

КОРРЕЛЯЦИЯ АСИММЕТРИИ ПЛЕЧЕВОГО ПОЯСА У *XENOPUS LAEVIS* С АСИММЕТРИЕЙ СКЕЛЕТА КОНЕЧНОСТЕЙ

© 2007 г. М. А. Костылев, Е. Б. Малашичев

Представлено академиком Э.И. Воробьевой 02.03.2007 г.

Поступило 03.04.2007 г.

Хрящевые эпикоракоидные пластины в арциферальном плечевом поясе современных амфибий пересекаются вентрально по средней линии тела и налегают одна на другую так, что либо правая, либо левая из них располагается дорсальнее другой [1,2]. Соотношение левых и правых вариантов строения в популяциях земноводных видоспецифично, и левый эпикоракоид в дорсальном положении встречается у разных видов амфибий в 3–20 раз чаще, чем правый [3–6]. Одна из гипотез [4] гласит, что асимметричное строение плечевого пояса определяется различием в тоне мышц противоположных сторон, что в свою очередь связано с функциональной асимметрией нервной системы: различный тонус мускулатуры приводит к сдвигу одного из эпикоракоидов от средней линии тела. Действительно, наблюдается соответствие между направлениями асимметрии плечевого пояса и латерализации в использовании передних конечностей у краснобрюхих жерлянок, *Vombina vombina*, в тесте по смахиванию мокрой бумажки с ноздрей (“snout-wiping test”) [5]. В то же время, у жабы-аги, *Bufo marinus*, не было обнаружено какой-либо значимой корреляции между асимметрией грудного пояса и предпочтением в использовании передних конечностей при переворачивании под водой (“underwater righting test”) [7]. Такое несоответствие результатов двух тестов мы объясняем тем, что асимметричное строение пояса влияет на результаты физически более трудного теста (выполняется полуводным видом жаб вне воды), но не влияет на результаты более легкого теста (выполняется сухопутным видом жаб в воде) [1].

Хотя гладкая шпорцевая лягушка, *Xenopus laevis*, – один из объектов эмбриологии, развитие асимметрии внутренних органов которого интенсивно исследуется (см. например, [8]), однако этот вид практически не изучен в отношении поведенческих латерализаций и асимметрии посткрани-

ального скелета. Наши предварительные данные показали, что отношение левых вариантов грудного пояса к правым у *X. laevis* в отличие от жаб рода *Bufo* [3] невысокое, что повышает вероятность нахождения в выборке более редкого (правого) фенотипа. Поэтому именно у этого вида мы исследовали проявления и корреляции функциональной и морфологической асимметрий локомоторного аппарата.

Для выявления предпочтения в использовании конечностей были проведены два эксперимента. В первом опыте тестируемую особь запускали через верхнее отверстие по центру Y-образного лабиринта (рис. 1). По прошествии 10–20 мин у опустившейся на дно лабиринта лягушки возникала потребность в кислороде и она всплывала наверх, где, встретив преграду (центральное отверстие закрывали пробкой), вынуждена была повернуть направо или налево в один из рукавов лабиринта. Учитывались первые 10 поворотов. Во втором опыте тестируемую особь помещали в непрозрачный, заполненный водой и равномерно освещенный сверху пластиковый цилиндр. В течение 3–4 ч поведение лягушек фиксировалось автономной видеокамерой. Всплывающие за воздухом лягушки совершали перед заныряванием гребок левой или правой задней конечностью, таким образом совершая поворот в противоположную от рулевой ноги сторону. При анализе видеозаписей в замедленном режиме учитывали первые 10 поворотов. В обоих опытах особь считали правой или левой, если число всплытий в одну сторону превышало 8. Достоверность тренда в одну из сторон в группах проверяли с помощью G-критерия.

Каждая из 42 сеголеток *X. laevis*, полученных в результате естественного спаривания от одной пары родителей, была в возрасте от 2 недель до 2 мес последовательно вовлечена в оба эксперимента. По завершении экспериментов сеголеток фиксировали в 4%-ном водном растворе формальдегида и окрашивали ализариновым красным и альциановым синим для выявления кости и хряща и просветляли мягкие ткани в гидроксиде калия [9]. Взаиморасположение каудальных ло-

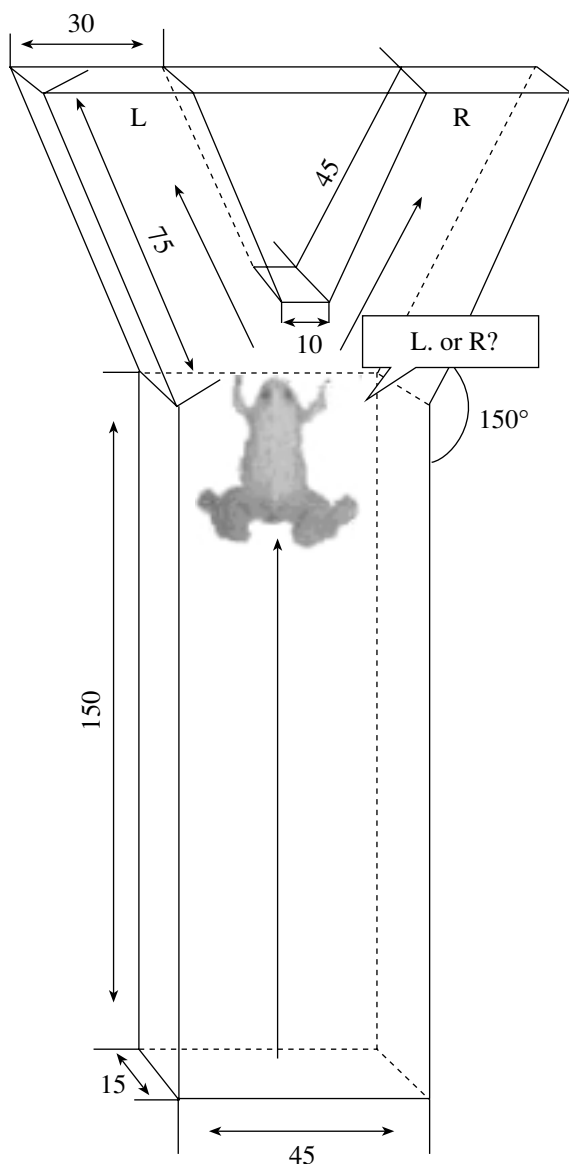


Рис. 1. Устройство заполненного водой Y-образного лабиринта из органического стекла. Поднимающаяся за воздухом со дна лабиринта лягушка поворачивает в один из его рукавов. Запуск лягушки в лабиринт осуществляется через верхнее центральное отверстие, закрываемое пробкой. Промеры даны в мм. Угол расхождения рукавов лабиринта 60° .

пастей эпикоракоидных хрящей определяли под бинокляром. Измерения длин костей передних (humerus и radioulna) и задних (femur и os cruris) конечностей проводили с помощью микрометрической линейки. Сопряженные ряды данных функциональных тестов и морфометрии подвергли корреляционному анализу для выявления вероятной взаимосвязи между положением эпикоракоидов, асимметрией длины костей конечностей и моторными предпочтениями лягушек.

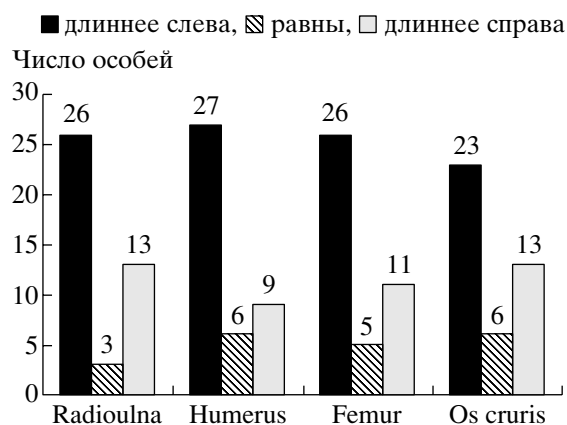


Рис. 2. Соотношение длин костей конечностей в группе сеголеток *X. laevis*. $N = 42$. По оси абсцисс – название костей.

Только 17 из 42 лягушек обладали предпочтениями поворачивать в правый или левый рукав Y-образного лабиринта при отсутствии выраженного тренда в одну из сторон на групповом уровне ($G = 0.06$; $df = 1$; $p = 0.8$; n.s.). При всплываниях за воздухом также только 15 особей из 42 заныривали предпочтительно через правый или левый бок опять при отсутствии значимого одностороннего тренда в группе ($G = 0.07$; $df = 1$; $p = 0.8$; n.s.). Предпочтение одной из сторон сохранилось (совпало в двух экспериментах) только у 8 лягушек. Таким образом, сеголетки шпорцевой лягушки продемонстрировали низкую групповую латерализацию моторного поведения, хотя отдельные особи и характеризовались выраженными и иногда стойкими предпочтениями при выборе стороны поворота.

Осмотр препаратов скелетов показал, что левый эпикоракоид в дорсальном положении встречается в 2.23 раза чаще (29 лягушек), чем правый (13 лягушек). Это соотношение значимо отличается от соотношения 1:1 ($G = 6.26$; $df = 1$; $p = 0.013$) и не значимо – от соотношения 2:1 ($G = 0.1$; $df = 1$; $p = 0.75$; n.s.). Такое соотношение частот правых и левых вариантов строения плечевого пояса является самым низким среди исследованных видов бесхвостых [5] и может быть меньше только у некоторых хвостатых амфибий [6]. В длине костей передних и задних конечностей также обнаружена направленная асимметрия. Она проявлялась как на индивидуальном (более длинные кости как передних, так и задних конечностей всегда находятся на одной из противоположных сторон тела), так и на групповом уровнях (преобладают особи с более длинными костями на левой стороне тела, см. рис. 2). Корреляционный анализ (табл. 1) показал отсутствие корреляции между асимметрией в длине костей конечностей и проявлениями латерализованного поведения лягушек в обоих пове-

Таблица 1. Корреляции между морфологическими и поведенческими асимметриями

Эксперимент	Перехлест эпикоракоидов	Radioulna	Humerus	Femur	Os cruris
Перехлест эпикоракоидов	–	0.81 ± 0.06	0.93 ± 0.02	1.0 ± 0.0	0.94 ± 0.02
Повороты в Y-образном лабиринте	–0.05 ± 0.19	0.07 ± 0.25	0.068 ± 0.257	0.033 ± 0.241	0.00
Повороты при занывании после всплытия за воздухом	0.288 ± 0.229	0.144 ± 0.262	0.00	0.258 ± 0.259	0.161 ± 0.270

Примечание. В таблице указаны коэффициенты корреляций для качественных признаков, рассчитанных с учетом направления асимметрии ± ошибка коэффициента корреляции.

денческих опытах, а также отсутствие связи между характером перехлеста эпикоракоидов и поведением. В то же время наблюдались очень высокие достоверные корреляции ($r = 0.8–1.0$) между положением эпикоракоидов и асимметриями длин костей контралатеральных конечностей.

Таким образом, моторные асимметрии, заключающиеся в преимущественном выборе стороны поворота в двух функциональных тестах, у шпорцевой лягушки выражены слабо. Данный факт не противоречит гипотезе о связи моторной латерализации с типом локомоции у бесхвостых амфибий [10]. Согласно последнему исследованию, виды амфибий, использующие синхронные движения контралатеральными конечностями (плавание, прыжки), демонстрируют менее выраженную латерализацию моторных рефлексов, чем виды, преимущественно использующие попеременную перестановку конечностей (ходьба, лазание). Именно таким “симметричным” видом является и *X. laevis*. Мы также не обнаружили корреляций между морфологической асимметрией (плечевого пояса или длинных костей конечностей) и асимметричным поведением. В согласии с данными литературы [1, 2, 7] этот факт указывает на отсутствие функциональной связи между асимметрией моторного поведения и асимметрией скелета. Важно, что плечевой пояс *X. laevis* – промежуточный между арциферальным и фирмистернальными типами [11], когда только каудальные половины эпикоракоидов накладываются одна на другую. Поэтому, строение плечевого пояса вряд ли оказывает существенное влияние на локомоцию.

С другой стороны, у шпорцевой лягушки не только асимметрии длин костей выражены и скоррелированы между собой, так что кости передних и задних конечностей закономерно длиннее на одной (левой) стороне тела, но и асимметрия строения плечевого пояса оказывается скоррелированной с мерными асимметриями. Явление различия в длине костей на правой и левой сторонах тела хорошо известно для многих позвоноч-

ных и иногда связывается с функциональной моторной асимметрией [12–14]. Однако отдельные исследования свидетельствуют о независимости морфологической и функциональной асимметрий [15]. Корреляции между асимметричным строением плечевого пояса и асимметриями в длинах костей конечностей (в том числе задних!) у амфибий показано нами впервые. Наличие подобных корреляций, возможно, говорит о существовании и общей морфогенетической причины различий между правой и левой частями развивающегося посткраниального скелета, а вкуче с результатами функциональных тестов подтверждает малую вероятность связи между асимметрией скелета и асимметрией моторного поведения. Общей же морфогенетической причиной возникновения асимметрий в длине костей конечностей противоположных сторон и устройстве плечевого пояса может быть различие в исходном объеме контралатеральных мезенхимных закладок или различие в скоростях роста хрящевых элементов скелета, например, за счет неравной скорости пролиферации клеток по сторонам от средней линии тела.

Работа поддержана грантом РФФИ (06-04-49741а), грантом Президента РФ для молодых российских ученых и ведущих научных школ (НШ-4534.2006.4; НШ-1808.2003.4) и Конкурсным центром фундаментального естествознания (М06-2.6Д-303).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Malashichev Y.B. // *Laterality*. 2002. V. 7. P. 197–217.
2. Malashichev Y.B., Nikitina N.G // *Laterality*. 2002. V. 7. P. 1–18.
3. Martin R.F. // *Copeia*. 1972. V. 2. P. 376–381.
4. Borkhvardt V.G., Ivashintsova E.B. // *Rus. J. Herpetol.* 1995. V. 2, P. 34–35.
5. Borkhvardt V.G., Malashichev Y.B. // *Rus. J. Herpetol.* 1997. V. 4. № 1. P. 28–30.

6. *Borkhardt V.G., Litvinchuk S.N.* // *Rus. J. Herpetol.* 2000. V. 7. № 3. P. 224–225.
7. *Robins A., Rogers L.J.* // *Laterality.* 2002. V. 7. P. 261–275.
8. *Levin M.* // *Mech. Develop.* 2005. V. 122. P. 3–25.
9. *Wassersug R.J.* // *Stain. Techn.* 1976. V. 51. P. 131–134.
10. *Malashichev Y.B.* // *J. Compar. Psychol.* 2006. V. 120. № 4. P. 401–410.
11. *Duellman W. E. Trueb L.* *Biology of Amphibians.* Baltimore; L.: The Johns Hopkins Univ. Press, 1994. 696 p.
12. *Singh I.* // *J. Anatomy.* 1971. V. 109. P. 271–275.
13. *Dill L.M.* // *Canad. J. Zool.* 1977. V. 55. P. 1926–1929.
14. *Greer A.E., Mills A.C.* // *Austral. Zool.* 1998. V. 30. P. 383–386.
15. *Plato C.C., Wood J.L., Norris A.H.* // *Amer. J. Phys. Anthropol.* 1980. V. 52. P. 27–31.