

УДК 591.471.4:598.112

ФОРМИРОВАНИЕ ГЛАЗНИЧНО-ВИСОЧНОЙ ОБЛАСТИ ХРЯЩЕВОГО ЧЕРЕПА В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ, *LACERTA AGILIS* (REPTILIA, SQUAMATA)

М. Ф. Ковтун, А. Н. Ярыгин

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

Получено 2 апреля 2010

Принято 8 июля 2010

Формирование глазнично-височной области хрящевого черепа в эмбриогенезе прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (Reptilia, Squamata). Ковтун М. Ф., Ярыгин А. Н. — Общепринятыми гистологическими методами исследовано 29 эмбрионов последовательных стадий развития прыткой ящерицы — *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758. Установлено, что исходными составляющими элементами глазнично-височной области прыткой ящерицы являются черепные трабекулы, акрохордальный хрящ и pilae metopticae. В эмбриогенезе прыткой ящерицы первыми формируются taenia marginalis, а затем taenia medialis. Taenia marginalis являются составными, их передние части развиваются из planum suprasedale, а задние части из pilae accessoriae. Fenestra septalis образуется в результате истончения хряща в средней части межглазничной перегородки.

Ключевые слова: развитие черепа, рептилии, глазнично-височный отдел, межглазничная перегородка, taenia marginalis, taenia medialis, planum suprasedale, pilae metopticae, pilae accessoriae, pilae antoticae.

Formation of the Orbito-Temporal Region of Chondrocranium in Embryogenesis of the Sand Lizard, *Lacerta agilis* (Reptilia, Squamata). Kovtun M. F., Yarygin A. N. — Serial sections of 29 *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 embryos on the successive developmental stages, stained with hematoxylin-eosin or alcian blue-hematoxylin-eosin, were examined. It was found that trabecula cranii, acrochordal cartilage and pilae metopticae are the initial components of the orbito-temporal region of *L. agilis* skull. Taenia marginalis emerges first in embryogenesis and then taenia medialis forms. Frontal parts of taenia marginalis, that are the split-type structures, originate from planum suprasedale and their posterior parts originate from pilae accessoriae. Fenestra septalis forms due to thinning of the medial part of interorbital septum.

Key words: skull development, reptiles, orbito-temporal region, interorbital septum, taenia marginalis, taenia medialis, planum suprasedale, pilae metopticae, pilae accessoriae, pilae antoticae.

Введение

Глазнично-височный отдел хрящевого черепа ящериц наиболее сложный по своему строению. Он является основанием для головного мозга, разделяет большие глазные яблоки, и его структуры являются основанием для прикрепления глазодвигательных мышц. Развитие глазнично-височной области черепа, очевидно, связано с развитием органов чувств и головного мозга и является «новообразованием» в составе скелета головы. Несомненный интерес в этой связи представляет не только закладка элементов этой области черепа, но и их состояние, взаимосвязи с элементами соматического и висцерального отделов скелета головы. Однако эти взаимосвязи настолько завуалированы многочисленными преобразованиями и усовершенствованиями органов чувств и самого скелета, что обнаружить их не удавалось никому. Цель данной статьи — детальное описание закладки и формирования элементов скелета глазнично-височной области черепа на хрящевой стадии его развития.

Известно, что глазнично-височный отдел скелета головы рептилий развивается из двух исходных компонентов хрящевого черепа: черепных трабекул и акрохордального хряща (заднеглазничные хрящи) (Северцов, 1949; de Beer, 1937; Bellairs, Kamal, 1981; Tulenko, Sheil, 2007).

Закладки черепных трабекул и акрохордального хряща у прыткой ящерицы обнаруживаются на 30-й, 31-й стадии нормального развития (Ярыгин, 2009). К этому времени вполне сформированными

выглядят отдельные элементы органов чувств: глазные яблоки, слуховые пузырьки и обонятельные мешки. Таким образом, есть основания предполагать, что органы чувств в эволюции возникли раньше и независимо от скелета. Последний развился уже под влиянием органов чувств, для выполнения опорной, а позже и защитной функции.

Материал и методы

Для получения эмбрионального материала были отловлены беременные самки *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 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 приблизительно 70 суток.

Всего исследовано 29 эмбрионов последовательных стадий развития *L. agilis*. При этом особое внимание уделяли тем стадиям развития, на которых происходили преимущественно качественные изменения (30–37 стадии). Стадии определяли по таблицам нормального развития Дж. Дюфора, Дж. Губерта для живородящей ящерицы (Dufaure, Hubert, 1961).

Эмбрионы фиксировали в 3%-ном растворе формалина. Были изготовлены серийные срезы толщиной 5–7 мкм и 10–12 мкм. Срезы окрашивали гематоксилин-эозином, а также альциановым синим с последующей докраской гематоксилин-эозином.

Фотографии гистологических срезов получены с использованием микроскопа Axio Imager M1 Zeiss (программное обеспечение Zeiss Axio Vision v. 4.63) в центре коллективного пользования уникальным оборудованием при Институте зоологии.

Результаты

К структурным элементам глазнично-височной области хрящевого черепа относятся: межглазничная перегородка, *planum suprasettale*, *pila metopticae*, *pila antoticae*, *pila accesoriae*, *taenia marginalis*, *taenia medialis*. Первые из этих структур уже можно дифференцировать, начиная с 30-й стадии. Развитие данной области происходит достаточно быстро и уже на 34-й стадии можно дифференцировать все вышеназванные элементы. Проследим динамику закладки и их развития по стадиям. «Динамику» можно воспринимать в значительной мере условно, поскольку указанные структуры появляются лишь на двух стадиях; развитие и охрящевание их несколько растянуто во времени.

Как уже было отмечено, органы зрения, головной мозг, нервы и кровеносные сосуды формируются в эмбриогенезе значительно раньше, чем структуры хрящевого черепа. Они будут служить ориентирами при описании последних.

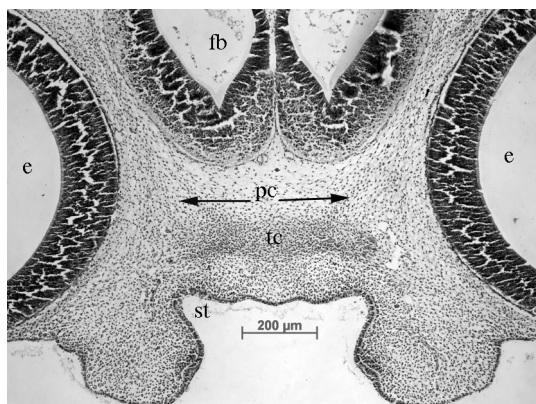


Рис. 1. Поперечный срез головы *Lacerta agilis*. Стадия 32+: e — глаз; fb — передний мозг; ps — *planum suprasettale*; st — *stomodeum*; tc — *trabecula communis*.

Fig. 1. Cross-section of *Lacerta agilis* embryos head. Stage 32+: e — eye; fb — forebrain; ps — *planum suprasettale*; st — *stomodeum*; tc — *trabecula communis*.

Межглазничная перегородка образуется из трабекулярной пластинки. На стадии 32+ как таковой в привычном понимании межглазничной перегородки еще нет, ее ширина пока еще преобладает над высотой (рис. 1). На стадии 32++ межглазничная перегородка на поперечных срезах головы от передней к задней своей части значительно изменяет форму. В передней части ее высота преобладает над шириной, а по направлению к своей задней части наоборот (рис. 2). Вентролатерально от межглазничной перегородки расположены крупные парные кровеносные сосуды. С дорсальной стороны расположен передний мозг, с вентральной — ротовая полость. К началу 35-й стадии межглазничная перегородка

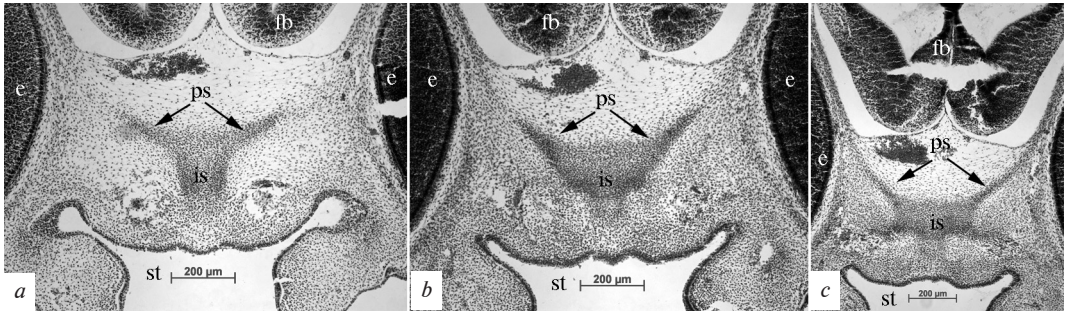


Рис. 2. Поперечные срезы головы *Lacerta agilis* (a-c). Стадия 32++: e — глаз; fb — передний мозг; is — межглазничная перегородка; ps — planum suprasetale; st — stomodeum.

Fig. 2. Cross-sections of *Lacerta agilis* embryos head arranged in an anterior to posterior sequence (a-c). Stage 32++: e — eye; fb — forebrain; is — interorbital septum; ps — planum suprasetale; st — stomodeum.

представляет собой тонкую пластинку хряща, которая разделяет крупные глазные яблоки (рис. 3).

Planum suprasetale закладывается в виде широких мезенхимных пластинок на 32-й стадии. Эти мезенхимные пластинки отходят от дорсальной поверхности трабекулярной пластинки в дорсолатеральном направлении и обрамляют передний мозг с вентральной стороны. Уже на стадии 32+ они начинают охрящевать (рис. 1). На стадии 32++ planum suprasetale разрастаются в дорсальном направлении. Они отделяют глазные яблоки от латеральной поверхности переднего мозга, становятся более оконтуренными и продолжают охрящевать (рис. 2), на этой стадии дорсальные их части остаются мезенхимными. К началу 35-й стадии planum suprasetale уже полностью хрящевые (рис. 3).

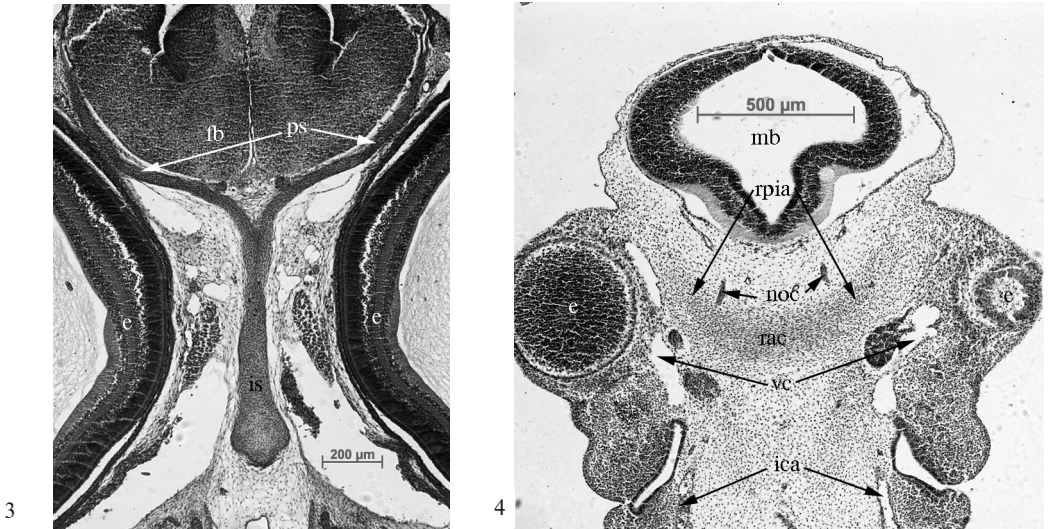


Рис. 3. Поперечный срез головы *Lacerta agilis*. Стадия 35: e — глаз; fb — передний мозг; is — межглазничная перегородка; ps — planum suprasetale.

Fig. 3. Cross-section of *Lacerta agilis* embryos head. Stage 35: e — eye; fb — forebrain; is — interorbital septum; ps — planum suprasetale.

Рис. 4. Поперечный срез головы *Lacerta agilis*. Стадия 30: e — глаз; ica — внутренняя сонная артерия; mb — средний мозг; noc — глазодвигательный нерв; rac — мезенхимная закладка акрохордального хряща; gria — мезенхимные закладки pilae antoticae; vc — vena capitis.

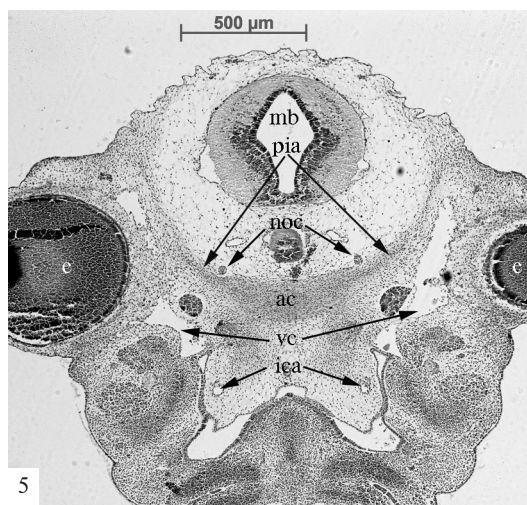
Fig. 4. Cross-section of *Lacerta agilis* embryos head. Stage 30: e — eye; ica — internal carotid artery; mb — mesencephalon; noc — nervus oculomotorius; rac — mesenchymal rudiment of acrochordal cartilage; gria — mesenchymal rudiments of pilae antoticae; vc — vena capitis.

Pilae antoticae закладываются на 30-й стадии в виде латеральных мезенхимных выростов мезенхимной закладки акрохордального хряща (рис. 4). Сквозь них проходят глазодвигательные нервы. На стадии 32+ они начинают охрящевеять (вместе с акрохордальным хрящом), ограничивая вентролатерально средний мозг (рис. 5).

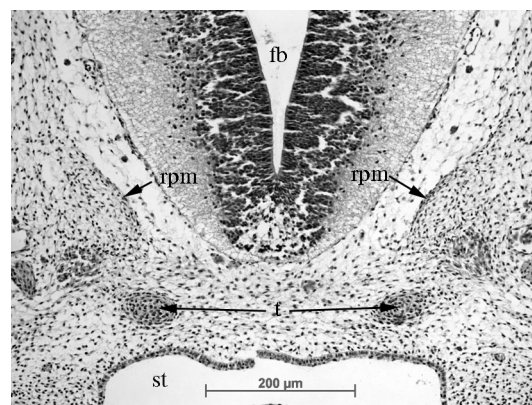
Pilae metopticae закладываются как самостоятельные элементы в виде парных скоплений мезенхимы (эти скопления имеют вид вертикальных стоек) на стадии 32+. Они расположены около дорсальных поверхностей черепных трабекул, спереди от гипофиза (рис. 6). На 33-й стадии трабекулы сливаются, продолжая образование трабекулярной пластинки, а *pilae metopticae* охрящевевают (рис. 7). На этой же стадии их дорсальные части сливаются с *pilae antoticae* в области прохождения в них глазодвигательных нервов.

Pilae accessoriae не являются самостоятельными структурами, а представляют собой дорсальную часть *pilae antoticae*. Это условное выделение стало возможным после слияния последних с *pilae metopticae* на 33-й стадии (рис. 8). *Pilae accessoriae* имеют вид вертикальных стоек, обращенных в дорсолатеральном направлении. Они расположены с двух сторон, латерально от среднего мозга. На этой стадии самые дорсальные их части мезенхимные. У более поздних эмбрионов 33-й стадии (стадия 33+) *pilae accessoriae* уже полностью хрящевые.

Taenia marginalis. На 33-й стадии от задней дорсальной части *planum supraseptale* кзади и несколько вентрально, с двух сторон, латерально от головного мозга отходят парные довольно широкие хрящевые пластинки — передние части *taenia marginalis*, которые доходят до уровня хиазма зрительных нервов (рис. 9). На этой же стадии от дорсальной мезенхимной части *pilae accessoriae*, кпереди по направлению к передним частям *taenia marginalis* и кзади по направлению к слуховым капсулам отходят мезенхимные тяжи — закладки задних частей *taenia marginalis* (рис. 10). Уже на 34-й стадии задние части *taenia marginalis* хрящевые



5



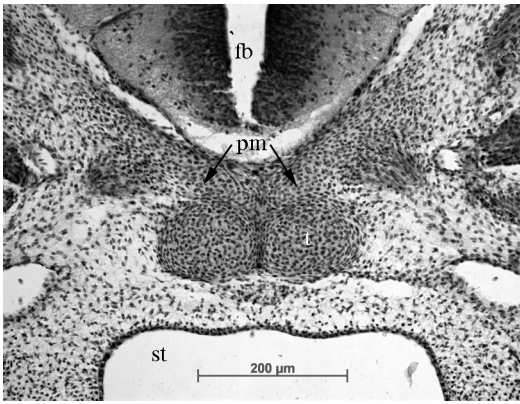
6

Рис. 5. Поперечный срез головы *Lacerta agilis*. Стадия 32+: ac — акрохордальный хрящ; e — глаз; ica — внутренняя сонная артерия; mb — средний мозг; noc — глазодвигательный нерв; pia — *pilae antoticae*; vc — *vena capitis*.

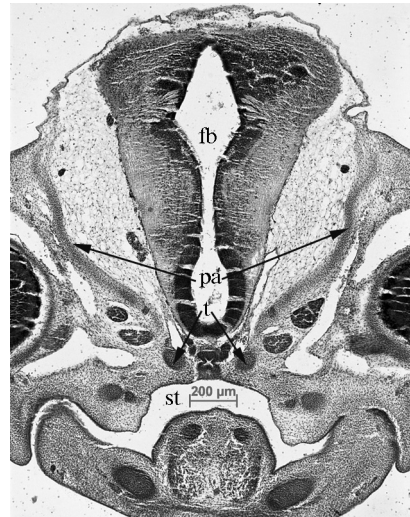
Fig. 5. Cross-section of *Lacerta agilis* embryos head. Stage 32+: ac — acrochordal cartilage; e — eye; ica — internal carotid artery; mb — mesencephalon; noc — nervus oculomotorius; pia — *pilae antoticae*; vc — *vena capitis*.

Рис. 6. Поперечный срез головы *Lacerta agilis*. Стадия 32+: fb — передний мозг; rpm — мезенхимные закладки *pilae metopticae*; st — *stomodeum*; t — черепные трабекулы.

Fig. 6. Cross-section of *Lacerta agilis* embryos head. Stage 32+: fb — forebrain; rpm — mesenchymal rudiments of *pilae metopticae*; st — *stomodeum*; t — trabecula.



7



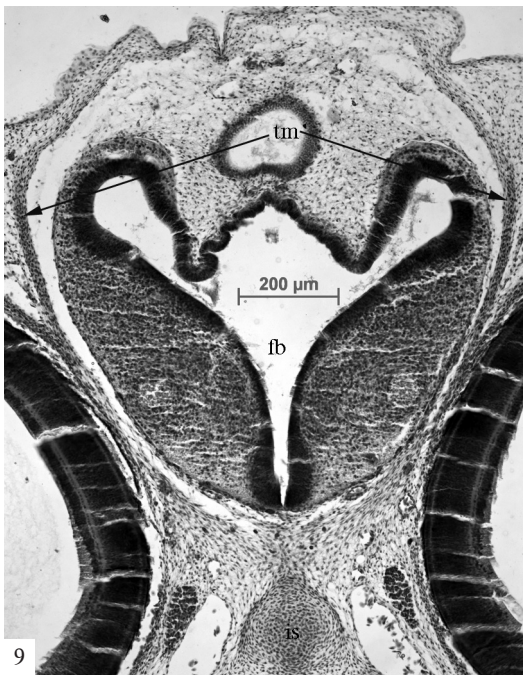
8

Рис. 7. Поперечный срез головы *Lacerta agilis*. Стадия 33: fb — передний мозг; pm — pilae metopticae; st — stomodeum; t — черепные трабекулы.

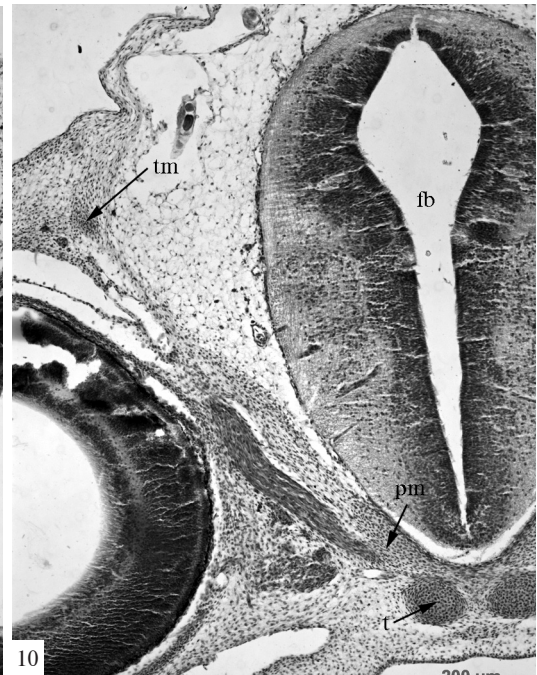
Fig. 7. Cross-section of *Lacerta agilis* embryos head. Stage 33: fb — forebrain; pm — pilae metopticae; st — stomodeum; t — trabecula.

Рис. 8. Поперечный срез головы *Lacerta agilis*. Стадия 33: fb — передний мозг; pa — pilae accessoriae; st — stomodeum; t — черепные трабекулы.

Fig. 8. Cross-section of *Lacerta agilis* embryos head. Stage 33: fb — forebrain; pa — pilae accessoriae; st — stomodeum; t — trabecula.



9



10

Рис. 9. Поперечный срез головы *Lacerta agilis*. Стадия 33: fb — передний мозг; is — межглазничная перегородка; tm — taenia marginalis.

Fig. 9. Cross-section of *Lacerta agilis* embryos head. Stage 33: fb — forebrain; is — interorbital septum; tm — taenia marginalis.

Рис. 10. Поперечный срез головы *Lacerta agilis*. Стадия 33: fb — передний мозг; pm — pilae metopticae; st — stomodeum; t — черепные трабекулы; tm — taenia marginalis.

Fig. 10. Cross-section of *Lacerta agilis* embryos head. Stage 33: fb — forebrain; pm — pilae metopticae; st — stomodeum; t — trabecula; tm — taenia marginalis.

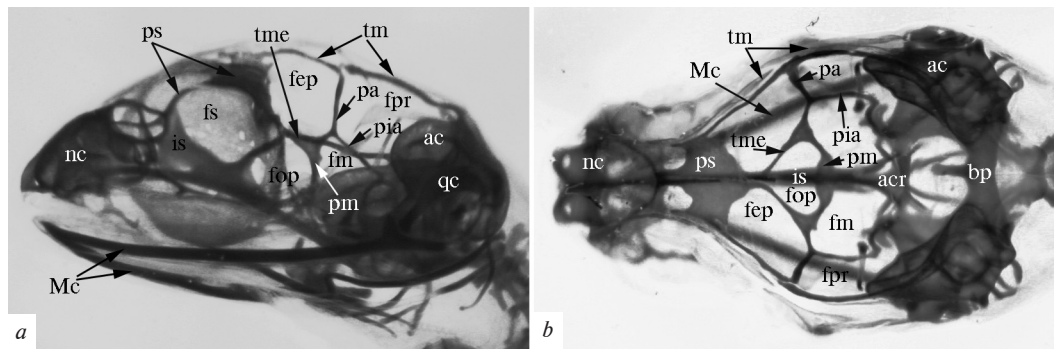


Рис. 11. Хрящевой череп эмбриона *Lacerta agilis* (*a* — вид сбоку; *b* — вид с дорсальной стороны). Стадия 36+. *ac* — акрохордальный хрящ; *bp* — базальная пластинка; *fep* — fenestra epioptica; *fm* — fenestra metoptica; *fop* — fenestra optica; *fpr* — fenestra prooptica; *fs* — Fenestra septalis; *is* — межглазничная перегородка; *Mc* — Меккелев хрящ; *nc* — обонятельная капсула; *pa* — pilae accessoriae; *pia* — pilae antoticae; *pm* — pilae metopticae; *ps* — planum suprasedptale; *q* — квадратный хрящ; *tm* — taenia marginalis; *tme* — taenia medialis. Тотальный препарат, окрашивание альциановым синим.

Fig. 11. Lateral (*a*) and dorsal (*b*) views of the chondrocranium of *Lacerta agilis* embryo. Stage 36+. *ac* — acrochordal cartilage; *bp* — basal plate; *fep* — fenestra epioptica; *fm* — fenestra metoptica; *fop* — fenestra optica; *fpr* — fenestra prooptica; *fs* — fenestra septalis; *is* — interorbital septum; *Mc* — Meckel's cartilage; *nc* — nasal capsule; *pa* — pilae accessoriae; *pia* — pilae antoticae; *pm* — pilae metopticae; *ps* — planum suprasedptale; *q* — quadrate cartilage; *tm* — taenia marginalis; *tme* — taenia medialis. Alcyan blue stained total preparation

и их самые задние концы достигают дорсальных поверхностей слуховых капсул. На стадии 34++ передние и задние части taenia marginalis сливаются друг с другом.

Taenia medialis. На 34-й стадии от верхней части pilae metopticae, возле места слияния последних с pilae antoticae, антеродорсально в направлении planum suprasedptale отходят короткие хрящевые отростки — taenia medialis. На 35-й стадии taenia medialis слиты с вентральной частью planum suprasedptale.

Окна глазнично-височной области. В процессе слияния вышеописанных элементов хрящевого черепа в глазнично-височном отделе формируется система окон (рис. 11). Первыми формируются парные fenestra metopticae. Они образуются в результате слияния pilae antoticae и pilae metopticae на 33-й стадии. Каждое окно ограничено: с дорсальной стороны pilae antoticae; с вентральной — черепными трабекулами; спереди — pilae metopticae.

На 34-й стадии образуются парные fenestra prooptica. Спереди их ограничивают pilae accessoriae, с дорсальной стороны — taenia marginalis, с вентральной стороны — pilae antoticae и аборально — слуховые капсулы и частично паракордалии. На 35-й стадии формируется еще две пары окон: fenestra optica и fenestra epioptica. Сквозь первые проходят зрительные нервы, с вентральной стороны они ограничены трабекулярной пластинкой, с дорсальной — парными taenia medialis, аборально — парными pilae metopticae и спереди — аборальной границей межглазничной перегородки. Fenestra epioptica с вентральной стороны ограничены парными taenia medialis, с дорсальной — парными taenia marginalis, аборально — парными pilae accessoriae и спереди — аборальными частями planum suprasedptale.

Единственным непарным окном в глазнично-височной области является fenestra septalis. Это окно образуется на стадии 36+ в результате истончения хряща в средней части межглазничной перегородки.

Обсуждение

Сравнительный анализ затруднен несколькими обстоятельствами. Главное — никто из исследователей не датировал эмбриональный материал по стадиям нормального развития, основанным на внешних морфологических признаках; датирование по суткам инкубации или по длине эмбрионов не дают корректный

сравнительный материал, поскольку «возраст» эмбрионов при этом может сильно отличаться (Ewert, 1985). Методически необоснованной была ориентация на так называемые «ключевые стадии» эмбриогенеза, поскольку эти стадии не имели четкого определения и для каждого исследователя могла быть своя ключевая стадия. Отсутствие методов дифференцированной окраски (точнее, их неприменение) не давало однозначной трактовки сроков охрящевания.

Реально ощущается и недостаток фактического материала по различным группам позвоночных, включая и рептилий. Так из семейства Lacertidae эмбриогенез черепа исследовали лишь у двух видов, по прыткой ящерице сведения имеются лишь в трех работах (Parker, 1880; Gaupp, 1900; de Beer, 1930). Вышеизложенное, в значительной мере, является причиной разногласий авторов в трактовке результатов своих исследований, включая и развитие глазнично-височной области.

По нашим данным глазнично-височный отдел хрящевого черепа прыткой ящерицы формируется из трех исходно самостоятельных частей (3), которые в процессе своего развития сливаются, образуя сложную систему хрящей.

Мы установили, что межглазничная перегородка с самого начала развивается как дорсальная часть трабекулярной пластинки. Г. Р. де Бир описывает межглазничную перегородку, как самостоятельную структуру, которая закладывается в виде хрящевой полоски около дорсальной поверхности трабекулярной пластинки. Позднее она соединяется с трабекулярной пластинкой. Как можно судить из иллюстраций к работе, только задний конец межглазничной перегородки соединяется с трабекулярной пластинкой (de Beer, 1930). Напротив, А. М. Камаль (Kamal, Abdeen, 1972) у *Acanthodactylus* (Lacertidae) установил, что межглазничная перегородка с самого начала развивается как часть трабекулярной пластинки, что подтверждают и наши данные.

Позже от дорсальной поверхности перегородки отходят парные выросты: кзади и вверх — *planum suprasedptale*; кпереди — закладки клиновидно-обонятельных связей (de Beer, 1930; Kamal, Abdeen, 1972). Это отчасти соответствует нашим данным. В отличие от предшественников мы установили, что *planum suprasedptale* закладывается в виде довольно широких пластинок.

Обратим внимание на противоречия в трактовке вопроса о формировании *fenestra septalis*. Г. Р. де Бир утверждает, что данное окно начинает формироваться сразу после слияния трабекулярной пластинки и межглазничной перегородки, первая ограничивает будущее окно с вентральной стороны, последняя — с дорсальной. Оно становится настоящим окном, после того как охрящевеивает носовая перегородка, задний край которой является передней границей *fenestra septalis* (de Beer, 1930). По данным А. М. Камала и А. М. Абдена, *fenestra septalis* образуется в результате обособления *planum suprasedptale* от межглазничной перегородки таким образом, что *planum suprasedptale* становится прикрепленной к перегородке только спереди и сзади. Между двумя этими соединениями как раз и находится *fenestra septalis* (Kamal, Abdeen, 1972).

Наши исследования свидетельствуют о несколько ином пути формирования указанного окна. В частности *fenestra septalis* образуется в результате истончения хряща действительно в центральной части межглазничной перегородки. При этом само окно остается затянутым очень тонкой мембраной, которая топографически соответствует супрасептальной мембране в черепе дефинитивных форм.

Дальнейшее развитие глазнично-височной области головы ящериц связано с закладкой и развитием хрящевых вертикальных стоек и горизонтальных балочек.

Г. Р. де Бир (de Beer, 1930) указывает на появление вначале *taenia medialis* (горизонтальных балочек). Однако, исходя из представленных в работе графических реконструкций, термин *taenia medialis* является не совсем точным, поскольку обозначенная на рисунке автора трехлучевая структура (рис. 13, 14) состоит из трех элементов. Если «луч», обращенный кпереди, можно считать *taenia medialis*, то «лучи» обращенные в дорсальном и вентральном направлении, вероятно, следует

считать вертикальными стойками — *pilae accessoriae* и *pilae metopticae* соответственно. На этой же стадии Г. Р. де Бир отмечает появление *pilae antoticae*, которые, по мнению этого автора, являются вертикальными отростками базитрабекулярных отростков. Относительно *pilae antoticae* А. М. Камаль и А. М. Абден получили другие данные. По мнению этих авторов, *pilae antoticae* закладываются как самостоятельные структуры в самом начале хондрогенеза, еще до того как передние части черепных трабекул сливаются, образуя трабекулярную пластинку (Kamal, Abdeen, 1972).

Здесь можно лишь частично согласиться с данными Г. Р. де Бира, но только если рассматривать описанную им *taenia medialis* как *pilae metopticae*. Мы установили, что *pilae metopticae* закладываются спереди от гипофизарного окна возле дорсальной поверхности трабекулярной пластинки в самой задней ее части. При этом *taenia medialis* и *pilae accessoriae*, по нашим данным, формируются на более поздней стадии.

Что касается *pilae antoticae*, то впервые мы обнаружили закладку данной структуры в виде латеральных выростов акрохордального хряща, еще до начала формирования межглазничной перегородки, но не до (как считали А. М. Камаль и А. М. Абден), а после начала формирования трабекулярной пластинки.

На более поздней стадии, описанной Г. Р. де Биром, *taenia medialis* уже соединены с черепными трабекулами вертикальными стойками *pilae metopticae*. В дорсальном направлении от *taenia medialis* отходят дополнительные вертикальные стойки — *pilae accessoriae*. Верхушки последних соединены с *taeniae marginalis* тонкими полосками хряща, которые отходят от дорсальных поверхностей слуховых капсул. Этот автор отмечает отсутствие хрящевых связей между *taenia marginalis*, *taenia medialis* и *planum suprasedale*, а также между *pilae antoticae* и *pilae metopticae*. Другие данные были представлены в работе А. М. Камала и А. М. Абдена. Авторы описывают стадию, на которой уже соединены *pilae antoticae* и *pilae metopticae*, а также *taenia medialis* и *planum suprasedale*. Кроме того, авторы выделяют две части *taenia marginalis*: переднюю, которая берет свое начало от задней части *planum suprasedale* и заднюю, которая соединена с верхушкой *pilae accessoriae*. Однако обе эти части на данной стадии еще не соединены друг с другом.

Мы наблюдали иную, отличающуюся от вышеописанной картину развития данных структур. По нашим данным, вначале верхушки *pilae metopticae* сливаются с *pilae antoticae* чуть выше отверстий для глазодвигательных нервов, расположенных приблизительно в центральной части *pilae antoticae*. От мест слияния этих стоек отходит еще одна пара стоек — *pilae accessoriae*, которая, по сути, является дорсальной частью *pilae antoticae*. На данном этапе развития верхние части парных *pilae accessoriae* еще мезенхимные. Кпереди и кзади от каждой из них отходят мезенхимные тяжи, которые являются закладками задних частей *taeniae marginalis*. Их передние части пролегают от задней части *planum suprasedale*, но немного не доходят до своих задних частей (подобное состояние данной структуры описывали А. М. Камаль и А. М. Абден). После того как обе части *taenia marginalis* сливаются, их задние части разрастаются к слуховым капсулам. Нам не удалось выявить стадию, на которой формируются *taenia medialis*. Впервые они были обнаружены уже после слияния передних и задних частей *taenia marginalis* в виде балочек, сзади слитых с верхушками *pilae metopticae* и спереди с *planum suprasedale*.

На последней из описанных автором стадий (стадия 9) *planum suprasedale* уже соединена с *taenia marginalis* и *taenia medialis*, которая сзади соединена с *pilae antoticae*.

Не менее впечатляющими и трудно объяснимыми выглядят различия материалов по эмбриогенезу хрящевого черепа, известные для представителей других семейств отряда рептилий.

Для Geckonidae, так же как и для прыткой ящерицы, характерна ранняя закладка pilae antoticae (Северцов, 1949; El-Toubi, Kamal, 1961; Kamal, 1962). Однако в отличие от прыткой ящерицы дальнейшее развитие данной области хрящевого черепа происходит иначе. Межглазничная перегородка формируется из двух частей: вентральной, представленной вертикальной пластинкой трабекулярной пластинки и дорсальной, представленной парными planum suprasetale. Главной особенностью является редукция pilae antoticae в эмбриогенезе (El-Toubi, Kamal, 1961; Kamal, 1962).

Для Agamidae так же, как и для Geckonidae, характерна редукция pilae antoticae (Ramaswami, 1946; Eyal-Giladi, 1964; Zada, 1981). Еще одной особенностью является отсутствие taenia marginalis (Ramaswami, 1946; Eyal-Giladi, 1964), следы данной структуры были обнаружены только у *Agama pallida* (Zada, 1981). Поскольку в указанных работах были описаны только поздние стадии остается неясным является ли отсутствие taenia marginalis следствием регрессии ее в эмбриогенезе или же она вовсе не закладывается.

Для Varanidae (Shrivastava, 1964) так же, как для Geckonidae и исследованной нами прыткой ящерицы, характерной особенностью является ранняя закладка pilae antoticae, а также ее последующая редукция в процессе эмбрионального развития, как для Geckonidae и Agamidae.

Определенное сходство в развитии глазнично-височного отдела прыткой ящерицы можно увидеть у Scincidae. Так, у *Eumeces quinquelineatus* (Rice, 1920) и *Chalcides ocellatus* (El-Toubi, Kamal, 1959), как и у прыткой ящерицы межглазничная перегородка развивается как часть трабекулярной пластинки. От дорсальной части первой развивается planum suprasetale, от которой кзади отходят парные taenia marginalis. Дальнейшее развитие глазнично-височного отдела также происходит подобно тому, как это происходит у исследованной нами прыткой ящерицы. Первыми, как и у прыткой ящерицы, развиваются именно taenia marginalis, а не taenia medialis как у представителей вышеописанных семейств Lacertilia. Существующие различия в первую очередь касаются pilae antoticae, которые, по данным Э. Райса, редуцируются, а по данным М. Р. Эль-Туби и А. М. Камала — нет. Однако у *Chalcides ocellatus* (El-Toubi, Kamal, 1959) pilae antoticae имеют иную природу.

Для хрящевого черепа Chelonia, в отличие от Lacertidae, характерно отсутствие taenia medialis. Общим для черепах, Geckonidae и Lacertidae является ранняя закладка pilae antoticae, однако в отличие от Geckonidae у черепах последние не редуцируются (Kuntel, 1912; Shaner, 1926; Kuratani, 1987; Tulenko, Sheil, 2007).

Заключение

Хрящевой череп — древнейшее образование в скелете позвоночных и безусловно скрывает в себе огромную информацию не только о развитии черепа в истории позвоночных, но и о развитии мозга, органов чувств и филогении позвоночных. Несмотря на более чем столетнюю историю исследований эмбрионального развития черепа, видим, что сейчас вопросов появляется, очевидно, больше, чем их было сто лет назад. Остро ощущается нехватка фактического материала; большинство из выполненных ранее работ отличается неполнотой, что скорее всего обусловлено особенностью задач, которые ставились перед исследователями. Кроме этого, классическая эмбриология вскоре уступила место экспериментальной, оставив за собой ряд «белых пятен» и нерешенных вопросов, что, по мнению многих биологов, тормозит дальнейшее развитие теории эволюции.

Следует вывод, что классическая эмбриология нуждается в расширении фактического материала и главное — изменении тактики наработки этого материала. От тактики исследования «ключевых стадий» эмбриогенеза необходимо переходить к тотальному исследованию всех стадий индивидуального развития; необходимо ввести единый метод датировки эмбрионального материала — по стадиям нормального развития.

Даже на примере развития глазнично-височной области хрящевого черепа рептилий видны существенные различия и разночтения в интерпретации последовательностей развития идентичных структур. Если разногласия касаются одного и того же вида, их причину можно объяснить различными методическими подходами. Однако, когда разногласия касаются различных видов одного отряда или семейства, то причины могут скрываться гораздо глубже, вплоть до полифилии данных отрядов и семейств.

Что же касается глазнично-височной области прыткой ящерицы, то в соответствии с нашими исследованиями: исходными составляющими элементами глазнично-височной области являются черепные трабекулы, акрохордальный хрящ и pilae metopticae; в эмбриогенезе прыткой ящерицы первыми формируются taenia marginalis, а затем taenia medialis; taenia marginalis являются составными, их передние части развиваются из planum suprasseptale, а задние части — из pilae accessoriae; fenestra septalis образуется в результате истончения хряща в средней части межглазничной перегородки.

- Северцов А. Н. Работы по метамерии головы позвоночных животных // Собрание сочинений. Т. 1. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. — С. 219–224.
- Ярыгин А. Н. Закладка парахордалий, акрохордального хряща и черепных трабекул в эмбриогенезе прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (Reptilia, Squamata) // Вестн. зоологии. — 2009. — **43**, № 4. — С. 315–320.
- 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 Early Development of the Chondrocranium of the Lizard // Quarterly J Microscopical Science. — 1930. — **2–73**, N 292. — P. 707–739.
- de Beer G. R. The Development of the Vertebrate Skull. — Oxford: Oxford Clarendon Press, 1937. — 552 p.
- Dufaure J., Hubert J. Table de developpement du lizzard 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. Morphol. — 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. Morphol. — 1961. — **108**, N 1. — P. 63–94.
- Ewert M. A. Embryology of turtles // Biology of the Reptilia. Vol. 14. Development A / C. Gans, F. Billet, P. F. A. Maderson. — New York : John Wiley & Sons, 1985. — P. 75–268.
- Eyal-Giladi H. The development of the chondrocranium of *Agama stellio* // Acta Zoologica. — 1964. — **45**, N 1–2. — P. 139–165.
- Gaupp E. Das Chondrocranium von *Lacerta agilis* // Anat. Hefte. — 1900. — **15**. — P. 435–592.
- Kamal A. M. The chondrocranium of *Hemidactylus turcica* // Anat. Anz. — 1962. — **109**, N 2. — P. 89–108.
- Kamal A. M., Abdeen A. M. The development of the chondrocranium of the lacertid lizard, *Acanthodactylus boskiana* // J. Morphol. — 1972. — **137**, N 3. — P. 289–334.
- Kunkel B. W. The development of the skull of *Emys lutaria* // J. Morphol. — 1912. — **23**. — P. 693–780.
- Kuratani S. The development of the orbital region of *Caretta caretta* (Chelonia, Reptilia) // J. Anat. — 1987. — **154**. — P. 187–200.
- Parker W. K. On the structure and development of the skull in the Lacertilia. I. On the skull of the common lizards (*Lacerta agilis*, *L. viridis*, and *Zootoca vivipara*) // Phil. Trans. R. Soc. — 1880. — **170**. — P. 595–640.
- Ramaswami L. S. The chondrocranium of *Calotes versicolor* (Daud.) with a description of the osteocranium of a just hatched young // Q. J. microsc. Sci. — 1946. — **87**. — P. 237–297.
- Rice E. L. The development of the skull in the skink, *Eumeces quinquelineatus* L. // J. Morphol. — 1920. — **34**. — P. 119–216.
- Shaner R. F. The development of the skull of the turtle, with remarks on the fossil reptile skulls // Anat. Rec. — 1926. — **32**. — P. 343–367.
- Shrivastava R. K. The structure and the development of the chondrocranium in *Varanus*. II. The development of the orbito-temporal region // J. Morphol. — 1964. — **115**. — P. 97–108.
- Tulenko F. J., Sheil C. A. Formation of the chondrocranium of *Trachemys scripta* (Reptilia: Testudines: Emydidae) and a comparison with other described turtle taxa // J. Morphol. — 2007. — **268**, N 2. — P. 127–151.
- Zada S. The fully formed chondrocranium of the agamid lizard, *Agama pallida* // J. Morphol. — 1981. — **170**. — P. 43–54.