

УДК 591.3:591.471.4:598.115.31

## РАННИЕ СТАДИИ ЭМБРИОГЕНЕЗА ЧЕРЕПА УЖА ОБЫКНОВЕННОГО, *NATRIX NATRIX* (SERPENTES, COLUBRIDAE)

© 2015 г. М. Ф. Ковтун, А. В. Шевердюкова

Институт зоологии имени И.И. Шмальгаузена НАН Украины

01601 Украина, Киев, ул. Хмельницкого, д. 15

E-mail: hstramontana@gmail.com

Поступила в редакцию 29.05.2014 г.

Окончательный вариант получен 19.01.2015 г.

Работы различных авторов по эмбриогенезу черепа змей выполнены на эмбрионах, полученных после откладки яиц. Цель настоящего исследования – изучить начальные стадии формирования хрящевого черепа эмбрионов ужа обыкновенного до откладки яиц. Эмбрионы ранних стадий (24–27 стадий нормального развития согласно таблице Д. Цера (Zehr, 1962)) получены путем операции кесарева сечения. На 25-й–27-й стадиях эмбриогенеза выявлены не описанные ранее структуры, которые существуют на протяжении одной-двух стадий, а затем исчезают. Они названы “временные структуры”. Предположение о природе этих структур основывается на их топографии и сопоставлении со структурами развивающегося или сформированного хрящевого черепа других позвоночных. Высказана гипотеза, что эти временные структуры являются следами хрящевого черепа предковых форм и указывают на существование нескольких вариантов формирования хрящевого черепа в историческом становлении позвоночных.

*Ключевые слова:* хрящевой череп, эмбриогенез, временные структуры, *Natrix natrix*, змея.

DOI: 10.7868/S0475145015040023

### ВВЕДЕНИЕ

Известно, что в пренатальном онтогенезе змей, как и других позвоночных, первыми из элементов будущего хрящевого черепа появляются закладки базовых структур: черепные трабекулы, парахордалии и полярные хрящи (de Beer, 1937; Kamal, Hammouda, 1965c; Bellairs, Kamal, 1981; Kuratani, 1999; Ярыгин, 2009; Sheverdyukova, 2012).

В яйцах змей непосредственно после их откладки, эмбрионы находятся на 27-й стадии развития (Корнева, 1969; Jackson, 2002; Boughner et al., 2007; Voback et al., 2012) согласно таблице нормального развития, предложенной Д. Цером (Zehr, 1962). Практически все исследования эмбриогенеза черепа змей начинались с этой или более поздних стадий развития (Parker, 1878; Brock, 1929; Bäckström, 1931; Pringle, 1954; Kamal, Hammouda, 1965abc; El-Toubi et al., 1970; 1973; Haluska, Alberch, 1983; Deiques, 2004; Jackson, 2002; Boughner et al., 2007).

Череп змей характеризуется высокоразвитым кинетизмом, происхождение которого связывают с приспособлением к питанию крупными объектами (Dullemejer, 1956; Albright, 1959; Gans, 1959; Frazzetta, 1966; Иорданский, 1978; Cundall, Greene, 2000). С этой особенностью связывают и значительную редукцию глазнично-височного отдела

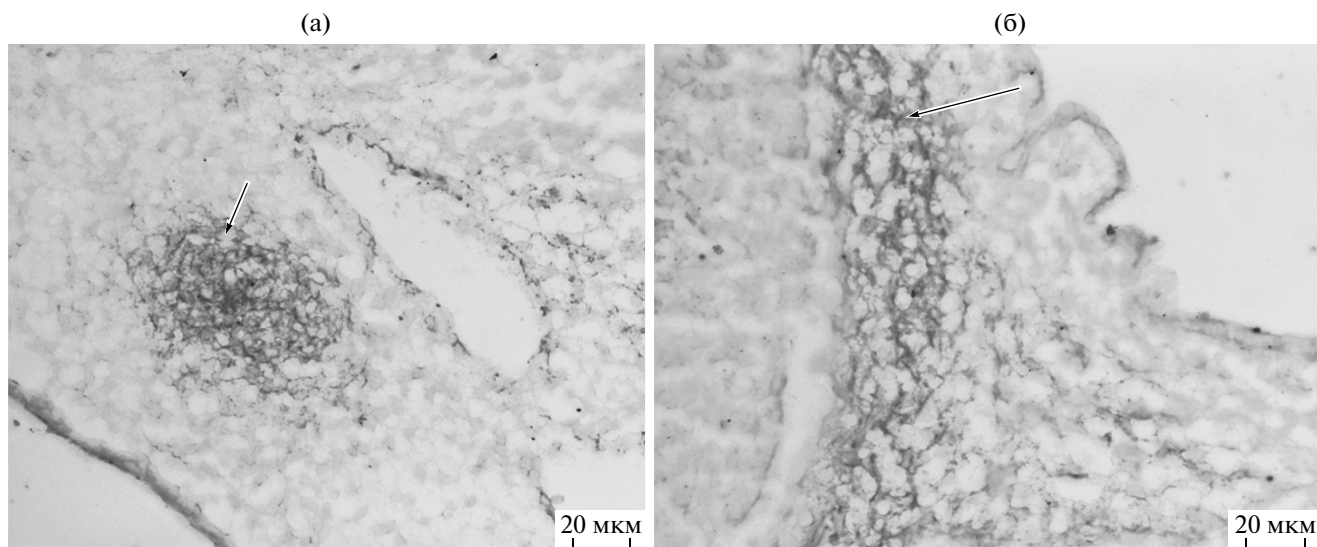
хрящевого черепа змей: редуцированные орбитальные хрящи описывали только у некоторых видов змей (Parker, 1878; Bellairs, 1949; Kamal, Hammouda, 1965b).

Цель работы: исследовать динамику развития хрящевого черепа ужа обыкновенного *Natrix natrix* Linnaeus, 1758 (Serpentes, Colubridae) на начальных стадиях его формирования; привлечь внимание эмбриологов к исследованию ранних стадий эмбриогенеза черепа других видов позвоночных.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Беременные самки *N. natrix* были отловлены в естественной среде обитания и помещены в террариумы, где происходила откладка яиц. Яйца инкубировали в увлажненном вермикулите при температуре 26–28°C. Ежедневно из кладки отбирали по два эмбриона. Таким образом, получили эмбрионов 27-й и последующих стадий развития. Для получения эмбрионов более ранних стадий развития, за несколько дней до естественной откладки яиц, проводили операцию кесарева сечения, разработанную специально для змей (Clark, 1937).

Анестезию и иммобилизацию животных проводили по методике, разработанной для рептилий



**Рис. 1.** Поперечные срезы головы эмбриона *N. natrix* 27-й стадии развития (альциановый синий): а – охрящеваеющая закладка черепной трабекулы; б – ткань временной структуры.

(Васильев, Тимерина, 2000). Для сохранения способности самок к воспроизведению потомства, яйца изымали только из верхнего яйцевода. Эмбрионы, полученные от одной самки, находились на одной стадии развития; от разных самок – на разных. Таким образом, получили эмбрионов 24-й–27-й стадий развития согласно таблице стадий нормального развития Д. Цера (1962). С интервалом 24–48 часов было прооперировано 6 самок. После реабилитации, когда самки начали активно питаться, их выпустили в места отлова. Через год была обнаружена беременная самка с послеоперационным рубцом, что свидетельствует о щадящей методике проведенных экспериментов.

Эмбриональный материал после извлечения из яйцевых оболочек фиксировали в 8% формалине и заключали в парафин по стандартной методике. Серийные гистологические срезы толщиной 5–7 мкм окрашивали альциановым синим и гематоксилин-эозином. Всего исследовано 12 эмбрионов от 24-й по 28-ю стадии развития: 24-й стадии – один; 25-й – три; 26-й – два; 27 – три; 28 – три.

Таблица стадий нормального развития Д. Цера, используемая нами для определения возраста эмбрионов *N. natrix*, разработана на представителе живородящего вида *Thamnophis sirtalis* Linnaeus, 1766 (Serpentes, Colubridae). Это наиболее полная таблица, описывающая стадии эмбрионального развития змей сем. Colubridae от зиготы до рождения. Она основана на характеристике экстерьерных признаков эмбрионов. Идентичные морфологические преобразования происходят в эмбриогенезе и живородящих, и яйцекладущих змей, поэтому мы считаем таблицу Д. Цера подходящей и для яйцекладущих видов змей сем. Colubridae.

Фотографии гистологических препаратов получены с использованием микроскопа Zeiss Axio Imager M1 и программного обеспечения Zeiss Axio 4.63.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследование начато с 24-й стадии развития. Мезенхимные закладки базовых структур хрящевого черепа – черепных трабекул и парахордалий – появляются на 25-й стадии развития, полярных хрящей – на 26-й. Параллельно, на 25–27-й стадиях развития в области формирования будущего черепа обнаружены другие, не описанные ранее у змей структуры. Они прослеживаются на серийных гистологических срезах на протяжении одной-двух стадий, затем становятся волокнистыми и исчезают к концу 27-й стадии развития; исходя из этой особенности, называем их “временные структуры”. Межклеточное вещество временных структур окрашивается альциановым синим, что свидетельствует о наличии в нем кислых мукополисахаридов. Сходно на начальных этапах хондрогенеза окрашиваются закладки черепных трабекул, полярных хрящей и парахордалий (рис. 1).

Поскольку природа описываемых структур неизвестна, то при их описании мы столкнулись с некоторыми сложностями в названии каждой из временных структур. Чтобы не усложнять проблему и не вводить новых названий, мы заимствуем принятые в литературе названия структур развивающегося или сформированного хрящевого черепа позвоночных, топографически схожих с описываемыми временными структурами в развивающемся хрящевом черепе эмбрионов *N. natrix*, то есть прибегаем к аналогиям.

Ранние закладки элементов хрящевого черепа формируются эмбриональной мезенхимной тканью; на последующих стадиях эмбриогенеза в них начинаются процессы охрящевения. Ткань, которой представлены временные структуры на ранних стадиях эмбриогенеза черепа *N. natrix*, нельзя назвать мезенхимной, как нельзя назвать и хрящевой. Поскольку межклеточное вещество ткани временных структур восприимчиво к альциановому синему, а исчезновению этой ткани предшествует процесс разволокнения, мы склонны считать эту ткань прехондральной (предхрящевой).

*Временные структуры,  
их топография и динамика развития*

**Стадия 24**

На гистологических срезах головы эмбриона *N. natrix* 24-й стадии развития четко различаются головной мозг, крупные кровеносные сосуды, нервные ганглии, хорда, закладки органов зрения. Область вокруг головного мозга заполнена недифференцированной мезенхимой. Закладки структур будущего черепа не распознаются.

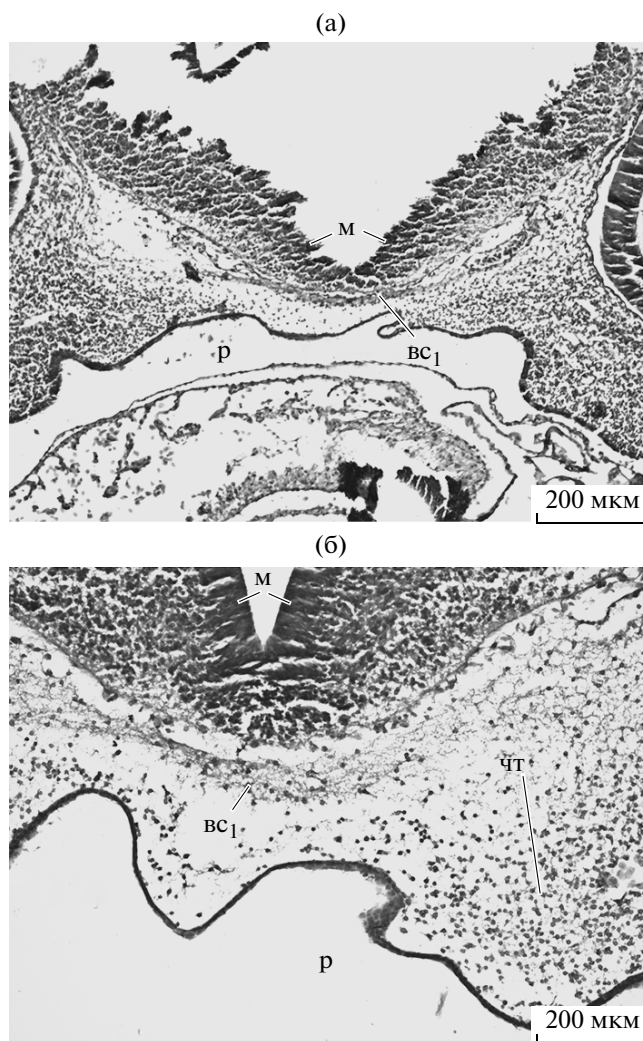
**Стадия 25**

Появляются мезенхимные закладки черепных трабекул и паракордалий. На этой же стадии под передним мозгом видно скопление ткани с признаками прехондрального состояния. Она заполняет пространство между закладками черепных трабекул, покрывая гипофизарное окно (рис. 2а –  $bc_1$ ). Таким образом, формируется структура, топографически соответствующая дну хрящевого черепа эмбрионов позвоночных. Эта структура ранее у змей не описана.

**Стадия 26**

Появляются мезенхимные закладки полярных хрящей. Описанная выше структура, топографически соответствующая дну хрящевого черепа, становится волокнистой и частично теряет восприимчивость к альциановому синему (рис. 2б, 3а –  $bc_1$ ).

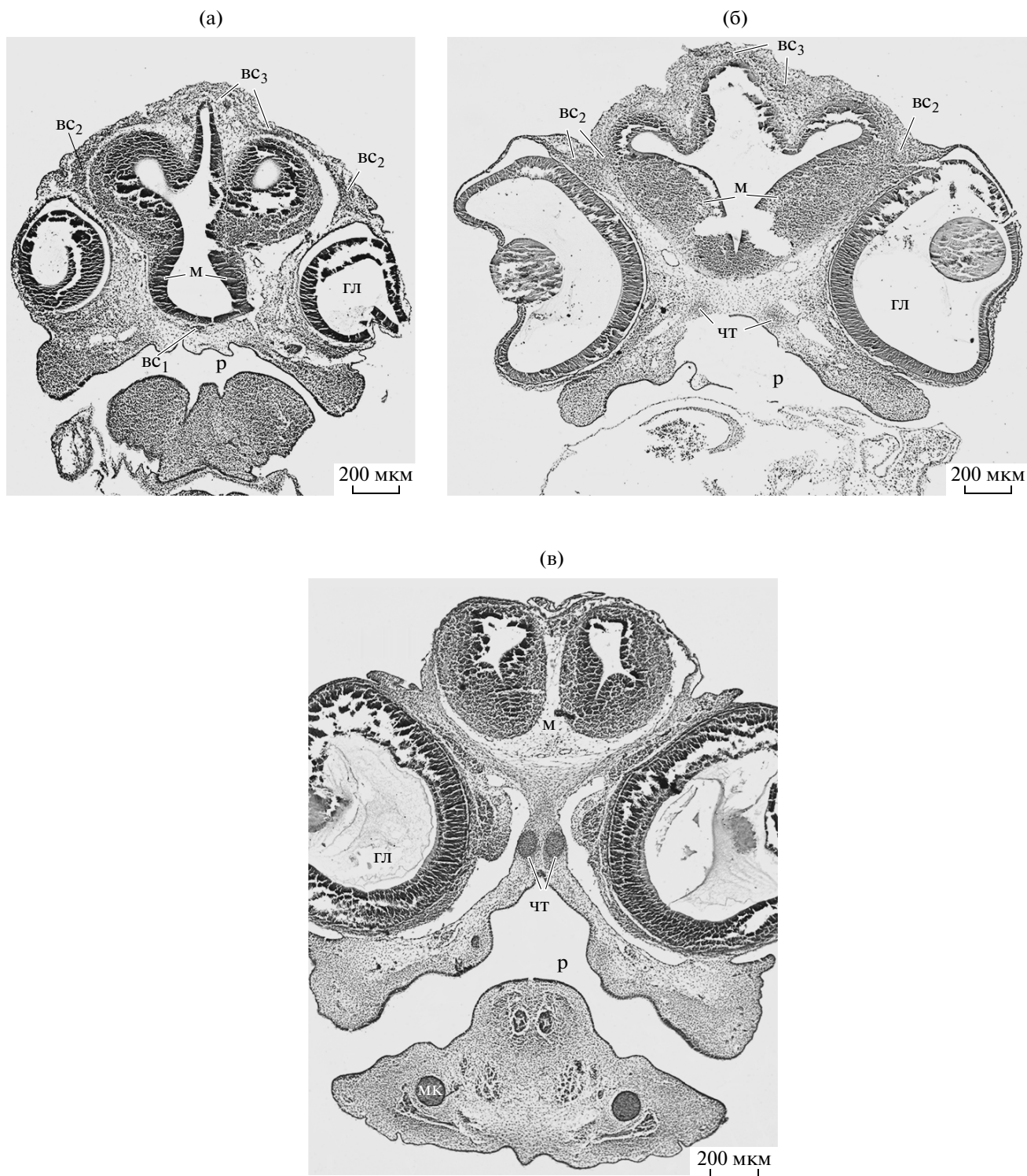
На этой же стадии, латеральнее переднего мозга и дорсомедиальнее закладки органа зрения различимы цельные непрерывные прехондральные структуры. Их передние края окружают мозг дорсо-латерально (рис. 3а –  $bc_2$ ), задние (на уровне гипофиза) – латерально (рис. 4а –  $bc_4$ ). На уровне гипофиза вентральные края этих структур соединены с мезенхимными закладками полярных хрящей. Эти структуры продолжают в посторбитальной области (рис. 4б –  $bc_4$ ). Они топографически соответствуют орбитальным хрящам, образующим боковые стенки в сформированном хрящевом черепе эмбрионов позвоночных (de Veer, 1937). Их дорсальные края, сливаясь и покрывая мозг дорсально до уровня гипофиза, образуют структуру, топографически соответствующую крыше хрящевого черепа (рис. 3а –  $bc_3$ ). Аборальнее гипофиза дорсальные края описываемых



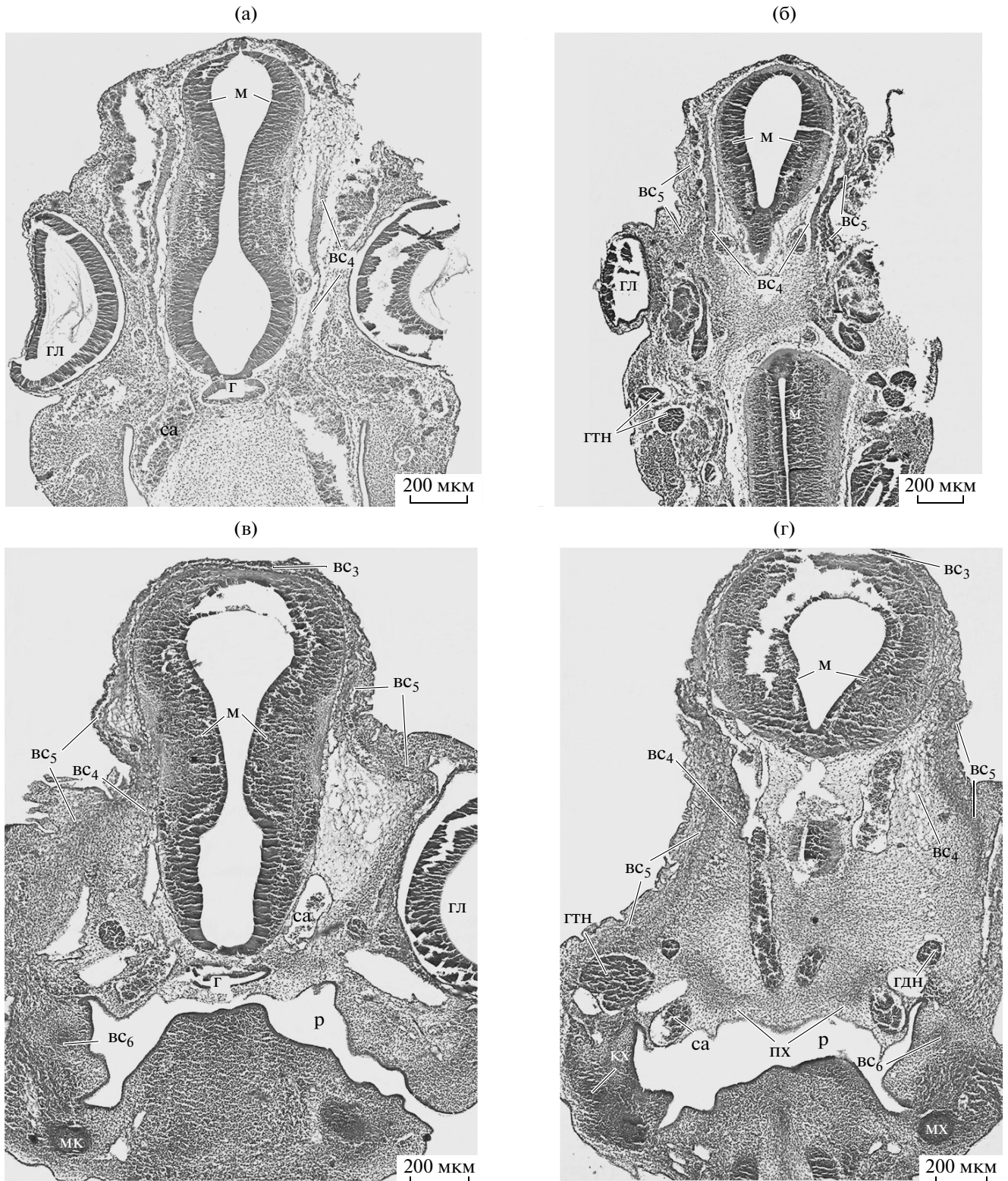
**Рис. 2.** Поперечные срезы головы эмбриона *N. natrix* (альциановый синий и гематоксилин-эозин): а – 25-я стадия развития; б – 26-я стадия развития;  $bc_1$  – временная структура, идентифицируемая как дно хрящевого черепа; м – головной мозг; р – ротовая полость; чт – закладка черепной трабекулы.

структур остаются свободными (рис. 4а, 4б). Временные структуры  $bc_2$ ,  $bc_3$  и  $bc_4$  в совокупности формируют монолитное образование (подобие черепной коробки). Составляющие черепной коробки описываются отдельно.

Латерально от структур, топографически соответствующих орбитальным хрящам, и дорсо-медиально от закладок органа зрения, видны другие независимые структуры неизвестной природы (рис. 4б –  $bc_5$ ). В заглазничной области они тянутся над ганглием тройничного нерва и достигают уровня закладок полукружных каналов, где в будущем будут сформированы слуховые капсулы.



**Рис. 3.** Поперечные срезы головы эмбриона *N. natrix* (глазничная область) (альциановый синий и гематоксилин-эозин): а – 26-я стадия развития; б – 27-я стадия развития; в – 28-я стадия развития;  $bc_1$  – временная структура, идентифицируемая как дно хрящевого черепа;  $bc_2$  – временные структуры, идентифицируемые как передние участки боковых стенок черепа;  $bc_3$  – временная структура, идентифицируемая как крыша хрящевого черепа; гл – закладка органа зрения; м – головной мозг; мх – меккелев хрящ; р – ротовая полость; чт – черепные трабекулы.



**Рис. 4.** Поперечные срезы головы эмбриона *N.atrix*: а, в, д – на уровне гипофиза (глазничная область); б, г – на уровне ганглия тройничного нерва (заглазничная область) (альциановый синий и гематоксилин-эозин); а, б – 26-я стадия развития; в, г – 27-я стадия развития (асимметричные срезы); д, е – 28-я стадия развития: бп – базальная пластинка; вс<sub>3</sub> – временная структура, идентифицируемая как крыша хрящевого черепа; вс<sub>4</sub> – временные структуры, идентифицируемые как боковые стенки хрящевого черепа; вс<sub>5</sub> – временные структуры, дополняющие боковые стенки черепа в заглазничной области; вс<sub>6</sub> – временная структура в области формирования верхней челюсти; г – гипофиз; гдн – глазо-двигательный нерв; гл – закладка органа зрения; гтн – ганглий тройничного нерва; кх – квадратный хрящ; м – мозг; са – сонная артерия; мх – меккелев хрящ; пх – закладка полярного хряща; р – ротовая полость; х – хорда.

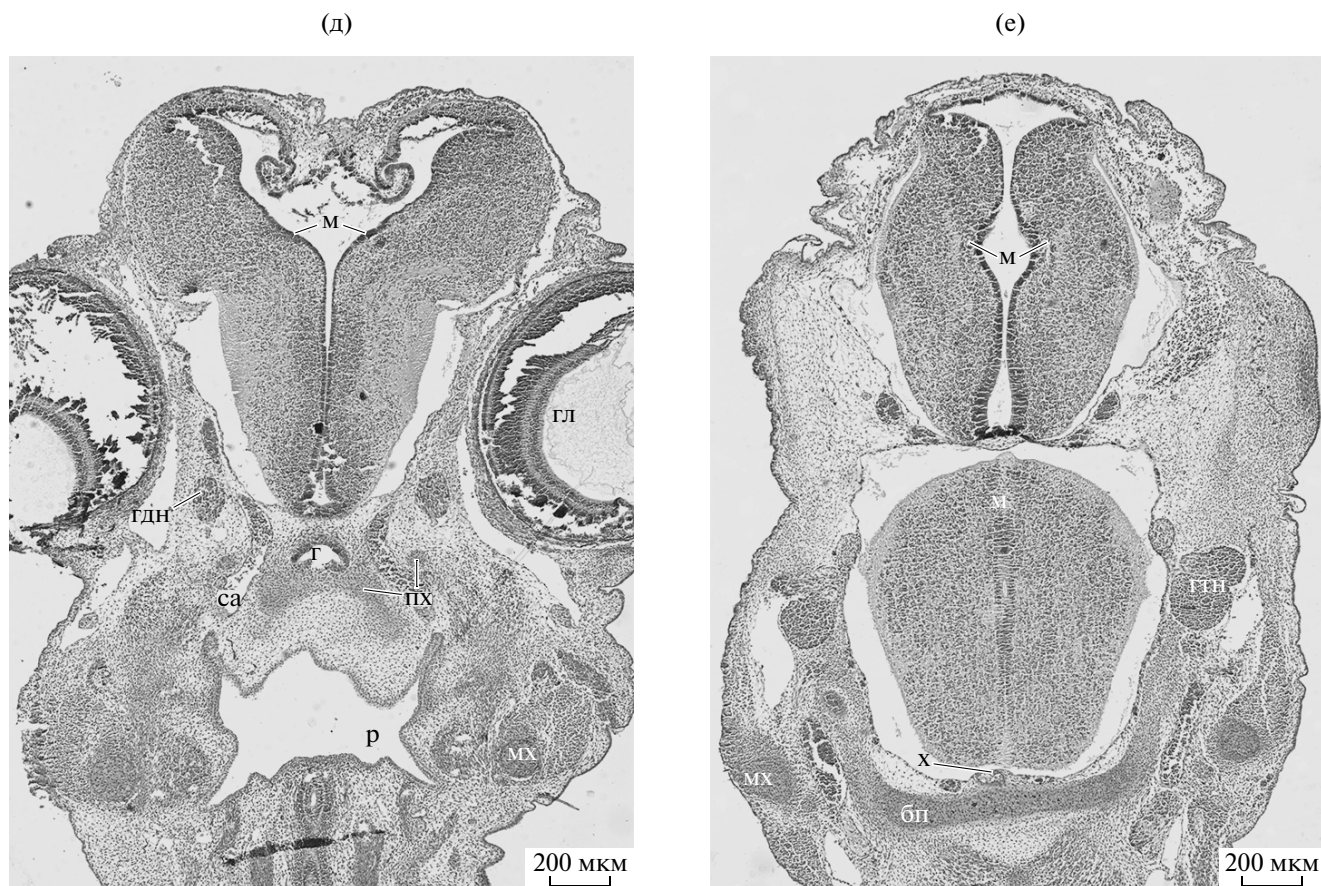


Рис. 4. Окончание.

**Стадия 27**

Структура, которая хорошо различалась на 25-й стадии развития (формирующая дно хрящевого черепа), на 27-й стадии — исчезает (рис. 3б).

Вентральные участки структур, топографически соответствующих орбитальным хрящам, выглядят волокнистыми (рис. 4в — вс<sub>4</sub>). В то же время структуры, обнаруженные латеральнее (рис. 4г — вс<sub>5</sub>), выражены четче, чем на 26-й стадии развития. Их дорсальные края слиты с дорсальными краями структур, соответствующих орбитальным хрящам.

На этой же стадии дорсо-медиально от охрящевевающих закладок меккелевых хрящей видны другие неизвестные структуры в виде обособленных парных скоплений прехондральной ткани (рис. 4в, 4г — вс<sub>6</sub>). Их оральные концы расположены на уровне изгибов сонных артерий вблизи полярных хрящей, аборальные — на уровне ганглиев тройничного нерва. Аборальнее этих структур и дорсальнее аборальных концов меккелевых хрящей видны охрящевевающие закладки квадратных хрящей (рис. 4г — кх).

На 27-й стадии развития в закладках базовых элементов хрящевого черепа эмбрионов *N. natrix* (черепных трабекулах, полярных хрящах и пара-

хордалиях) начинаются процессы охрящевания. Все описанные выше временные структуры к концу этой стадии исчезают (рис. 3в, 4д, 4е).

**ОБСУЖДЕНИЕ***О предполагаемой природе временных структур*

На 25-й стадии развития мы обнаружили временную структуру вентральнее переднего мозга. Топографически сходная структура в развивающемся хрящевом черепе других позвоночных названа трабекулярной пластинкой (de Beer, 1937). В сформированном хрящевом черепе эмбрионов змей трабекулярная пластинка не описана. У других видов рептилий такая структура формируется путем слияния черепных трабекул и является исходной структурой для межглазничной перегородки (Bellairs, Kamal, 1981). Поскольку у эмбрионов *N. natrix* появление временной структуры, которую мы идентифицировали как дно хрящевого черепа, несколько опережает закладку и развитие черепных трабекул, а также существует независимо от них, то мы склонны предположить, что она не является гомологом трабекулярной пластинки в хрящевом черепе других рептилий.

Трабекулярная пластинка имеется и у эмбрионов рыб, хотя способ закладки ее описан неоднозначно. В большинстве случаев описываются стадии, на которых трабекулярная пластинка уже слита с черепными трабекулами и формирует дно хрящевого черепа (de Beer, 1937). У *Scyllium canicula* (de Beer, 1931) и *Ceratodus forsteri* (Grail, 1913; цит. по de Beer, 1937) описана независимая от закладок черепных трабекул трабекулярная пластинка, которая покрывает все гипофизарное окно. В последующем развитии эта структура у эмбрионов рыб латеральными краями сливается с черепными трабекулами, формируя дно черепа. Предполагаем, что описанная нами на 25-й стадии эмбриогенеза *N. natrix* временная структура представляет собой след трабекулярной пластинки некоего первичного хрящевого черепа неизвестного предка змей, а, возможно, и рептилий.

Касательно природы структур, обнаруженных в глазнично-височной области эмбрионов *N. natrix* 26-й стадии развития (рис. 3б, 4а, 4б, 4в, 4г – вс<sub>4</sub>). В отношении наличия орбитальных хрящей в хрящевом черепе змей в литературе существуют разногласия. По данным большинства авторов, орбитальные хрящи у змей полностью редуцировались (Kamal, Hammouda, 1965а, с; El-Toubi et al., 1970; 1973; Bellairs, Kamal, 1981; Haluska, Alberch, 1983). Тем не менее, орбитальные хрящи в хрящевом черепе некоторых видов змей описаны в нескольких работах. В частности, В. К. Паркер (1878) – у *Natrix natrix*, А. Беллаирс (1949) у *Vipera berus* и М. Камал и Х. Хаммуда (1965b) у *Erix jaculus* описывали структуры в глазничной области хрящевого черепа в виде цилиндрических балок дорсальнее черепных трабекул и идентифицировали их как рудименты орбитальных хрящей. Судя по описаниям цитируемых выше авторов, исследованные ими эмбрионы находились на более поздних стадиях развития, чем исследованные нами эмбрионы *N. natrix*. Описанные нами временные структуры у эмбрионов *N. natrix* 26-ой стадии развития существенно отличаются от структур, идентифицированных цитируемыми авторами как рудименты орбитальных хрящей. У эмбрионов *N. natrix* они выглядят как цельные пластиноподобные образования по бокам головного мозга, сливающиеся дорсальными краями и покрывающие мозг дорсально.

В хрящевом черепе других рептилий, у ящериц в частности, орбитальные хрящи (*planum suprasettale*, *pila metoptica*, *pila antotica*, *pila accessoria*, *taenia marginalis*, *taenia medialis*) формируют сложную ажурную систему отдельных перекладин, соединенных между собой (de Beer, 1926; El-Toubi, Kamal, 1959; El-Toubi, Kamal, 1961; Kamal, 1962; Shrivastava, 1964; Zada, 1981; Bellairs, Kamal, 1981; Rieppel, Zaher, 2000; Sheil, Greenbaum, 2005; Tulenko, Sheil, 2007; Ковтун, Ярыгин, 2010). Закладки этих хрящей в эмбриогенезе по-

являются не одновременно; некоторые из них закладываются независимо от других хрящей глазничной области и позже сливаются с ними. Например, у ящериц закладка *planum suprasettale* изначально появляется как отросток трабекулярной пластинки, позже разрастается дорсально. По данным одних авторов, *pila antotica* у ящериц появляется как боковой отросток акрохордального хряща (Ковтун, Ярыгин, 2010), по данным других – как самостоятельная структура (Kamal, Abdean, 1972). Дорсальным продолжением *pila antotica* является *pila accessoria*. *Pila metoptica* закладывается как самостоятельная структура впереди от гипофиза и позже сливается с *pila antotica*. *Taenia marginalis* имеет сложное происхождение и формируется слиянием отростков *planum suprasettale* и *pila accessoria*; *taenia medialis* является отростком *pila metoptica*.

Способ закладки временных структур, аналогичных орбитальным хрящам, у эмбрионов *N. natrix* идентичен способу закладки орбитальных хрящей, описанных у некоторых Chondrichthyes и Osteichthyes: *Scyllium*, *Acanthias*, *Polypterus senegalus* (van Wajhe, 1922; Moy-Thomas, 1933; de Beer, 1937; Северцов, 1949). Оральные концы описываемых структур несколько укорочены и окружают головной мозг дорсолатерально (рис. 3а, 3б). Схожие участки орбитальных хрящей описаны в сформированном черепе *Polypterus senegalus* и *Acipenser stellatus* (de Beer, 1925; Moy-Thomas, 1933) и названы надглазничными хрящами (*supraorbital cartilage*).

Обращаем внимание, что как и временные структуры, описанные нами у *N. natrix* в орбитальной области (вс<sub>2</sub> и вс<sub>4</sub>), так и орбитальные хрящи в хрящевом черепе перечисленных видов рыб, участвуют в формировании крыши черепа (вс<sub>3</sub>). Г.Р. де Бир (1937) описал несколько способов формирования крыши хрящевого черепа у позвоночных. Вариант, когда орбитальные хрящи сливаются дорсально, покрывая головной мозг только до уровня гипофиза, он назвал *tectum epiophysale*. Аналогичный способ формирования временной структуры, которую мы считаем аналогом крыши черепа, присущ эмбрионам *N. natrix* 26-й и 27-й стадий развития.

Исходя из изложенного, предполагаем, что обнаруженные нами неизвестные временные структуры в глазничной области эмбрионов *N. natrix* на 26-й стадии развития, являются следами орбитальных хрящей неизвестного предка змей, претерпевших редукцию в связи с развитием гиперкинетизма черепа.

Латеральнее аналогов орбитальных хрящей, которые тянутся в глазничной и заглазничной областях у эмбрионов *N. natrix* 26-й и 27-й стадий развития, видны другие неизвестные структуры (рис. 4б, 4г – вс<sub>3</sub>). Они закладываются на 26-й стадии развития независимо от других структур; на

27-й стадии сливаются с дорсальными краями орбитальных хрящей. Топографически эти структуры сходны с заглазничными отростками слуховых капсул, описанными в хрящевом черепе *Polypterus senegalus* и *Acipenser stellatus* (de Beer, 1925; Moy-Thomas, 1933).

Наряду с описанным сходством в формировании некоторых элементов хрящевого черепа *N. natrix* и рыб имеются и существенные различия, на которые следует обратить внимание. В частности, орбитальные хрящи, надглазничные хрящи и заглазничные отростки слуховых капсул у эмбрионов рыб появляются после закладки черепных трабекул, парахордалией, полярных хрящей и слуховых капсул. Закладки же временных структур в эмбриогенезе *N. natrix* появляются одновременно или раньше закладок черепных трабекул и парахордалией и исчезают до появления закладок слуховых капсул. В принципе, это не опровергает высказанных выше предположений. Скорее всего, здесь мы сталкиваемся с явлением смещения во времени закладок некоторых органов в пренатальном онтогенезе животных.

Относительно природы временных структур, закладывающихся в области формирования верхней челюсти эмбриона *N. natrix*.

Известно, что в верхнечелюстной области головы у всех позвоночных закладывается одна структура — небно-квадратный хрящ, или первичная верхняя челюсть (de Beer, 1937). По отношению к черепу змей в литературе также употребим термин “квадратный хрящ” (Bellairs, Kamal, 1981). По сравнению с другими рептилиями квадратный хрящ змей значительно редуцирован: у него отсутствуют отростки (крыловидный, восходящий, ушной), описанные у ящериц (Kamal, Hammouda, 1965a, b, c; El-Toubi et al., 1970; 1973; Haluska, Alberch, 1983; Jackson, 2002). Еще одна особенность: только в эмбриогенезе всех змей отмечается ротация квадратного хряща (рис. 4г — кх); закладывается он дорсальнее аборльного конца меккелева хряща, в ходе развития меняет свое положение — происходит его ротация более, чем на 90° от первичного положения, в результате чего происходит его соединение со слуховой капсулой (Kamal, 1966). По мнению многих авторов, эти особенности квадратного хряща змей сложились в связи со становлением гиперкинетизма черепа (Kamal, Hammouda, 1965abc; El-Toubi et al., 1970; 1973; Bellairs, Kamal, 1981; Haluska, Alberch, 1983; Jackson, 2002).

Исторически область закладки небно-квадратного хряща (первичной верхней челюсти, крыловидно-квадратного хряща, квадратного хряща) весьма богата на эволюционные события, имевшие место в филогенезе позвоночных: это и образование основания черепа, и образование первичного твердого неба, и перестройка височно-челюстного сустава, и причастность к эволюции

органа слуха. Логично предположить, что описанная на 27-й стадии развития эмбриона *N. natrix* временная структура в верхнечелюстной области вблизи закладки меккелева хряща (рис. 4в, 4г — вс<sub>6</sub>) — сохранившийся след тех бурных эволюционных событий. Однако, даже предположительно не можем назвать аналога этой структуры в сформированном хрящевом черепе ни змей, ни других рептилий, и даже рыб. Можем только допустить, что она могла иметь отношение к первичной верхней челюсти в первичном хрящевом черепе неизвестного предка рептилий.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из топографической схожести временных структур, обнаруженных на ранних стадиях развития черепа эмбрионов *N. natrix*, с некоторыми структурами развивающегося или сформированного хрящевого черепа рыб, приходим к заключению, что описанные временные структуры рекапитулируют один из вариантов в эволюции хрящевого черепа рептилий и являются остатками, или следами, некоего первичного хрящевого черепа. Явление сдвига времени закладок тех или иных органов в эмбриогенезе животных в эмбриологии известно: филогенетически более древние структуры, утратившие свою первоначальную функцию и претерпевающие замену более прогрессивными, в эмбриогенезе потомков смещаются на более ранние стадии вплоть до исчезновения. Возможно, это и наблюдаем на примере временных структур в эмбриогенезе черепа *N. natrix*.

Отсюда также следует, что в филогенезе позвоночных было несколько направлений, или вариантов, формирования хрящевого черепа. Не исключено, что дальнейшее накопление фактических материалов по развитию черепа на ранних стадиях эмбриогенеза представителей различных таксонов позвоночных может внести коррективы в существующие представления об эволюции черепа.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев Д.Б., Тимерина А.М. Особенности иммобилизации и анестезии рептилий // Восьмой Международный конгресс по проблемам ветеринарной медицины мелких домашних животных, Москва, 6–8 апр., 2000. М., 2000. С. 163–166.
- Иорданский Н.Н. Кинетизм черепа змей (неспециализированные формы) // Зоол. журн. 1978. Т. 47. Вып. 2. С. 240–252.
- Ковтун М.Ф., Ярыгин А.Н. Формирование глазнично-височной области хрящевого черепа в эмбриогенезе прыткой ящерицы *Lacerta agilis* (Reptilia, Squamata) // Вестник зоологии. 2010. Т. 44. № 4. С. 327–336.



- Корнева Л.Г. Эмбриональное развитие водяного ужа — *Natrix tessellate* // Зоол. журн. 1968. Т. 48. Вып. 1. С. 110–120.
- Северцов А.Н. Собрание сочинений. Т. 1. Работы по метамерии головы позвоночных / Под ред. Павловского Е.Н. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1949. 236 с.
- Ярыгин А.Н. Закладка парахордалий, акрохордального хряща и черепных трабекул в эмбриогенезе прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (Reptilia, Squamata) // Вестник зоологии. 2009. Т. 43. № 4. С. 315–320.
- Albright R.G. Cranial kinetics of the generalized colubrid snake *Elaphe obsoleta quadrivittata* // J. Morph. 1959. V. 105. № 2. P. 193–225.
- Bäckström K. Rekonstruktionsbilder zur Ontogenie des Kopfeskelettes von *Tropidonotus natri* // Acta Zool. (Stock.). 1931. V. 12. P. 83–144.
- de Beer G.R. Contributions to the development of the skull in Sturgeons // Quart. Journ. Micr. Sci. 1925. V. 69. P. 671–687.
- de Beer G.R. Studies on the vertebrate head. II. The orbito-temporal region of the skull // Quart. Journ. Micr. Sci. 1926. V. 70. P. 263–370.
- de Beer G.R. The development of the skull of *Scyllium* (*Scyliorhinus*) *canicula* L. // Quart. Journ. Micr. Sci. 1931. V. 74. P. 591–646.
- de Beer G.R. The Development of the Vertebrate Skull. Oxford University Press, Oxford, 1937. 550 p. Reprinted, University of Chicago Press, Chicago, 1985.
- Bellairs A.d'A. Orbital cartilages in snakes // Nature. 1949. V. 106. P. 106–107.
- Bellairs A.d'A., Kamal A.M. The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles. In: Gans C., Parsons T.S. (Ed.), Biology of the Reptilia. V. 11. Morphology F. Academic Press, London, 1981. P. 1–263.
- Brock G.T. On the development of the skull of *Leptodeira* (= *Crotaphopeltis*) *hotamboia* // Quart. J. Micr. Sci. 1929. V. 73. P. 289–334.
- Boback S.M., Dichter E.K., Mistry H.L. A developmental staging series for the African house snake, *Boaedon* (*Lamprophis*) *fuliginous* // Zoology. 2012. V. 115. P. 38–46.
- Boughner J.C., Buchtova M., FuK. et al. Embryonic development of *Python sebae* — I: Staging criteria and macroscopic skeletal morphogenesis of the head and limbs // Zoology. 2007. V. 110. P. 212–230.
- Clark H. Embryonic series in snakes // Science. 1937. V. 85. P. 569–570.
- Cundall D., Greene H.W. Feeding in snakes. In: Schwenk K. (Ed.), Feeding, Form, Function, and Evolution in Tetrapod Vertebrates. Academic Press, San Diego, 2000. P. 293–333.
- Deiques C.H. On the ontogeny of the ethmoidal region of *Bothrops jararaca* and *Crotolus durissus terrificus* (Serpentes, Viperidae), and its phylogenetic significance // Acta Biologica Leopoldensia. 2004. V. 26. № 2. P. 285–298.
- Dullemejer P. The functional morphology of the head of the common viper, *Vipera berus* (L.) // Archives Neerlandaises de zool. 1956. Bd. 11. S. 388–495.
- El-Toubi M.R., Kamal A.M. The development of the skull of *Chalcides ocellatus*. I. The development of the chondrocranium // J. Morphol. 1959. V. 104. № 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. V. 108. № 1. P. 63–94.
- El-Toubi M.R., Kamal A.M., Mokhtar F.M. The chondrocranium of late embryos of Egyptian Cobra, *Naja naja* // Anat. Anz. 1970. Bd. 127. S. 233–289.
- El-Toubi M.R., Kamal A.M., Zaher M.M. The development of the chondrocranium of the snake, *Malpolon monspessulana*. I. The early and intermediate stages // Acta anat. 1973. V. 85. P. 275–299.
- Frazzetta T.H. Studies on the morphology and function of the skull in the Boidae (Serpentes). Part 2. Morphology and function of the jaw apparatus in *Python sebae* and *Python molurus* // J. Morphol. 1966. V. 118. P. 217–296.
- Gans C. The functional morphology of the egg-eating adaptation in the snake genus *Dasyypeltis* // Zoologica. 1959. V. 37. P. 209–244.
- Haluska F., Alberch P. The cranial development of *Elaphe obsoleta* (Ophidia, Colubridae) // J. Morphol. 1983. V. 178. P. 37–55.
- Jackson K. Post-ovipositional development of the monocol cobra, *Naja kaouthia* (Serpentes: Elapidae) // Zoology. 2002. V.105. P. 203–214.
- Kamal A.M. On the process of rotation of the quadrate cartilage in Ophidia // Anat. Anz. 1966. Bd. 118. S. 87–90.
- Kamal A.M. The chondrocranium of *Hemidactylus turcica*. Anat. Anz. 1962. Bd. 109. № 2. S. 89–108.
- Kamal A.M., Abdeen A.M. The development of the chondrocranium of the lacertid lizard, *Acanthodactylus boskiana* // J. Morphol. 1972. V. 137. № 3. P. 289–334.
- Kamal A.M., Hammouda H.G. Observations on the chondrocranium of the snake, *Cerastes vipera* // Morph. Jb. 1965a. Bd. 107. S. 58–98.
- Kamal A.M., Hammouda H.G. The chondrocranium of the snake *Eryx jaculus* // Acta Zool. 1965b. V. 46. P. 176–208.
- Kamal A.M., Hammouda H.G. The development of the skull of *Psammophis sibilans*. I. The development of chondrocranium // J. Morphol. 1965c. V. 116. P. 197–246.
- Kuratani S. Development of the chondrocranium of the loggerhead turtle, *Caretta caretta* // Zoological Science. 1999. V. 16. P. 803–818.
- Moy-Thomas J.A. Notes on the development of the chondrocranium of *Polypterus senegalus* // Quart. J. Sci. 1933. V. 76. P. 209–229.
- Parker W.K. On the structure and development of the skull in the common snake (*Tropidonotus natrix*) // Phil. Trans. Royal Soc. London. 1878. V. 169. P. 385–417.
- Pringle J.A. The cranial development of certain South African snakes and the relationship of these groups // Proc. Zool. Soc. London. 1954. V. 123. P. 813–865.
- Rieppel O., Zaher H. The braincases of mosasaurus and *Varanus*, and the relationships of snakes // Zool. J. Linn. Soc. 2000. V. 129. P. 489–514.
- Sheil C.A., Greenbaum E. Reconsideration of the skeletal development of *Chelydra serpentina* (Reptilia: Testudinata: Chelydridae): evidence for intraspecific variation // J. Zool. Lond. 2005. V. 265. № 3. P. 235–267.

- Sheverdyukova H.V.* Polar cartilages and formation of crista sellaris in grass snake, *Natrix natrix* (Ophidia, Colubridae), chondrocranium at the early stages of embryogenesis // *Vestnik zoologii*. 2012. V. 46. № 5. P. 461–468.
- Shrivastava R.K.* The structure and the development of the chondrocranium in *Varanus*. II. The development of the orbito-temporal region // *J. Morphol.* 1964. V. 115. P. 97–108.
- Tulenko F.J., Sheil G.A.* Formation of the chondrocranium of *Trachemys scripta* (Reptilia: Testudines: Emydidae) and a comparison with other described turtle taxa // *J. of Morphol.* 2007. V. 268. P. 127–151.
- van Wijhe J.W.* Frühe entwicklungsstadien des kopf- und rumpfskeletts von *Acanthias vulgaris* // *Bijdr. Dierk.* 1922. Bd. 22. S. 271–298.
- Zada S.* The fully formed chondrocranium of the agamid lizard, *Agama pallida* // *J. Morphol.* 1981. V. 170. P. 43–54.
- Zehr D.R.* Stages in the normal development of the common garter snake *Thamnophis sirtalis sirtalis* // *Copeia*. 1962. V. 2. P. 322–329.

## Early Stages of Skull Embryogenesis in the Grass Snake, *Natrix natrix* (Serpentes, Colubridae)

M. F. Kovtun and H. V. Sheverdyukova

*Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine,  
ul. Khmel'nitsky 15, Kyiv, UA01601, Ukraine*

*e-mail: hstramontana@gmail.com*

Received May 29, 2014; in final form, January 19, 2015

Studies of previous authors on snake skull embryogenesis have been performed on embryos obtained from eggs after oviposition. The aim of this study was to investigate the initial stages of chondrocranium development in Grass snake *Natrix natrix* Linnaeus, 1758, embryos before oviposition. *Natrix natrix* embryos at early developmental stages (24–27 according to the table of normal development by D. Zehr (1962)) were obtained by means of caesarean section. At developmental stages 25–27, previously undescribed structures were found in the region of future skull formation. These structures exist during one or two stages and then disappear. Therefore, we call them “temporary structures.” The assumption about the nature of these structures is based on their topography and comparison with the structures of developing or fully formed chondrocranium in other vertebrates. It is hypothesized that the temporary structures in *Natrix natrix* chondrocranium are vestiges of primary chondrocranium of ancestral vertebrate forms, and they indicate the existence of several variants in the formation of chondrocranium in the historical vertebrates’ development.

**Keywords:** chondrocranium, embryogenesis, temporary vestiges, *Natrix natrix*, snake