Черниговский колледж»
имени Т. Г. Шевченка, ул. Гетьмана Полуботка, 53,
Чернигов, 14013 Украина
E-mail: oksana62tkachenko@gmail.com

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СТАДИЙНОСТИ ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ БЕСХВОСТЫХ ЗЕМНОВОДНЫХ

Представлен ретроспективный анализ существующих таблиц нормального развития личинок бесхвостых земноводных. Выделены критерии для определения стадий, предложенные разными авторами. Выяснено, что наиболее универсальной является таблица для американских видов бесхвостых амфибий.

К л ю ч е в ы е с л о в а: стадии личиночного развития, бесхвостые земноводные.

Введение

В ходе изучения личиночного развития бесхвостых амфибий с территории Украины мы столкнулись с отсутствием универсальной таблицы нормального развития европейских видов бесхвостых земноводных, которая могла бы облегчить работу с материалом и позволила бы упорядочить данные при проведении исследований на головастиках разных видов. Пытаясь разобраться в этом вопросе, мы изучили историю развития представлений о стадийности личиночного развития бесхвостых амфибий, которая оказалась весьма интересной и поучительной. В настоящей работе мы проследим последовательность развития взглядов на стадийность водного этапа онтогенеза бесхвостых амфибий.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили таблицы нормального развития бесхвостых амфибий, предложенные разными авторами за последнее столетие. Исследователи в своих таблицах предлагали разное количество стадий, которое зависело от задач, поставленных ими. Изучив эти таблицы, мы выделили основные группы признаков, используемых для определения стадий личиночного развития, и определили наиболее универсальную таблицу для изучения личиночного развития бесхвостых земноводных.

© О.В. Ткаченко 2018

Результаты

Впервые для изучения личиночного развития бесхвостых земноводных стали использовать головастики травяной лягушки, *Rana temporaria* Linnaeus, 1758, так как она распространена по всей Европе, достаточно многочисленна, её содержание и размножение не представляет особых трудностей. Первая таблица нормального развития травяной лягушки, упоминаемая в литературе и датируемая 1898 годом, создана О. Гертвигом и содержит 9 стадий, 6 из которых эмбриональные и 3 — личиночные (Hertwig, 1898).

Более чем через полвека, в 1950 году, П. В. Терентьев публикует таблицу, в которой описано 33 стадии, большая часть из которых (1–19) касается эмбрионального развития, 11 стадий (20–30) обобщенно характеризуют личиночный период онтогенеза, и еще 3 стадии (31–33) — животное после метаморфоза (Терентьев, 1950).

В монографии Ф. Копша представлена таблица, в которой описано 30 стадий личиночного развития бесхвостых амфибий (Kopsh, 1952).

В 1960 году К. Л. Геснер составил таблицу для определения стадий эмбрионов и личинок американских бесхвостых амфибий, принадлежащих к разным семействам. Все развитие от момента оплодотворения до завершения метаморфоза им разделено на 46 стадий. 1–25-я стадии в этой таблице — эмбриональные. 26-я стадия является первой личиночной стадией, хотя К. Л. Геснер отмечает, что у некоторых видов ею фактически является 25-я стадия. 46-я стадия характеризуется завершением метаморфоза (Gosner, 1960).

В 1975 году Н. В. Дабагян и Л. А. Слепцова, ссылаясь на трудности использования таблиц О. Гертвига и Ф. Копша из-за недостаточного количества стадий и мелких рисунков, опубликовали новую таблицу, в которой более подробно описывается развитие эмбрионов и личинок травяной лягушки. При этом они выделяют 30 (0–29) эмбриональных и 25 (30–54) личиночных стадий (Дабагян, Слепцова, 1975).

В 1981 году С. Н. Заброда и Е. П. Ильенко по аналогии с таблицей Н. В. Дабагян и Л. А. Слепцовой составили таблицу, характеризующую развитие личинок обыкновенной чесночницы, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768). Ими выделено 19 стадий, из которых только одна (первая) эмбриональная (Заброда, Ильенко, 1981).

В 1989 году Е. М. Писанец, взяв за основу таблицу нормального развития травяной лягушки Н. В. Дабагян и Л. А. Слепцовой, объединив некоторые стадии и обобщив их характеристики, предложил таблицу для исследования развития бесхвостых амфибий, в частности, рода *Bufo*. При этом он выделил 4 группы эмбриональных стадий, 9 групп личиночных стадий и еще 6 отдельных предметаморфных и метаморфных личиночных стадий (Писанец, 1989).

В 1989 году И. Гертвиг и Г. Шнейдер, в отличие от Н. В. Дабагян и Л. А. Слепцовой, посчитали таблицу Ф. Копша слишком подробной. На ее основе они создали упрощенную схему развития травяной лягушки, состоящую из 7 секций — деление, гастрюляция, нейруляция, стадия хвостовой почки, молодые личинки (первая личиночная стадия), головастик (вторая личиночная стадия), старые личинки (стадии метаморфоза, третья личиночная стадия). Всего таблица включает 23 стадии. Из них непосредственно на личиночное развитие приходится 11 стадий, разделенных на три секции (Hertwig, Schneider, 1989).

Обсуждение

Большинство авторов для выделения стадий личиночного развития использовали в основном морфологические признаки. Так, О. Гертвиг (Hertwig, 1898), изучая влияние температуры и поваренной соли на развитие эмбрионов и личинок лягушек, в качестве критериев для выделения личиночных стадий использовал строение наружных жабр, плавника и общую длину личинки.

П. В. Терентьев (1950) в качестве критериев для определения стадий использует такие процессы как кровообращение в жабрах и кончике хвоста, а также подвижность конечностей.

В таблице, предлагаемой К. Л. Геснером (Gosner, 1960), некоторые личиночные стадии не имеют четко выраженных критериев для определения, либо содержат такие характеристики как мышечные сокращения, биение сердца, кровообращение в жабрах и плавнике. А это, как и при применении таблицы П. В. Терентьева (1950), затрудняет работу с фиксированным материалом. Однако эта таблица является наиболее универсальной из всех перечисленных. Таблица хороша тем, что ее можно применить для определения стадий развития разных видов. Она по сей день не теряет своего практического значения и применяется для исследований, например, эмбрионального развития американских древесных лягушек, в частности *Colostethus machalilla* (= *Epipedobates machalilla* (Coloma, 1995)) (del Pino et al., 2004). Хотя таблица К. Л. Геснера составлена для американских видов бесхвостых, В. Сидоровска с соавторами (Sidorovska et al., 2002), изучая морфологию головастика двух криптических видов чесночниц — обыкновенной и сирийской, также успешно ее использовали. Но для статистической обработки они объединили некоторые стадии таким образом: стадия I — 34–36-я стадии, стадия II — 37-я и 38-я стадии, стадия III — 39-я и 40-я стадии, стадия IV — 41-я стадия, стадия V — 42–45-я стадии.

В таблице Н. В. Дабагян и Л. А. Слепцовой (1975) основными критериями для выделения личиночных стадий явились развитие наружных жабр, присоски, оперкулярной складки, задних конечностей, появление передних конечностей, редукция хвоста с указанием конкретной длины на последних стадиях развития. В качестве характеристики личиночных стадий параллельно с развитием, изменением или редукцией соответствующих морфологических структур, а иногда и в качестве главного признака, эти авторы приводят и изменения личиночного ротового аппарата.

С. Н. Заброда и Е. П. Ильенко (1981) в качестве основы разделения на личиночные стадии использовали строение ротового аппарата, наличие/отсутствие наружных жабр и их строение, степень развития задних конечностей, развитие/редукция хвоста. Стоит также отметить, что одной из основных характеристик в этой таблице рассматривается строение личиночного рта.

Е. М. Писанец (1989) взял за основу разделения на стадии и их группы такие признаки как строение наружных жабр, развитие оперкулярной складки, задних конечностей, личиночного рта, постепенный выход передних конечностей. В качестве дополнительных признаков он использовал начало активного питания и степень резорбции хвоста.

И. Гертвиг и Г. Шнейдер (Hertwig, Schneider, 1989) в качестве основных критериев для выделения стадий использовали длину животного, строение и расположение наружных жабр, строение присоски, степень развития оперкулярной складки, строение ротового аппарата, степень развития задних конечностей, степень редукции хвоста (табл. 1).

Табл. 1. Количество стадий личиночного развития бесхвостых амфибий, предлагаемое разными авторами

Table 1. The number of stages of larval development of anuran amphibians, proposed by different authors

Автор	Количество стадий
Гертвиг О., 1898	9
Терентьев П. В., 1950	33
Копш Ф., 1952	30
Геснер К.Л., 1960	46
Дабагян Н. В., Слепцова Л. А., 1975	55
Заброда С. Н., Ильенко Е. П., 1981	19
Писанец Е. М., 1989	55 (4 группы – эмбриональные, 9 групп — личиночные)
Гертвиг И., Шнейдер Г., 1989	23

Выводы

Таким образом, на протяжении более ста лет, начиная с 1898 года, немногие батрахологи обращались к этой теме. Каждый из них имел свои взгляды на количество стадий в личиночном развитии бесхвостых амфибий (от 9 в таблице О. Гертвига до 54 в таблице Н. В. Дабагян и Л. А. Слепцовой). Наиболее популярным объектом изучения в странах Европы стала травяная лягушка, меньше внимание уделялось чесночницам и видам рода *Bufo*. Универсальная таблица для видов, принадлежащих к разным семействам, была создана лишь для американских бесхвостых амфибий.

В большинстве из указанных таблиц для определения стадий используются такие морфологические признаки как строение наружных жабр, присоски, развитие оперкулярной складки, развитие задней конечности, а также морфологические изменения, связанные с метаморфозом. Некоторые авторы используют в качестве определительных признаков кровообращение в жабрах и кончике хвоста, линейные параметры и строение личиночного ротового аппарата.

Известно, что у головастиков разных видов амфибий строение присоски, наружных жабр, ротового диска и линейные параметры отличаются. Поэтому применение таблиц, в которых описывается развитие травяной лягушки, обыкновенной чесночницы, представителей рода *Bufo* для других видов бесхвостых земноводных, очень затруднительно.

Наиболее универсальной является таблица К. Л. Геснера (Gosner, 1960), составленная для определения стадий эмбрионов и личинок американских видов бесхвостых амфибий, принадлежащих к разным семействам.

- Дабагян Н. В., Слепцова Л. А., 1975. Травяная лягушка *Rana temporaria* L. *Объекты биологии развития*. М.: Наука: 442–462.
- Заброда С. Н., Ильенко Е. П., 1981. Особенности размножения и личиночного развития обыкновенной чесночницы — *Pelobates fuscus* (Laur.) из Украинского Полесья. *Вестн. Зоол.* 4: 66–71.
- Писанец Е. М., 1989. Основные направления в исследовании р. *Bufo*. *Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся*. Киев: 46–72.
- Терентьев П. В., 1950. *Лягушка*. М.: Советская наука: 1–342.
- Hertwig I., Schneider H., 1989. A revised staging table for better identification of embryos and larvae of the grass frog *Rana t. temporaria* L. (Amphibia, Anura). *Zool. Jb. Anat.* 118: 309–324.
- Hertwig O., 1898. *Die Zelle und die Gewebe*. Jena: Verlag von Gustav Fischer: 1–314.
- Gosner K. L., 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae. *Herpetologica*. 16: 183–190.
- Kopsch F., 1952. *Die Entwicklung des braunen Grasfrosches Rana fusca Roesel, dargestellt in der Art der Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere*. Stuttgart: G. Thieme: 1–70.
- Del Pino E. M., Avila M. E., Perez O. D., Benitez M.-S., Alarcon I., Noboa V., Moya I. M., 2004. Development of the dendrobatid frog *Colostethus machalilla*. *Int. J. Dev. Biol.* 48: 663–670.
- Sidorovska V., Ljubisavljevic K., Dzukic G., Kalezic M., 2002. Tadpole morphology of two spadefoot toads (*Pelobates fuscus* and *P. syriacus*) (Amphibia, Anura, Pelobatidae). *Spixiana*. 25/2: 183–191.

O. V. Tkachenko

HISTORY OF DEVELOPMENT OF IDEAS OF ANURAN AMPHIBIANS' LARVAL DEVELOPMENT STAGES

A retrospective analysis of the existing tables of normal development of anuran amphibians larvae is presented. The criteria for determining the stages proposed by different authors are

О. В. Ткаченко

singled out. It was found that the most universal is the table compiled for American species of anuran amphibians.

К e y w o r d s: larvae's development stage, anuran amphibian.

О. В. Ткаченко

ІСТОРИЯ РОЗВИТКУ УЯВЛЕНЬ ПРО СТАДІЙНІСТЬ ЛИЧИНКОВОГО РОЗВИТКУ БЕЗХВОСТИХ АМФІБІЙ

Представлено ретроспективний аналіз існуючих таблиць нормального розвитку личинок безхвостих земноводних. Виділені критерії для визначення стадій, що запропоновані різними авторами. З'ясовано, що найбільш універсальною є таблиця для американських видів безхвостих амфібій.

К л ю ч о в і с л о в а: стадії личинкового розвитку, безхвості амфібії.