

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ імені І.І. Шмальгаузена

*На правах рукопису*

УДК 591.471.4+591.3:598.816

**ШАТКОВСЬКИЙ Юрій Вацлавович**

***Ембріональний розвиток черепа деяких  
воронових***

03.00.02 - зоологія

**А в т о р е ф е р а т**  
**дисертації на здобуття наукового ступеня**  
**кандидата біологічних наук**

**Київ - 1996**



AB 36.678

Дисертацією є рукопис

Робота виконана у відділі еволюційної морфології хребетних Інституту зоології ім. І.І.Шмальгаузена НАН України.

Науковий керівник - доктор біологічних наук, професор  
Михайло Фотійович Ковтун

Офіційні опоненти - доктор біологічних наук, професор  
Віталій Петрович Новак  
кандидат біологічних наук  
Ростислав Йосипович Лихотоп

Провідна установа -

- Мелітопольський державний педагогічний інститут

Захист відбудеться "11" лютого 1997р. на засіданні спеціалізованої ради Д.01.85.01. при Інституті зоології ім. І.І.Шмальгаузена НАН України за адресою:  
252601, Київ-30, вул. Богдана Хмельницького, 15.

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці Інституту зоології ім. І.І.Шмальгаузена НАН України.

Автореферат розіслано "4" січня 1997р.

Вчений секретар  
спеціалізованої ради  
кандидат біологічних наук

В.В.Золотов

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Зародок птахів є класичним об'єктом для вирішення найрізноманітніших завдань ембріології. За більш ніж двоохотричну історію досліджень в більшій чи меншій мірі вивчено ембріогенез майже всіх систем органів. Проте, незважаючи на значну увагу вчених до ембріонального розвитку птахів (що в значній мірі пов'язано з легкістю отримання матеріалу), ембріогенез їх черепа вивчався дуже мало. Як правило, в дослідженнях, які торкаються ембріогенезу черепа птахів, розглядаються лише окремі його компоненти і часто лише на певних стадіях розвитку. Дослідження ембріонального розвитку черепа в цілому проведено небагатьма авторами (Сушкин, 1898; de Beer, 1937; Engelbrecht, 1958; Müller, 1963; Toerien, 1971; de Kock, 1985). Крім того, в переважній більшості робіт розглядається розвиток тільки кісткового, або тільки хрящового черепа. Наслідком цього стало накопичення цілої низки дискусійних, або невирішених питань щодо розвитку окремих компонентів черепа (і особливо хондрокраніума).

Аналіз літератури показав, що на сьогодні в тій чи іншій мірі ембріональний розвиток черепа вивчався на представниках двадцяти родин птахів. Однак лише деякі з цих досліджень розглядають череп в цілому (ще менше на всіх етапах його становлення). Ряд горобцеподібні виявився одним із найменш вивчених. Є лише фрагментарні дані стосовно ембріонального розвитку черепа представників родини воронових (Jollie, 1957; Slabý, 1985b); представники саме цієї родини птахів були запропоновані для дослідження.

Мета і завдання дослідження. Метою роботи було дослід-

ЛНБ ім. В. Стефанива  
ДНУ України

ження ембріонального розвитку черепа деяких воронових. Оцінка можливості використання отриманих матеріалів для вирішення філогенетичних завдань. Особлива увага в цих дослідженнях приділялась вивченню розвитку хрящового черепа птахів. При цьому ставилися такі завдання:

1. Вивчити динаміку закладки, диференціації і росту хрящового і кісткового черепа воронових в ході ембріонального розвитку.

2. Порівняти ембріональний розвиток черепа воронових з розвитком цього відділу скелета у деяких інших птахів.

3. Розглянути і обговорити деякі дискусійні питання щодо розвитку хрящового і кісткового черепа птахів.

4. На основі аналізу власного матеріалу і літературних даних зробити спробу визначити ознаки кондрокраніума, які можуть бути використані для фенетичного порівняння.

Новизна та практичне значення роботи. Вперше для родини воронових описані строки, порядок закладення і особливості розвитку компонентів кондро- і остеокраніума. Зроблено порівняльно-ембріологічний аналіз розвитку кондрокраніума деяких представників родини воронових та інших родин птахів. На основі порівняння будови і розвитку черепа грака і деяких інших воронових виділено ряд специфічних для цієї родини рис (кількість та локалізація центрів скостеніння крилоподібної, передсуглобової і піднебінної кісток; спосіб розвитку cartilago orbitalis і atrioturbinale, pila occipitalis і т.д.).

Застосовано метод кластерного аналізу для порівняння ембріологічних даних, а також виділено ряд структур, які можуть бути використані для подібного аналізу. Вперше зроблено анатомічний опис будови дефінітивного черепа грака.

Отримані дані доповнюють та уточнюють наукові факти, які стосуються ембріогенезу черепа птахів. Результати дослідження можуть бути використані при викладенні курсу порівняльної ембріології, порівняльної анатомії та орнітології.

Апробація результатів і публікації. Матеріали щодо окремих аспектів біології воронних доповідалися на наукових конференціях Мелітопольського державного педагогічного інституту (1990-1992рр.); були представлені на Всесоюзній науково-методичній нараді зоологів педвузів (Махачкала, 1990) та на 10-й Всесоюзній орнітологічній конференції (Вітебськ, 1991). Результати дослідження ембріонального розвитку черепа воронних обговорювалися на засіданнях відділу еволюційної морфології хребетних Інституту зоології ім. І.І.Шмальгаузена (1993-1996рр.).

Структура та обсяг роботи. Робота складається із вступу, шести розділів, висновків, а також списку літератури та додатків, викладених на 275 сторінках (основний текст складає 149 сторінок), текст ілюстрований 102 малюнками і 8 таблицями. Список літератури містить 170 назв.

## ЗМІСТ РОБОТИ

### ВСТУП

Обґрунтовано актуальність роботи, сформульовані мета і завдання дослідження.

### 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

#### 1.1. Вивчення окремих аспектів ембріонального розвитку птахів

Незважаючи на те, що ембріони птахів досить часто використовуються для вирішення найрізноманітніших завдань ембріології (Бер, 1950; Willier, 1937; Olsen, 1942; Spratt, 1946;

Saunders, 1948; Amprino, 1965; Cairns, 1965; Gallera, 1971; Toole, Trelstad, 1971; Karfunkel, 1973; Bellairs, Lorenz, Dunlap, 1978; Kulyk et al., 1989 та ін.), розвиток їх черепа розглядався лише поверхово чи навіть взагалі залишався поза увагою (Lillie, 1924; Бэр, 1950; Бордаиловская, 1953; Шмидт, 1953; Рольник, 1968; Карлсон, 1983; Дольник, 1995 та ін.).

### 1.2. Вивчення будови дефінітивного

#### черепа птахів

Дослідження будови дефінітивного черепа птахів було зроблено за останні сто років. Будову черепа дорослих особин птахів в цілому розглянуто в оглядових статтях (Jollie, 1957; Butendieck, Wissdorf, 1982). Переважна більшість праць присвячена вивченню окремих компонентів черепа (Lebedinsky, 1920; Hofer, 1949; 1954; Bock, 1960; Werner, 1963; Даержинский, 1966; Baumel, 1967; Baumel, Gerohman 1968; Bock, Kummer, 1968; Buben-Waluszewska, 1968; Richards, 1968; Hillebrand, 1975). Детальний опис будови черепа представників родини воронових в літературі відсутній.

### 1.3. Вивчення ембріонального розвитку

#### черепа птахів

Основоположною у вивченні ембріогенезу черепа птахів вважається праця В.К.Паркера "Про структуру і розвиток черепа у страусів" (цит. за Toerien, 1971). Істотним внеском у дослідження ембріогенезу черепа птахів була праця П.П.Сушкіна (Сушкин, 1898). Опублікована в 1934 році праця Дж. де Віра і Е.Баррінгтона (de Veer, Barrington, 1934) значно розширила межі досліджень, оскільки автори порівняли будову і розвиток черепа птахів з такими у плазунів і осавців. Крім того вони стандартизували розрізнену на той час термінологію.

З середини ХХ-го століття вивчення черепа птахів проводилося в основному в школах С.Дж.С.де Вільдирса в Південно-Африканській Республіці і Д.Штарка в ФРН. Дослідники торкнулися найрізноманітніших аспектів морфології та розвитку черепа (Prins, 1951; Crompton, 1953; Frank, 1954; de Kock, 1955, 1985; Engelbrecht, 1958; Müller, 1961, 1963; Saayman, 1963; Schoonees, 1963; Toerien, 1971).

Особливої уваги заслуговують роботи М.Т.Джоллі (Jollie, 1957) і О.Слабі (Slabý, 1951 - 1985), оскільки автори дослідили розвиток окремих частин черепа на прикладі багатьох видів птахів.

## 2. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Матеріалом для вирішення поставлених завдань слугували головним чином ембріони грака (*Corvus frugilegus*) різних стадій насиджування, а також ембріони ворони сірої (*Corvus corona corax*) і сороки (*Pica pica*). Крім того, досліджувалася будова черепа дорослих особин грака. Матеріал зібрано автором протягом 1993 - 1996 рр. в Приазовському районі Запорізької області. Інкубація яєць здійснювалась як природним шляхом, так і штучно за допомогою побутового інкубатора "Наседка-1". З метою визначення терміну (доби) інкубації в гніздах, де кладка складала 2-4 яйця, простим олівцем позначалися всі яйця (декілька кіл навколо гострого кінця яйця). Щойно відкладене яйце позначалося (шляхом наклеювання цифр), а в журнал занотовувалась дата відкладення відповідного яйця (відповідна цифра). Через певні проміжки часу яйця вилучалися із гнізд (яйця які проходили інкубацію в штучних умовах вилучалися відразу після їх відкладення).

Основними методиками дослідження були: макроскопічна

препаровка із застосуванням стереоскопічного мікроскопа МБС-9; біологічна і хімічна мацерація м'яких тканин (за Заславським, 1966); гістологічні методи обробки матеріалу: обезводнення, заливання парафіном, виготовлення серійних зрізів; мікроскопічний аналіз гістопрепаратів та їх фотографування; виготовлення тотальних освітлених препаратів з попереднім фарбуванням (по Simons, van Horn, 1979).

Співставлення ознак хондрокраніума проводилося стандартними методами кластерного аналізу. Підрахунки проводилися на ПЕОМ типу ЕС-1841 за допомогою статистичного пакета CSS/3 (StatSoft, Inc., 1991, США).

При описі кісткового черепа ембріонів, а також дефінітивного черепа воронових за основу було взято термінологію, приведену у Nomina anatomica avium (1979). Враховано також доповнення, зроблені Е.Бутендіком і Х.Вісдорфом (Butendieck, Wissdorf, 1982).

Назви компонентів хрящового черепа приведені по Дж.де Коку (de Kock, 1985). У деяких випадках анатомічні терміни були запозичені із Дв.Енгельбрехта (Engelbrecht, 1958), М.Тоєрієна (Toerien, 1971) і Н.С.Лебедкіної (Лебедкина, 1979).

### 3. ЕМБРІОНАЛЬНИЙ РОЗВИТОК ЧЕРЕПА ВОРОНОВИХ

(матеріали автора)

Наведені результати дослідження ембріонального розвитку черепа деяких видів воронових (грака, сороки, ворони сірої). Основна увага надана вивченню будови та розвитку хрящового черепа грака.

#### 3.1. Розвиток хрящового черепа грака

Ембріональний розвиток хрящового черепа грака проходить з четвертої до вісімнадцятої доби інкубації.

Першим (4-та доба інкубації), дорсально від орального кінчика хорди, починає хрящівити акрохордальний хрящ.

Надалі (5-та доба інкубації) акрохордальний хрящ поширюється дорсо-латерально як *pila antotica*. Аборально від акрохордального хряща починають хрящівити: передні парохордальні, завиткова частина вушної капсули, зачатки потиличних хребців.

Схрящовіння центральної частини базальної пластинки спостерігається на 6-ту добу інкубації. На цьому етапі ембріогенезу починає хрящівити канална частина вушної капсули, задня частина *cartilago orbitalis*, верхньополярні хрящі, полярні хрящі, трабекулярні хрящі, мандибулярна дуга, *corula* (із двох центрів), *ceratobranchiale* і *columella auris*.

На 7-му добу інкубації дуги потиличних хребців зливаються і формують *pars lateralis* потиличної області базальної пластинки. Вентро-латерально від аборальної частини *pars canalicularis* вушної капсули хрящівіє *cartilago metoticum*. Відбувається злиття трабекули і полярного хряща з утворенням трабекуло-полярної балочки. З'являється інфраполярний відросток. Починають хрящівити передочні корінці передньої частини *cartilago orbitalis*. Два зачатки *corula* зливаються в єдину структуру. Починає хрящівити *epibranchiale*.

8-а доба інкубації. На аборальному краї базальної пластинки розвивається *pila occipitalis*. Починає хрящівити мезенхімна тканина між *cartilago metoticum* і базальною пластинкою. Орально від блукаючого нерва починає хрящівити *commissura prevaginalis*, а між каналною і завитковою частинами вушної капсули - дорсальна завитково-канална комісура (сполука). В передній частині базальної пластинки в резуль-

таті реорбції утворюється *fen. basicranialis post.* В мезенхімному зачатку задньої частини *cartilago orbitalis* з'являється латеральний центр схрящовіння. Починається формування *septum interorbitale*. Носова перетинка з'являється як дорсально направлений виріст оральної частини трабекуло-полярної балочки. В дистальній частині *columella auris* починають хрящівити *pr. infracolumellaris* і *pr. supracolumellaris lateralis*. Присутні три відростки меккельового хряща: медіальний, латеральний, задньосуглобовий. Очноямковий і вушний відростки квадратного хряща вже добре розвинені.

9-а доба інкубації. В результаті реорбції базальної пластинки частина хорди стала відкритою дорсально. Частково реорбується медіальна частина акрохордального хряща і *pila antotica*. Між завитковою і каналною частинами вушної капсули почала хрящівити передлицева комісура. Інфраполярний відросток злився з виступом на базальній пластинці. На дорсо-латеральному краї передочного корінця схрящовіла *com. sphenethmoidalis*. Від дорсального краю останньої починає хрящівити *planum suprasetale*. Два отвори присутні в носовій перетинці. Почала хрящівити *tectum nasi*. *Planum antorbitale* схрящоває аборальніше носового мішечка. В дистальній частині *columella auris* із незалежного центру почала хрящівити *stylohyale*. Латеро-орально від *corula* почав хрящівити *cartilago paraglossalis*.

10-а доба інкубації. Почав хрящівити передвушний відросток вушної капсули. Із незалежного центру хрящівіть *tectum synoticum*. Хрящовий міст між *cartilago metoticum* і базальною пластинкою схрящовів. На оральному краї *cartilago metoticum* розвивається три відростки. *Septum interorbitale* збільшилася

у висоту, в її дорсо-аборальній частині з'явився отвір. Tectum nasi поширюється далі орально і латерально. Почала хрящовити maxilloturbinale. В результаті резорбції носової перетинки дорсально fen. septalis утворилось маленьке третє вікно. В columella auris pr. infracolumellaris і stylohyale зливаються між собою, а з незалежного центру почав хрящовити pr. extracolumellaris.

11-а доба інкубації. Відбувається зближення каналних частин вušних капсул. Незалежний центр схрящовіння tectum synoticum зливається з каналною частиною вušної капсули. Медіальний край передлицевої комісури поширюється на латеральний край базальної пластинки (орально від завиткової частини вušної капсули). Окремі центри схрящовіння задньої частини cartilago orbitalis злились в єдину структуру. Pila antotica spuria почала хрящовити як маленький виступ на латеральному краї базальної пластинки аборально від pila antotica. В аборальній частині tectum nasi утворився pr. tectalis. Tectum nasi загортається вентрально і утворює cupola anterior (орально), atrioturbinale (латеро-орально) і maxilloturbinale (латеро-аборально). Додаткова atrioturbinale утворилася як виріст на внутрішній поверхні tectum nasi і носовій перетинці. Квадратний і меккелів хрящі стали незалежними. Частина дна вušної капсули резорбувалася і перетворилася у foramen ovalis. Почав хрящовити pr. supra-columellaris medialis.

12-а доба інкубації. Tectum synoticum почала поширюватися дорсально. Маленький виступ з'являється на медіо-аборальному краї задньої частини cartilago orbitalis, якраз навпроти pila antotica spuria. Аборальний край planum

supraseptale зливається з дорсальним краєм septum interorbitale. Бокова стінка носової капсули проходить дорсальніше atrioturbinale і загортається медіально. Atrioturbinale (як і maxilloturbinale) сувієподібно загорнута. Аборальний край atrioturbinale переходить неперервно в аборальний край paries nasi. Єдиний край цих двох структур утворює вентрально направлений поперечний гребінь.

13-а доба інкубації. Pila occipitalis щільно прилягає до вентральної межі між заднім півколовим каналом і tectum synoticum. Аборально спрямований відросток задньої частини cartilago orbitalis і передвухний відросток каналної частини вушної капсули зблизилися. Відросток вентро-аборального краю задньої частини cartilago orbitalis і pila antotica spuria почали зростатися. Дорсо-медіальний край cartilago metoticum злився з виступом латерального півколового каналу. Дорсальний край septum interorbitale потовщився. Почалася реорбція planum supraseptale. Широка смужка мезенхіми, яка сполучає maxilloturbinale і planum antorbitale, схрящовіла. Cupola anterior поширюється далі вентрально і тепер повністю покриває оральний кінець носового мішечка.

14-а доба інкубації. Дорсальна частина tectum synoticum схрящовіла як тривершинний гребінь. Очноямково-капсулярний виріст вентро-аборального краю задньої частини cartilago orbitalis зливається з латеральною поверхнею оральної частини передвухного відростка вушної капсули, утворюючи очноямково-капсулярну комісуру. Значна реорбція трабекуло-полярної балочки відбулася в оральній частині носової капсули. Вентро-латеральний кут planum antorbitale поширився латерально під очне яблуко, залишаючи нехрящовілу ділянку для

проходження верхньощелепної гілки трійчастого нерва. Перші ознаки резорбції з'явилися в меккельовому хрящі.

15, 16-а доба інкубації. Активне скрящовіння хондрокра-  
ніума припиняється. Дорсально від tectum synoticum з'явилася  
пара хрящових пластинок. Хрящовий зв'язок між pila antotica  
spuria і аборальною поверхнею задньої частини cartilago  
orbitalis повністю резорбується. Дорсальний край задньої  
частини cartilago orbitalis резорбувався. Меккелів хрящ ре-  
зорбувався на деякій відстані від орального кінця. Передно-  
совий відросток майже повністю резорбувався. Повністю резор-  
бувалася трабекула в районі fenestra septalis, перетворюючи  
останню у вирізу.

17, 18-а доба інкубації. Резорбція структур хондрокра-  
ніума стає домінуючим процесом. Planum supraseptale переднь-  
ої частини cartilago orbitalis повністю резорбується. Вся  
латеральна стінка нюхового каналу, таким чином, зникає, і  
нюховий нерв тепер перетинає очну ямку по всій її довжині. В  
носовій капсулі трабекуло-полярна балочка повністю резорбу-  
ється. В результаті цього черепно-лицевий отвір перетворю-  
ється в черепно-лицеву вирізу. Вентральна частина cirrula  
anterior поширюється аборально і майже досягає рівня додат-  
кової atrioturbinale. Вентро-медіальний край planum  
antorbitale впирається в septum interorbitale, проте злиття  
між цими структурами не відбувається.

### 3.2. Розвиток кісткового черепа грака

Перші ознаки костеніння з'являються в черепі грака на  
восьму добу інкубації. Строки закладення кісток і кількість  
центрів скостеніння представлені у таблиці 1.

До початку вилуплення в ембріона грака не почався про-

Табл.1. Доба закладки і кількість центрів скостеніння кісток черепа в ембріогенезі грака.

Назва кістки	Кількість центрів	Доба закладки
Квадратно-вигина (os quadratojugale)	1	8
Крилоподібна (os pterygoideum)	2	9
Надкутова (os supraangulare)	1	9
Піднебінна (os palatinum)	3	10
Носова (os nasale)	1	10
Луската (os squamosum)	1	10
Передщелепна (os premaxillare)	2	10
Кутова (os angulare)	1	10
Зубна (os dentale)	1	10
Ceratobranchiale	1	10
Основна потилична (os basioccipitale)	3	11
Парасфеноїд (os parasphenoidale)	7	11
Передньолобова (os prefrontale)	1	11
Леміш (vomer)	2	11
Щелепна (os maxillare)	1	11
Пластинчаста (os spleniale)	1	11
Передсуглобова (os prearticulare)	2	11
Лобова (os frontale)	1	12
Основно-клиноподібна (os basisphenoidale)	2	12
Тім'яна (os parietale)	1	13
Бокова потилична (os exoccipitale)	1	13
Передня вушна (os prooticum)	1	16
Верхня потилична (os supraoccipitale)	2	17
Квадратна (quadratum)	1	17

цес костеніння таких кісток: задньої вушної (os opisthoticum), верхньої вушної (os epitoticum), очноямково-клиноподібної (os orbitosphenoidale), серединної нюхової (os mesethmoidale), бокової нюхової (os ectethmoidale), суглобової (os articulare), columella auris, а також елементів під'яєжикового скелету, за виключенням ceratobranchiale.

### 3.3. Порівняльний аналіз ембріонального розвитку хондрокраніума сороки, ворони сірої і грака

Встановлено, що будова та розвиток елементів хондрокраніума у досліджуваних видів воронових подібні і відрізняються лише в деталях. Основні відмінності такі: отвір в задній частині cartilago orbitalis добре розвинутий у со-

роки і грака, у ворони сірої він незначний, або відсутній; *tectum synoticum* досягає значного ступеня розвитку у грака і ворони сірої, у сороки вона менш розвинена; *pila antotica* сороки з'єднується з вушною капсулою за участю смуги хряща, у грака і сірої ворони такий зв'язок відсутній; задньосуглобовий відросток не чітко виражений у грака і сірої ворони, у сороки цей відросток добре розвинений.

#### 4. ПОРІВНЯЛЬНО-ЕМБРІОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ РОЗВИТКУ ХОНДРОКРА- НІУМА ПТАХІВ (обговорення результатів дослідження)

##### 4.1. Хордальна частина хондрокраніума

Порівнюється розвиток таких структур: акрохордальний хрящ, передні парахордалиї і перихордальна пластинка, вушна капсула, комісури між завитковою і каналною частинами вушної капсули, полярно-парахордальна комісура, *pila antotica*, *cartilago metoticum*, *fen. basicranialis post.*, *pila occipitalis*, *pila antotica spuria*, очноямково-капсулярна комісура, хрящі покрівлі хондрокраніума. Саме закладення і формування цих структур є найбільш дискусивними.

Зроблено висновок, що різниця в описі розвитку тих чи інших структур, у різних авторів, значною мірою пов'язана з недостатньою кількістю вивчених стадій, застосуванням різних методик та певною суб'єктивністю при визначенні і описуванні не чітко обмежених структур.

Наші факти свідчать: акрохордальний хрящ хрящові першим; на ранніх етапах розвитку присутні передні парахордалиї; канална частина вушної капсули хрящуві із незалежного центру, а завиткова частина у зв'язку із базальною пластинкою; між каналною і завитковою частинами вушної капсули розвиваються три комісури; *cartilago metoticum* хрящові із

незалежного центру (7 доба), потім зливається з вушною капсулою, далі стає знову незалежним (9 доба) і знову встановлює контакт з вушною капсулою (11 доба); *pila antotica spuria* утворюється з двох частин; очноямково-капсулярна комісура є наслідком зростання передвухного відростка вухної капсули і очноямково-капсулярного відростка *cartilago orbitalis*.

У всіх воронових в результаті резорбції розвивається *fen. basicranialis post.*, а покривля черепа формується виключно за рахунок *tectum synoticum*. Відросток на оральній поверхні *pila occipitalis* у воронових згадується нами вперше і, напевне, є характерною рисою воронових. Вперше нами описана комісура, яка сполучає *pila antotica* і вухну капсулу у сороки.

#### 4.2. Прехордальна частина кондрокраніума

Порівнюється розвиток таких структур, як: трабекула, інтертрабекула, гіпофізарний отвір, квадрато-полярна комісура, основно-крилоподібний відросток, інфраполярний відросток, інфракаротидна комісура, *septum interorbitale*, *cartilago orbitalis*, очноямково-капсулярний відросток, задній очноямковий відросток.

Наші матеріали показують, що: в ембріогенезі грака квадратно-полярна комісура не хрящовіс; основно-крилоподібний відросток досягає значних розмірів, але на момент видуплення сильно редукується; інфракаротидна комісура формується головним чином за рахунок інфраполярного відростка; *com. sphenethmoidalis* передньої частини *cartilago orbitalis* зберігається до кінця ембріогенезу; верхня частина *cartilago orbitalis* рудиментарна; очноямково-капсулярний відросток

добре розвинений, тоді як задній очноямковий відросток невідрааний.

Вперше описано два центри скрящовіння задньої частини cartilago orbitalis у грака. Характерними для цього виду є перетворення, які відбуваються в області гіпофізарного отвору (розвиток "прекаротидної комісури" та комісури, яка розділяє гіпофізарний отвір і fen. basicranialis post.).

У всіх воронових в septum interorbitale присутня fenestra septalis.

Виходячи із власних і літературних даних зроблено висновок, що прехордальна частина черепа є більш мінливою у порівнянні з його хордальною частиною.

#### 4.3. Носова капсула

Порівнюється розвиток таких структур, як: носова перетинка, tectum nasi, planum antorbitale, atrioturbinale, maxilloturbinale.

Встановлено, що у грака носова перетинка хрящові в дорсо-оральному напрямку; в носовій перетинці розвивається три отвори; хрящовіння tectum nasi поширюється від передорбітальних корінців в оральному напрямку; окремий центр хрящовіння параназального хряща відсутній; planum antorbitale хрящові із незалежного центру, з часом вона встановлює контакт з tectum nasi і maxilloturbinale.

В atrioturbinale воронових внутрішні листки (першого, другого і третього порядків) рудиментарні, а зовнішні - навпаки - добре розвинені. Більшість авторів вважає, що atrioturbinale птахів розвивається як виріст вентрального краю tectum nasi. Однак, наші дані свідчать про те, що цей хрящ утворюється в результаті загортання tectum nasi. Тобто

це говорить про те, що maxilloturbinale і atrioturbinale розвиваються за єдиним принципом.

#### 4.4. Вісцеральний скелет

Порівнюється розвиток таких структур: квадратний хрящ, меккелів хрящ, columella auris, sorula, ceratobranchiale, epibranchiale, cartilago paraglossalis.

Встановлено, що в ході ембріонального розвитку грака меккелів і квадратний хрящ починають хрящовіти із окремих зачатків, потім зачатки зливаються, а з часом обидва елементи мандибулярної дуги знову стають незалежними; латеральний і задньосуглобовий відростки меккельового хряща не досягають значних розмірів, медіальний відросток навпаки добре розвинений; columella auris починає хрящовіти із незалежного центру (6 доба), потім вона зливається з вушною капсулою (7-8 доба), а з часом знову стає незалежною (11 доба); відростки columella auris хрящовіють із незалежних центрів (pr. supracolumellaris lateralis (8 доба), pr. infracolumellaris (8 доба), pr. extracolumellaris (10 доба) і stylohyale (9 доба), pr. supracolumellaris medialis (11 доба), далі у розвитку вони зливаються в єдину структуру; sorula хрящовіє із двох центрів; на оральному кінці sorula розвивається під'язиковий відросток.

#### 4.5. Спроба застосування кластерного аналізу для

##### порівняння ембріологічних даних

За допомогою методу кластерного аналізу порівняно будову хондрокраніума (враховуючи його постійну трансформацію) десяти видів птахів, а саме: крижня, (*Anas platyrhynchos*, de Beer, 1937), пінгвіна (*Spheniscus demersus*, Crompton, 1953), страуса (*Struthio camelus*, Frank, 1954) ткача (*Euplectes*



Отримані результати підтвердили можливість використання кластерного аналізу для вирішення питань систематики.

## 5. ПОРІВНЯЛЬНО-ЕМБРІОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ РОЗВИТКУ ОСТЕОКРА- НІУМА ПТАХІВ (обговорення результатів дослідження)

Розглянуто найдискусійніші питання відносно скостеніння деяких кісток черепа птахів.

### 5.1. Скостеніння нейрокраніума

Скостеніння основної потиличної кістки починається із двох розташованих один навпроти одного (з обох боків базальної пластинки) центрів. Верхня потилична кістка також формується із двох (розташованих з протилежних сторін *testum supoticum*) центрів скостеніння. І в першому, і в другому випадках спостерігається "двошарове" скостеніння. Подібним чином іде розвиток бокової потиличної і основної клиноподібної кісток (такий розвиток не відмічається іншими авторами).

У грака відмічено сім центрів скостеніння парасфеноїда: парні - селаларасфеноїд, аларасфеноїд, базипарасфеноїд і непарний - ростропарасфеноїд. Така ж кількість центрів скостеніння відмічена для курки (Jollie, 1957). Проте не виключено, що кількість центрів скостеніння парасфеноїда більша.

### 5.2. Скостеніння вісцерального скелету

Крилоподібна кістка грака розвивається із двох центрів, однак, суглоб між двома частинами кістки не утворюється (як це відбувається у більшості птахів). В ході ембріонального розвитку центри зливаються. Тобто в черепі грака крилоподібна кістка зчленовується безпосередньо з піднебінною кісткою.

Три центри скостеніння відмічено для піднебінної кістки. Така кількість центрів скостеніння піднебінної кістки відмічена нами вперше.

Осифікація передсуглобової кістки грака починається з двох центрів скостеніння. В літературі згадується лише один центр скостеніння цієї кістки.

#### 6. ПРО СТИМУЛЮЮЧІ ФАКТОРИ ОСТЕО- І ХОНДРОГЕНЕЗУ.

Проблема стимуляції процесів хондро- і остеогенезу досить актуальна, вона привертала увагу багатьох вчених (Holtzer, 1964; Nay, 1973; Борквардт, 1982; Vasan, 1987; Михайлов, 1988; Kulyk et al., 1989; Родионова, 1989; Мажуга, Домашевская, 1990; Мажуга, Житников, Ницевич, 1993 та ін.). В якості основних стимуляторів вважаються: високомолекулярні білкові сполуки, що виділяються самими скелетогенними клітинами, або клітинами уже сформованих структур (хорда, нервова трубка і т.д.); ущільнення мезенхіми, або накопичення критичної її маси; проникнення кровеносних судин і т.д.

У розділі проблема стимуляції остео- і хондрогенезу розглядається з точки зору закономірностей органогенезів (по А.М.Северцову).

### В И С Н О В К И

1. Хрящовіння черепа грака починається на 4-ту добу інкубації. З 8-ї доби, одночасно з процесом хондрогенезу відбувається резорбція окремих ділянок хондрокраніума.

2. Костеніння черепа грака починається на 8-му добу інкубації (з'являються перші ознаки скостеніння квадратно-видільної кістки). Осифікація більшості кісток починається між 9 і 12 добою інкубації. Деякі кістки скостенівають за межами ембріогенезу (os opisthoticum, os epitoticum, os

orbitosphenoidale, os mesethmoidale, os ectethmoidale, os articulare, columella, а також елементи під'язикового скелету, за виключенням ceratobranchiale).

3. Розвиток хондрокраніума досліджених видів воронових відбувається подібно до розвитку такого у інших видів птахів. Особливості розвитку відмічено для: atrioturbinale, передлицевої комісури, pila antotica spuria (грак), носової перетинки (грак). Вперше відмічено: відросток на оральній поверхні pila occipitalis (грак, сорока, ворона сира), два центри хрящовіння задньої частини cartilago orbitalis (грак), комісура, яка сполучає pila antotica і вушну капсулу (сорока).

4. Розвиток остеокраніума грака має ряд особливостей. Вперше відмічено три центри скостеніння піднебінної кістки і два центри скостеніння передсуглобової кістки. Скостеніння потиличних кісток відбувається одночасно з обох боків хряща (базальної пластинки і tectum synoticum). Відмічено три центри скостеніння основної потиличної кістки та два центри скостеніння (розташованих один павпроти одного) верхньої потиличної кістки.

5. Прехордальна частина черепа в своєму розвитку є більш мінлива і динамічна у порівнянні з хордальною. Очевидно це обумовлено тим, що в прехордальній частині закладаються і розвиваються органи чуття та щелепний апарат .

6. Щодо дискусійних питань ембріогенезу окремих структур черепа птахів, наші результати показали що:

- cartilago metoticum, tectum synoticum хрящовіуть із окремих центрів в межах єдиного мезенхімного зачатка;

- на ранніх етапах хондрогенезу черепа присутні передні

парахордалії;

- очноямоквий відросток квадратного хряща в піднебінною частиною palatoquadratum;

- парасфеноїд птахів скостеніває з семи (можливо восьми) центрів скостеніння;

7. Реаультати кластерного аналізу в цілому співпадають з існуючими на сьогодні уявленнями про родові зв'язки птахів, що свідчить про придатність цього методу для порівняння ембріологічних даних.

#### ДРУКОВАНІ РОБОТИ З ТЕМИ ДИСЕРТАЦІЇ

##### Статті

1. Шатковский Ю.В. Окостенение основания мозговой коробки в эмбриогенезе грача (*Corvus frugilegus frugilegus*) //Вестник зоологии. - 1996. - N 4 - 5. - С.88-92.

2. Шатковский Ю.В. Окостенение висцерального скелета в эмбриогенезе грача (*Corvus frugilegus frugilegus*) //Вестник зоологии. - 1996. - N 6. - С.56-60.

##### Тези

1. Митяй И.С., Шатковский Ю.В., Пастух М.В., Наumenко О.В. Успешность размножения грача в разных частях колонии //Материалы Всесоюзного научно-методического совещания зоологов педвузов. - 1990. - Ч.2. - С.271-272.

Шатковский Ю.В. Эмбриональное развитие черепа некоторых вороновых.

Диссертация на соискание учёной степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.02 - зоология. Институт зоологии им. И.И.Шмальгаузена НАН Украины, Киев, 1996.

Исучена динамика эмбрионального развития черепа трех представителей семейства вороновые (*Corvus corone cornix*, *Corvus frugilegus* f., *Pica p. fennorum*). Проведен сравнительно-эмбриологический анализ развития хондро- и остеокраниума птиц. С помощью кластерного анализа установлены фенетические отношения между наиболее изученными видами птиц.

Shatkovsky Y. Embryonic development of the skull in some species of Corvidae.

Dissertation for obtaining the degree of Kandidat of Sciences (Biol.). Speciality - 03.00.02 - zoology. Schmalhausen Institute of Zoology, Nati. Acad. Sci. Ukraine, Kyiv, 1996.

The dynamics of the embryonic development of the skull in three species of Corvidae has been investigated (*Corvus corone cornix*, *Corvus frugilegus* f., *Pica p. fennorum*).

The comparative embryologic analysis of the development of chondro- and osteocranium of birds has been made. With the use of the cluster analysis phenetic relations between the most studied species of birds have been established.

Ключові слова:

Corvidae, *Corvus frugilegus frugilegus*, *Corvus corone cornix*, *Pica pica fennorum*, хондрокраниум, остеокраниум, ембриогенез.





---

Підписано до друку 23.12.96г. Формат 60x84/16.  
Ум. друк. арк. 1,0. Обл.-вид. арк. 1,0.  
Тираж 100. Зам. 122.

---

Відділ оперативної поліграфії  
Центру "Міжнародна освіта"  
тел. 227-37-86, 227-12-75

440569

AB 36.678