
КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 598.1

Статья посвящена
российскому зоологу, профессору
Михаилу Михайловичу Новикову (1876–1965).

**О ЗАЧАТКАХ ПАРАФИЗА И ЭПИФИЗА У ЗАРОДЫШЕЙ ГЕKKОНА
CORRELOPHUS CILIATUS НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ЭМБРИОНАЛЬНОГО
РАЗВИТИЯ**

© 2025 г. Д. П. Вингерт*, Е. Л. Гонобоблева**

Санкт-Петербургский государственный университет, биологический факультет, кафедра эмбриологии, Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: vingert.31@mail.ru

**e-mail: gonobol@mail.ru

Поступила в редакцию 28.02.2025 г.

После доработки 20.03.2025 г.

Принято к печати 25.03.2025 г.

Теменной комплекс и ассоциированные с ним структуры головного мозга составляют эпителиамус. В эмбриональном развитии они формируются в крыше промежуточного мозгового пузыря. Структуры эпителиамуса вызывают большой интерес ученых из-за вовлеченности их в важнейшие физиологические функции организмов млекопитающих и других позвоночных. Особенный интерес вызывают животные, у которых теменной комплекс обладает фоторецепторной функцией и в составе которого присутствует парапинеальный орган (теменной глаз). Он описан у миног, некоторых костистых рыб, бесхвостых амфибий и особенной сложности достигает у рептилий. Мы впервые описали ранние стадии развития парафиза и эпифиза у геккона из семейства *Diplodactylidae* — реснитчатого бананоеда (*Correlophus ciliatus*). Зачатки возникают как два независимых выроста крыши промежуточного мозгового пузыря, локализованные соответственно на передней и задней его границах. Параллельно с развитием эпителиамических структур происходит постепенное развитие сети кровеносных сосудов этой области головного мозга. Оформление кровеносного синуса в теменной области зародыша *C. ciliatus* происходит к 33-й стадии развития, до появления хрящевых закладок черепа. Анализ литературных данных показал, что развитие зачатков эпителиамических структур у *C. ciliatus* сходно с их развитием у черепах, у которых, как и у гекконов, теменной комплекс не имеет парапинеального органа.

Ключевые слова: парафиз, эпифиз, промежуточный мозг, рептилии, гекконы, эмбриональное развитие

DOI: 10.31857/S0475145025010045, **EDN:** KVDTRN

ВВЕДЕНИЕ

Формирование головного мозга позвоночных животных в ходе эмбрионального развития начинается с нейруляции и завершается формированием важнейшего отдела центральной нервной системы. По завершении нейруляции головной отдел нервной трубки подразделяется на три первичных мозговых пузыря: передний, средний и задний. Передний мозговой пузырь вскоре разделяется на конечный (telencephalon) и промежуточный (diencephalon) мозговые пу-

зыри. Основная функция промежуточного мозга у позвоночных связана со зрительным анализатором (Бочаров, 1988). Кроме того, в эпителиамической и гипоталамической областях дифинитивного промежуточного мозга находятся важнейшие нейросекреторные железы: эпифиз и гипофиз. Из латеральных стенок промежуточного мозгового пузыря в эмбриогенезе всех позвоночных животных формируются латеральные глаза, а из выпячиваний в медианной части его крыши (эпителиамуса) формируются теменной комплекс и прилегающий к нему парафиз. Де-

финитивный теменной комплекс обладает нейросекреторной функцией, наиболее известный и исследованный продукт его секреции — гормон мелатонин. Теменной комплекс принимает участие в таких важнейших физиологических процессах, как терморегуляция, организация циркадных ритмов, координация двигательной активности и других (Sapède, Cau, 2013). Анатомия и функции теменного комплекса имеют свои особенности в разных группах позвоночных животных.

Среди рептилий анатомия теменного комплекса также различна. Наиболее развит он у ящериц (60% видов) и клювоголовых, у которых в его состав входит эпифиз (пинеальный орган, шишковидная железа) и парietальный орган (теменной глаз) (Gundy, Wurst, 1976). Помимо нейросекреторной функции, у теменного комплекса упомянутых рептилий выражена и фоторецепторная функция (Tosini, 1997). Парафиз не включают в состав теменного комплекса. Он также образуется в результате выпячивания крыши промежуточного мозга, расположенного кпереди от теменного комплекса. В литературе парафизу уделяется мало внимания, и однозначного мнения о его функции у рептилий и других позвоночных до сих пор нет (Rivas-Manzano et al., 2022).

Гекконы являются одной из наиболее представительных (20% Squamata) и филогенетически древних групп чешуйчатых рептилий. Известно, что у взрослых гекконов теменной глаз отсутствует, имеется лишь эпифиз, в котором присутствуют фоторецепторные клетки (Moyer, 1998).

В литературе имеются морфологические исследования о развитии теменного комплекса в эмбриогенезе нескольких видов ящериц, черепах и змей (Quay, 1979). Гистологическое описание развития теменного комплекса в эмбриогенезе выполнено у трех видов гекконов: *Gehyra oceanica*, *Hemidactylus mabouia* (сем. Gekkonidae) (Stemmler, 1900) и *Tarentola mauritanica* (сем. Phyllodactylidae) (Melchers, 1899). Данные о развитии теменного комплекса представителей семейства Diplodactylidae отсутствуют.

Исследование анатомии, гистологии и развития теменного комплекса и парафиза у разных представителей позвоночных позволит подойти к пониманию эволюции и морфофизиологии этих структур, выполняющих ряд важнейших функций.

Мы представляем первое описание зачатков эпифиза и парафиза у зародышей геккона *Correlophus ciliatus* на 29, 30, 31, 32 и 33-й стадиях эмбрионального развития, выполненное на тотальных зародышах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Группа из трех самок и одного самца реснитчатых бананоедов *Correlophus ciliatus* (Reptilia, Squamata, Gekkota, Diplodactylidae) содержится в террариуме при комнатной температуре 24–26°C, самки откладывают яйца от 5 до 9 раз в год с промежутком в 25–40 дней между кладками. В кладке 1–2 продолговатых яйца, средний размер которых составляет 22 × 10 мм. Инкубационный период длится от 50 до 65 дней при температуре от 24 до 27°C. Зародышей извлекали из скорлуповых и амниотических оболочек, фиксировали в жидкости Буэна в течение 10 дней. После отмывки от фиксатора эмбрионы хранились в 70% этаноле. Зародышей *in toto* изучали и фотографировали при помощи бинокля Leica M205C в проходящем свете. Для данной работы было изучено 16 зародышей *C. ciliatus* с 1 по 42 день после снесения яйца. У рептилий срок инкубации не коррелирует с определенной стадией развития, поэтому для описания развития эмбрионов мы опирались на морфологические критерии, предложенные Дюфаром и Хьюбертом (Dufaure, Hubert, 1961).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Стадия 29. Средний размер эмбрионов составляет 3.8 мм, число сомитов — 38. Головной отдел нервной трубки отчетливо разделен на передний, средний и задний мозговые пузыри (рис. 1а, а'). Разделение переднего мозга на конечный и промежуточный намечается небольшой перетяжкой на границе этих отделов. При фронтальном взгляде на голову зародыша хорошо различим зачаток эпифиза, имеющий форму кольца диаметром 63 мкм (рис. 1а'). Он расположен в медианной части крыши промежуточного мозга ближе к каудальной его границе. Другие зачатки в теменной области головы зародыша на данной стадии не выявлены.

Стадия 30. Средний размер эмбрионов составляет 4.1 мм, число сомитов — 45–47. В голове отчетливо видны границы конечного, промежуточного и среднего мозговых пузырей. На стыке конечного и промежуточного мозга становится различим трубкообразный конусовидный

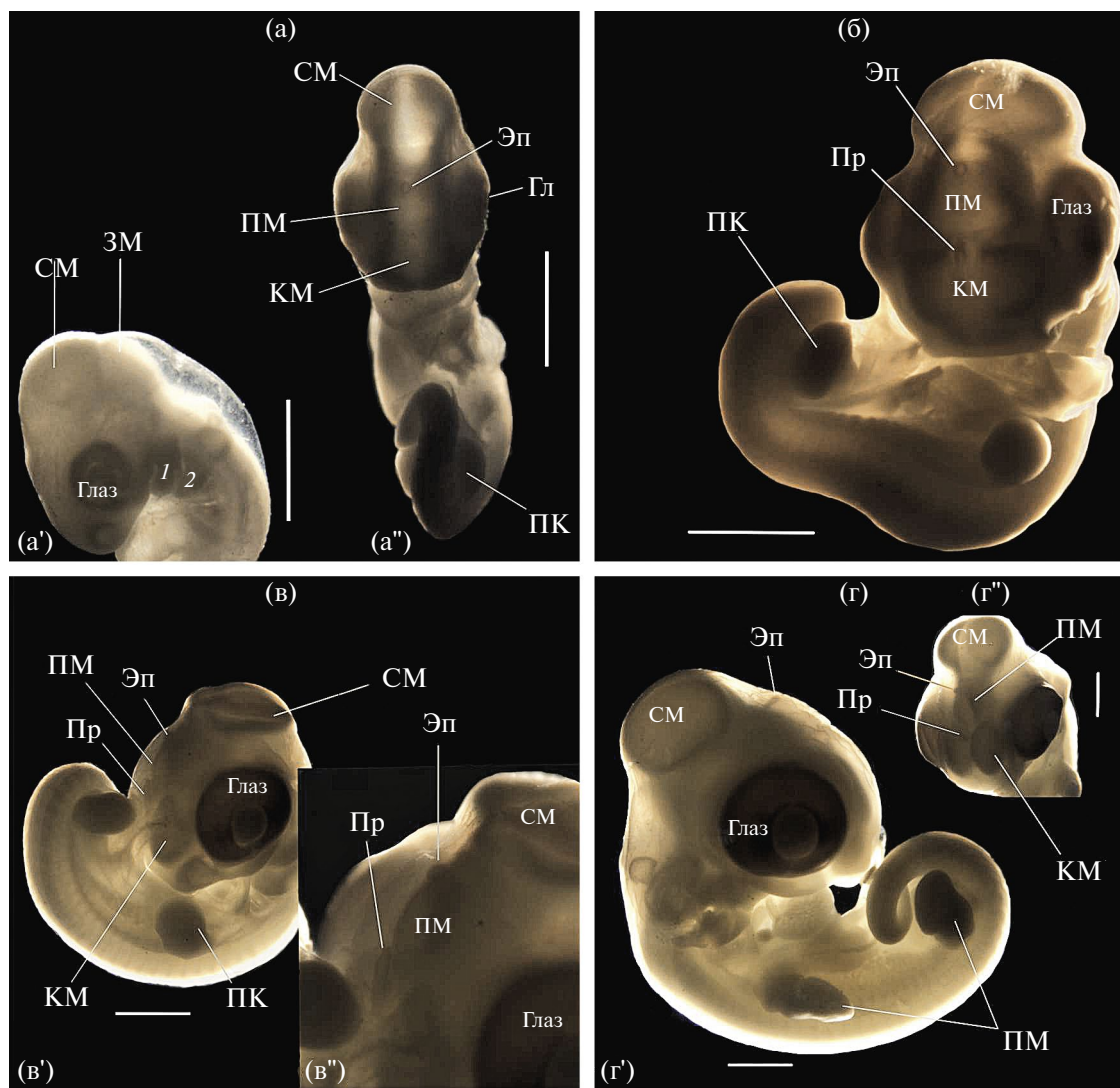


Рис. 1. Стадии эмбрионального развития *Correlophus ciliatus*, тотальные зародыши. (а–а'') — стадия 29, вид на голову зародыша сбоку (а') и фронтальный вид на зародыш (а''); (б) — стадия 30, фронтальный вид на зародыш; (в–в'') — стадия 31, вид на зародыш сбоку (в') и фрагмент головы с зачатками эпифиза и парафиза (в''); (г–г'') — стадия 32, вид на зародыш сбоку (г') и фронтальный вид головы (г''). Гл — глаз, ЗМ — задний мозг, КМ — конечный мозг, ПК — почка конечности, ПМ — промежуточный мозг, Пр — парафиз, СМ — средний мозг, Эп — эпифиз, цифры 1 и 2 — глоточные дуги. Шкала: 1000 мкм.

вырост — зачаток парафиза, направленный каудально (рис. 1б). Длина его 142 мкм, ширина 95 мкм. При взгляде на голову зародыша сбоку в каудальной части промежуточного мозга видна небольшая эвагинация, при фронтальном взгляде зачаток эпифиза имеет четкие округлые границы, его диаметр 120 мкм.

Стадия 31. Средний размер эмбрионов составляет 5.5 мм. Парафиз несколько удлинился по сравнению с предыдущей стадией, а его кончик заострился. Длина 290 мкм, диаметр у основания — 111 мкм. Зачаток эпифиза длиной 167 мкм на этой стадии представляет

Г-образный вырост крыши промежуточного мозга, направленный рострально, навстречу парафизу (рис. 1в, в', в'').

Стадия 32. Средний размер эмбрионов составляет 6.9 мм. В теменной области промежуточного мозга отчетливо различимы зачатки парафиза и эпифиза (рис. 1г, г'). Зачаток эпифиза расположен практически перпендикулярно поверхности мозга, слегка расширен на своем дистальном конце (рис. 1г'). Высота его 265 мкм, диаметр — 59 мкм. Со стороны конечного мозга в сторону эпифиза каудально направлен зачаток парафиза, он трудноразличим из-за уплотнения

покровов и развития полушарий конечного мозга (рис. 1г").

Стадия 33. Средний размер эмбрионов составляет 9.2 мм. Начиная с этой стадии, в голове зародыша появляется развитая сеть кровеносных сосудов, а в теменной области присутствует обширное сосудистое сплетение. Покровы зародыша, дерма и сосуды не дают возможности увидеть зачаток парафиза. Зачаток эпифиза расположен перпендикулярно поверхности промежуточного мозга (рис. 2). Мы не наблюдали появления хрящевых закладок черепа на этой стадии.

ОБСУЖДЕНИЕ

Мы сообщаем первые результаты наблюдений над формированием парафиза и эпифиза на пяти последовательных стадиях развития геккона *C. ciliatus*. При сопоставлении полученных нами фактов с опубликованными данными о развитии эпителиальных структур у других рептилий мы столкнулись с рядом трудностей. В опубликованных работах при описании зачатков парафиза и теменного комплекса указывают размер зародыша, а не стадию развития (Melchers, 1899; Stemmler, 1900; Studnicka, 1905; Warren, 1910; Bergquist, 1953; Quay, 1979). Размер эмбриона у рептилий является величиной пере-

менной и относительной, и определить стадию по размеру без погрешности невозможно. Кроме того, в настоящем сообщении представлены снимки тотальных зародышей, и корректное сопоставление возможно лишь с публикациями, в которых выполнена пространственная реконструкция зачатков эпителиальных структур у рептилий.

Развитие зачатков эпифиза и парафиза лучше всего описано у ящериц сем. Lacertidae и черепах. Для яйцекладущей ящерицы *Lacerta muralis* и черепах *Chrysemys marginata* и *Lepidochelys olivacea* выполнены пространственные описания развития парафиза и эпифиза, начиная с ранних стадий формирования головного мозга (Warren, 1910; Bergquist, 1953). У *L. muralis* зачатки парафиза и эпифиза появляются одновременно, причем эпифиз входит в состав теменного комплекса, включающего также парапинеальный орган. Парафиз с первых же стадий своего формирования имеет разветвленную структуру (Warren, 1910). Сопоставляя описание стадии появления эпифизарного выроста у исследованного нами геккона и *L. muralis*, мы пришли к выводу, что они примерно одинаковы, но последовательность появления зачатков и их анатомия различаются уже на самых первых этапах их развития.

У черепах, как и у гекконов, отсутствует парапинеальный орган и трубчатый зачаток эпифиза появляется ранее зачатка парафиза, как мы наблюдали у *C. ciliatus*. Ранние зачатки эпифиза некоторых видов черепах ориентированы к заднему концу эмбриона, а на более поздних стадиях ориентируются рострально (Warren, 1910; Quay, 1979). На всех исследованных нами стадиях развития геккона *C. ciliatus* зачаток эпифиза ориентирован рострально, к переднему концу головы зародыша. Такая ориентация эпифизарного выроста отмечена и у исследованных видов гекконов (Melchers, 1899; Stemmler, 1900). Стоит отметить, что у *C. ciliatus*, гекконов *G. oceanica*, *H. mabouia*, *T. mauritanica* и у черепахи *Chrysemys marginata* размер зачатка парафиза превышает эпифизарный вырост у эмбрионов размером 9 мм. Сходство проявляется в простой трубчатой форме зачатков парафиза и эпифиза (Melchers, 1899; Stemmler, 1900). Вертикального положения зачатка парафиза на исследованных нами стадиях, как это отмечено для черепахи *Ch. marginata*, не наблюдалось. У геккона *C. ciliatus* парафиз с момента своего образования ориентируется каудально, навстречу ориентированному рострально зачатку эпифиза. Дистальные части

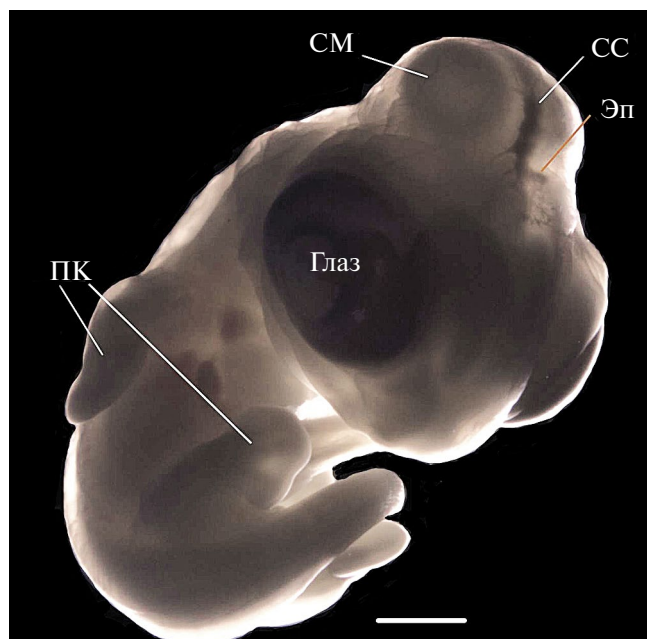


Рис. 2. Стадия 33 эмбрионального развития *Correlophus ciliatus*, тотальный зародыш. ПК — почки конечностей, СМ — средний мозг, СС — сосудистое сплетение, Эп — эпифиз. Шкала: 1000 мкм.

эпифиза и парафиза не контактируют, как это показано для черепах и ящериц (Warren, 1910). Вместе с тем имеющееся описание эпителиальных структур позднего (30 мм) зародыша геккона *G. oceanica* (Reptilia, Squamata, Gekkonidea) демонстрирует вертикальное положение эпителиальных структур, причем парафиз и эпифиз расположены в непосредственном соседстве друг с другом (Studnicka, 1905). Плотный контакт эпителиальных структур у поздних эмбрионов отмечается и у других исследованных рептилий (Новиков, 1910; Nowikoff, 1910). Вероятно, что такое положение эпифиза и парафиза достигается на поздних этапах развития головного мозга, наблюдать которые в просвечивающем режиме светового стереомикроскопа невозможно.

Интересны данные о кровоснабжении эпителиальных структур. В настоящее время мы можем привести только предварительные факты, этот вопрос нуждается в дополнительном исследовании. В области крыши промежуточного мозга, где формируются эпителиальные структуры, на поздних этапах развития образуется развитое сосудистое сплетение (Aurboonyawat et al. 2007). Самая ранняя из имеющихся у нас стадий, на тотальных препаратах которой наблюдалась сформированная сеть кровеносных сосудов в голове эмбриона — стадия 33, размер зародышей 8.9–9.4 мм. По нашим предварительным гистологическим данным, формирование кровоснабжения эпителиальных структур начинается с момента появления зачатков парафиза и эпифиза.

Таким образом, развитие зачатков эпифиза и парафиза у *C. ciliatus* показало много сходных черт с развитием этих структур у черепах, у которых, как и у гекконов, отсутствует параклинеальный орган. Мы предполагаем, что особенности формирования эпителиальных структур взаимосвязаны не с филогенетическим положением вида у рептилий, а с особенностями дефинитивной анатомии этой системы органов. Для выяснения таких интересных вопросов, как гистогенез эпителиальных структур, формирование их кровоснабжения и анатомия на поздних стадиях эмбриогенеза, потребуются дальнейшие исследования с привлечением современных описательных методов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы очень признательны Н. Б. Ананьевой (Зоологический институт РАН), Т. Н. Дуйсебаевой

(Институт зоологии, Казахстан), Е. А. Кондаковой (кафедра эмбриологии СПбГУ), Р. П. Костюченко (кафедра эмбриологии СПбГУ) и В. М. Цареву (РЦ Культивирования Микроорганизмов, Научного парка СПбГУ) за помощь, советы и поддержку в нашей работе. Работа выполнена с использованием оптического оборудования НП СПбГУ, РЦ “Культивирование микроорганизмов”.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В отношении объектов исследования соблюдались применимые этические нормы.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что какой-либо конфликт интересов отсутствует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бочаров Ю.С. Эволюционная эмбриология позвоночных. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1988. 232 с.
2. Новиков М.М. Исследования о теменном глазе ящериц // Уч. зап. Имп. Моск. ун-та. 1910. Вып. XXVII. 110 с.
3. Aurboonyawat T., Suthipongchai S., Pereira V. et al. Patterns of cranial venous system from the comparative anatomy in vertebrates. Part I, introduction and the dorsal venous system // Interv Neuroradiol. 2007. V. 13. № 4. P. 335–440.
4. Bergquist H. On the development of diencephalic nuclei and certain mesencephalic relations in *Lepidochelys olivacea* and other reptiles // Acta Zool. 1953. V. № 34 1–2, P. 155–190.
5. Dufaure J. P., Hubert J. Table de développement du lézard vivipare: *Lacerta (Zootoca) vivipara* Jacquin // Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp. 1961. V. 50. P. 309–328.
6. Gundy C.G., Wurst G.Z. Parietal eye-pineal morphology in lizards and its physiological implications // Anat. Rec. 1976. V. 185. № 4. P. 419–432.
7. Moyer R.W. Comparative morphological and biochemical study of the pineal complex in geckos. Degree of Doctor of Philosophy. Adelaide, South Australia: University of Adelaide. 1998. P. 298.
8. Melchers, F. Über rudimentäre Hirnanhangsgebilde beim Gecko (Epi-, Para- und Hypophyse) // Z. wiss. Zool. 1899. V. 67. P. 139–166.
9. Nowikoff M. Untersuchungen über den Bau, die Entwicklung und die Bedeutung des Parietalauges von Sauriern // Z. Wiss. Zool. 1910. V. 96. P. 118–207.
10. Quay W.B. The parietal eye-pineal complex // Biology of the Reptilia, Academic Press. 1979. V. 9. P. 245–406.

11. Rivas-Manzano P., Torres-Ramírez N., Parra-Gómez L. et al. Histological reinterpretation of paraphysis cerebri in *Ambystoma mexicanum* // *Acta Histochem.* 2022. V. 124. № 6. P. 151915.
12. Sapède D., Cau E. The pineal gland from development to function // *Curr. Top. Dev. Biol.* 2013. V. 106. P. 171–215.
13. Stemmle, J. Die Entwicklung der Anhänge am Zwischenhirndach beim Gecko (*Gehyra oceanica* und *Hemidactylus mabouia*), Ein Beitrag zur Kenntnis der Epiphysis, des Parietalorgans und der Paraphyse. Leipziger Dissertation, Limburg. 1900. P. 42.
14. Studnicka F.K. Die Parietalorgane // *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere.* 1905. V. 5. P. 167–209.
15. Tosini G. The pineal complex of reptiles: Physiological and behavioral roles // *Ethol. Ecol. Evol.* 1997. V. 9. P. 313–333.
16. Warren J. The development of the paraphysis and pineal region in reptilia // *Am. Jour of Anat.* 1911. V. 11. P. 313–392.

Paraphysis and Epiphysis Primordia of the Gecko *Correlophus ciliatus* at Different Stages of Embryonic Development

D. P. Vingert*, E. L. Gonobobleva**

Department of Embryology, St. Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7/9, St. Petersburg, 199034 Russia

*E-mail: vingert.31@mail.ru

** E-mail: gonobol@mail.ru

The pineal complex and associated brain structures make up the epithalamus. In embryonic development, they form as an evaginations of the diencephalon roof. The structures of the epithalamus are of great interest among scientists due to their involvement in vital physiological functions of mammalian and other vertebrates. Of particular interest are animals in which the pineal complex has a photoreceptor function and includes a parapineal organ (parietal eye). It is described in lampreys, some teleosts, anurans and reptiles in which it is particularly complex. For the first time, we described the early stages of the development of the paraphysis and epiphysis in a representative of the family Diplodactylidae, the gecko *Correlophus ciliatus*. These primordia are evaginations of the roof of diencephalon, localized on its anterior and posterior borders. At the same time with epithalamic structures in this area of the brain, a network of blood vessels develops. The formation of a blood sinus in the parietal region of the embryo occurs by the 33rd stage of development, before the appearance of the skull. An analysis of the literature showed that the features of the development of the primordia of epithalamic structures in *C. ciliatus* are similar to the development of these structures in turtles, in which, like in gecko, the pineal complex does not have a parapineal organ.

Keywords: paraphysis, epiphysis, diencephalon, reptiles, geckos, embryonic development