

УДК 591.471.4:598.115.31

ФОРМИРОВАНИЕ ПРЕДУШНЫХ ОТВЕРСТИЙ В ХРЯЩЕВОМ ЧЕРЕПЕ НА РАННИХ СТАДИЯХ ЭМБРИОГЕНЕЗА УЖА ОБЫКНОВЕННОГО, *NATRIX NATRIX* (OPHIDIA, COLUBRIDAE)

М. Ф. Ковтун, А. В. Шевердюкова

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: hstramontana@gmail.com

Получено 29 марта 2011

Принято 10 ноября 2011

Формирование предущных отверстий в хрящевом черепе на ранних стадиях эмбриогенеза ужа обыкновенного, *Natrix natrix* (Ophidia, Colubridae). Ковтун М. Ф., Шевердюкова А. В. — Впервые описано и показано участие *pila prootica* в формировании предущных отверстий («отверстий X») на ранних стадиях эмбриогенеза ужа обыкновенного (*pila prootica* у змей описывается впервые). Авторы предполагают, что «отверстия X» у змей представляют собой предущные отверстия, аналогичные описанным в хрящевом черепе у некоторых рыб и амфибий.

Ключевые слова: *pila prootica*, эмбриогенез черепа, «отверстия X», предущные отверстия, *Natrix natrix*.

Formation of the Prootic Foramina in Grass Snake, *Natrix natrix* (Ophidia, Colubridae) Chondrocranium Embryogenesis. Kovtun M. F., Sheverdyukova H. V. — A new, previously unknown snake structure, *pila prootica*, is described in the posterior part of the orbital-temporal region in the chondrocranium of the grass snake. Participation of this structure in the formation of the “foramen X” at different stages of normal development is demonstrated. The authors suppose that the snake “foramina X” are nothing else than the prootic foramina, described in the chondrocranium of some fishes and amphibians.

Key words: *pila prootica*, cranial embryogenesis, prootic foramen, “foramen X”, *Natrix natrix*.

Введение

В базальной пластинке хрящевого черепа ужа обыкновенного (*Natrix natrix* Linnaeus, 1758) латерально от базикраниального окна различают пару крупных отверстий, называемых в литературе «отверстия X (икс)». Впервые термин «отверстие X» (“fenestra X”) употребил К. Бекстром (Bäckström, 1931). Такие отверстия были описаны у всех изученных змей (Bäckström, 1931; deBeer, 1937; Pringle, 1954; Kamal, Hammouda, 1965 a, c; El-Toubi et al., 1970, 1973; Haluska, Alberch, 1983) за исключением некоторых представителей семейства Viperidae (Pringle, 1954; Srinivasachar, 1955; Kamal, Hammouda, 1965 b).

Поскольку у других рептилий таких отверстий в хрящевом черепе не обнаружено, у змей они считаются уникальными. Свое название эти отверстия получили из-за того, что функция их неизвестна: они затянuty соединительнотканной мембраной, и ни нервы, ни сосуды через них не проходят.

Как правило, в работах цитируемых авторов исследования развития черепа змей проводили на незначительном количестве эмбрионального материала. Исследовали главным образом эмбрионы на достаточно поздних стадиях, когда хрящевой череп и «отверстия X» уже полностью сформированы. Вероятно, этим и можно объяснить некоторые пробелы относительно развития структур, которые образуют «отверстия X».

Целью работы было выяснение динамики преобразований интересующего нас отдела черепа (аборальной части глазнично-височной области), где формируются «отверстия X» на ранних стадиях нормального развития *N. natrix*.

Материал и методы

Материал собран в июне—июле 2010 г. в окр. с. Вакаловщина Сумской обл. Для получения эмбрионов беременные самки *N. natrix* были отловлены в естественных условиях и помещены в терариумы. После откладки яиц самок выпускали в места отлова. Яйца инкубировали в увлажненном вермикулите при температуре 27—30°C. В таких условиях инкубация длилась 30 суток. Каждый день из кладки отбирали несколько яиц. Таким образом, были получены эмбрионы 11 стадий (с 27 по 37). Стадии определяли по таблице нормального развития, разработанной для *Thamnophis sirtalis sirtalis* (Colubridae) (Zehr, 1962). Интерес представляли прежде всего стадии, на которых происходит закладка и развитие хрящевого черепа. Исследование проведено на 9 эмбрионах 27—30-й стадий нормального развития.

Эмбриональный материал фиксировали в 4%-ном растворе формалина. После обезвоживания материал заключали в твердую среду (парафиновые блоки), затем изготавливали серийные гистологические срезы толщиной 5—7 мкм, которые окрашивали альциановым синим-гематоксилин-эозином. Наличие процессов охрящевания в мезенхимных закладках определяли по специфической окраске межклеточного вещества альциановым синим (pH = 1–2,5).

Микрофотографии гистологических препаратов сделаны с помощью микроскопа Zeiss Axio Imager M1 и программного обеспечения Zeiss Axio Vision v. 4.63 в центре коллективного пользования на уникальном оборудовании Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины.

Тотальные препараты изготовлены по методике Е. В. Симонса и Д. Р. ВанХорна (Simons, Van Horn, 1971).

Результаты

Процесс образования «отверстий X» начинается на 27-й стадии развития в аборальной части глазнично-височной области, а на 30-й стадии эта область выглядит уже монолитной (рис. 1 а, с).

На 27-й стадии полярные хрящи и парахордалии еще не слиты друг с другом. На этой же стадии от передних концов парахордалий дорсолатерально отхо-

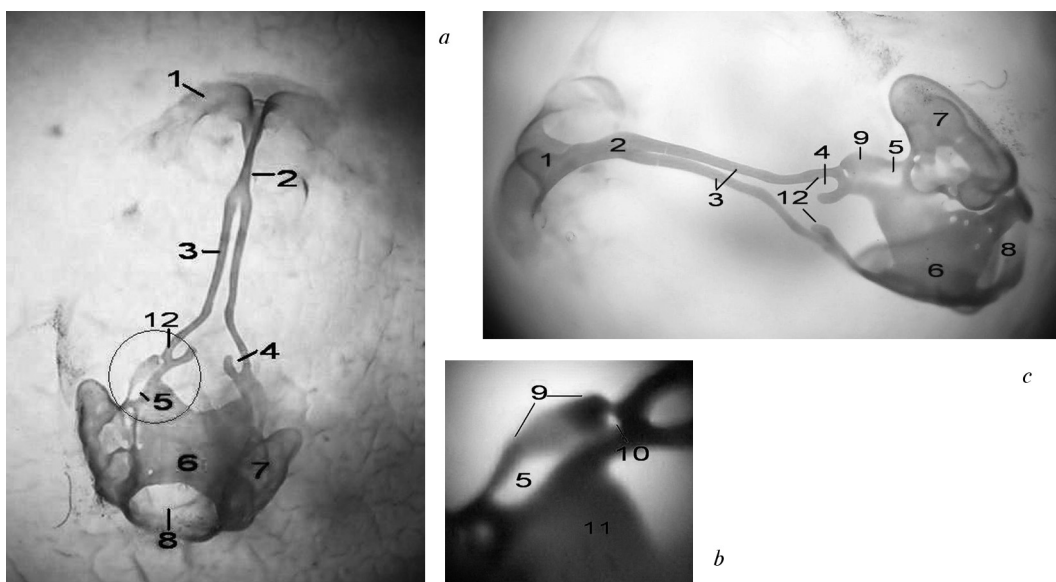


Рис. 1. Тотальный препарат хрящевого черепа *N. natrix* 30-й стадии нормального развития: а, б — дорсальная поверхность; с — вентрально-латеральная поверхность: 1 — носовая капсула; 2 — трабекулярная пластинка; 3 — трабекула; 4 — вырезка для внутренней сонной артерии; 5 — «отверстие X»; 6 — базальная пластинка; 7 — слуховая капсула; 8 — большое затылочное отверстие; 9 — pila prootica; 10 — канал отводящего нерва; 11 — парахордалия; 12 — полярный хрящ.

Fig. 1. Graphic reconstruction of the grass snake's fully formed chondrocranium at the 30 stage of normal development: а, b — the view from the dorsal side; с — the view from the ventro-lateral side: 1 — nasal capsule; 2 — trabecula communis; 3 — trabecula; 4 — incisure for internal carotid artery; 5 — “foramen X”; 6 — basal plate; 7 — auditory capsule; 8 — foramen magnum; 9 — pila prootica; 10 — channel of abducens nerve; 11 — parahordalia; 12 — polar cartilage.

дят небольшие охрящевевающие отростки. Их топография и источник происхождения (от дорсолатеральных краев передних концов парахордалий) дают нам основания считать, что это хрящи аналогичные описанным у некоторых рыб и амфибий как *pilae prootica* (deBeer, 1937) и у ящериц как *pilae antotica* (deBeer, 1930).

На следующей, 28-й стадии, оральные отростки *pilae prootica* слились с аборальными концами полярных хрящей. На этой же стадии хорошо различимы тяжи мезенхимных клеток, тянущиеся от латеральных краев парахордалий, аборальнее места соединения их с *pilae prootica*.

На 29-й стадии развития в этих мезенхимных тяжах заметны процессы охрящевания, которые происходят неравномерно: только в дорсальной и аборальной их части. Охрящевевшие участки являются аборальным продолжением *pilae prootica*. На месте неохлащевевающего участка и образуются «отверстия X» (рис. 1, *b*). На этой стадии *pila prootica* представляет собой частично охрящевевшую структуру, основанием соединенную с передне-латеральным краем парахордалии. Ее оральный отросток соединен с аборальным участком полярного хряща, а аборальный — образует латеральную границу «отверстия X». В месте слияния парахордалии и орального отростка *pila prootica* с аборальным участком полярного хряща образуется канал отводящего нерва (рис. 1, *b*).

На 30-й стадии весь описываемый участок (аборальная часть глазнично-височной области) становится монолитным, и выделить отдельные его структуры уже невозможно.

Обсуждение

Считается, что глазнично-височный отдел хрящевого черепа змей значительно редуцирован в ходе эволюции (Pringle, 1954; Kamal, Hammouda, 1965 a, c; El-Toubi et al., 1970, 1973; Haluska, Alberch, 1983). Вскользь упоминание о наличии *pila antotica* в аборальной части глазнично-височного отдела у *N. natrix* встречается в работе Г. Р. деБира (deBeer, 1937), по мнению которого, латеральные выступы *crista sellaris*, в которых проходит канал отводящего нерва являются рудиментами этой структуры.

Наши данные свидетельствуют о наличии *pila prootica* в аборальной части глазнично-височного отдела. У *N. Natrix* она представляет собой достаточно развитую структуру, которая сходна с таковой у представителей некоторых видов рыб и амфибий (deBeer, 1937). Не исключено, что эта структура есть и у других видов змей. Ее оральные отростки на ранних стадиях сливаются с полярными хрящами, а аборальные — с латеральными краями парахордалий, вследствие чего на более поздних стадиях *pila prootica* не выглядит как отдельная структура. *Pila prootica* не была описана ранее, вероятно потому, что авторам не удалось исследовать эмбрионы 27-й стадии нормального развития. Кроме того, у змей *pila prootica* на поздних стадиях выглядит как латеральное продолжение парахордалии. Такая особенность также могла вызвать у исследователей трудности в идентификации этой структуры.

Как уже упоминалось, аборальный отросток *pila prootica* ограничивает с латеральной стороны отверстия, известные в литературе под названием «отверстия X». Некоторые исследователи утверждали, что эти «отверстия X» являются результатом резорбции хряща базальной пластинки на более поздних стадиях развития (Kamal, Hammouda, 1965 a, b, c; El-Toubi et al., 1970, 1973). Доказательством резорбции они считали увеличение «отверстий X» в ходе эмбриогенеза.

По нашим наблюдениям, «отверстие X» изначально формируется как отверстие, медиально ограниченное парахордалией, а латерально-аборальным продол-

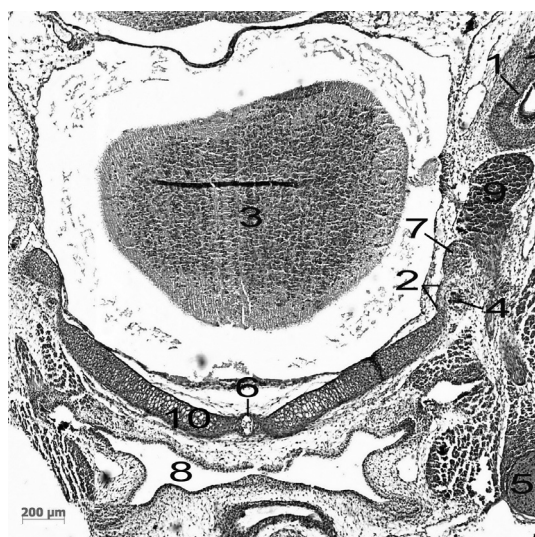


Рис. 2. Фронтальный срез головы эмбриона *N. natrix* 30-й стадии развития на уровне ганглия тройничного нерва: 1 — слуховая капсула; 2 — предушное отверстие; 3 — мозг; 4 — внутренняя сонная артерия; 5 — меккелев хрящ; 6 — хорда; 7 — pila prootica; 8 — ротовая полость; 9 — ганглий тройничного (V) нерва; 10 — базальная пластинка.

Fig. 2. Cross-section of *N. natrix* embryo's head at the 30 stage of the development at the level of trigeminal nerve's ganglion: 1 — otic capsule; 2 — prootic foramen; 3 — cerebrum; 4 — internal carotid artery; 5 — Meckel's cartilage; 6 — notochord; 7 — pila prootica; 8 — stomodeum; 9 — ganglion of trigeminal nerve; 10 — basal plate.

жением pila prootica. Следует отметить, что сонные артерии, до их входа в полость черепа через сонные отверстия проходят латерально относительно парахордалий — строго под соединительнотканной мембраной, затягивающей «отверстие X» (рис. 2).

У некоторых рыб и амфибий описаны предушные отверстия (foramen prooticum), ограниченные pila prootica. Через эти отверстия ветви тройничного нерва выходят из полости черепа (deBeer, 1937). Следует отметить, что ганглий тройничного нерва расположен у ужа обыкновенного дорсально относительно pila prootica, и его ветви не проходят через предушные отверстия (рис. 2).

Подобных отверстий нет у других рептилий. У ящериц и черепах ганглий тройничного нерва залегает в предушной вырезке (fenestra prooticum), сформированной слуховой капсулой и базальной пластинкой, а орально ограничен pila antotica (Bellairs, 1981; Ковтун, Ярыгин, 2010).

Мы предполагаем, что «отверстия X» у змей представляют собой не что иное, как утратившие свою функцию предушные отверстия, описанные у рыб и земноводных, так как природа и топография их аналогичны. Эти отверстия у змей существуют только на стадии хрящевого черепа. На более поздних стадиях они закрываются образующимися здесь покровными костями.

Таким образом, проведенные исследования свидетельствует о наличии в хрящевом черепе *N. natrix* pila prootica. Она берет начало от латеральных краев передних концов парахордалий. Первые закладки pila prootica обнаружены на 27-й стадии нормального развития. На 28-й стадии их оральные отростки слиты с задними краями полярных хрящей. Аборальное продолжение pila prootica появляется на 29-й стадии в виде неравномерно охрящевевающего тяжа, происходящего из латерального края парахордалий, и является латеральной границей предушных отверстий.

- Ковтун М. Ф., Ярыгин А. Н.* Формирование глазнично-височной области хрящевого черепа в эмбриогенезе прыткой ящерицы *Lacerta agilis* (Reptilia, Squamata) // Вестн. зоологии. — 2010. — **44**, № 4. — С. 327–336.
- Bellairs A. d'A.* The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles / A. d'A. Bellairs, A. M. Kamal. — London : Academic Press, 1981. — P. 1–263. — (Biology of the Reptilia / Eds C. Gans, T. S. Parsons ; Vol. 11, Morphology F).
- Bäckström K.* Rekonstruktionsbilder zur Ontogenie des Koopfskelettes von *Tropidonotus natrix* // Acta Zool., (Stock.) — 1931. — **12**. — P. 83–144.
- deBeer G. R.* The early development of the chondrocranium of the lizard // Q. J. Microsc. Sci. — 1930. — **73**, N 292. — P. 707–739.
- deBeer G. R.* The development of the vertebrate skull. — Oxford : The Clarendon press, 1937. — 550 p.
- El-Toubi M. R., Kamal A. M., Mokhtar F. M.* The chondrocranium of late embryos of Egyptian Cobra, *Naja naja* // Anat. Anz. — 1970. — **127**. — P. 233–289.
- El-Toubi M. R., Kamal A. M., Zaher M. M.* The development of the chondrocranium of the snake, *Malpolon monspessulana*. II. The fully formed stage // Acta anat. — 1973. — **85**. — P. 593–619.
- Haluska F., Alberch P.* The cranial development of *Elaphe obsoleta* (Ophidia, Colubridae) // J. Morph. — 1983. — **178**. — P. 37–55.
- Kamal A. M., Hammouda H. G.* Observations on the chondrocranium of the snake, *Cerastes vipera* // Morph. Jb. — 1965 a. — **107**. — P. 58–98.
- Kamal A. M., Hammouda H. G.* The development of the skull of *Psammophis sibilans*. II. The fully formed chondrocranium. // J. Morph. — 1965 b. — **116**. — P. 247–296.
- Kamal A. M., Hammouda H. G.* The chondrocranium of the snake *Eryx jaculus* // Acta Zool. — 1965 p. — **46**. — P. 176–208.
- Pringle J. A.* The cranial development of certain South African snakes and the relationship of these groups // Proc. Zool. Soc. London — 1954. — **123**. — P. 813–865.
- Simons E. V., Van Horn J. R.* A new procedure for whole-mount alcian blue staining of the cartilaginous skeleton of chicken embryos, adapted to the clearing procedure in potassium hydroxide // Acta Morphol. Neerl. — Scand. — 1971. — **8**. — P. 281–292.
- Srinivasachar H. R.* Observation on the development of the chondrocranium in *Vipera* // Anat. Anz. — 1955. — **101**. — P. 219–225.
- Zehr D. R.* Stages in the normal development of the common garter Snake *Thamnophis sirtalis sirtalis* // Copeia. — 1962. — **2**. — P. 322–329.