

Е. Д. РЕГЕЛЬ

ВОСХОДЯЩИЙ ОТРОСТОК НЕБНО-КВАДРАТНОГО ХРЯЩА
ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ

(Представлено академиком Б. Е. Бызовским 3 IV 1970)

Хрящевой или костный восходящий отросток наземных позвоночных (proc. ascendens palatoquadrati) гомологичен верхнеглоточному элементу (suprapharyngomandibulare) висцеральной дуги и костному восходящему отростку эпиптеригоида (метаптеригоида) кистеперых рыб или их задне-орбитальному соединению (¹⁻³). Он был хорошо развит у примитивных рахитомных и некоторых лепоспондильных стегоцефалов (²⁻⁴), а у батрахозавров, большинства лабиринтодонтов и некоторых териодонтов недоразвивался и терял связь с квадратной костью (^{4, 5}). У современных Tetrapoda самостоятельный костный эпиптеригоид есть только у Reptilia, а у Mammalia он входит в состав боковой стенки черепа в виде костного алисфеиноида (⁶⁻⁸).

Относительно строения восходящего отростка небно-квадратного хряща и его связи с осевым черепом у хвостатых амфибий сведения весьма разноречивы. Он отчетливо прослеживается у них в эмбриогенезе и, по мнению ряда авторов (^{4, 6, 8}), полностью резорбируется у взрослых животных. По другим данным, у некоторых Urodela и во взрослом состоянии сохраняется хрящевой proc. ascendens, сливающийся с боковой стенкой черепа (pila antotica) (^{7, 10}). Есть указания на перихондральную костную оболочку восходящего отростка у взрослой *Salamandra salamandra* (⁷) и на кость в области восходящего отростка у *Ranodon sibiricus* (⁹).

В настоящем сообщении делается попытка найти объяснение разнообразным фактам, касающимся строения и связей восходящего отростка небно-квадратного хряща Urodela. С этой целью проведено исследование его состояния, отношения к осевому черепу и нервам на тотальных препаратах головы взрослых животных, у которых кости прижизненно окрашивались при помощи инъекции ализарина красного С (¹⁰). Изучены следующие представители отряда хвостатых амфибий: *Ranodon sibiricus* (19 экземпляров), *Hynobius keyserlingii* (3), *Onychodactylus fischeri* (3) (*Hynobiidae*); *Salamandra salamandra* (3), *Triturus vulgaris* (2), *T. cristatus karelini* (5), *Euproctus asper castelneulensis* (1), *Pleurodeles waltli* (5) (*Salamandridae*); *Ambystoma tigrinum* (1) (*Ambystomidae*); *Proteus anguineus* (1) (*Proteidae*). Кроме того, использованы сухие черепа *Batrachuperus* sp. (1) (*Hynobiidae*) и *Tylototriton* sp. (1) (*Salamandridae*).

Оказалось, что у четырех видов сем. *Hynobiidae* состояние восходящего отростка различно. У *H. keyserlingii* он, как правило, редуцирован, и вместо него есть связка, прикрепляющая небно-квадратный комплекс к боковой стенке черепа. Отношение этой связки к ветвям тройничного нерва такое же, как у верхнеглоточного элемента висцеральной дуги рыб и его гомологов у наземных позвоночных (восходящего отростка, эпиптеригоида), а именно: ramus maxillaris V и r. mandibularis V располагаются дорсолатерально от связки, а r. ophthalmicus profundus V — вентро-медиально (^{2, 4, 7}). У *O. fischeri* и *Batrachuperus* proc. ascendens хрящевой и укреплен на хрящевой боковой стенке черепа и на краю темненной кости соединительнотканными волокнами. Отношение к ветвям тройничного нерва такое же, как описано выше. Из 19 инъектированных экземпляров *R. sibiricus* у 4 животных, размером около 16 см, восходящий отросток еще хрящевой. У остальных экземпляров, размером от 16 до 24 см, было обнаружено перихондральное окостенение на разных стадиях формирования. У *R. sibiricus* длиной 16—17 см образование костной ткани начинается на задней поверх-

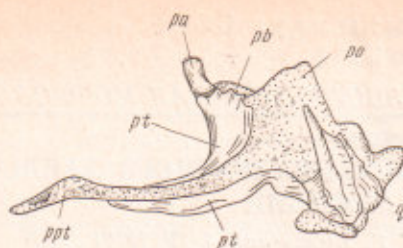


Рис. 1

Рис. 1. Небно-квадратный комплекс *Ranodon sibiricus*. Вид с латеральной стороны. *pa* — окостеневший *proc. ascendens*; *pb* — *proc. basalis*; *po* — *proc. oticus*; *ppt* — *proc. pterygoideus*; *pt* — *pterygoideum*; *q* — *quadratum*.

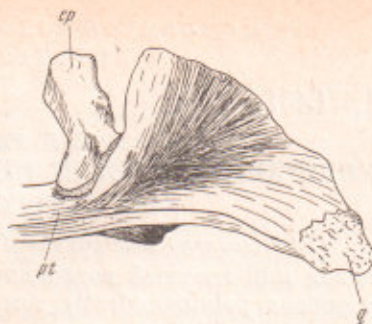


Рис. 2

Рис. 2. Птеригонд и эпиптеригонд *Bontosuchus suschkini*. Вид с латеральной стороны (по А. П. Быстрову и И. А. Ефремову, ⁽²⁾). *ep* — *epipterygoideum*. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ности восходящего отростка, что обусловлено функциональной нагрузкой — прикреплением в этом месте волокон *pars sagittalis m. levator bulbi*. У *R. sibiricus* длиной 20—22 см это окостенение охватывает восходящий отросток в виде костной манжетки. У самых больших животных, размером 23—24 см, костный восходящий отросток (с остатком резорбирующейся хрящевой ткани внутри) срастается проксимально с хрящевой *pila antotica*. Плотная соединительнотканная пленка, покрывающая как птеригондную кость, так и восходящий отросток, связывает оба эти элемента с краем теменной кости. Между костным *proc. ascendens* и выростом птеригоида, лежащим на хрящевом базальном отростке небно-квадратного хряща, виден ясный шов (рис. 1, *pa*, *pb*, *pt*). Такой окостеневший восходящий отросток, несомненно, гомологичен эпиптеригонду стегоцефалов (рис. 2, *ep*) и рептилий ⁽²⁻⁵⁾. Глубокая глазничная ветвь тройничного нерва входит в глазницу, как правило, под восходящим отростком ⁽⁴⁾, но у трех экземпляров *R. sibiricus* последний оказался сросшимся с боковой стенкой (*pila antotica*) в двух местах — над нервом и под ним, — в результате чего возник канал. Образование этого канала для входа в глазницу ветви тройничного нерва было прослежено и в личиночном развитии *Hynobiidae* ^(11, 12). По Н. С. Лебединой (не опубликовано), иногда такой же канал для нижней ветви тройничного нерва образуется у *P. waltli* на предметаморфозных стадиях.

У шести представителей сем. *Salamandridae* состояние восходящего отростка также различно. У *S. salamandra* длиной 19 см *proc. ascendens* хрящевой и одет плотной соединительнотканной оболочкой, укрепляющей его на боковой стенке черепа и крае теменной кости. Перихондрального окостенения, отмеченного Штадтмюллером ⁽⁷⁾, не найдено. У *T. vulgaris* длиной 12 см вместо хрящевого восходящего отростка, имевшегося у личинок, как и у всех остальных *Urodela*, небно-квадратный комплекс укрепляется на осевом черепе связкой, идущей от птеригоида к теменной кости. Такая же связка есть и у *Tylotriton*. Отношение этой связки к ветвям тройничного нерва аналогично наблюдаемому у взрослых *H. keyserlingii*.

У взрослого *P. waltli* длиной 14 см редуцированный до небольшого хрящевого стерженька восходящий отросток соединяется с боковой стенкой черепа в области хрящевой *pila antotica*. По его латеральной поверхности дорсально разрастается птеригондная кость, укрепляющаяся на краю теменной кости плотной связкой. Кроме того, птеригонд связан соединительнотканными волокнами с орбитосфеноидом под глубокой глазничной ветвью тройничного нерва, оформляя таким образом отверстие для ее прохода в глазницу. Соединение птеригондной и теменной костей посредством шва

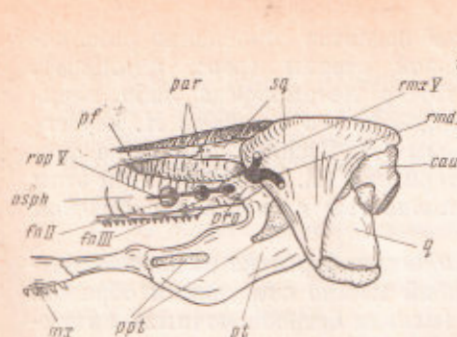


Рис. 3

Рис. 3. Череп *Euproctus asper*. Вид сбоку. Обонятельная область и нижняя челюсть не изображены. cau — ушная капсула; fn II, fn III — отверстия для зрительного и глазодвигательного нервов; mx — maxillare; asph — orbitosphenoid; par — теменная кость; pf — prae-frontale; pro — предущная кость; rap V — ramus ophthalmicus profundus V; rmd V — r. mandibularis V; rmx V — r. maxillaris V; sq — squamosum.

Остальные обозначения те же, что на рис. 1

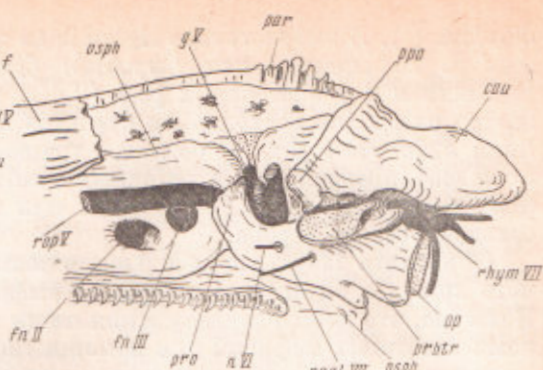


Рис. 4

Рис. 4. Череп *Triturus cristatus karelini*. Вид сбоку и немного снизу на левую глазничную и ушную области черепа. Удалена теменная кость и небно-квадратный хрящ. f — frontale; g V — ганглий тройничного нерва; n VI — n. abducens; op — operculum; pro — proc. paroticus; prbtr — proc. basitrabecularis; psph — parasphenoid; rhy VII — r. hyomandibularis VII; rpal VII — r. palatinus VII. Остальные обозначения те же, что на рис. 3

у взрослых *P. waltli* отмечает и Н. С. Лебедкина (неопубликованные данные). В черепе взрослого *Euproctus asper* длиной 11,5 см совершенно отчетливо виден шов между птеригондом и предущной костью (рис. 3, pt, pro), разросшейся здесь рострально по боковой стенке черепа и также посредством шва соединяющейся с задним краем орбитосфеноида, позади отверстия для глазодвигательного нерва. Предущная кость образует в этом месте боковую стенку не только черепа, но и канала для глубокой глазничной ветви тройничного нерва и дает опору птеригондной кости там, где последняя укрепляется на боковой стенке черепа.

У *T. cristatus karelini* длиной 13,5 см вместо proc. ascendens есть связка, соединяющая птеригондную кость с крышей черепа и разделяющая ветви тройничного нерва. На правой стороне черепа r. ophthalmicus profundus V входит в глазницу под этой связкой, на левой же через отверстие канала, дорсально ограниченного костным выростом боковой стенки (что хорошо видно после удаления части теменной кости), а латерально — разросшейся предущной костью (рис. 4, pro, rap V), как и у *Euproctus asper* (см. рис. 3). Небно-квадратный комплекс находит здесь опору вентрально на предущной кости, а птеригонд дорсально соединен связками с теменной костью и предущной (в области proc. paroticus). Между этими связками выходят челюстные ветви тройничного нерва. У *T. cristatus karelini* длиной 16—17 см наблюдается разрастание птеригондной кости дорсально по связке, заместившей хрящевой proc. ascendens, а соединение этой кости с теменной и предущной (на боковой стенке черепа) осуществляется при помощи швов.

У взрослых представителей двух других семейств — Ambystomidae и Proteidae — хрящевой восходящий отросток не сохраняется, а в той или иной степени заменяется связками, укрепляющими птеригонд на предущной и теменной костях.

Как известно, у личинок Urodela восходящий отросток хорошо развит (7, 8). У Nynobiidae на ранних стадиях развития в закладке небно-квадратного хряща обнаружен самостоятельный центр охрящевания восходящего отростка (11), что подтверждает его гомологию с suprapharyngomand-

dibulare (¹). В эмбриогенезе Hynobiidae наблюдается сочленение *proc. ascendens* со специальным выростом боковой стенки (*proc. antoticus*), имевшимся и у кистеперых рыб (^{11, 13}). После метаморфоза либо начинается резорбция восходящего отростка и замена его связками *H. keyserlingii* либо, наоборот, он остается хрящевым (*H. fischeri*) или даже окостеневаает, превращаясь в типичный эниптеригонид (*R. sibiricus*). При этом *proc. ascendens* может сочленяться или полностью срастаться с боковой стенкой осевого черепа.

Объяснить такую вариабельность восходящего отростка нёбно-квадратного хряща в онтогенезе хвостатых амфибий можно следующим образом. Известно, что способ захватывания пищи (мелких беспозвоночных) личинками хвостатых амфибий при помощи гиобранхиального аппарата в принципе сходен с тем, что предполагается для личинок кистеперых рыб и стегоцефалов (^{14, 15}): восходящий отросток прикрепляет верхний отдел челюстной дуги к заглазничной области черепа и тем самым дает жесткую опору нёбно-квадратному хрящу, несущему на своем дистальном конце весь гиобранхиальный аппарат (^{11, 15}). Как было показано выше, у взрослых животных челюстная дуга достаточно прочно укреплена покровными костями (чешуйчатой и птеригонидной) на ушной капсуле и боковой стенке черепа. Роль восходящего отростка в подвешивании нижней челюсти становится минимальной. По-видимому, именно утратой функционального значения восходящего отростка как элемента, укрепляющего челюстную дугу на осевом черепе, и вызвано наблюдаемое разнообразие в его строении, а также замена отростка связкой у взрослых хвостатых амфибий.

Сравнительный анализ состояния восходящего отростка у представителей отряда Urodela показывает, что у *R. sibiricus*, относящегося к наиболее примитивному семейству (Hynobiidae), есть замещающее окостенение, гомологичное эниптеригониду кистеперых рыб и стегоцефалов, соединенное швами как с птеригонидной костью, так и с боковой стенкой черепа. У других представителей сем. Hynobiidae и у представителей высших хвостатых амфибий — Ambystomidae, Salamandridae и Proteidae — происходит постепенная замена хрящевого восходящего отростка связкой, прикрепляющей птеригонид к теменной кости. И, наконец, у некоторых Salamandridae эта связка дополнительно укрепляется выростом птеригонидной кости, достигающим края теменной, что является дублированием первоначальной связи посредством *proc. ascendens*.

Сказанное позволяет сделать вывод, что морфофункциональные изменения восходящего отростка — постепенная редукция эниптеригонида с заменой его связкой, дублирование соединения верхнего отдела челюстной дуги с осевым черепом, осуществлявшегося восходящим отростком нёбно-квадратного хряща, выростом покровной кости птеригонида, — прослеженные в одном отряде амфибий, указывают на возможный путь филогенетического преобразования этого элемента черепа при переходе от кистеперых рыб к наземным позвоночным.

Зоологический институт
Академии наук СССР
Ленинград

Поступило
26 III 1970

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ E. Jarvik, Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. (4), 5, 1 (1954). ² T. Lajker, Zool. Jahrb. Abt. Anat., 49, (1927). ³ P. P. Suschkin, Palaeontol. Zs., 8 (1927). ⁴ J. Versluys, Vergl. Anat. Wirbeltiere, Berlin, 1927. ⁵ А. П. Быстров, И. А. Ефремов, Тр. Палеонтол. инст. АН СССР, 10, 1 (1939). ⁶ И. И. Шмальгаузен, Основы сравнительной анатомии, 1947. ⁷ F. Stadtmüller, Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, 4, 1936. ⁸ G. de Beer, The Development of the Vertebrate Skull, Oxford, 1937. ⁹ R. Wiedersheim, Morphol. Jahrb., 3, (1877). ¹⁰ Н. С. Лебекина, Тр. Зоол. инст. АН СССР, 33, 75 (1964). ¹¹ Е. Д. Регель, Тр. Зоол. инст. АН СССР, 46, 5 (1968). ¹² Е. Д. Регель, Тр. Зоол. инст. АН СССР, 33, 34 (1964). ¹³ N. Holmgren, Stensjö, Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere, Berlin, 4, 1936. ¹⁴ И. И. Шмальгаузен, Происхождение наземных позвоночных, «Наука», 1964. ¹⁵ А. С. Северцов, Тр. Зоол. инст. АН СССР, 46, 125 (1968).