

Н. И. САЛОМАТИНА

К ВОПРОСУ О БИОМЕХАНИКЕ ЧЕРЕПА АМФИБИЙ

(Представлено академиком В. В. Меннером 18 VI 1975)

Строению головы амфибий, ее сравнительной анатомии, онтогенетическому развитию и филогенетическим преобразованиям посвящена обширная литература. Говоря о сравнительно-анатомическом аспекте проблемы, достаточно сослаться на классические работы ряда авторов (^{10, 11, 13, 14}). В качестве примера работ, проводимых в направлении исследования онтогенеза черепа хвостатых амфибий, можно указать серию работ (²⁻⁴). Имеются монографии (^{6, 8}), посвященные проблемам филогенетического развития черепа амфибий. Однако, несмотря на глубокий интерес исследователей к настоящей проблеме, вопрос о функциональных особенностях

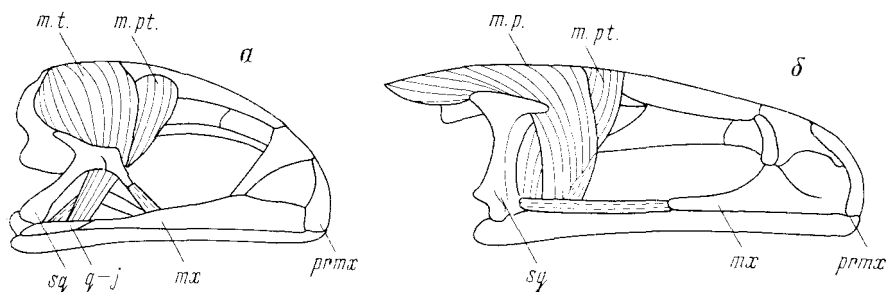


Рис. 1. Череп *Rana temporaria* (а) и *Ranodon sibiricus* (б). *m. p.* — ложновисочный мускул; *m. pt.* — крыловидный мускул; *m. t.* — височный мускул; *mx* — челюстная кость; *prmx* — предчелюстная кость; *q-j* — квадратно-скуловая кость; *sq* — чешуйчатая кость

конструкции головы амфибий как органа захватывания добычи остался практически вне их внимания. В литературе не встречаются работы, специально посвященные этому вопросу, хотя отдельные замечания и предположения высказывались рядом авторов. Так, Лютер (¹¹) в работе, посвященной сравнительному описанию мускулатуры головы амфибий, замечает, что смещение прикрепления челюстных аддукторов в ростральном направлении коррелирует с размерами глаза животного. Итон (⁹) описал у трех представителей семейства Ambystomidae подвижность комплекса, состоящего из чешуйчатой, квадратной и птеригонидной костей, который как целое поворачивается относительно предшней кости под действием челюстной мускулатуры. По мнению Итона, эта особенность может играть при захвате пищи такую же роль, как и стрептостилия у птиц. В работах (^{7, 8}) указывается, что характерная для амфибий форма черепа, уплощенная в дорсо-вентральном направлении и расширенная сзади, развивалась благодаря становлению комбинированного рото-глоточного и легочного дыхания. Методом шелевых линий Беннигхоффа определено (²) направление напряжений, возникающих на костях черепа. Так как волокна покровных костей проходят в направлении максимальной нагрузки, автор делает вывод, что все строение костей черепа приспособлено к функции передачи давления.

Исследуя развитие покровных костей основания черепа, автор (3) пришла к выводу о том, что система костей, состоящая из костей максиллярной дуги, укрепленной посредством сошника на парасфеноиде, приспособлена к сопротивлению действию растяжения, причем сила растяжения передается на парасфеноид.

Известно, что череп хвостатых и бесхвостых амфибий различается по ряду признаков. Так, у Anura имеется квадратно-скуловая кость, которая впереди соединена с челюстной костью, а задним концом соединяется с чешуйчатой костью. Квадратно-скуловая кость, таким образом, ограничивает сверху заднюю треть ротовой щели и вместе с челюстной костью образует боковые контуры черепа. Чешуйчатая кость расположена кверху от квадратно-скуловой кости и напоминает молоточек, наклоненный вперед (рис. 1а).

У Urodela квадратно-скуловой кости нет, а чешуйчатая и челюстная кости соединены связкой, причем чешуйчатая кость, в отличие от таковой у Anura, расположена практически вертикально от оси нижней челюсти. Указанные морфологические различия не могут не сказываться на биомеханике челюстного аппарата амфибий. Для изучения этого вопроса было предпринято исследование 9 видов Anura (Rana temporaria, Rana ridibunda, Rana esculenta, Bufo viridis, Bufo bufo, Hyla arborea, Pelobates fuscus, Xenopus laevis) и 7 видов Urodela (Salamandra salamandra, Mertensiella caucasica, Onychodactylus fischeri, Triturus vulgaris, Triturus cristatus, Triturus vittatus, Ranodon sibiricus). Изучалось влияние силовых нагрузок, передаваемых на крышу черепа крыловидным и височным мускулами у Anura (m. pterygoideus, m. temporalis) и крыловидным и ложновисочным мускулами у Urodela (m. pterygoideus, m. pseudotemporalis). Мускулы обозначены по номенклатуре, предложенной в (14). Выбор именно этих мускулов диктовался тем, что из 4—5 челюстных аддукторов, которые имеются у амфибий, лишь два указанных мускула участвуют на крыше черепа. Остальные аддукторы отходят от чешуйчатой кости, на которую передается сила давления этих мышц, не влияющая, следовательно, на положение самой чешуйчатой кости относительно крыши черепа. Исследование проводилось методом графического анализа векторов, каждый из которых характеризует силу действия отдельной мышцы. Направление векторов определялось по линии, соединяющей середины участков отхождения и прикрепления мускулов. Так как равнодействующая векторов должна проходить где-то между составляющими, выберем ее срединное положение, т. е. случай, когда величины составляющих век-

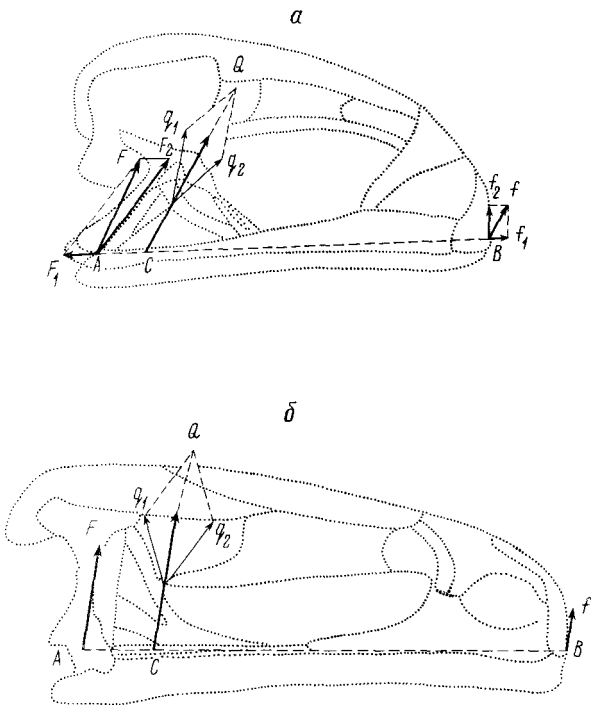


Рис. 2. Распределение нагрузок в черепе Rana temporaria (а) и Ranodon sibiricus (б). Пояснения см. в тексте

торов равны. Аналогичный метод графического анализа был использован в работах ряда авторов (^{1, 5, 12}).

У хвостатых амфибий крыловидный и ложновисочный мускулы, согласно (¹¹), представляют собой порции внутреннего челюстного аддуктора. Ложновисочный мускул (рис. 1б) начинается на дорсальной поверхности каудальной части черепа и остистых отростках 1 и 2 позвонков и оканчивается сухожилием на нижней челюсти. Крыловидный мускул начинается на боковой стенке черепной коробки в области орбитальной ямки. Часть волокон этого мускула оканчивается на сухожилии ложновисочного мускула, а часть прикрепляется мясисто на дорсальной стороне нижней челюсти. Таким образом, разделение внутреннего аддуктора у хвостатых амфибий на указанные порции в значительной мере поверхностно, так как вскоре после отхождения волокна их сливаются, а при своем прикреплении обе эти мышцы часто соединены апоневрозом. У *Alyca* крыловидный мускул начинается на боковой стенке черепной коробки позади глаза (рис. 1а) и прикрепляется на медиальной стороне нижней челюсти посредством длинного тонкого сухожилия. Височный мускул бесхвостых амфибий начинается на дорсальной поверхности черепа и прикрепляется на верхней стороне нижней челюсти. Расположение мышц у всех изученных видов однотипно, поэтому для иллюстрации их действия в качестве примера использовали *Rana temporaria* и *Ranodon sibiricus*.

На рис. 2а представлен череп *Rana temporaria*. Вектор q_1 характеризует височный мускул, вектор q_2 — крыловидный. Их суммарное воздействие, передающее силу давления на череп, соответствует вектору Q . Силу Q можно заменить эквивалентной системой сил: силой F , которая приложена в челюстном суставе, и силой f , которая приложена к переднему концу нижней челюсти. Когда челюсти смыкаются или сжимают добычу, сила f передается на верхнюю челюсть. Система сил F и f эквивалентна силе Q , если $AC/BC = f/F$, $Q = F + f$ и силы f , F параллельны Q . Чем меньше расстояние AC , тем больше сила F — сила давления в челюстном суставе — и тем меньше сила f — сила давления на передний конец черепа. Но расстояние AC по сути определяет ширину ротовой щели, поскольку представляет собой зону прикрепления челюстных аддукторов. Характерно, что все челюстные аддукторы прикрепляются к челюстному суставу очень близко. Такое прикрепление обеспечивает возможность широкого открывания рта при захвате пищи. Воздействие силы F происходит по двум направлениям: вдоль чешуйчатой кости, где происходит сжатие ее (сила F_2) и вдоль квадратно-скуловой кости, которая сжимается (сила F_2). Эффект силы F выражается в том, что она стремится повернуть чешуйчатую кость, ставя тем самым под угрозу прочность ее соединения с крышей черепа. Однако этот эффект нейтрализуется за счет реакции связи квадратно-скуловой кости. Отметим, что он не возникает вовсе в случае, когда вектор F направлен вдоль чешуйчатой кости, т. е. вектор Q параллелен ей. Из рис. 2а видно, что при фиксированной точке C изменить направление вектора можно либо варьируя величины векторов q_1 , q_2 , либо изменяя их направление. Так как векторы q_1 , q_2 характеризуют силу, развиваемую мышцами, то величина их может варьировать лишь в определенных пределах, определяемых мощностью данной мышцы. Следуя второму способу изменения направления вектора Q , нужно сместить вперед место отхождения крыловидного мускула. Однако такому продвижению мешает глаз. С уменьшением размеров глаза такое продвижение имеет место, как это и отмечается в литературе. Сила f (рис. 2а), действующая на конец морды животного, представляет собой суммарный эффект действия двух сил f , стремящейся растянуть систему *quadrato-jugale* — *maxillare* — *praemaxillare*, и f_2 , действующей вдоль крыши черепа. Исходя из того, что череп амфибий, или во всяком случае его рассматриваемая часть, представляет собой статическую механическую систему, можно предположить, что силы F_1 , f_1 взаимно уравновешиваются, а под действием силы f_2 кости крыши черепа

испытывают деформацию сжатия. В черепе хвостатых амфибий распределение силовых нагрузок происходит иначе. На рис. 2б изображен череп *Ranodon sibiricus*. Крыловидный и ложновисочный мускулы таковы, что Q равнодействующая соответствующих им векторов q_1 , q_2 , расположена приблизительно перпендикулярно оси нижней челюсти и параллельна чешуйчатой кости. Это значит, что вся сила F , приложенная в челюстном суставе, передается целиком непосредственно через чешуйчатую кость, не создавая каудально направленного компонента. Поэтому сила f , которая действует на переднем конце нижней челюсти и стремится отогнуть передний конец черепа, не получает противодействия, которое имеет место у бесхвостых амфибий. А поскольку у *Urodela* не возникает силы F_1 , которая стремится повернуть чешуйчатую кость и нарушить ее соединение с крышей черепа, то у них нет необходимости и в дополнительном укреплении, которое у *Anura* достигается за счет костного мостика, образованного квадратно-скуловой и челюстной костями.

Проведенное исследование позволяет определить функциональное значение двух морфологических признаков черепа *Anura* и *Urodela*. Наклон чешуйчатой кости относительно оси нижней челюсти и наличие или отсутствие квадратно-скуловой кости являются взаимосвязанными признаками. Наличие у *Anura* квадратно-скуловой кости связано с необходимостью укрепления места соединения чешуйчатой кости и крыши черепа. Квадратно-скуловая и чешуйчатая кости образуют костный мостик, служащий распоркой угла, образованного чешуйчатой костью и крышей черепа. Замена квадратно-скуловой кости связкой у *Urodela* коррелирует с иным, по сравнению с *Anura*, способом передачи давления в челюстном суставе. В результате сокращения крыловидного и ложновисочного мускулов у *Urodela* возникает сила, стремящаяся отогнуть передний конец черепа вверх. На расположение челюстных аддукторов влияют два биологических фактора: ширина ротовой щели и размеры глаза. Ограничивая распространение этих мускулов вперед, эти факторы определяют механическую нагрузку на кости крыши черепа.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступило
6 III 1975

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Ф. Я. Дзержинский, Биохимический анализ челюстного аппарата птиц, Изд. МГУ, 1972. ² Н. С. Лебежкина, ДАН, т. 131, № 5, (1960). ³ Н. С. Лебежкина, Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. 46 (1968). ⁴ Е. Д. Регель, там же, 1968. ⁵ А. С. Северцов, Зоол. журн., т. 51, 1 (1972). ⁶ М. А. Шишкин, Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод, Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 137, «Наука», 1973. ⁷ И. И. Шмальгаузен, Изв. АН СССР, сер. биол., № 1 (1957). ⁸ И. И. Шмальгаузен, Происхождение наземных позвоночных, «Наука», 1969. ⁹ T. H. Eaton, J. Morphol., v. 60 (1936). ¹⁰ F. H. Edgeworth, The Cranial Muscles of Vertebrates, Cambridge, 1935. ¹¹ A. Luther, Acta Soc. Sci. Fennicae, v. 44, 7 (1914). ¹² B. Kummer, Handb. Zool., Kükenthal – Krumbach, B. 8, Leid. 6 (22) (1959). ¹³ W. K. Parker, Phill. Trans. Roy. Soc., v. 161 (1871). ¹⁴ W. K. Parker, Trans. Zool. Soc., v. 11, 6, 1 (1880).