УДК 591.471.443:599.325.1

Р. Й. Лихотоп

МОЗАЇЧНІСТЬ ЗАКЛАДКИ OS SQUAMOSUM У КРОЛЯ

Мозаичность закладки os squamosum у кролика. Лихтоп Р. И.— У эмбрионов кролика на 20-е сутки развития обнаружена закладка squamosum, формирующаяся из 3 очагов оссификации, расположенных в зоне перехода аборальной части cartilago Meckelii в хрящевую закладку malleus (передняя закладка), в зоне incus (средняя закладка) и в зоне бокового полукружного канала (задняя закладка). Топографически задняя закладка «squamosum» кролика гомологична squamosum, а средняя — praeoperculum кистеперых рыб и стегоцефалов. В то же время идентифицировать переднюю закладку в настоящее время трудно. Поэтому традиционная «squamosum» млекопитающих рассматривается как сложный костный комплекс, сформировавшийся в результате срастания трех костей, а проблему гомологизации костей височной области черепа млекопитающих — не окончательно решенной.

К л ю ч е в ы е с л о в а: череп, височные кости, чешуйчатая кость, закладка, оссификация, кролик.

Patchy Model of the os squamosum in Rabbit. Lykhotop R. I. — A model of squamosum consisting of 3 ossific centres is found in 20 days aged rabbit embryos. They are arranged within transition zone of Meckerel's cartilage and malleus cartilage model (anterior model), incus zone (medial model) and lateral semicircular canal (posterior model). Anterior "squamosum" model is topographically homologous to squamosum in rabbit, medial— to praeoperculum of crossopterygid fishes and stegocephals; anterior model is presently difficult or impossible to identify. Traditional mammal "squamosum" is thus considered as a complex bone structure formed by 3 knitting bones, temporal area bones homologization problem in mammals still remain unsolved.

K e y w o r d s: skull, temporal bones, squamosum, model, ossification, rabbit.

Ключовою ланкою протиріч гомологізації кісток бокової стінки мозкового черепа хребетних здавна виступає центральна кістка цієї ділянки— squamosum. Займаючи в топографічному відношенні аналогічне положення у дефінітивних форм, в онтогенезі вона закладається в різних відділах хрящового черепа і в різному положенні відносно закладок інших кісток (Лебедкина, 1979). Зокрема, у ссавців її закладка виявлялась на латеральній поверхні бокового півкружного каналу (Parker, 1886) або на хрящовій закладці incus, котра гомологізується з (palato) quadratum нижчих хребетних (Thyng, 1906).

Тривалий час вважалось, що у вищих хребетних squamosum формується як монолітна структура бокової стінки мозкового черепа. Припущення про мозаїчність формування squamosum на підставі факту злиття двох кісток, аналогічних intertemporale і supratemporale кистеперих риб (Stadtmuller, 1936; Шмальгаузен, 1938) не підтверджувались ембріологічними дослідженнями (Stadtmuller, 1936; de Beer, 1937; Frick, 1954; Fischer, 1989; Ковтун, Лихотоп, 1994 та ін.).

Вперше складну (подвійну) закладку squamosum у тетрапод було виявлено В. Рейнбахом (Reinbach, 1939) у *Calyptocephalus* G a y i. Пізніше аналогічні дані були отримані для інших безхвостих — Bufonidae, Ateleonidae (Griffithe, 1954), Ranidae (Лебедкина, 1979) — і хвостатих амфібій (Лебедкина, 1978). Можливість формування squamosum з кількох зон осифікації у теплокровних хребетних до останнього часу не підтверджувалась. Нами подвійна закладка цієї кістки була виявлена у ембріонів *Cavia porcellus* 20-ї стадії розвитку (досліджувались ембріони представників рядів Insectivora, Chiroptera та Rodentia; Лихотоп, 1995). У досліджених ембріонів було виявлено такі варіанти формування зачатків os squamosum:

© Р. Й. ЛИХОТОП, 1995

а) варіант 1; з обох сторін голови ембріонів виявлено по дві симетричні закладки os squamosum: передня закладка (більша за розмірами) розміщена на дорсолатеральній поверхні хрящової моделі incus і оровентрально поширюється на хрящову закладку malleus і зону переходу останньої в аборальну частину cartilago Meckelii, та задня (менша за розмірами) — розміщена на оролатеральній поверхні бокового півкружного каналу;

б) варіант 2; з лівої сторони голови ембріонів виявлено подвійну закладку os squamous, аналогічну такій у вище описаних ембріонів, а з правої — одну монолітну закладку, яка топографічно та за розмірами майже рівна обом закладкам протилежної сторони разом взятим;

в) варіант 3; з обох сторін голови ембріонів виявлено по одній монолітній закладці os squamosum, ідентичній такій правої сторони ембріонів попереднього варіанту.

Таким чином було показано, що у ембріонів *Cavia porcellus* os squamosum на ранніх етапах морфогенезу формується з двох центрів осифікації. Передня закладка, як і у нижчих хребетних, формується на дорсолатеральній поверхні хрящевої моделі incus, тобто (palato) quadratum, хоча оровентрально в значній мірі поширюється на хрящову закладку malleus і аборальну частину cartilago Meckelii; задня — на латеральній поверхні бокового півкружного каналу. Наявність двох центрів осифікації os squamosum, не зважаючи на асиметрію процесу морфогенезу у різних особин, підтвердила гіпотезу І. І. Шмальгаузена та Ф. Штадтмюллера і дала можливість гомологізувати її складові з відповідними кістками нижчих хребетених. Виходячи з концепції філогенетичної послідовності та топографічного взаємовідношення цих закладок з елементами хрящового черепа, передню з них було гомологізовано з praeoperculum, а задню — власне os squamosum кистеперих риб та стегоцефалів.

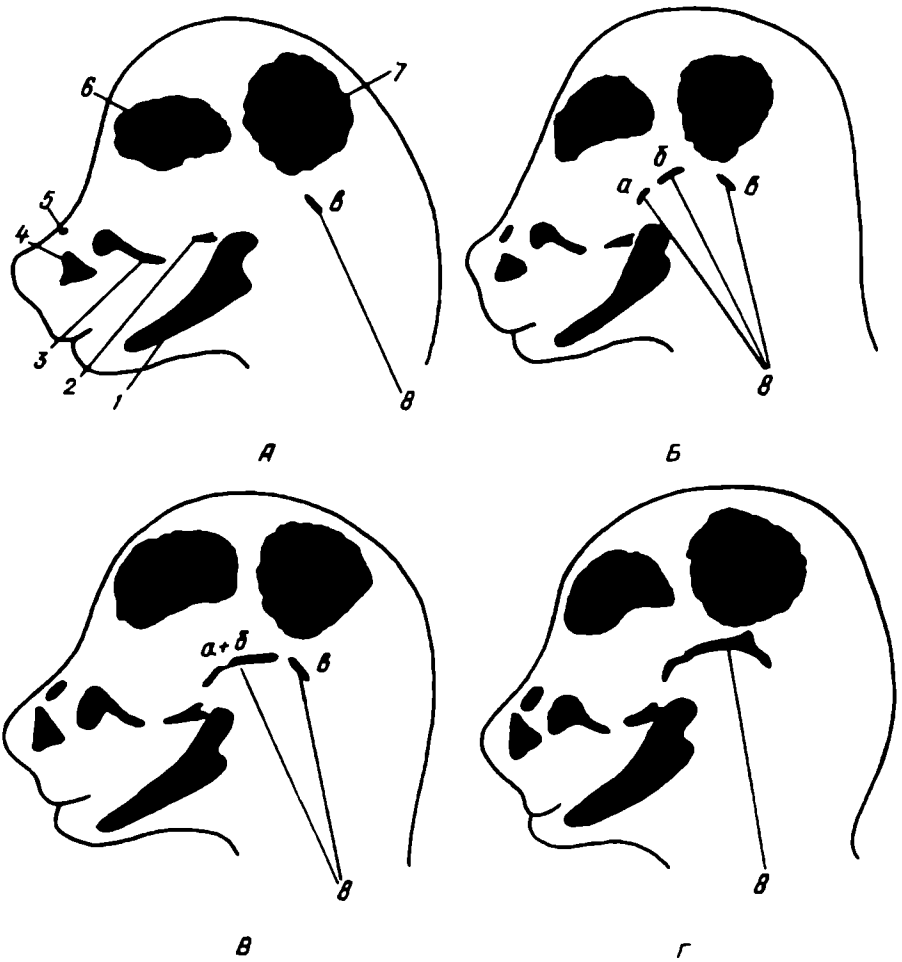
Досліджений матеріал

Examined material

Ряд	Родина	Вид	Вік тварин	
			ембріони	juv
Carnivora	Canidae	*Canis lupus*	—	18
		Canis familiaris	6	6
		Vulpes vulpes	7	12
		Ursus americanus	1	—
		U. arctos	—	1
		U. maritimus	—	2
	Mustelidae	*Lutra lutra*	—	1
		Mustela erminea	—	3
		M. nivalis	—	5
	Hyaenidae	*Crocuta crocuta*	—	1
	Felidae	*Acinonyx jubatus*	—	1
		Panthera pardus	—	1
		P.tigris	—	1
		Felis silvestris dom	—	3
Lagomorp	Leporidae	*Lepus europaeus*	11	—
		Oryctolagus cuniculus	9	27

З метою уточнення даного питання робота продовжувалась на представниках інших рядів ссавців (Carnivora, Lagomorpha; таблиця). Як і на першому етапі, досліджувались тотальні просвітлені препарати ембріонів різних стадій розвитку, попередньо зафарбовані алізариновим червоним С (по Beatty, Hillemann, 1950 з модифікаціями; фонди відділу еволюційної морфології хребетних інституту зоології НАН України) і черепи молодих особин.

Аналіз отриманих даних показав, що складна закладка squamosum, крім *Cavia porcellus*, формується і у ембріонів *Oryctolagus cuniculus* на 20-й день ембріонального розвитку. У досліджених екземплярів цього виду виявлено такі варіанти формування зачатків squamosum:



Варіанти закладки os squamosum у ембріонів *Oryctolagus cuniculus* на 20-й день розвитку. *А* — перший варіант, *Б* — другий варіант, *В* — третій варіант, *Г* — четвертий варіант; *1* — закладка mandibulare; *2* — закладка zygomaticum; *3* — закладка maxillare; *4* — закладка praemaxillare; *5* — закладка nasale; *6* — закладка frontale; *7* — закладка parietale; *8* — складна закладка squamosum (центри осифікації: *а* — передній, *б* — середній, *в* — задній).

1) варіант 1; з обох сторін голови ембріонів (n=2) виявлено по одній симетричній закладці squamosum, розміщеній в зоні бокового півкружного каналу (рисунок, *А*);

2) варіант 2; з обох сторін голови ембріонів (n=3) виявлено по три симетричні закладки squamosum: перша з них розміщена в зоні переходу аборальної частини cartilago Meckelii в хрящову закладку malleus (передня); друга— на латеральній поверхні хрящової закладки incus (середня) та третя— в зоні бокового півкружного каналу (задня) (рисунок, *Б*);

3) варіант 3; з лівої сторони голови ембріонів (n=3) виявлено потрійну закладку squamosum, аналогічну такій у ембріонів попереднього варіанту; з правої сторони— подвійну закладку, задня частина якої топографічно та за розмірами практично повністю ідентична аналогічній закладці протилежної сторони цього ембріону (а також ембріонів попереднього варіанту), а передня— топографічно та за розмірами майже рівна передній та середній закладкам протилежної сторони голови даного ембріона (а також ембріонів попереднього варіанту) разом взятим (рисунок, *В*);

4) варіант 4; з обох сторін голови ембріонів (n=5) виявлено по одній

монолітній закладці squamosum, яка топографічно та за розмірами аналогічна сумі всіх вихідних (описаних вище) закладок (рисунок, *Г*).

Аналіз динаміки розвитку вихідних зон окостеніння складної закладки «squamosum» показує, що формування зачатків кістки проходить у аборальнооральному, а злиття — чітко вираженому зворотньому — оральноаборальному напрямках.

Таким чином, у досліджених ембріонів *Oryctolagus cuniculus* os squamosum на ранніх етапах морфогенезу формується з трьох центрів осифікації. Передня закладка формується дорсолатеральніше зони переходу аборальної частини cartilago Meckelii в хрящову закладку malleus; середня — латеральніше власне латеральних елементів incus, тобто (palato) quadratum нижчих хребетних; задня — на латеральній поверхні бокового півкружного каналу. Наявність трьох центрів осифікації os squamosum вносить певні корективи у вище згадану гіпотезу І. І. Шмальгаузена та Ф. Штадтмюллера і вимагає поіншому поглянути на проблему гомологізації її складових з відповідними кістками нижчих хребетених. Базучись на концепції філогенетичної послідовності та опографічного взаємовідношення виявлених закладок з елементами хрящового черепа і самої специфіки закладок, достовірно можна сказати лише те, що задня закладка гомологічна squamosum, а середня — praeoperculum нижчих хребетних (кистеперих риб та стегоцефалів) (Reinbach, 1939; Griffithe, 1954; Лебедкина, 1978, 1979). В той же час ідентифікація передньої закладки ускладнюється обмеженою кількістю кісток нижчих хребетних, топографічно пов'язаних з cartilago Meckelii.

Гомологізуючи складові частини вискової ділянки черепа відповідно: petrosum = prooticum + opisthoticum + epioticum; mastoideus = paroccipitale; tympanicum = angulare; goniale = praearticulare, ми вимушені визнати, що єдиною кісткою нижчих хребетних, яку можна розглядати як гомолог передньої закладки «squamosum», може бути лише quadratojugale. Остання у личинок хвостатих амфібій (аксолотль) розміщена на нижній боковій поверхні palatoquadratum (Лебедкина, 1979).

Виходячи з цих даних, ми допускаємо, що в результаті перетворення palatoquadratum у вищих хребетних в incus (невід'ємно супроводжується зменшенням як абсолютних, так і відносних розмірів структури) і компенсаторним заміщенням (palato)quadratum заднім кінцем cartilago Meckelii (зумовлене розростанням аборального кінця хряща в напрямку до capsula otica), quadratojugale, не змінюючи свого положення відносно інших покривних кісток ділянки, вимушено змінює свою топографію по відношенню до хрящових елементів черепа і переміщується на задню частину хряща Меккеля — власне монолітний хрящовий комплекс cartilago Meckelii + malleus, що ми і спостерігаємо в ембріогенезі *Oryctolagus cuniculus*.

В цілому, беручи за основу матеріали динаміки та особливостей ембріонального розвитку «squamosum» у *Cavia porcellus* та *Oryctolagus cuniculus*, ми маємо підстави стверджувати, що традиційна os squamosum ссавців, як і нижчих хребетних, є складною за своїм походження кісткою вискової області черепа і формується в результаті зростання кількох (трьох) кісток, а проблему їх гомологізації у ссавців, в світлі отриманих даних, слід роглядати як одну із ключових проблемних ланок еволюційної краніології.

Ковтун М. Ф., Лихотоп Р. И. Эмбриональное развитие черепа и вопросы эволюции рукокрылых.— Киев : Наук. думка, 1994.— 304 с.

Лебедкина Н. С. О гомологии чешуйчатой кости хвостатых амфибий // Докл. АН СССР.— 1978.— **241**, N 6.— С. 1447 — 1450.

Лебедкина Н. С. Эволюция черепа амфибий. К проблеме морфологической интеграции.— М.: Наука, 1979.— 283 с.

Лихотоп Р. Й. Подвійна закладка os squamosum у Cavia porcellus // Доп. НАН України. Сер.— Природничі, математ. та технічні науки.— 1995.— N 2 (в друку).

Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии.— М.;— Л.: Учмедгиз, 1938.— 488 с.

Beatty B. M. D., Hillemann H. H. Osteogenesis in the golden hamster // J. Mammal.— 1950.— **31**, N 2.— P. 121—134.

Beer G. R. de. The development of the vertebrate skull. — Oxford : Clarendon Press, 1937.— 552 p.

Fischer M. S. Zur Ontogenese der Tympanalregion der Procaviidae (Mammalia: Hyracoidea) // Gegenb. Morph. J., Leipzig.— 1989.— **135**, H. 6.— S. 795 — 840.

Frick H. Die Entwicklung und Morphologie des Chondrokranium von Myotis Kaup.— Stuttgart : G.Thieme Verlag, 1954. — 102 s.

Griffithe I. On the "otic element" in Amphibia Salientia // Proc. Zool. Soc. London.— 1954.— **124**, N1.— P. 35—50.

Parker W. K. On the structure and development of the skull in the Mammalia. Pts II, III // Phil. Trans. Roy. Soc. London.— 1886.— **176**.— P. 1—275.

Reinbach W. Untersuchungen uber die Entwicklung des Kopfskeletts von Calyptocephalus Gayi // Jen. Z. Wiss. — 1939.— **72**.— S. 211—362.

Stadtmuller F. Kranium und Visceralskelett der Saugetiere // Bolk, Goppert, Kallius, Lubosch: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.— Berlin, Wien: Urban, Schwarzenberg, 1936.— S. 839-1016.

Thyng E .W. Squamosal bone in tetrapodous Vertebrata // Proc. Boston Soc. Natur. Hist.— 1906.— **32**, N 11.— P. 387-425.

Інститут зоології НАН України
(252601 Київ)

Одержано 19.10.94

УДК 599.426-115.6

И. И. Дзеверин

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ В ЗНАЧЕНИЯХ КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОСТРОУХОЙ НОЧНИЦЫ (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE)

Статевий диморфізм у значеннях краніометричних ознак гостровухої нічниці (Chiroptera, Vespertilionidae). Дзеверін І. І. — Характер статевого диморфізму істотно відрізняється у різних підвидів *M. blythi*, а також у популяціях *M. b. omari* із західної та східної частин підвидового ареалу. У самців *M. b. oxygnathus* базальна частина мозкової капсули та міжорбітальний проміжок є ширшими, ніж у самок. Самці й самки із західних популяцій *M. b. omari* відрізняються передусім довжиною нижнього зубного ряду, який у самців коротший. У самців *M. b. omari* із східних популяцій нижня щелепа і верхній зубний ряд довші, ніж у самок, а виличні дуги розставлені ширше. Череп у самців *M. b. blythi* вищий, ніж у самок, виличні дуги розставлені вужче, нижня щелепа і нижній зубний ряд коротші, міжмаксилярна відстань більша, а відстань між гілками нижньої щелепи та зубними рядами на рівні третіх молярів — менша. Канонічні дискримінаційні функції, розраховані для 274 екз. *M. blythi*, дозволяють правильно визначити статеву приналежність 88,7% особин.

К л ю ч о в і с л о в а: Рукокрилі, *Myotis blythi*, череп, мінливість, статевий диморфізм, Палеарктика.

Sexual Dimorphism Values of Craniometric Characters in Lesser Mouse-Eared Bat (Chiroptera, Vespertilionidae). Dzeverin I. I. — A craniometric study of 274 *Myotis blythi* specimens representing 3 subspecies (*M. b. oxygnathus, M. b. omari, M. b. blythi*) shows the presence of sexual dimorphism in variation of certain characters. Sexual dimorphism patterns in different subspecies as well as in western and eastern population groups of *M. b. omari* are found to be essentially different. Males of *M. b. oxygnathus* differ from females with wider braincase basilar part and interorbital constriction. In western *M. b. omari* males the mandibular toothrow is shorter than in females. Zygomatic *arches* of *M. b. omari* males from eastern populations are placed broader than in females, and maxillar toothrow and mandible are longer. Cranial height and intermaxillar breadth in *M. b. blythi* males are larger than in females while zygomatic width is narrower, mandible and mandibular toothrow are shorter, and distances between 3rd lower molars and between mandibular rami are smaller. The use of canonical variates analysis allow to ascertaing the sex of 88,7% of specimens.

K e y w o r d s: Chiroptera, *Myotis blythi*, skull, variation, sexual dimorphism, Palaearctics.

© И. И. ДЗЕВЕРИН, 1995