

中华大蟾蜍蝌蚪变态过程中肩带与前肢的发育及骨化次序

杨飞虹 王宏元 梁刚*

陕西师范大学生命科学学院 西安 710062

摘要: 本文采用骨骼双染色法,对中华大蟾蜍 (*Bufo gargarizans*) 33~46 期蝌蚪的肩带及前肢骨的发育和骨化次序进行了研究。结果显示,中华大蟾蜍蝌蚪的肩带从 36 期开始出现,39 期通过肌肉与荐前椎 II、III 连接,在 45 期胸骨出现,肩带各结构的出现和骨化起始于肩臼窝邻近的范围;前肢骨出现及骨化的方向是从近端到远端、从轴后到轴前的。肩带和前肢骨的出现有助于缓冲无尾两栖类登陆后运动产生的振动,反映了无尾类蝌蚪在变态过程中由水栖生活到陆栖生活的适应。

关键词: 中华大蟾蜍; 蝌蚪; 肩带; 前肢; 骨化

中图分类号: Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2015) 03-372-09

Development and Ossification Sequence of the Pectoral Girdle and Forelimb during Metamorphosis of Chinese Toad (*Bufo gargarizans*) Tadpoles

YANG Fei-Hong WANG Hong-Yuan LIANG Gang*

College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China

Abstract: In this study, development and ossification sequence of pectoral girdle and forelimb skeletons of Chinese toad (*Bufo gargarizans*) tadpole during stages 33 - 46 were investigated using double staining. The results showed that the pectoral girdle emerged at stage 36, and connected to presacrals II, III by muscles at stage 39, while sternum formed at stage 45 (Fig. 1). Chondrification and ossification of pectoral girdle elements began around the glenoid fossa; emergence and ossification of the forelimb occurred in a proximo-distal and postaxial-preaxial direction (Fig. 2, 3). Presence of pectoral girdle and forelimb in anuran alleviates the shock of movement after landing, which reflects the adaption of anuran tadpole transformation from aquatic to terrestrial life in metamorphosis.

Key words: *Bufo gargarizans*; Tadpole; Pectoral girdle; Forelimb; Ossify

* 通讯作者, E-mail: lianggang@snnu.edu.cn;

第一作者介绍 杨飞虹,女,硕士研究生;研究方向:水生动物发育细胞学; E-mail: feihong_yang@163.com。

收稿日期: 2014-11-22, 修回日期: 2015-02-10 DOI: 10.13859/j.cjz.201503007

由水生生活转变为陆生生活，是脊椎动物演化史上极为重要的一步。两栖动物通过变态发育来完成水栖到陆栖生活的转变。无尾两栖类的蝌蚪栖息在水中，主要用尾部作为运动器官；成体栖息在陆地上，用成对的五指型附肢作为运动器官。

无尾两栖类的附肢是由水生向陆生生活方式转变的重要形态学适应特征之一。附肢是由带骨和肢骨构成的，带骨将肢骨直接或间接地固定于中轴骨处，构成稳定而有力的支架结构。带骨包括肩带与腰带，在四足动物中带骨通过关节与肢骨连接，并支配肢骨进行定向运动。在脊椎动物的进化过程中，两栖类首先出现了明显的五指型附肢。五指型附肢分为三个不同的区域，近端肢(the stylopodium)、中段肢(the zeugopodium)和远端肢(the autopodium)。近端肢由一根长骨构成，在前肢为附着在肩带上的肱骨，而在后肢为附着在腰带上的股骨。中段肢由两根长骨构成，在前肢为桡骨和尺骨，而在后肢为胫骨和腓骨。远端肢由两部分组成，近端的腕骨或跗骨和远端的掌骨、指骨或跖骨、趾骨(Wagner et al. 2001)。两栖动物的近端肢从躯体向两侧水平伸出；第二节为向下弯折的中段肢；第三节为远端肢，向外侧呈直角弯折着地。因而两栖动物的肢骨之间构成了多个支点的杠杆式运动结构，适于承重和沿地面运动，为两栖动物由水生向陆生生活的转变提供了必要条件。

国外的学者对许多无尾两栖类蝌蚪骨骼的骨化过程进行了研究，包括多明尼加树蛙(*Eleutherodactylus coqui*, Hanken et al. 2001)、多指节蟾(*Pseudis platensis*, Fabrezi et al. 2009)、非洲牛箱头蛙(*Pyxicephalus adspersus*, Haas 1999)、北美豹蛙(*Rana pipiens*, Kemp et al. 1969)等，但对中华大蟾蜍(*Bufo gargarizans*)蝌蚪骨骼系统的骨化还未见报道。本实验室桑洲娴等(2014)已对中华大蟾蜍变态过程中脊椎的骨化次序进行了研究。本研究拟对中华大蟾蜍蝌蚪变态过程中的肩带及前肢

骨进行双染色，来探究各部分结构的出现模式和骨化顺序，阐明无尾类动物由水生到陆栖的变态过程中肩带及前肢骨的生态适应和系统进化历程。

1 材料与方法

中华大蟾蜍蝌蚪采自秦岭北坡的西安市长安区大峪水库周围小水潭(34°01'N, 109°06'E, 海拔 700 ~ 730 m)。样本采用 Gosner (1960) 的无尾目动物发育分期方法进行发育时期划分。取中华大蟾蜍 G33 ~ G46 时期蝌蚪各 6 尾样本进行骨骼染色。蝌蚪骨骼染色采用改良后的 Taylor 等(1985)的方法进行骨骼双染色，标本经茜素红(alizarin red)和阿利新蓝(Alcian blue)染色，再经甘油透明，硬骨呈紫红色，软骨呈蓝色。

用 Zeiss Discovery V12 型体式显微镜观察，佳能 7D 数码相机进行图像采集。本实验中肩带及前肢骨骼的名称均采用 Pügener 等(2009)的骨骼术语进行描述。

2 结果

2.1 肩带的发育和骨化次序

无尾两栖类的肩带有固胸型和弧胸型。左右上喙骨在腹中线处愈合在一起的是固胸型肩带；左右上喙骨在腹中线处不相连，而是彼此交错重叠的是弧胸型肩带(Emerson 1983)。中华大蟾蜍肩带(pectoral girdle)的上喙骨彼此交错重叠(图 1a, b)，属于弧胸型肩带。中华大蟾蜍成体的肩带包括肩胛区、喙区及胸骨，除胸骨外皆为两两对称结构(图 1b)。

2.1.1 肩胛区 肩胛区位于背部，包括上肩胛骨(suprascapula)、匙骨(cleithrum)和肩胛骨(scapula)。上肩胛骨为窄扇形片状软骨，内缘与肩胛骨相连，外缘为半圆形，从体侧向背侧弯曲覆盖在荐前椎 II、III 上，将前附肢悬挂在中轴骨上；匙骨为狭长膜原骨结构，位于靠近上肩胛骨基部 1/3 处的前缘，在由蝌蚪发育为成体时，不断扩大；肩胛骨为一块扁棒状硬骨，

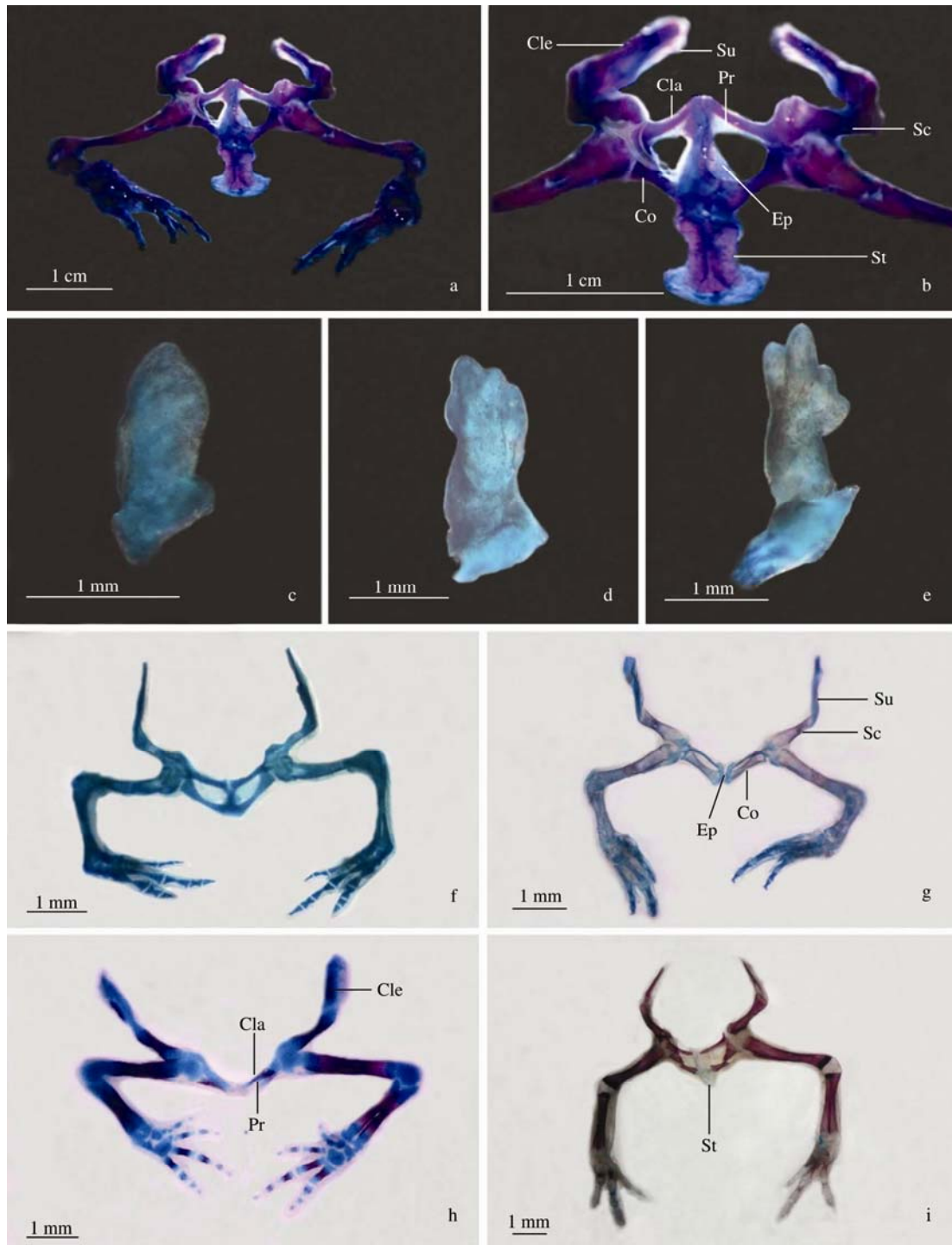


图 1 中华大蟾蜍蝌蚪变态过程中肩带的骨化次序

Fig. 1 Ossification sequence of the pectoral girdle during metamorphosis of Chinese toad tadpoles

a. 成体腹面观; b. 成体腹面观; c~e. 33~35 期腹面观; f. 41 期腹面观; g. 42 期腹面观; h. 43 期腹面观; i. 45 期腹面观。

a. Ventral view at adult; b. Ventral view at adult; c - e. Ventral view at stage 33 - 35; f. Ventral view at stage 41; g. Ventral view at stage 42; h. Ventral view at stage 43; i. Ventral view at stage 45.

Cla. 锁骨; Cle. 匙骨; Co. 喙骨; Ep. 上喙骨; Pr. 前喙骨; Sc. 肩胛骨; St. 胸骨; Su. 上肩胛骨。

Cla. Clavicle; Cle. Cleithrum; Co. Coracoid; Ep. Epicoracoid cartilage; Pr. Procoracoid; Sc. Scapula; St. Sternum; Su. Suprascapula.

外侧与上肩胛骨平切相接, 内侧前缘与前喙骨相接, 内侧后缘呈弧状, 参与围成肩臼半圆弧。

在中华大蟾蜍的肩带尚未通过上肩胛骨固定于荐前椎之前, 肩带的各结构以肩臼窝为中心向四周逐渐出现, 并连接在前肢肱骨的基部。本实验显示, Gosner 33~35 期, 前肢中未见肱骨, 前肢基部也未观察到肩带骨骼结构出现(图 1c~e)。直到 Gosner 36 期, 上肩胛骨、肩胛骨出现并连接于肱骨的基部, 上肩胛骨钙化为透明的扇形结构; 肩胛骨呈弧形棒状, 略微软骨化。Gosner 37 期时, 上肩胛骨内缘软骨化, 外缘向背侧轻微弯曲; 肩胛骨两端变宽, 钙化为软骨。至 Gosner 38 期时, 上肩胛骨中段软骨化, 外缘进一步向背侧弯曲。从 Gosner 39 期开始, 中华大蟾蜍蝌蚪的上肩胛骨弯向背侧, 通过肌肉与荐前椎 II、III 建立肌肉联系, 但此时上肩胛骨易与椎骨剥离; 同时, 肩胛骨骨干处开始骨化, 经茜素红染色呈红色。Gosner 41 期, 上肩胛骨进一步向背侧弯曲(图 1f)。Gosner 42 期, 上肩胛骨与荐前椎 II、III 的肌肉连接更加紧密, 不易与椎骨剥离(图 1g)。在 Gosner 43 期, 膜原骨成分的匙骨骨化; 肩胛骨骨干完全骨化(图 1h)。到了 Gosner 45 期, 上肩胛骨与荐前椎 II、III 间的肌肉连接紧密牢固, 很难与椎骨剥离; 此阶段匙骨快速向背后侧延伸, 被茜素红染为红色(图 1i); 直到 Gosner 46 期, 匙骨、肩胛骨、均完全骨化。

2.1.2 喙区 喙区位于腹部, 包括锁骨 (clavicle)、前喙骨 (procoracoid)、喙骨 (coracoid) 和上喙骨 (epicoracoid cartilage)。锁骨位于肩带前方, 其内端与上喙软骨相接, 外端与肩胛骨相接; 前喙骨细长, 紧贴锁骨背侧, 与锁骨间未见明显界限; 喙骨位于锁骨下方, 中部稍细, 内端被上喙骨覆盖, 外端上侧与锁骨外端接触, 共同与肩胛骨内侧后缘构成肩臼半圆弧; 上喙骨为软骨, 上端覆盖在锁骨上, 下端覆盖在喙骨的内端。

在 Gosner 36 期, 前喙骨与喙骨似小芽状与肩胛骨内端相接。Gosner 37 期时, 前喙骨与

喙骨增长, 由外端至内端逐渐变细, 软骨化明显。Gosner 38 期时, 前喙骨和喙骨继续增长。到 Gosner 41 期, 上喙骨出现, 上端覆盖在锁骨之上, 下端与喙骨相接, 两侧上喙骨相互重叠(图 1f)。Gosner 42 期, 喙骨骨干骨化(图 1g)。在 Gosner 43 期, 膜原骨成分的锁骨骨化(图 1h)。直到 Gosner 46 期, 锁骨、喙骨均完全骨化, 前喙骨和上喙骨仍未见骨化。

2.1.3 胸骨 胸骨 (sternum) 位于上喙骨下方的腹中线处, 呈斧状, 以肌肉连接在喙骨下方。其下缘较宽似锚状, 为软骨结构(图 1b)。实验结果显示, 胸骨在 45 期以软骨形式出现, 在蝌蚪变态前呈舌状(图 1i), 在中华大蟾蜍蝌蚪变态结束时仍为软骨。

2.2 前肢的发育和骨化次序

中华大蟾蜍蝌蚪的前肢骨 (forelimb bone) 由肱骨 (humerus)、前臂骨 (antibrachium)、腕骨 (carpale)、掌骨 (metacarpalia)、指骨 (phalanges)、前拇指 (prepollex) 和成分 Y (element Y) 构成。

2.2.1 肱骨 肱骨为一棒状长骨, 前端膨大并嵌入肩臼窝。在 Gosner 36 期已出现, 软骨化非常明显, 呈短棒状, 两端略大(图 2a)。发育至 Gosner 37~38 期, 肱骨的长度增加(图 2b~c)。Gosner 39 期, 肱骨的骨干开始骨化(图 2d)。从 Gosner 40~44 期, 肱骨的骨化由骨干中央向两端逐渐延伸(图 2e~h)。到 Gosner 44 期时, 肱骨的骨干已完全骨化, 但两端骨骺仍未骨化(图 2h)。

2.2.2 前臂骨 前臂骨由桡骨 (radius) 和尺骨 (ulna) 愈合而成, 桡骨位于内侧, 尺骨在外侧(图 3a), 近端有凹面与肱骨末端球面相嵌, 远端以韧带与腕骨相接。在 Gosner 36 期, 桡骨和尺骨出现(图 2a, 图 3b)。Gosner 37~38 期, 桡骨、尺骨增长, 软骨化明确(图 2b~c, 图 3c~d), 到 Gosner 39 期, 桡骨和尺骨的近端愈合, 且桡骨和尺骨的骨干开始骨化(图 2d, 图 3e)。Gosner 40~44 期, 桡骨、尺骨骨干的骨化由中央向两端逐渐延伸(图 2e~h, 图

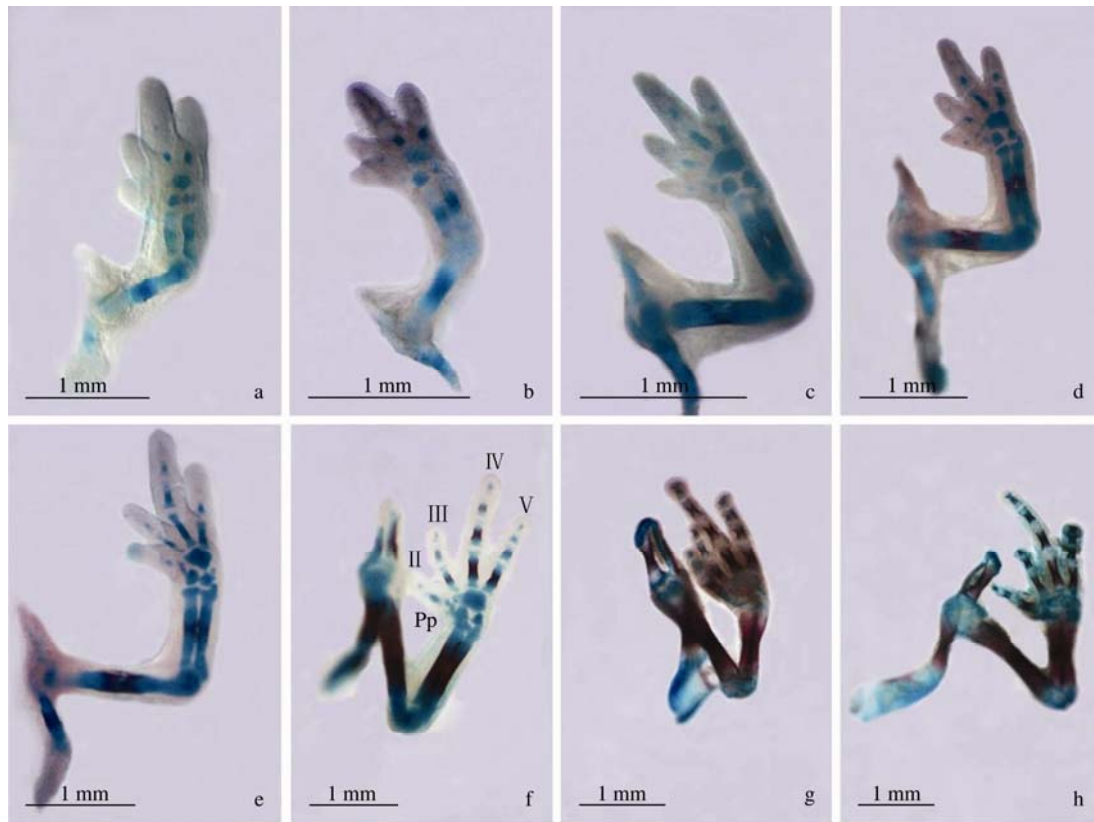


图 2 中华大蟾蜍蝌蚪变态过程中前肢骨化次序

Fig. 2 Ossification sequence of the forelimb during metamorphosis of Chinese toad tadpoles

a. 36 期腹面观; b. 37 期腹面观; c. 38 期腹面观; d. 39 期腹面观; e. 42 期腹面观; f. 43 期腹面观; g. 44 期腹面观; h. 44 期腹面观。

a. Ventral view at stage 36; b. Ventral view at stage 37; c. Ventral view at stage 38; d. Ventral view at stage 39; e. Ventral view at stage 42; f. Ventral view at stage 43; g. Ventral view at stage 44; h. Ventral view at stage 44.

II. 指 II; III. 指 III; IV. 指 IV; V. 指 V; Pp. 前拇指。

II. Finger II; . Finger III; IV. Finger IV; V. Finger V; Pp. Prepollex.

3f ~ j)。在 Gosner 41 期，尺骨和桡骨的远端融合（图 3g）。到 Gosner 43 期，尺骨和桡骨之间的间隙消失，提示尺、桡骨完全愈合成为桡尺骨（radio-ulna）（图 2f, 图 3i）。到 Gosner 44 期，桡尺骨的骨干已完全骨化，但两端骨骺仍未骨化（图 2h, 图 3j）。

2.2.3 腕骨 腕骨含 7 块小骨。由尺腕骨（ulnare）、桡腕骨（radiale）、中腕骨（centralia）、远端腕骨 2（distal carpal 2）、远端腕骨 3（distal carpal 3）、远端腕骨 5-4（distal carpal 5-4）以及成分 Y（element Y）组成。Gosner 36 期尺腕骨、桡腕骨以及远端腕骨 5-4 已出现（图 2a,

图 3b）。Gosner 37 期末，远端腕骨 3、远端腕骨 2 出现（图 2b, 图 3c）。到 Gosner 38 期，可在远端腕骨 3、2 的下方观察到中腕骨（图 2c, 图 3d），且在中腕骨的外侧成分 Y 出现。腕骨骨化较晚，在 Gosner 45 期末仍未观察到腕骨的骨化现象（图 3k）。

2.2.4 掌骨 掌骨包括 4 块细长骨节，隐于掌的皮肤下的肌肉组织中。在 Gosner 36 期，掌骨 V 和掌骨 IV 出现（图 2a, 图版 3b）。在 Gosner 37 期，掌骨 III 出现（图 2b, 图 3c）。在 Gosner 38 期，掌骨 II 出现（图 2c, 图 3d）。到 Gosner 43 期，掌骨 V、IV 和掌骨 III 的骨干开始骨化（图

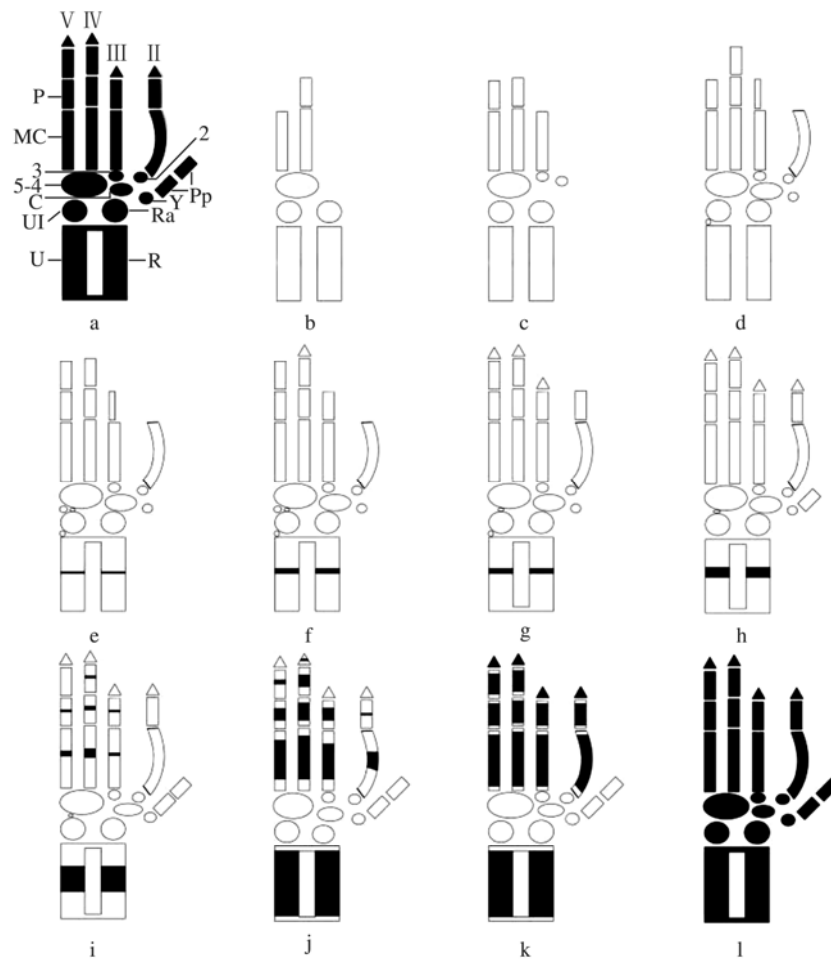


图3 中华大蟾蜍前肢成分软骨形成和骨化顺序示意图

Fig. 3 Schematic sequence of chondrification and ossification of forelimb elements in Chinese toad

白色表示软骨成分；黑色表示骨化的成分。

White color indicates cartilaginous elements; black color denotes ossified elements.

a. 成体样本； b. 36期； c. 37期； d. 38期； e. 39期； f. 40期； g. 41期； h. 42期； i. 43期； j. 44期； k. 45期； l. 成体。

a. Adult specimen; b. Stage 36; c. Stage 37; d. Stage 38; e. Stage 39; f. Stage 40; g. Stage 41; h. Stage 42; i. Stage 43; j. Stage 44; k. Stage 45; l. Adult.

2. 远端腕骨 2; 3. 远端腕骨 3; 5-4. 远端腕骨 5-4; II - V. 手指 II、III、IV和V; C. 中腕骨; MC. 掌骨; P. 指骨; Pp. 前拇指; R. 桡骨; Ra. 桡腕骨; U. 尺骨; UI. 尺腕骨; Y. 成分 Y。

2. Distal Carpale 2; 3. Distal Carpale 3; 5-4. Distal Carpale 5-4; II-V. Fingers II, III, IV and V; C. Centralia; MC. Metacarpalia; P. Phalanges; Pp. prepollex; R. Radius; Ra. Radiale; U. Ulna; UI. Ulnare; Y. Element Y.

2f, 图 3i)。至 Gosner 44 期时，掌骨 II 的骨干也发生骨化(图 2g~h, 图 3j)。Gosner 45 期，除骨骺外，掌骨全部骨化(图 3k)。

2.2.5 指骨 指骨位于掌骨的远端，指 V 和指

IV 含有三节细长的指节，指 III 和指 II 含有两节细长的指节，前拇指的两节指节较短，隐于皮下。所有指节由近端向远端逐渐变细，两端都覆以软骨骺。在 Gosner 36 期，指 IV 的近端指

骨出现(图 2a, 图 3b)。到 Gosner 37 期, 指 V 的近端指骨出现(图 2b, 图 3c)。Gosner 38 期时, 指 IV 的第二指骨、指 III 的近端指骨出现(图 2c, 图 3d)。Gosner 39 期时, 指 V 的第二指骨出现(图 2d, 图 3e)。Gosner 40 期, 指 IV 的远端指骨出现(图 2e, 图 3f)。到 Gosner 41 期, 指 V、指 III 的远端指骨相继出现, 同时指 II 的近端指骨出现(图 3g)。Gosner 42 期时, 指 II 的远端指骨和前拇指的近端指骨出现(图 3h)。Gosner 43 期时, 前拇指的远端指骨出现(图 2f, 图 3i)。中华大蟾蜍的指 II ~ V 以模式 2-2-3-3 排列的方式出现。待所有指骨出现, 指骨开始骨化。从 Gosner 43 期开始, 观察到指 V、IV、III 的近端指骨有骨化现象, 并且指 IV 的第二指骨也开始骨化(图 2f, 图 3i)。到 Gosner 44 期时, 指 V 的第二指骨、指 IV 的远端指骨、指 II 的近端指骨开始骨化, 经茜素红染色呈红色, 但未观察到前拇指骨化现象(图 2g~h, 图 3j)。到了 Gosner 45 期, 指骨关节膨大, 除前拇指和各指指节的骨骺外, 指骨均骨化(图 3k)。Gosner 46 期, 在彻底失去尾之前所有指的成分完全骨化(图 3l)。

3 讨论

3.1 肩带

肩带的出现与脊椎动物中成对附肢的出现密切相关, 其将前肢与中轴骨连接起来, 赋予了前肢最大的运动灵活性。本实验结果显示, 中华大蟾蜍各期蝌蚪的上肩胛骨通过肌肉与荐前椎 II、III 的横突连接。荐前椎 II、III 的横突最长且指向前外侧, 正好与上肩胛骨的内侧表面形成稳定支撑, 将前肢骨悬于椎骨上。在变态的早期, 上肩胛骨易与椎骨剥离。临近变态完成时, 连接上肩胛骨与荐前椎 II、III 的肌肉发达, 不易与椎骨剥离。由此可见, 在蝌蚪变态过程中, 肩带与椎骨间的肌肉连接逐渐发达。此外, 肩带的结构、位置与水生脊椎动物向陆生四足动物的演化具有密切的关系。在四足动物的祖先骨鳞鱼及其他硬骨鱼中, 肩带与头骨

连接(Jarvik 1980, Clack 2000)。在两栖类中, 肩带与荐前椎连接, 从而使两栖类的肩带脱离了头的束缚(McGonnell 2001)。同时, 肩带通过肌肉间接连接在椎骨上, 使得前肢的运动较四足动物的祖先更为灵活。

在无尾类中, 肩带的一般发育模式是相同的。肩胛骨、喙骨及前喙骨的雏形是最早出现的内骨骼结构。多指节蟾在 31~34 期肩胛骨、喙骨及前喙骨出现, 37 期上肩胛骨出现, 38~41 期上喙骨出现(Fabrezi et al. 2009)。而非洲牛箱头蛙在 34 期肩胛骨、喙骨和前喙骨原基出现, 38 期前上肩胛骨出现, 匙骨和上喙骨出现于 38 期(Haas 1999)。本实验结果显示, 中华大蟾蜍的肩胛骨、前喙骨和喙骨都在 36 期出现, 39 期可明显地观察到上肩胛骨, 41 期上喙骨出现并在中线处重叠, 属于弧胸型肩带。可见无尾类肩带各结构的出现顺序均是肩胛骨、喙骨及前喙骨最早出现, 其次为上肩胛骨, 最后是上喙骨。同样的规律在盘舌蟾属的 *Discoglossus sardus* (Pügener et al. 1997) 及北美豹蛙 (Kemp et al. 1969) 中都被观察到, 这说明无尾类肩带各结构的出现都始于肩臼窝邻近的范围, 肩带各结构的出现顺序是非常保守的。

肩带的骨化是以肩臼窝为中心离心式地继续进行。但肩胛骨的骨化在陆生及水生或半水生的物种中存在差异。在陆生物种中, 肩胛骨的骨化与肩带的其他结构基本保持同步或稍晚, 如中华大蟾蜍蝌蚪的肩胛骨在 39 期开始骨化, 其他结构在 40~42 期骨化。反之在水生及半水生的非洲爪蟾 (*Xenopus laevis*, Trueb et al. 1992)、盘舌蟾属的 *Discoglossus sardus* (Pügener et al. 1997) 和东方铃蟾 (*Bombina orientalis*, Maglia et al. 1998) 中肩胛骨的骨化较肩带的其他结构明显延迟。在这些物种中肩胛骨在变态之前骨化, 晚于锁骨、匙骨和喙骨(Haas 1999)。总之, 无尾类两栖动物在变态前肩带都会完成骨化。一方面无尾类两栖动物要通过骨化来增加骨密度以增强支撑能力, 因为无尾类动物由水生到陆栖首先要解决身体重量担负问题; 另

一方面, 无尾类动物着陆后前肢运动所产生的力要通过肩带来缓冲。

胸骨以软骨结构出现在无尾类中意义重大。多指节蟾的胸骨在变态结束前出现, 晚于肩带的其他结构 (Fabrezi et al. 2009)。非洲牛箱头蛙肩带的所有结构出现后, 胸骨才在43期出现 (Haas 1999)。而中华大蟾蜍的胸骨在45期出现。虽然在不同种类中胸骨相对肩带的其他结构出现较晚, 但在蝌蚪登陆前均会出现。胸骨起源于腹直肌中间肌隔内的软骨 (Villiers 1922), 可以被认为是两栖类进化过程中的新结构 (Havelková et al. 2006)。从一个纯粹的功能性角度来看, 胸骨的出现是为了在蛙跳跃着陆阶段减震 (Emerson 1983, 1984)。

3.2 前肢

本文可见, 中华大蟾蜍的肱骨、桡骨、尺骨在 39 期骨化; 然后越过腕骨, 掌骨从 43 期开始骨化; 指骨也从 43 期开始由近端向远端骨化。多指节蟾的肱骨、桡骨和尺骨在 38 期骨化; 39 期掌骨骨化; 从 40 期开始指骨由远端向近端骨化; 在彻底失去尾之前腕骨骨化 (Fabrezi et al. 2009)。非洲牛箱头蛙的肱骨、尺骨、桡骨是前肢骨化的第一个结构, 骨化开始于 35 期, 越过腕骨, 38 期掌骨开始骨化; 指骨在 38 期由近端向远端骨化; 将要变态前腕骨迅速骨化 (Haas 1999)。综上, 无尾两栖类前肢的骨化模式为由近端越过腕骨直达远端。在古生代鳃龙科幻螈 (branchiosaurid *Apateon*) 及现存蝾螈的前肢发育中, 也是近端肢体首先骨化, 直达远端肢体 (Fröbisch et al. 2007)。可见两栖类肢的骨化顺序是保守的, 都遵循着由近端到远端骨化的顺序。

但是关于两栖类前肢远端肢体的发育和骨化却存在着两种模式。前肢和指的发育是典型的从后到前的发生顺序, 被称为轴后支配。中华大蟾蜍的指式为2-2-3-3, 指的出现和骨化顺序为IV-V-III-II。多指节蟾指骨的排列是典型的2-2-3-3模式, 指的骨化顺序为IV-V-III-II (Fabrezi et al. 2009)。在非洲牛箱头蛙中指骨

化的顺序也是IV-V-III-II (Haas 1999)。可见无尾类指的发育和骨化呈轴后支配的模式, 与四足动物肢体发育的一般模式保持一致。而现存有尾类的蝾螈则呈现出明显的轴前支配, 是已知四足动物轴后支配保守模式的唯一例外情况 (Fröbisch et al. 2007)。普通欧螈 (*Triturus vulgaris*) 的指式为1-2-3-2, 指的骨化顺序为II-I-III-IV (Erdmann 1933)。斑纹蝾螈 (*T. marmoratus*) 的指式为2-2-3-2, 指的骨化顺序为II-I-III-IV (Blanco et al. 1992)。极北小鲵 (*Salamandrella keyserlingii*) 的指式为2-2-3-2, 指的骨化顺序为II-I-III-IV (Vorobyeva et al. 2004)。Fröbisch (2008) 推测现存有尾目蝾螈, 轴前支配可能与幼体早期的攀爬以及依附水生植物的适应性需求有关。根据Shubin等 (2003) 的四足动物保守发育轨迹, 蝾螈远端肢体和其他四足动物的远端肢体为同源结构。

总之, 肩带和前肢是无尾两栖类适应陆栖生活身体构造的重要特征。肩带的出现, 为前肢提供了悬挂和支持的位点。前肢是支撑体重和完成运动的重要器官。两栖动物的肢骨之间构成多个支点的杠杆式运动结构; 同时两栖类通过骨化来增强骨的硬度, 从而为两栖动物由水栖向陆栖的转变提供了必要条件。

参 考 文 献

- Blanco M J, Alberch P. 1992. Caenogenesis, developmental variability, and evolution in the carpus and tarsus of the marbled newt *Triturus marmoratus*. *Evolution*, 46(3): 677-687.
- Clack J A. 2000. The origin of tetrapods // Heatwole H, Carroll E. *Amphibian Biology*. Chipping Norton: Surrey Beatty & Sons PTY limited, 979-1029.
- Emerson S B. 1983. Functional analysis of frog pectoral girdles: The epicoracoid cartilages. *Journal of Zoology*, 201(3): 293-308.
- Emerson S B. 1984. Morphological variation in frog pectoral girdles: testing alternatives to a traditional adaptive explanation. *Evolution*, 38(2): 376-388.
- Erdmann K. 1933. Zur Entwicklung des knöchernen Skeletts von *Triton* und *Rana* unter besonderer Berücksichtigung der

- Zeitfolge der Ossifikationen. *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 101(5/6): 566–651.
- Fabrezi M, Goldberg J. 2009. Heterochrony during skeletal development of *Pseudis platensis* (Anura, Hylidae) and the early offset of skeleton development and growth. *Journal of Morphology*, 270(2): 205–220.
- Fröbisch N B. 2008. Ossification patterns in the tetrapod limb-conservation and divergence from morphogenetic events. *Biological Reviews*, 83(4): 571–600.
- Fröbisch N B, Carroll R L, Schoch R R. 2007. Limb ossification in the Paleozoic branchiosaurid *Apateon* (Temnospondyli) and the early evolution of preaxial dominance in tetrapod limb development. *Evolution & Development*, 9(1): 69–75.
- Gosner K L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16(3): 183–190.
- Haas A. 1999. Larval and metamorphic skeletal development in the fast-developing frog *Pyxicephalus adspersus* (Anura, Ranidae). *Zoomorphology*, 119(1): 23–35.
- Hanken J, Carl T F, Richardson M K, et al. 2001. Limb development in a “nonmodel” vertebrate, the direct-developing frog *Eleutherodactylus coqui*. *Journal of Experimental Zoology*, 291(4): 375–388.
- Havelková P, Roček Z. 2006. Transformation of the pectoral girdle in the evolutionary origin of frogs: insights from the primitive anuran *Discoglossus*. *Journal of Anatomy*, 209(1): 1–11.
- Jarvik E. 1980. *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*. London: Academic Press, 109–131.
- Kemp N E, Hoyt J A. 1969. Sequence of ossification in the skeleton of growing and metamorphosing tadpoles of *Rana pipiens*. *Journal of Morphology*, 129(4): 415–443.
- Maglia A M, Pügener L A. 1998. Skeletal development and adult osteology of *Bombina orientalis* (Anura, Bombinatoridae). *Herpetologica*, 54(3): 344–363.
- McGonnell I M. 2001. The evolution of the pectoral girdle. *Journal of Anatomy*, 199(1/2): 189–194.
- Pügener L A, Maglia A M. 1997. Osteology and skeletal development of *Discoglossus sardus* (Anura: Discoglossidae). *Journal of Morphology*, 233(3): 267–286.
- Pügener L A, Maglia A M. 2009. Skeletal morphogenesis of the vertebral column of the miniature hyloid frog *Acris crepitans*, with comments on anomalies. *Journal of Morphology*, 270(1): 52–69.
- Shubin N H, Wake D B. 2003. Morphological variation, development, and evolution of the limb skeleton of salamanders // Heatwole H, Davies M. *Amphibian Biology*. Chipping Norton: Surrey Beatty & Sons PTY limited, 1782–1808.
- Taylor W R, van Dyke G C. 1985. Revised procedure for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium*, 9(2): 107–119.
- Trueb L, Hanken J. 1992. Skeletal development in *Xenopus laevis* (Anura: Pipidae). *Journal of Morphology*, 214(1): 1–41.
- Villiers C G. 1922. Neue Beobachtungen über den Bau und die Entwicklung des Brustschulterapparates bei den Anuren, insbesondere bei Bombinator. *Acta Zoologica*, 3(2/3): 153–225.
- Vorobyeva E I, Mednikov D N. 2004. Ossification of the limb skeleton of *Triturus vittatus* and *Salamandrella keyserlingii*. *Doklady Biological Sciences*, 394(1): 840–844.
- Wagner G P, Chiu C H. 2001. The tetrapod limb: a hypothesis on its origin. *The Journal of Experimental Zoology*, 291(3): 226–240.
- 桑洲娴, 王宏元, 王秋梦, 等. 2014. 中华大蟾蜍蝌蚪变态过程中脊椎骨化次序. *动物学杂志*, 49(1): 87–93.