

УДК 591.471.4:598.112

ЗАКЛАДКА ПАРАХОРДАЛИЙ, АКРОХОРДАЛЬНОГО ХРЯЩА И ЧЕРЕПНЫХ ТРАБЕКУЛ В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ, *LACERTA AGILIS* (REPTILIA, SQUAMATA)

А. Н. Ярыгин

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

Принято 7 февраля 2009

Закладка паракордалий, акрохордального хряща и черепных трабекул в эмбриогенезе прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (Reptilia, Squamata). Ярыгин А. Н. — В работе описана закладка черепа прыткой ящерицы *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 в раннем эмбриогенезе. Особое внимание уделено первым закладкам осевого черепа и участию акрохордального хряща в формировании турецкого седла. Обращается внимание на дискуссионность данных вопросов. Показано, что первыми появляются мезенхимные закладки паракордалий, акрохордального хряща и черепных трабекул; первыми начинают окрящевать паракордалии, а затем акрохордальный хрящ и черепные трабекулы.

Ключевые слова: развитие черепа, рептилии, паракордалии, акрохордальный хрящ, черепные трабекулы.

Formation of Parachordals, Acrochordal Cartilage and Trabecula Cranii in the Skull of the Sand Lizard, *Lacerta agilis* (Reptilia, Squamata). Yarygin A. N. — Formation of chondrocranium of *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 in early embryogenesis is described. Particular attention is given to both the primary anlagen of the neurocranium, and participation of the acrochordal cartilage in formation of the crista sellaris. The attention is paid to debatable questions. Morphological descriptions are based on hematoxylin and counterstained with eosin serially-sectioned embryos. The results show that mesenchymatous rudiments of parachordals, acrochordal cartilage and trabecula cranii are the first to appear in the chondrocranium of *Lacerta agilis*. The parachordals are the first to chondrify following by chondrification of the acrochordal cartilage and the trabecula cranii.

Key words: skull development, Reptilia, parachordals, acrochordal cartilage, trabecula cranii.

Введение

Изучение развития черепа в пренатальном онтогенезе позвоночных и, в частности, рептилий имеет более чем столетнюю историю. Результаты этих исследований были обобщены в сводках Г. Де Бира (de Beer, 1937) и Д. Белаирса, А. Камал (Bellairs, Kamal, 1981). Из этих работ следует, что для рептилий характерна вначале закладка паракордалий и черепных трабекул. Другие данные свидетельствуют об одновременной закладке еще и акрохордального хряща (Sewertsoff, 1900; Kamal, Abdeen, 1972; Tulenko, Sheil, 2007). По данным Г. де Бира и другим данным А. Камал и его соавторов акрохордальный хрящ закладывается гораздо позднее (de Beer, 1930; Kamal, 1961; El-Toubi, Kamal, 1959, 1961; Kamal, Hammouda, 1965).

Дискуссионным является и вопрос закладки паракордалий и черепных трабекул. По данным одних авторов, паракордалии закладываются как парные элементы (Sewertsoff, 1900; Geerinckx et al., 2005; Tulenko, Sheil, 2007), по данным других — как непарные (de Beer, 1930; Kamal, 1961; El-Toubi, Kamal, 1959, 1961; Kamal, Hammouda, 1965). Что касается черепных трабекул, то в одном случае хрящевые трабекулы закладываются как две параллельные балки (Sewertsoff, 1900; Kamal, 1961; El-Toubi, Kamal, 1959, 1961; Kamal, Hammouda, 1965; Kamal, Abdeen, 1972; Geerinckx et al., 2005). В другом, хрящевые трабекулы описываются с уже объединенной в трабекулярную пластинку передней частью (de Beer, 1930; Tulenko, Sheil, 2007).

Отдельным вопросом является участие акрохордального хряща в формировании турецкого седла. Так, по данным А. Н. Северцова, а также современным данным Ф. Дж. Туленко, С. А. Шейла

(Sewertzoff, 1900; Tulenko, Sheil, 2007), акрохордальный хрящ участвует в формировании турецкого седла, по другим данным — нет (de Beer, 1930; Kamal, 1961; El-Toubi, Kamal, 1959, 1961; Kamal, Hammouda, 1965; Kamal, Abdeen, 1972).

Для того, чтобы внести ясность в понимание этих вопросов, мы предприняли попытку изучить развитие этих трех элементов от стадии мезенхимной закладки до появления в них первых охрящевений.

Материал и методы

Для получения эмбрионального материала были отловлены беременные самки *Lacerta agilis* в естественных местах обитания в Запорожской обл. (Мелитопольский р-н, окр. с. Богатырь). После откладки яйца инкубировали на влажном субстрате при температуре 19–21°C, а самок выпускали в естественную среду обитания. Срок инкубации яиц составил около 70 суток.

Всего исследовано 8 эмбрионов последовательных ранних стадий развития *L. agilis*: пять эмбрионов 14 сут инкубации (31 стадия), один 15 сут инкубации (31+ стадия) и два 16 сут инкубации (32 стадия). Стадии определяли по таблицам нормального развития Дж. Дюфора, Дж. Губерта (Dufaure, Hubert, 1961). Эмбрионы фиксировали в 3%-ном растворе формалина. Были изготовлены серийные срезы толщиной 10 мкм, окрашивали гематоксилин-эозином. Фотографии гистологических срезов были получены с помощью микроскопа Zeiss Axio Images M1 и программного обеспечения Zeiss Axio Vision v.4.63 в центре коллективного пользования уникальным оборудованием при Институте зоологии.

Результаты

Стадия 31 (14 сут инкубации)

На данной стадии появляются мезенхимные закладки паракордалий, акрохордального хряща и черепных трабекул.

Мезенхимные закладки паракордалий расположены по бокам от передней части хорды и доходят до ее переднего кончика. Хорда в этой области значительно тоньше и менее вакуолизирована, чем в позадилежащих отделах. Задние части паракордалий прилегают к латеральным поверхностям хорды, а передние несколько расходятся, оставляя хорду свободной. В поперечном сечении закладки паракордалий имеют форму близкую к треугольной. Вентрально они ограничены ротовой полостью (*stomodeum*), дорсально — вентральной поверхностью заднего мозга. Передние части закладок латерально ограничены медиальной поверхностью слуховых пузырьков (рис. 1).

Непарная мезенхимная закладка акрохордального хряща находится в одной плоскости с закладками паракордалий, но несколько спереди от нее. Ее латеральные

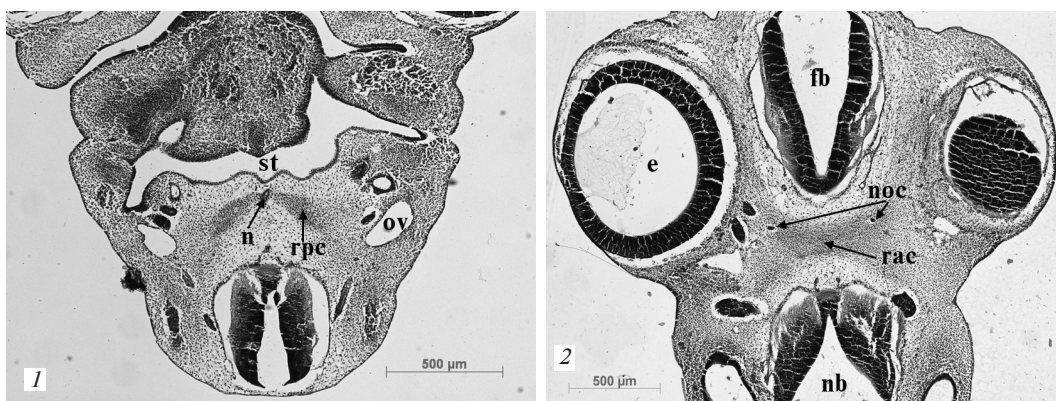


Рис. 1. Поперечный срез через затылочную область эмбриона *L. agilis* (14 сут инкубации): n — хорда; ov — слуховой пузырек; rpc — мезенхимная закладка паракордалий; st — stomodeum.

Fig. 1. Cross-section through the occipital region of *L. agilis* embryo head (14 days of incubation): n — notochord; ov — otic vesicle; rpc — mesenchymal rudiment of parachordal cartilage; st — stomodeum.

Рис. 2. Фронтальный срез головы эмбриона *L. agilis* (14 сут инкубации): e — глаз; fb — передний мозг; hb — задний мозг; noc — глазодвигательный нерв; rac — мезенхимная закладка акрохордального хряща.

Fig. 2. Coronal section of *L. agilis* embryo head (14 days of incubation): e — eye; fb — forebrain; hb — hindbrain; noc — nervus oculomotorius; rac — mesenchymal rudiment of acrochordal cartilage.

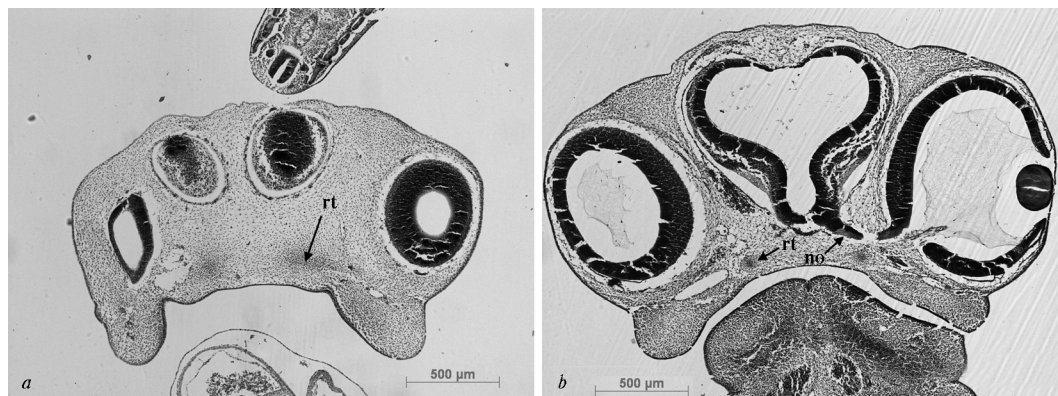


Рис. 3. Поперечные срезы головы эмбриона *L. agilis* (14 сут инкубации): *a* — роstralная часть; *b* — область хиазма зрительных нервов; *no* — зрительный нерв; *rt* — мезенхимная закладка черепных трабекул.
 Fig. 3. Cross-sections of *L. agilis* embryo head (14 days of incubation): *a* — rostral part; *b* — region of the optic chiasm; *no* — nervus opticus; *rt* — mesenchymal rudiments of trabecula.

части широкие и массивные сужаются к центральной части закладки. Таким образом, на фронтальных срезах закладка акрохордального хряща напоминает крылья бабочки. Сквозь передние части этих «крыльев» проходят глазодвигательные нервы (III пара) (рис. 2). Оральная, дорсальная и аборальная поверхности закладки ограничены вентральной поверхностью переднего, среднего и заднего мозга соответственно. Латеральные поверхности в свою очередь ограничены блоковыми нервами (IV пара) и спереди — крупными глазными яблоками.

Под передним мозгом обнаруживаются мезенхимные закладки черепных трабекул. Они имеют вид вытянутых в длину балок, округлых в поперечном сечении. По сравнению с задними частями мезенхима в передних частях трабекул более разрежена (рис. 3, *a*, *b*). Они занимают пространство под передним мозгом от гипофиза до обонятельных луковиц. Дорсально закладки черепных трабекул ограничены передним мозгом, дорсолатерально — крупными лимфатическими полостями и вентрально — эктодермой ротовой полости.

Стадия 31+ (15 сут инкубации)

Аборальные части мезенхимной закладки паракордалий сливаются, образуя базальную пластинку, которая охватывает хорду с вентральной стороны; дорсальная поверхность хорды остается свободной (рис. 4). Медиальные и вентральная части базальной пластинки — хрящевые, латеральные части остаются мезенхимными. Передние части мезенхимной закладки паракордалий дорсолатерально разрастаются к слуховым пузырькам.

Несколько кпереди от места выхода тройничного нерва (V пара) вентро-аборальная часть мезенхимной закладки акрохордального хряща сливается с передними частями паракордалий. Таким образом, паракордалии образуют

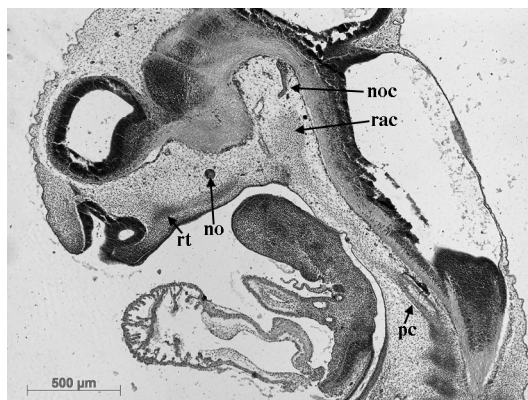


Рис. 4. Парасагиттальный срез головы эмбриона *L. agilis* (15 сут инкубации): *n* — хорда; *no* — зрительный нерв; *noc* — глазодвигательный нерв; *pc* — паракордалии; *rac* — мезенхимная закладка акрохордального хряща; *rt* — мезенхимная закладка черепных трабекул.

Fig. 4. Parasagittal section of *L. agilis* embryo head (15 days of incubation): *n* — notochord; *no* — nervus opticus; *noc* — nervus oculomotorius; *pc* — parachordal cartilage; *rac* — mesenchymal rudiment of acrochordal cartilage; *rt* — mesenchymal rudiments of trabecula.

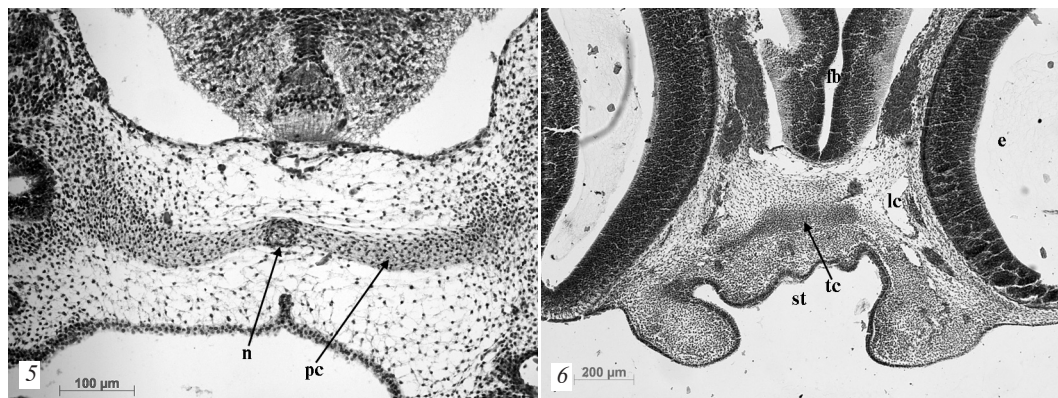


Рис. 5. Поперечный срез через затылочную область эмбриона *L. agilis* (16 сут инкубации): n — хорда; ov — слуховой пузырек; pc — паракордалии; st — stomodeum.

Fig. 5. Cross-section through the occipital region of *L. agilis* embryo head (16 days of incubation): n — notochord; ov — otic vesicle; pc — parachordal cartilage; st — stomodeum.

Рис. 6. Образование трабекулярной пластинки. Поперечный срез головы эмбриона *L. agilis* (16 сут инкубации): e — глаз; fb — передний мозг; lc — лимфатическая полость; st — stomodeum; tc — трабекулярная пластинка.

Fig. 6. Formation of trabecula communis. Cross-section of *L. agilis* embryos head (16 days of incubation): e — eye; fb — forebrain; lc — lymphatic cavity; st — stomodeum; tc — trabecula communis.

латеральные, а акрохордальный хрящ — переднюю стенки крупного базикраниального окна треугольной формы. Внутри этого окна виден свободный конец сильно истонченной хорды, который достигает аборальной поверхности закладки акрохордального хряща.

Закладки черепных трабекул остаются мезенхимными. Их передние части сближаются и разрастаются к обонятельным ямкам, образуя аборальные и медиальные стенки носовых капсул.

Стадия 32 (16 сут инкубации)

Базальная пластинка практически полностью охрящевеет. Мезенхимными остаются лишь ее латеральные части. Задние части разделенных закладок паракордалии своими медиальными поверхностями приближаются к латеральным поверхностям хорды и охрящевеет (рис. 5). Самые передние части паракордалии, слившиеся с закладкой акрохордального хряща, остаются мезенхимными.

Закладка акрохордального хряща заметно меняет свою форму и охрящевеет. Латеральные части акрохордального хряща разрастаются в дорсальном направлении, образуя довольно широкие, дорсально сужающиеся выросты — *taenia marginalis*. На поперечных срезах акрохордальный хрящ обрамляет средний мозг с вентральной стороны.

Закладки трабекул начинают охрящевеет. Они сливаются впереди от зрительных нервов, образуя хрящевую трабекулярную пластинку (рис. 6). Мезенхимной остается лишь ее самая передняя часть. Свободные аборальные концы трабекул срастаются с вентральной поверхностью акрохордального хряща. Таким образом, трабекулы образуют латеральные, а акрохордальный хрящ — переднюю стенки крупного гипофизарного окна треугольной формы.

Обсуждение

Обычно считают, что для позвоночных характерна закладка паракордалии как парных структур (de Beer, 1937; Geerinckx et al., 2005; Tulenko, Sheil, 2007). Однако А. Камаль с соавторами в ряде работ, посвященных развитию хрящевого черепа чешуйчатых рептилий, делает заключение, что для представителей этого подотряда

характерна закладка паракордалий сразу в виде единой базальной пластинки, внутри которой заключена хорда. При этом автор отмечает, что не обнаруживает парную закладку паракордалий даже в мезенхимном состоянии (Kamal, 1961; El-Toubi, Kamal, 1959, 1961; Kamal, Hammouda, 1965; Kamal, Abdeen, 1972).

Что касается времени закладки, а также участия акрохордального хряща в формировании осевого черепа, то здесь тоже существуют разногласия. Впервые эта структура была обнаружена и описана А. Н. Северцовым у акул как парная структура — алисфеноидные хрящи (Sewertzoff, 1897). Позднее, в работе, посвященной развитию черепа геккона, А. Н. Северцов обнаруживает, что непарная поперечная перекладина — *dorsum sellae*, которая участвует в образовании турецкого седла, соединяет оба алисфеноидных хряща, сквозь которые проходят глазодвигательные нервы (Sewertzoff, 1900). Однако автор не указывал, закладываются ли алисфеноидные хрящи как парные элементы или же сразу как единая структура, включающая в себя и поперечную перекладину. Данные, сопоставимые с данными А. Н. Северцова (Sewertzoff, 1900), были получены Ф. Туленко и К. Шейлом (Tulenko, Sheil, 2007) при изучении развития хрящевого черепа черепах.

А. Камаль обнаруживает, что акрохордальный хрящ, который он называет заднеглазничным, закладывается на ранних стадиях только у одного представителя чешуйчатых рептилий и так же, как и Г. де Бир (de Beer 1930), утверждает, что данная структура не участвует в образовании турецкого седла (Kamal, Abdeen 1972).

Как можно судить по работам большинства авторов, существенных различий в развитии черепных трабекул не наблюдается: трабекулы начинают охрящевать уже после того, как их оральные мезенхимные части сливаются, образуя трабекулярную пластинку (de Beer 1930, 1937; Geerinkx 2005; Tulenko, Sheil, 2007). Однако А. Камаль в ряде своих исследований обнаруживает хрящевую закладку трабекул в виде двух параллельных балок (Kamal, 1961; El-Toubi, Kamal, 1959, 1961; Kamal, Hammouda, 1965; Kamal, Abdeen, 1972).

Если рассматривать развитие каждой из описываемых структур черепа изолированно, то различия с данными других авторов менее выражены по сравнению с описанием их развития в комплексе. При этом основные разногласия касаются времени закладки отдельных элементов осевого черепа и дальнейшего развития всего комплекса.

По данным А. Н. Северцова, у геккона паракордалии, акрохордальный хрящ и черепные трабекулы закладываются одновременно (Sewertzoff, 1900). Это подтверждают и наши данные. Однако мы обнаружили, что у прыткой ящерицы охрящевание акрохордального хряща происходит одновременно с черепными трабекулами, но после слияния последних.

У *L. agilis* Г. де Бир не обнаружил закладки акрохордального хряща. По де Бир у свободные оральные части хрящевых паракордалий вначале сливаются с абораальными частями хрящевых черепных трабекул. В месте их слияния на более поздней стадии образуется перемычка, которая разграничивает большое ромбовидное окно на два окна треугольной формы: базикраниальное и гипофизарное. Автор считает, что эта перемычка имеет парное происхождение; она начинает свой рост от мест слияния паракордалий с трабекулами (de Beer, 1930). Наши исследования показали, что вначале мезенхимные передние части паракордалий сливаются с мезенхимной закладкой акрохордального хряща. Мезенхимных закладок черепных трабекул и акрохордального хряща обнаружить не удалось. Эти элементы черепа сливаются уже будучи хрящевыми; в это же время передние части паракордалий, которые ранее слились с абораальной частью акрохордального хряща, по-прежнему остаются мезенхимными.

Данные А. Камалю с соавторами, касающиеся формирования осевого черепа, в целом сходны с данными Г. де Бира. Но, по Камалю, у чешуйчатых рептилий

хрящевые трабекулы закладываются как две параллельные балки. В то же время паракордалии представлены уже единой хрящевой базальной пластинкой, внутри которой тянется хорда. После того как передние части хрящевых трабекул сливаются и образуют трабекулярную пластинку, их свободные аборальные концы сливаются с передней частью базальной пластинки. Таким образом, образуется большое треугольное гипофизарное окно, которое латерально ограничено аборальными частями черепных трабекул, а аборально — паракордальной пластинкой. В передней части базальной пластинки, путем резорбции хряща, происходит образование базикраниального окна (Kamal, 1961; El-Toubi, Kamal, 1959, 1961; Kamal, Hammouda, 1965; Kamal, Abdeen, 1972).

У прыткой ящерицы подобного развития черепных трабекул мы не обнаружили. Также наши исследования показали, что гипофизарное окно латерально ограничено свободными частями черепных трабекул, но аборально оно ограничено не паракордальной пластинкой, а акрохордальным хрящем. Базикраниальное окно спереди ограничено аборальной поверхностью акрохордального хряща, а латерально — мезенхимными паракордалиями.

Наши наблюдения относительно развития описанных элементов черепа прыткой ящерицы в наибольшей степени сходны с развитием этих элементов у черепах (Tulenکو, Sheil, 2007). Единственным отличием является то, что у черепах хрящевые паракордалии после закладки долгое время не сливаются с акрохордальным хрящом и в хрящевом состоянии остаются парными.

Таким образом, из вышеизложенного следует: в эмбриогенезе черепа прыткой ящерицы первыми мезенхимными закладками являются паракордалии, акрохордальный хрящ и черепные трабекулы; первыми охрящевевают паракордалии, затем черепные трабекулы и акрохордальный хрящ, который участвует в образовании турецкого седла.

- Bellairs A d'A., Kamal A. M.* The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles // *Biology of the Reptilia*, vol. 11. Morphology F / C. Gans, T.S. Parsons. — London : Academic Press, 1981. — P. 1–263.
- de Beer G. R.* The Development of the Vertebrate Skull. — Oxford : Clarendon Press, 1937. — 552 p.
- de Beer G. R.* The Early Development of the Chondrocranium of the Lizard // *Quarterly J. of Microscopical Science*. — 1930. — **2–73**, N 292. — P. 707–739.
- Dufaure J., Hubert J.* Table de developpement du lizard vivipare: Lacerta (Zootoca) vivipara Jacquin // *Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp.* — 1961. — **50**, N 2. — P. 309–328.
- El-Toubi M. R., Kamal A. M.* The development of the skull of Chalcides ocellatus. I. The development of the chondrocranium // *J. Morph.* — 1959. — **104**, N 2. — P. 269–306.
- El-Toubi M. R., Kamal A. M.* The development of the skull of Ptyodactylus hasselquistii. I. The development of the chondrocranium // *J. Morph.* — 1961. — **108**, N 1. — P. 63–94.
- Geerinckx T., Brunain M., Adriaens D.* Development of the chondrocranium in the suckermouth armored catfish Ancistrus cf. triradiatus (Loricariidae, Siluriformes) // *J. Morph.* — 2005. — **266**, N 3. — P. 331–355.
- Kamal A. M.* The chondrocranium of Hemidactylus turcica // *Anat. Anz.* — 1961. — **109**, N 2. — P. 89–108.
- Kamal A. M., Abdeen A. M.* The development of the chondrocranium of the lacertid lizard, Acanthodactylus boskiana // *J. Morph.* — 1972. — **137**, N 3. — P. 289–334.
- Kamal A. M., Hammouda H. G.* The development of the skull of Psammophis sibilant. I. The development of the chondrocranium // *J. Morph.* — 1965. — **116**, N 2. — P. 197–246.
- Sewertzoff A. N.* Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierschdels // *Anat. Anz.* — 1897. — **13**. — P. 409–425. — (Цит. по: Собр. соч., т. I. — М. : Л. : Изд-во АН СССР, 1949. — С. 87–98.)
- Sewertzoff A. N.* Zur Entwicklungsgeschichte von Ascalabotes fascicularis // *Anat. Anz.* — 1900. — **8**. — P. 33–40. — (Цит. по: Собр. соч., т. I. — М. : Л. : Изд-во АН СССР, 1949. — С. 219–224.)
- Tulenکو F. J., Sheil C. A.* Formation of the chondrocranium of Trachemys scripta (Reptilia: Testudines: Emydidae) and a comparison with other described turtle taxa // *J. Morph.* — 2007. — **268**, N 2. — P. 127–151.