

УДК 591.471.44+591.3:598.816

Ю. В. Шатковский

ОКОСТЕНЕНИЕ ОСНОВАНИЯ МОЗГОВОЙ КОРОБКИ В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ ГРАЧА (*CORVUS FRUGILEGUS FRUGILEGUS*)

Скостеніння основи мозкової коробки в ембріогенезі грача (*Corvus frugilegus frugilegus*). Шатковський Ю. В. — В роботі вивчено динаміку скостеніння компонентів дна черепної коробки в ембріональному розвитку грача (*Corvus frugilegus frugilegus*). Дослідження проведено на 15 ембріонах грача різних стадій насиджування (8–18 діб) в природних умовах. Встановлено, що в період ембріонального розвитку спостерігається лише перихондральне скостеніння заміщуючих кісток основи черепа (основно-клиноподібної, основної та бокової потиличної). В ході розвитку основно-клиноподібної та бокової потиличної кісток скостеніння поширюється в межах охряста з вентрального і дорсального боку хряща. Під час розвитку основної потиличної кістки скостеніння починається із розташованих один проти одного центрів. І в першому і в другому випадках спостерігається “двошарове” поширення скостеніння. Відмічено 7 центрів скостеніння парасфеноїда, хоча не виключається можливість його скостеніння із 8 центрів. К л ю ч о в і слова: скостеніння, основа черепа, ембріональний розвиток.

Ossification of the Cranium Base in Embryogenesis of the Rook (*Corvus frugilegus frugilegus*). Shatkovsky Y. V. — Ossification dynamics of the cranium base components in embryonal development of *Corvus frugilegus frugilegus* has been studied. The study was carried out on 15 rook embryos at different stages of incubation (8-18 days) under natural conditions. It is established that in the period of embryonal development one can observe only perichondral ossification of cartilage bones of the cranium base (Basilar sphenoid bone, basilar and exoccipital bones). Under the development of basilar sphenoid and exoccipital bones the ossification is spread within the perichondrium on the ventral and dorsal side of the cartilage. Under the development of the basilar occipital bone the ossification starts from the centres opposite to each other. In the former and in the latter cases one can observe a “two-layer” ossification development. 7 centres of parasphenoid were registered, though one shall not exclude the possibility of its ossification of 8 centres.

К е у в о р д s: ossification, cranium base, embryonal development.

Со времени выхода в свет классических работ К. М. Бэра (Бэр, 1950) было проведено значительное число исследований, касающихся эмбрионального развития птиц, как общего, так и частного характера. Что касается эмбрионального развития черепа птиц, то список работ здесь довольно ограничен. Если упомянуть основные, то ранний период исследований представлен работами В. К. Паркера (Parker 1876, цит. по Сушкину, 1898), П. П. Сушкина (1898), и Ж. Р. де Бира (de Beer, 1937). Большинство аспектов хондрокраниума птиц рассмотрено в монографиях Г. Ж. Мюллера (Muller, 1961, цит. по de Kock, 1985), М. Ж. Ториена (Toerien, 1971) и А. Гольдшмида (Goldschmid, 1972, цит. по de Kock, 1985). В своей работе “Скелет головы пшпленка и заметки по анатомии этого отдела у других птиц” М. Т. Джолли делает обобщающий обзор касающийся строения и развития костного черепа птиц (Jollie, 1957).

Исследователями-эмбриологами много внимания уделялось вопросам, связанным с окостенением компонентов основания мозговой коробки (Сушкин, 1898; de Beer, 1937; Erdmann, 1940; Jollie, 1957 и т.д.). Эти исследования породили ряд противоречий относительно количества и локализации центров окостенения.

Нам представляется, что причиной таких противоречий является, с одной стороны различие объектов исследований (курица, Джолли, Паркер; утка де Бир; чистик, Паркер и т.д.), а с другой стороны, отсутствие достаточного количества стадий развития.

С учетом вышесказанного нами была предпринята попытка изучить окостенение компонентов дна мозговой коробки в эмбриональном развитии грача (*Corvus frugilegus frugilegus*).

Исследование проведено на 15 эмбрионах грача разных стадий насиживания (8–18 суток) в естественных условиях. Сбор материала проводился в Приазовском районе Запорожской области. В исследовании были применены: метод тотального окрашивания костной (9 эмбрионов), и хрящевой и костной (6 эмбрионов) тканей (по E. V. Simons, J. R. van Horn, 1979), а также гистологические методы с получением серийных срезов.

Результаты исследования. Как уже упоминалось, данная работа посвящена исследованию костей образующих основание мозговой коробки, а именно их закладку и ход окостенения в процессе эмбрионального развития грача. С этих позиций мы рассмотрим следующие компоненты: парасфеноид (*os parasphenoidale*), основную клиновидную (*os basisphenoidale*), основную затылочную (*os basioccipitale*) и боковую затылочную кости (*os exoccipitale*).

Парасфеноид у грача возникает из семи мембранных центров окостенения: парных — селлапарасфеноида, алапарасфеноида, базипарасфеноида и непарного ростропарасфеноида (в названии элементов парасфеноида нами использована терминология предложенная Jollie, 1957).

Ростропарасфеноид возникает в конце 11-х суток инкубации непосредственно впереди гипофизарной ямки, вентральнее межорбитальной перегородки. На 13-е сутки инкубации ростропарасфеноид сливается с зачатком

основной клиновидной кости, а позже и с селлапарасфеноидом (рис. 1,2,3). Слияние его с алапарасфеноидом не происходит до момента вытупления.

В конце 11-х начале 12-х суток начинает окостеневать базипарасфеноид (латерально от *fen. basicranialis post.*) и быстро распространяется латерально (рис. 1). К 14-м суткам каждый зачаток базипарасфеноида начинает сливаться с селлапарасфеноидом. Примерно в это же время оба зачатка сливаются между собой (при этом единый базипарасфеноид закрывает *fen. basicranialis post.* вентрально (рис. 2).

Селлапарасфеноид появляется на тринадцатые сутки насиживания как пара нечетких центров окостенения постеро-медиально, и вентральнее зачатков основной клиновидной кости. Вскоре после его появления зачаток селлапарасфеноида сливается с зачатком основной клиновидной кости, чуть позже с ростропарасфеноидом, а к 14-м суткам насиживания с базипарасфеноидом (сзади — вентрально). Слившиеся между собой зачатки селлапарасфеноида подстилают основную клиновидную кость вентрально (на 16-е сутки) и к концу эмбриогенеза частично охватывают ее латерально и сзади (рис. 4). Селлапарасфеноид, вероятно, принимает участие в образовании задней стенки.

Первые следы алапарасфеноида появляются на конец 13-х суток эмбриогенеза. К 15-м суткам алапарасфеноид приобретает форму вытянутой

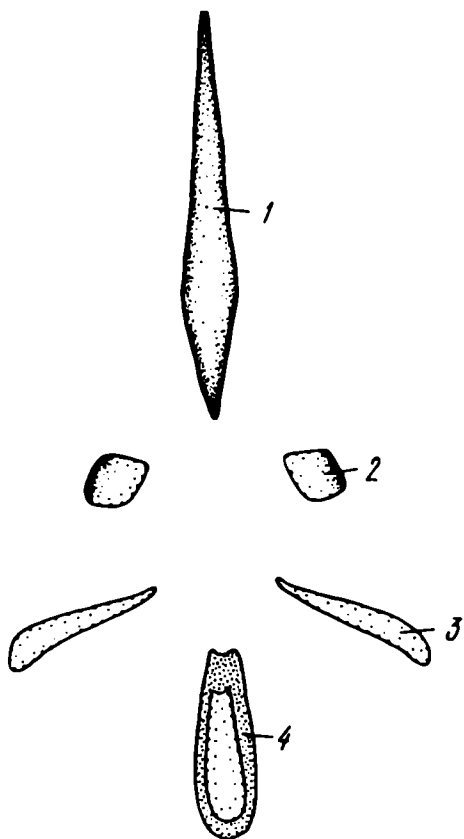


Рис. 1. Эмбрион конца 12-х — начала 13-х суток насиживания (вид с вентральной поверхности. Увелич. 30 раз): 1 — ростропарасфеноид; 2 — окостенение основной клиновидной кости; 3 — базипарасфеноид; 4 — окостенение основной затылочной кости.

Fig. 1. Embryo of late 12th day — early 13th day of incubation (a view from the ventral surface. Magnification of 30 power): 1 — rostral parasphenoid; 2 — ossification of the basisphenoid bone; 3 — basiparasphenoid; 4 — ossification of basilar occipital bone.

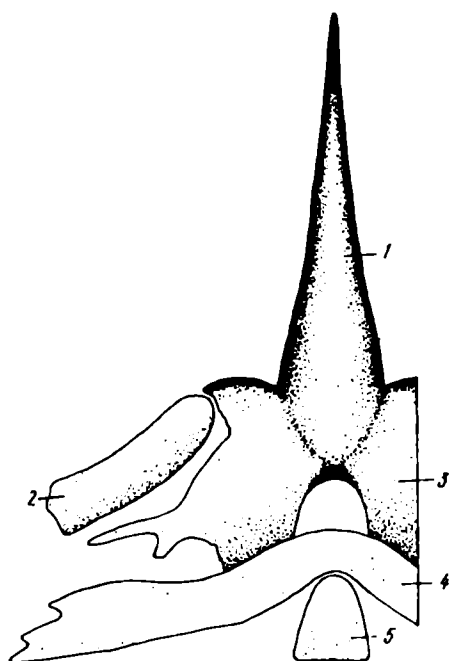


Рис. 2. Эмбрион 16 суток насиживания (вид с антериовентральной стороны. Увелич. 30 раз): 1 — ростропарасфеноид; 2 — алапарасфеноид; 3 — селлапарасфеноид; 4 — базипарасфеноид; 5 — окостенение основной затылочной кости.

Fig. 2. The embryo of 15-days incubation (anterioventral view. Magnification of 30 power): 1 — rostromparasphenoid; 2 — alaparasphenoid; 3 — cellaparasphenoid; 4 — basiparasphenoid; 5 — ossification of basioccipital bone.

пластины, а еще через день сливается с передне дорсальным краем основной клиновидной кости (рис. 4).

Основная клиновидная кость — замещающая кость. Она возникает в начале 12-х суток как парное перихондральное окостенение на латеральной поверхности инфраполярной комиссуры. В процессе развития каждый зачаток огибает эту комиссуру и распространяется медиально с его дорсальной (через латеральное каротидное отверстие) и вентральной стороны (рис. 3). На 13-е сутки развития основная клиновидная кость сливается с ростропарасфеноидом, а вскоре и с селлапарасфеноидом. Охваченный окостенением участок хряща резорбируется.

Основная затылочная кость — замещающая кость. Она появляется на 11-й день инкубации как пластинка перихондральной костной ткани с дорсальной стороны хорды на некотором расстоянии позади fen. basicranialis post.. Вскоре такая же пластинка появляется с вентральной стороны хорды. Вентральный зачаток несколько отстает в развитии на протяжении длительного времени (рис. 1). Слияние 2 пластинок, вытянутых вдоль хорды вентрально и дорсально от нее, происходит на 14-й день инкубации на заднем крае fen. basicranialis post., где перед самым слиянием образуется 3-й центр (который охватывает хорду вначале вентрально, а потом и дорсально). В процессе разви-

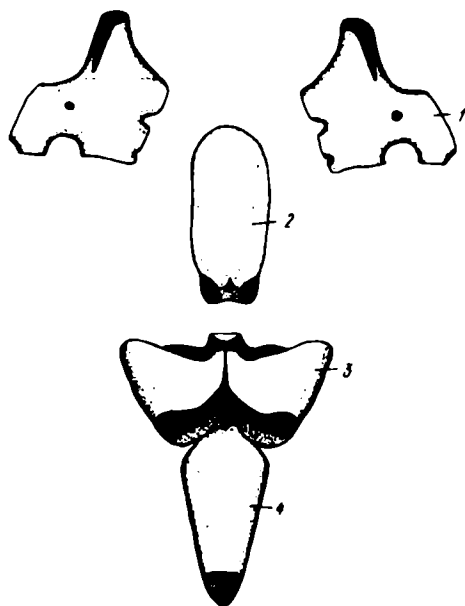


Рис. 3. Эмбрион 16 суток насиживания (вид с антериодорсальной стороны. Увелич. 30 раз. Удалены: базипарасфеноид, часть селлапарасфеноида и часть ростропарасфеноида): 1 — окостенение боковой затылочной кости; 2 — окостенение основной затылочной кости; 3 — окостенение основной клиновидной кости; 4 — ростропарасфеноид.

Fig. 3. The embryo of 16-days incubation (anteriodorsal view. Magnification of 30 power). Removed: basiparasphenoid, a part of cellaparasphenoid and a part of rostromparasphenoid: 1 — ossification of exoccipital bone; 2 — ossification of basioccipital; 3 — ossification of basisphenoid bone; 4 — rostromparasphenoid.

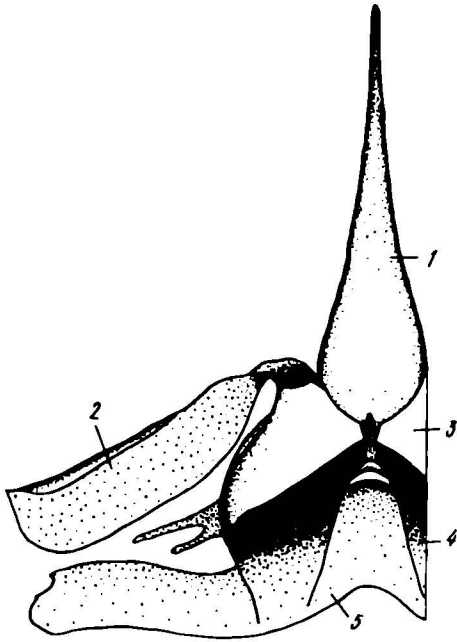


Рис. 4. Эмбрион 18 суток насиживания (вид с постеродорсальной стороны. Увелич. 30 раз): 1 — ростропарасфеноид; 2 — алапарасфеноид; 3 — окостенение основной клиновидной кости; 4 — селлапарасфеноид; 5 — базипарасфеноид.

Fig. 4. The embryo of 18-days incubation (posterodorsal view. Magnification of 30 power): 1 — rostromparasphenoid; 2 — alapasphenoid; 3 — ossification of basisphenoid bone; 4 — cellapasphenoid; 5 — basiparasphenoid.

Боковой затылочной костей окостенение начинается на периферийном участке хряща (точнее говоря надхрящницы) и распространяется оттуда с его вентральной и дорсальной стороны. При развитии основной затылочной кости окостенение начинается из расположенных друг против друга центров. И в первом и во втором случаях наблюдается “двухслойное распространение” окостенения. Если хрящ прободается отверстием или щелью, то здесь дорсальное и вентральное окостенения сливаются (рис. 3). Процесс окостенения хряща в пространстве между двумя пластинками начинается только к моменту вылупления.

Ни один из цитируемых авторов не упоминает такого “двухслойного” происхождения замещающих костей у птиц. Хотя М. Т. Джолли (Jollie, 1957) и говорит, что *basisphenoidale* у цыпленка возникает как “пара перихондральных центров вокруг трабекулярных хрящей” (с. 408).

Что касается основной затылочной кости, то по мнению Джолли у цыпленка она возникает “вокруг вентральной половины хорды...” (с. 393). Локализация зачатка боковой затылочной кости этим автором не указана.

Одним из самых сложных образований в костном черепе птицы является парасфеноид. Мнения ряда авторов не совпадают в отношении числа элементов из которых он состоит.

Согласно В. К. Паркеру (1890), у птиц присутствует три центра окостенения *parasphenoidale*, которые сливаются образуя базитемпоральную пластинку.

пластинки несколько увеличиваются в размерах и к моменту вылупления в процесс окостенения вовлекается пространство между ними, хотя слитыми они по прежнему остаются только на переднем крае (рис.3).

Боковая затылочная кость расположена с каждой стороны *foramen magnum*. Первые следы перихондрального окостенения появляются на 13-й день инкубации, а более отчетливым оно становится на 14-е сутки. Окостенение начинается на самом краю большого затылочного отверстия вокруг основания *tectum posterior* и распространяется вперед с дорсальной и вентральной стороны хряща. До момента вылупления зачаток остается “двухслойным”, вентральное и дорсальное окостенения контактируют только в районе большого затылочного отверстия, метотической щели и отверстий для выхода черепных нервов (рис. 3).

Обсуждение. Из выше приведенного материала видно, что окостенение хряща в основании мозговой коробки грача начинается в надхрящнице (перихондральное окостенение) и практически весь период инкубации распространяется в пределах последней. При развитии основной клиновидной и боковой затылочной костей окостенение начинается на периферийном участке хряща (точнее говоря надхрящницы) и распространяется оттуда с его вентральной и дорсальной стороны. При развитии основной затылочной кости окостенение начинается из расположенных друг против друга центров. И в первом и во втором случаях наблюдается “двухслойное распространение” окостенения. Если хрящ прободается отверстием или щелью, то здесь дорсальное и вентральное окостенения сливаются (рис. 3). Процесс окостенения хряща в пространстве между двумя пластинками начинается только к моменту вылупления.

тинку и срединный передний роstrum. Е. Селенка и Г. Гадов (1891) и де Беер (1937) полагали, что центров окостенения парасфеноида пять: непарный роstrальный, два базитемпоральных и два базисфеноидных центра. По их мнению, две последние пары сливаются. К. Эрдманн (Erdmann, 1940) выделил 7 центров: роstrальный, два базитемпоральных, два базисфеноидных и два центра барабанных крыльев базисфеноида. Согласно Э. Ярвику (Jarvik, 1948), количество центров может быть разное, но кратное.

На наш взгляд проблему удачно решил М. Т. Джолли, который доказал, что "в отношении названия "basisphenoidale" у птиц следует ограничиться перихондральным и позже эндохондральным окостенением трабекулярных хрящей" (с. 409). Следовательно все дермальные окостенения этой области являются элементами парасфеноида. Изучая закладку парасфеноида у цыпленка, М. Т. Джолли выделил семь центров окостенения (Jollie, 1957). У грача нами было установлено это же количество и местоположение центров окостенения парасфеноида. Однако, мы не исключаем возможность окостенения роstrопарасфеноида из двух центров (т.е. парасфеноид может окостеневать из восьми центров).

Однако и здесь имеются определенные расхождения. Так, например, по мнению М.Т.Джолли, у цыпленка основная клиновидная кость окружает гипофизарную ямку, а ее дно образует селлапарасфеноид. По нашему мнению вероятно хотя бы часть дна гипофизарной ямки образует основная клиновидная кость (рис. 4). Раннее слияние селлапарасфеноида и зачатка основной клиновидной кости не позволяет четко различать эти элементы. Поэтому этот момент требует дальнейшего уточнения как при изучении пренатального так и постнатального развития птиц.

- Бэр К. М.* История развития животных. Наблюдения и размышления. / Под ред. Е.Н. Павловского. — Л.: Изд-во АН СССР, 1950. — Т.1. — 446 с.
- Сушкин П. П.* К морфологии скелета птиц. 1 Череп *Tinnunculus alandarius* // Уч. зап. Импер. Моск. ун-та. Отдел естест.-истор. — М., 1898. — Вып.14. — С. 1-277.
- De Beer G. R.* The development of the vertebrate skull. — Oxford: Univ. Press, 1937. — 552 p.
- De Kock J. M.* The development of the chondrocranium of *Melopsittacus undulatus* // *Advances in anatomy, embryology and cell biology.* — Berlin, London, New York, 1985. — Vol. 104. — P. 1-70.
- Erdmann K.* Zur Entwicklungsgeschichte der Knochen im Schadel des Huhnes bis zum Zeitpunkt des Ausschlupfens aus dem Ei // *Zeits. Morph. Okol.* — 1940. — 30. — S. 315-400.
- Jarvik E.* On the visceral skeleton in *Eusthenopteron* with a discussion of the parasphenoid and palatoquadrate in fishes // *K. Svenska Vet.- Akad. Hand.* — 1955. — Ser. 4, 5. — P. 1-104.
- Jollie M. T.* The head skeleton of the chicken and remarks on the anatomy of this region in other birds // *J. of Morphology.* — 1957. — 100, N 3. — P. 389-436.
- 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 // *Control mechanisms of skull morphogenesis.* — Djogjakarta, 1979. — P. 281-292.
- Toerien M.T.* The developmental morphology of the chondrocranium of *Podiceps cristatus* // *Annale universiteit van Stellenbosch.* — 1971. — 46, N 3. P. 1-128.