

КАФЕДРА ЗООЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГЛУБОКОЙ ТАЗО-БЕДРЕННОЙ
МУСКУЛАТУРЫ ЯЩЕРИЦ (*Lacertilia*)

В. Б. Суханов

Научный руководитель доц. А. Н. ДРУЖИНИН

В результате исследования мускулатуры локомоторного аппарата *Lacertilia* было установлено наличие перекрещивания мускульных волокон *mm. pubo-ischio-femoralis internus et externus* у ряда форм ящериц.

Это явление было впервые отмечено у *Lacerta viridis* и *Gongylus ocellatus* в работе Перрэна (Perrin, 1892) по тазовой мускулатуре некоторых ящериц и земноводных. Но описание, данное автором, страдает чрезмерной лаконичностью, сопровождается лишь одним рисунком и не подчеркивает важности и экстраординарности такого образования. Очевидно, именно этим нужно объяснить отсутствие каких-либо указаний на перекрещивание мускульных волокон в работах всех последующих авторов (Ribbing, 1938), (Howell, 1938), (Romer, 1942), несмотря на широкую известность исследований Перрэна. Это могло быть вызвано отчасти и тем, что с начала девятисотых годов внимание миологов сосредоточилось на проблеме гомологии мускулатуры, что привело к сужению круга изучаемых форм.

Мной было изучено 16 видов ящериц в количестве 57 экземпляров.

Сем. *Agamidae*

<i>Agama sanguinolenta</i>	— степная агама	— 8
<i>A. caucasica</i>	— кавказская агама	— 4
<i>Phrynocephalus mystaceus</i>	— ушастая круглоголовка	— 10
<i>Ph. interscapularis</i>	— песчаная круглоголовка	— 4
<i>Ph. reticulatus</i>	— сетчатая круглоголовка	— 4
<i>Ph. helioscopus</i>	— такырная круглоголовка	— 2

Сем. *Geckonidae*

<i>Teratoscincus scincus</i>	— сцинковый геккон	— 5
<i>Gymnodactylus caspius</i>	— каспийский геккон	— 3
<i>Gecko gecko</i>	— токи	— 1

Сем. *Scincidae*

<i>Eumeces schneideri</i>	— длинноногий сцинк	— 1
<i>Mabuia sp.</i>	— мабуя	— 2

Сем. *Lacertidae*

<i>Eremias grammica</i>	— сетчатая ящурка	— 4
-------------------------	-------------------	-----

<i>Er. velox</i>	— быстрая ящурка	—4
<i>Er. arguta</i>	— разноцветная ящурка	—2
<i>Lacerta ocellata</i>	— глазчатая ящерица	—2
<i>L. agilis</i>	— прыткая ящерица	—1

Препараты готовились при помощи стереоскопического бинокулярного микроскопа МБС-1 с увеличением от 7,5 до 50 раз.

M. pubo-ischio-femoralis internus расположен на дорзальной стороне таза. Более простое его строение наблюдается у всех изученных агамид, где мускул разделен на две части прохождением запирающего нерва (*N. obturatorius*). Передняя часть, гомологичная I + II + III частям, у других исследованных форм в свою очередь может быть подразделена на несколько головок¹, как это видно у ушастой круглоголовки (рис. 2). Передняя часть мускула начинается от дорзальной поверхности поперечной ветви лобковой кости и от промежуточной косточки (или сухожилия), соединяющей лобковый и седалищный симфизы. Задняя часть², лежащая позади *N. obturatorius* (она гомологична IV части гекконов, лацертид и сцинков), отходит почти от всей дорзальной стороны седалищной кости. Волокна мускула направляются трансверсально по отношению к тазу, конвергируют и, проходя спереди от сочленовой ветви подвздошной кости, направляются к бедру. Прикрепляется мускул к бедру тройным способом: главная масса волокон передней части кончается на верхней стороне головки бедра и проксимальной трети его стержня; небольшой пучок волокон проходит по нижней стороне головки бедра и прикрепляется к внутреннему трохантеру. Волокна задней части мускула переходят в сильное плоское сухожилие, кончающееся между верхним и внутренним углами головки бедра.

У всех остальных изученных форм прикрепление мускула существенно не варьирует, но проксимальная часть мускула претерпевает значительные изменения.

У сцинков, лацертид и гекконов также можно выделить переднюю и заднюю порции мускула, разделяемые запирающим нервом. Но первая из них во всех случаях подразделена на три части: две — I и II — поверхностные (рис. 3) и одна (III часть) — глубокая. I часть начинается от лобкового симфиза. II часть обычно не связана в своем начале с тазом: она срастается по средней линии с одноименной частью симметричного мускула, реже (*Mabuя, Eumeces*) она начинается от сухожилия, идущего от лобкового симфиза каудально, но не закрепленного сзади на костях таза. III часть мускула у всех названных форм (кроме токи) имеет весьма усложненное строение, сильно варьирующее в своих деталях: волокна этой части разделены на большое число мелких пучков, перекрещивающихся с пучками III части мускула противоположной стороны.

Не имея возможности подробно описывать все изменения в строении перекреста III части *m. pubo-ischio-femoralis internus*, я остановился лишь на крайних случаях.

У разноцветной ящурки описываемая часть еще не подразделена на несколько пучков, но перекрещивание уже имеется. Правый мускул развит несколько слабее. Он отходит от медиальной половины поперечной ветви *pubis* своей стороны и от медиальной $\frac{1}{4}$ левой лобковой кости. Более обширный левый мускул лежит глубже и начинается от всей попе-

¹ Перрэн выделяет эти головки в отдельные мускулы: *m. extenseur du fémur*, *m. rotateur accessoire du fémur*.

² По Перрэн, *m. rotateur direct du fémur*.

речной ветви правого *pubis* и лишь от очень небольшой части лобковой кости своей стороны. Схематично строение III части мускула у изученного ряда форм показано на табл. 1.

У мабуи, быстрой ящурки и *Lacerta viridis* (рис. 1) III часть разделена на два пучка и с правой и с левой стороны, перекрещивающихся друг с другом. Асимметрия в строении здесь не только в объеме мускула, как у разноцветной ящурки, но и в величине мест отхождения пучков. Еще более сложное строение имеет перекрест у глазчатой ящерицы. У этой формы асимметричность выражена даже в неравенстве количества

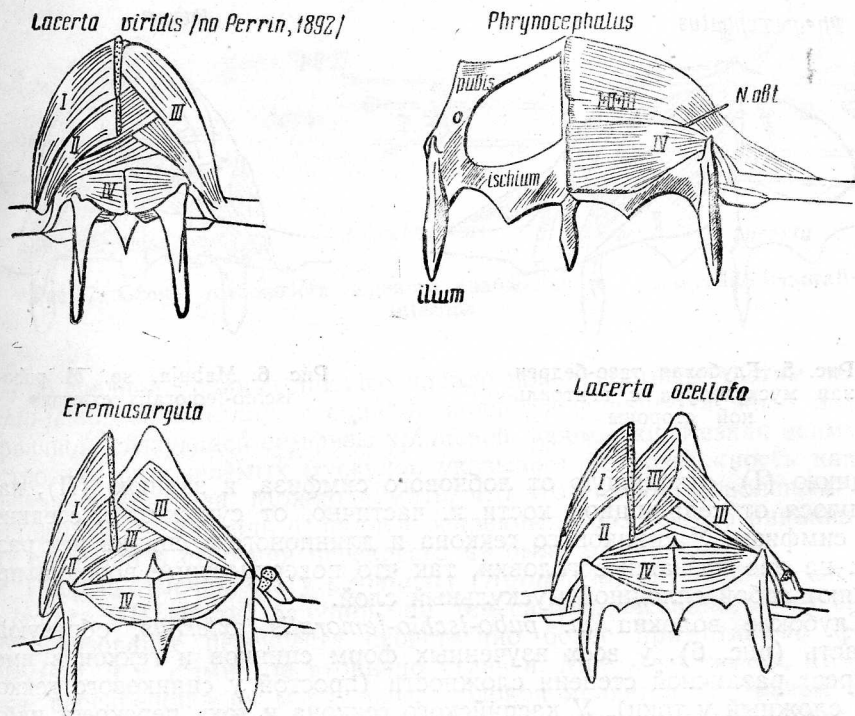


Рис. 1. *Lacerta viridis*. Глубокая тазо-бедренная мускулатура с дорзальной стороны: *m. pubo-ischio-femoralis internus* (по Perrin, 1892).

Рис. 2. *Phrynocephalus mystocaeis* M. *pubo-ischio-femoralis internus*

Рис. 3. *Eremias arguta* M. *pubo-ischio-femoralis internus*

Рис. 4. *Lacerta ocellata* M. *pubo-ischio-femoralis internus*

пучков III части мускула левой стороны (5) и мускула правой стороны (4). У каспийского геккона имеется по пять пучков с каждой стороны.

У некоторых форм (гекконы) перекрещивание мускульных волокон наблюдается и в IV части *m. pubo-ischio-femoralis internus*, т. е. в части, лежащей позади от *n. obturatorius*. Характерно, что перекрест в этой части бывает неполным: не все пучки, на которые подразделяется мускул, перекрещиваются.

Важно отметить строение IV части мускула у токи, который, как мы видим, не имел перекреста в III части. Здесь перекрещивание волокон также почти отсутствует — лишь небольшая порция передних волокон правого мускула отходит от левой седалищной кости.

M. pubo-ischio-femoralis externus расположен на вентральной сто-

роне таза. У всех агамид и лацертид он прост (рис. 5). Передняя часть мускула начинается на вентральной поверхности лобковой кости и промежуточной косточки, волокна ее идут трансверзально, конвергируют и прикрепляются к верхней стороне внутреннего трохантера. Задняя часть отходит от седалищной кости, а кончается на нижней стороне *trochanter internus*. Никакого перекреста мускульных волокон у этих форм нет.

Поверхностные волокна мускула гекконов и сцинков также не перекрещиваются (рис. 6). У мабуи эти волокна образуют две головки:

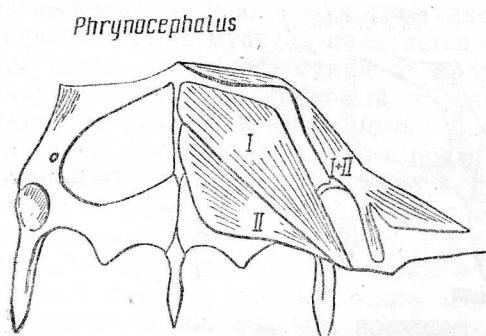


Рис. 5. Глубокая тазо-бедренная мускулатура с вентральной стороны

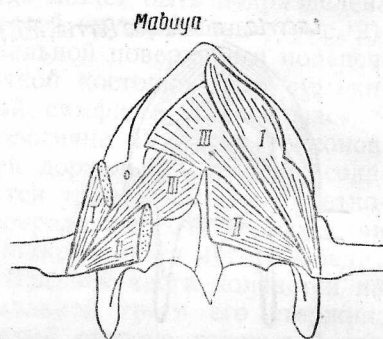


Рис. 6. Mabuya, sp. *M. pubo-ischio-femoralis externus*

переднюю (I), отходящую от лобкового симфиза, и заднюю (II), начинающуюся от седалищной кости и, частично, от сухожилия, соединяющего симфизы. У сцинкового геккона и длинноногого сцинка нет разделения на две названные головки, так что поверхностные волокна представляют собой сплошной мускульный слой.

Глубокие волокна *m. pubo-ischio-femoralis externus*, образующие III часть (рис. 6), у всех изученных форм сцинков и гекконов имеют перекрест различной степени сложности (простой у сцинкового геккона, более сложный у токи). У каспийского геккона и токи перекрест наблюдается не только в III части, как у сцинков и *Teratoseincus*, но и во II части.

Надо подчеркнуть, что в строении *m. pubo-ischio-femoralis externus* также имеется резко выраженная асимметрия.

Интересно отметить, что образование перекрещивания мускульных волокон в обоих разбираемых мускулах влечет за собой резкое усложнение нервного снабжения (рис. 7). У гекконов для обеспечения мускула подключается добавочный поясничный нерв, обычно не входящий в состав поясничного сплетения. У лацертид идет резкое усложнение нервных ветвей, снабжающих перекрещивающиеся части мускулов.

M. pubo-ischio-femoralis internus является основным протрактором бедра (дополнительные его функции — супинация при действии I + II головок и пронация при действии IV головки) *m. pubo-ischio-femoralis externus* — ретрактором его (дополнительно он слегка супинирует бедро).

Пока что неясно, как можно с функциональной точки зрения объяснить образование такого сложного приспособления, каким является перекрещивание мускульных волокон в глубокой тазо-бедренной мускулатуре. Очевидно лишь, что таким путем достигается значительное усиление

мышца¹, подобно тому как образование перекреста в *m. pectoralis* каспийского геккона влечет за собой усиление его действия. Относительно большее количество хряща в симфизарных частях таза у гекконов, сцинков и лацертид наталкивает на мысль о возможности каких-то движений костей таза относительно друг друга. Может быть с этим также связано отсутствие костной и хрящевой связи между лобковым и седалищным симфизами у названных форм. Возможно, что сухожилие, идущее

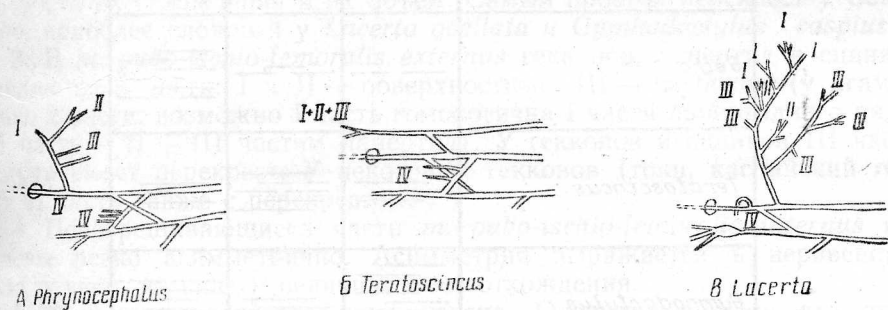


Рис. 7. Схема усложнения нервного снабжения *m. pubo-ischio-femorales internus*

щее по средней линии и дающее начало поверхностным частям *m. pubo-ischio-femorales internus*, у сцинков является функциональным аналогом первичной, связующей симфизы хрящевой перемычки. Резкая асимметрия в строении описываемых мускулов указывает на возможность какого-то перекашивания таза. Можно думать, что это связано с половым актом, откладыванием яиц или функцией бедренных пор. Однако никаких половых различий в строении перекреста не было отмечено.

Перрэн, отмечая, что у *Uromastix (Agamidae)* «*m. rotateur accossoire du femur*» (-III части) редуцирован, тем самым, очевидно, хочет сказать, что образование перекреста свойственно более примитивным формам *Lacertilia*, а у агамид он вторично утрачен. Мне же кажется, что отсутствие перекрещивания мускульных волокон является признаком примитивным. На это указывает, в частности, усложнение перекреста у гекконов от более простого у такой примитивной формы, как токи, ведущего древесный образ жизни, до очень сложного у каспийского и сцинкового гекконов, вторично перешедших к наземному существованию.

Исходя из того положения, что перекрещивание мускульных волокон есть признак высокой специализации, признак прогрессивный, возможно полагать, что формы, имеющие перекрест: гекконы, сцинки, лацертиды — принадлежат к одной ветви эволюции, а агамы и игуаны развивались самостоятельно, рано отделившись от общего ствола ящериц и сохранив примитивное строение таза и тазо-бедренной мускулатуры. Такая точка зрения полностью противоречит общепринятой системе *Lacertilia* Кэмпбелла (1923), по которой гекконы тесно сближены с группой *Iguania (Iguanidae, Agamidae)*. Размер настоящей статьи не позволяет привести и обсудить ряд других фактов из миологии и остеологии ящериц, подтверждающих эту точку зрения.

¹ Сила мускула прямо пропорциональна площади поперечного сечения и длине его волокон.

Виды	<i>m. pubo-ischio-femoralis internus</i>		<i>m. pubo-ischio-femoralis externus</i>
	III	IV	
<i>Phrynocephalus, Agama</i>	---	---	---
<i>Gecko</i>	---	—	— — —
<i>Teratoscincus</i>	— —	— — —	— —
<i>Gymnodactylus</i>	— — — —	— — —	— — —
<i>Mabuia</i>	— — —	---	— — —
<i>Eumeces</i>	— — —	---	— — —
<i>Eremias arguta</i>	---	---	---
<i>Eremias velox</i>	— — —	---	---
<i>Eremias grammica</i>	— — —	---	---
<i>Lacerta agilis</i>	— — — —	---	---
<i>Lacerta ocellata</i>	— — — —	---	---

Рис. 8. Схема строения перекреста мышечных волокон

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. *M. pubo-ischio-femoralis internus* гекконов, лацертид и сцинков состоит из 4 частей. I, II, III части лежат перед *n. obturato rius* (они соответствуют передней части агамид). IV часть находится позади запирающего нерва. У сцинков и лацертид в III части, а у гекконов и в III и в IV частях имеется перекрещивание мускульных волокон.

2. Перекрест сильно варьирует у ряда ящериц: меняется число пучков, места их отхождения и их объем. Самый простой перекрест у *Gecko gecko*, наиболее сложный у *Lacerta ocellata* и *Gymnodactylus caspius*.

3. В *m. pubo-ischio-femoralis externus* гекконов, лацертид и сцинков выделяются 3 части: I и II — поверхностные, III — глубокая (у агамид только 2 части: возможно I часть гомологична I части лацертидного ряда, а II часть — II + III частям лацертид). У гекконов и сцинков III часть мускула имеет перекрест. У некоторых гекконов (токи, каспийский геккон) II часть также с перекрестом.

4. Перекрещивающиеся части *m. pubo-ischio-femoralis internus* построены резко асимметрично. Асимметрия выражается в неравенстве числа пучков, их силе и величине мест отхождения.

5. Функция перекреста пока неясна. Очевидно только, что этим достигается усиление мускулов. Возможны также движения костей таза в симфизарных частях и перекашивание таза вследствие асимметрии перекреста.

6. Наличие перекрещивания мускульных волокон у гекконов, сцинков и лацертид позволяет поставить вопрос о принадлежности названных форм к одной ветви эволюции *Lacertilia*. Можно думать, что агамы и игуаны эволюционировали самостоятельно, рано отделившись от общего ствола ящериц и сохранив примитивное строение глубокой тазо-бедренной мускулатуры.