

УДК: 636.98:611.717.1

БИОМОРФОЛОГИЯ ПЛЕЧЕВОГО ПОЯСА ЧЕРЕПАХ

Мельник О.П.

Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины,
г. Киев, Украина

Биоморфологические особенности строения скелета и мышц плечевого пояса черепах обусловлены наличием панциря.

The presence of the shell in turtles causes biomorphological structural features of the skeleton and muscles of the shoulder girdle.

Введение. К подклассу тестудинати принадлежат специфические и своеобразные животные – черепахи, которые существуют в течение 250 млн. лет. Черепахи в большом классе рептилий резко отличаются по внешнему виду от других пресмыкающихся. Главным отличием черепах является панцирь, покрывающий снаружи их тело. Наличие панциря накладывает определенный отпечаток на строение мышечно-скелетной системы, в том числе и на строение плечевого пояса и мышц грудной конечности.

Первым, кто описал анатомическое строение и развитие черепах, был Раттке, который отмечает, что характерной особенностью черепах является положение поясов конечностей не извне от ребер, как у всех других четвероногих, а под ними [15]. В период эмбрионального развития положение поясов конечностей такое же, как и у других животных, но в процессе индивидуального развития карапакс разрастается и пояса конечностей оказываются под ребрами. Нахождение тела черепах в костном панцире, который образован двумя частями спинным (карапакс) и брюшным (пластрон), привело к чрезвычайной специализации их передвижения и вызывало значительные превращения в строении поясов и самих конечностей. Особенно значительную модификацию испытал плечевой пояс. Некоторые авторы в своих работах отмечают, что вторичный плечевой пояс черепах сильно редуцирован [3]. Межключица и ключицы, в качестве самостоятельных элементов известны только у евнотозавров. У всех современных черепах они входят в состав пластрона. Там же отмечается, что первичный плечевой пояс у триасовых форм (триассохелис) относительно примитивен. Коракоид пластинчатой формы и имеет сквозное отверстие для коракоидного нерва. Лопатка достаточно широкая, короткая, массивная. Акромион короткий, широкий в основе. Форма суставной впадины – винтообразная. Кроме того, авторы выводят происхождение черепах от котилозавров. По мнению В.Р. Алифанова (2001) эта теория себя изжила [1]. Палеонтологам остается найти промежуточное звено между этими группами или установить среди них те, которые как ближайшие родственники черепах окажутся лучшими. Пока это еще сделать не удастся.

У всех послетриасовых и современных черепах плечевой пояс имеет характерное трехлучевое строение. Узкая палочкоподобная лопатка расположена вертикально и имеет в своей нижней части длинный акромиальный отросток, направленный к пластрону, к которому крепится связками. Верхний конец лопатки соединен связками с первой реберной пластинкой карапакса. Коракоид часто расширен [3].

Современные черепахи освоили широкие экосистемы, потому с экологической точки зрения подразделяются на морских и наземных, а наземные, в свою очередь, на сухопутных и пресноводных [2]. Некоторые авторы разделяют черепах на наземных, морских и пресноводных [22]. Другие – употребляют термины «наземные», «полуводные» и «водные» [28]. Термин «наземные» применяли для описания и некоторых пресноводных черепах [14].

Приспособление к той или другой среде существования содействует развитию у черепах функциональных отличий в характере локомоции. Одним из первых исследовал участие плечевого пояса пресноводных черепах в локомоции грудных конечностей Уолкер [28]. Исследование передвижения разных видов пресноводных и наземных черепах позволило ряду авторов [9; 11; 23; 29; 30; 31] показать механические напряжения в мышцах конечностей во время движения. Часть исследователей [16 – 19; 26; 27] провели сравнение плавательных движений морских и пресноводных черепах. Сравнение кинематики передних конечностей двух видов пресноводных черепах, один из которых амфибиотический, а другой – узко специализированный к плаванию, доказало, что функционально это разные структуры, которые отвечают за движение на твердом субстрате и в воде. В некоторых литературных источниках указывается, что изменения в структуре опорно-двигательного аппарата черепах взаимосвязана со средой обитания [5; 10, 21; 29]. Ряд публикаций посвящен установлению связи между структурой конечностей черепах, их формой тела и передвижением по твердому субстрату [24–26].

По мнению других авторов, плечевой пояс достаточно хорошо подходит для сравнительно анатомических исследований через доминирующую роль грудных конечностей во время движения при локомоции, как в наземной, так и водной среде. Это в полной мере касается и морских черепах, у которых основным двигателем являются грудные конечности [7; 16–18; 20].

Плечевой пояс современных черепах имеет трехлучевое строение. Акромиальный отросток является не отдельным элементом, а продолжением лопатки, гомологичным передней части коракоида, как у других рептилий [7, 8, 12, 29]. Коракоид, в отличие от других рептилий, ориентирован горизонтально, не фиксируется связками к пластрону [29]. Суставная впадина сформирована как лопаточной, так и коракоидной частями плечевого пояса [13].

Материал и методы исследований. Работа выполнена на кафедре анатомии животных им. академика В.Г. Касьяненко Национального университета биоресурсов и природопользования Украины (г. Киев). Исследования проводились на двух видах черепах: красноухая черепаха (*Pseudemys scripta*) и африканская пеломедуза (*Pelomedusa subrufa*). Миологические исследования плечевого пояса черепах проводили на материале, предварительно зафиксированном в 10%-ом растворе нейтрального формалина. После определения точек фиксации мышцы рассекали для определения наличия или отсутствия перистости. Кроме того, с целью выяснения степени развития мышц и мышечных групп, каждую мышцу взвешивали.

Результаты исследований. У красноухой черепахи в связи с развитием панциря пояса конечностей размещены не на ребрах, как у всех других позвоночных, а под ними. Соответственно плечевой пояс, который имеет трехлучевое строение, расположен внутри грудной клетки (рисунок 1). Лопатка размещена почти вертикально, имеет палочкообразную форму и крепится к карапаксу в области поперечных отростков первого грудного позвонка синхондрозом. В области фиксации к карапаксу дорсальный конец лопатки покрыт суставной капсулой. Акромион у черепах достаточно длинный и соединяется с пластроном эластичной связкой. Коракоид у красноухой черепахи треугольной формы и не имеет соединений с панцирем. Однако между коракоидом и акромионом есть эластичная связка. Ключицы у черепах отсутствуют. Считается, что они, как и грудная кость, вошли в состав пластрона [4].

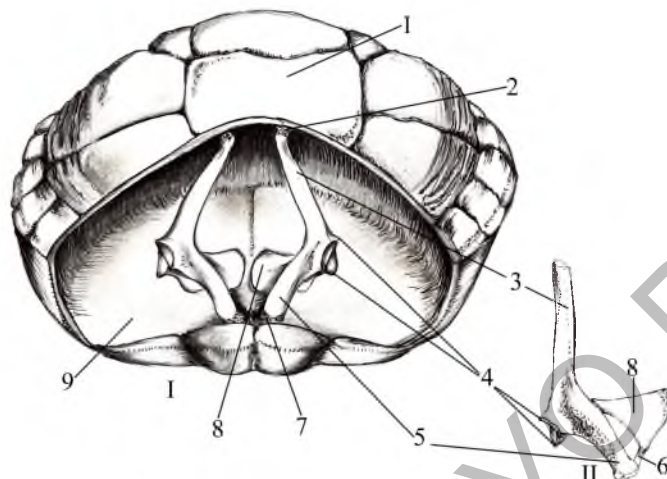


Рисунок 1 - Плечевой пояс красноухой черепахи

I – расположение плечевого пояса в панцире; II – собственно плечевой пояс; 1 – карапакс; 2 – хрящ, соединяющий лопатку с карапаком; 3 – лопатка; 4 – суставная впадина; 5 – акромион; 6 – эластическая коракоидно-акромиальная связка; 7 – эластическая акромиально-пластронная связка; 8 – коракоид; 9 – пластрон

Наличие панциря у черепах сопровождается значительными изменениями в строении мышечной системы. В частности, мышцы туловища в большей степени отсутствуют, а шеи, конечностей и их поясов, наоборот, развиты. Следует отметить, что наличие панциря обусловило и трехлучевое строение скелета плечевого пояса, что, в свою очередь, определило некоторые особенности строения мышц плечевого пояса. Так, у африканской пеломедузы группу мышц плечевого пояса составляют лишь три мышцы: широчайшая мышца спины, а также передняя и задняя грудные мышцы (рисунок 2).

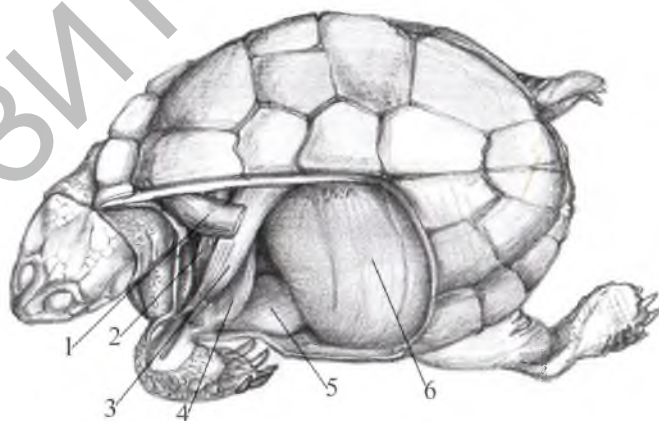


Рисунок 2 - Мышцы плечевого пояса африканской пеломедузы

1 – боковой оттягиватель шеи; 2 – дельтовидная мышца; 3 – широчайшая мышца спины; 4 – надлопаточная мышца; 5 – задняя грудная мышца; 6 – брюшина

Широчайшая мышца спины – тоненькая лентовидная мышца, которая начинается сухожильно от карапакса на уровне присоединения к нему проксимального конца лопатки. Заканчивается также сухожильно в области дорсальной поверхности шейки плечевой кости (рисунки 3, 4).

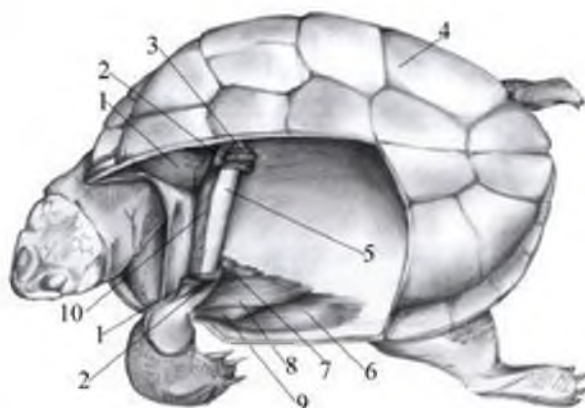


Рисунок 3 - Мышцы плечевого пояса африканской пеломедузы
 1 – боковой оттягиватель шеи; 2 – надлопаточная мышца; 3 – широчайшая мышца спины; 4 – карапакс;
 5 – лопатка; 6 – задняя грудная мышца; 7 – передняя грудная мышца; 8 – коракоидно-плечевая мышца;
 9 – коракоидно-лучевая мышца; 10 – дельтовидная мышца

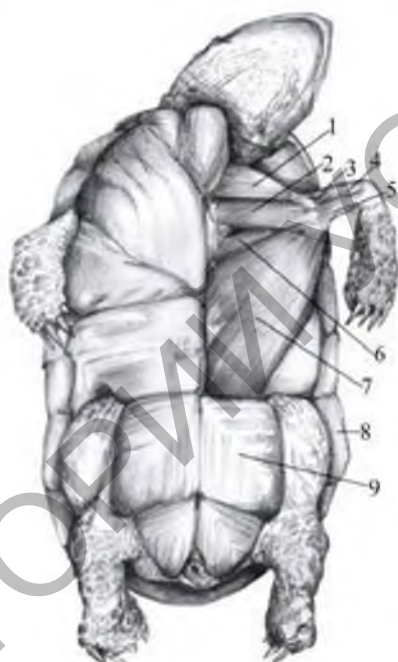


Рисунок 4 - Поверхностные мышцы плечевого пояса африканской пеломедузы
 (вентральная поверхность)

1 – передняя грудная; 2 – акромиально-плечевая; 3 – длинная головка трехглавой мышцы плеча;
 4 – медиальная головка трехглавой мышцы плеча; 5 – коракоидно-лучевая; 6 – коракоидно-плечевая;
 7 – задняя грудная; 8 – карапакс; 9 – пластрон

Передняя грудная мышца начинается от непарного переднего щитка пластрона и заканчивается мышечно-сухожильно на латеральной поверхности шейки плечевой кости (рисунки 3, 4).

Задняя грудная мышца начинается от дорсальной поверхности срединной линии пластрона на уровне каудального края 2-го и краниального края 5-го щитков. Заканчивается эта мышца сухожильно на медиальной поверхности шейки плечевой кости (рисунки 3,4).

Группа мышц плечевого сустава у африканской пеломедузы представлена надлопаточной, дельтовидной, надкоракоидной, акромиально-плечевой и коракоидно-плечевой мышцами.

Надлопаточная мышца – могучая мышца, которая начинается мышечно-сухожильно от проксимального конца лопатки, проходит вдоль ее латеральной и каудальной поверхностей, а также крепится к латеральному краю коракоида. Заканчивается эта мышца мышечно-сухожильно на капсуле плечевого сустава и латеральной поверхности шейки плечевой кости.

Дельтовидная мышца лежит спереди от надлопаточной мышцы. Начинается от проксимального конца лопатки, крепится вдоль ее краниального края и заканчивается в области латеральной поверхности шейки плечевой кости.

Надкоракоидная мышца – достаточно массивная, лежит на дорсальной поверхности коракоида и коракоидного хряща. Заканчивается она коротким хорошо развитым сухожилием на медиальной поверхности проксимальной части плечевой кости. Передняя часть надкоракоидной мышцы двуперистая.

Акромиально-плечевая мышца лежит на вентральной поверхности акромиона и охватывает его с боков. Заканчивается могучим коротким сухожилием на медиальном бугре плечевой кости, двуперистая. Следует отметить, что акромиально-плечевая мышца описана впервые нами.

Кораконидно-плечевая мышца лежит на вентральной поверхности кораконида и описанного впервые нами кораконидно-акромиального апоневроза. Заканчивается коротким массивным сухожилием под акромиально-плечевой мышцей на медиальном бугре плечевой кости.

Мышцы локтевого сустава представлены: кораконидно-лучевой, трехглавой и локтевой, а также напрягателем фасции предплечья.

Кораконидно-лучевая мышца начинается мышечно от каудальной части латерального края кораконида. В области средней части плечевой кости мышца дифференцируется на локтевую и лучевую головки. Локтевая головка является сухожильной. Она идет к проксимальной части медиальной поверхности локтевой кости, где и заканчивается. Лучевая головка двубрюшная, поскольку над местом отхождения локтевой головки она переходит в широкий короткий апоневроз, который опять переходит в мышечное брюшко, разделенное на две ножки, – мышечную и апоневротическую. Мышечная ножка крепится к проксимальной части медиальной поверхности лучевой кости. Апоневротическая ножка крепится к капсуле локтевого сустава и проксимальной части латеральной и каудальной поверхностей локтевой кости, а также переходит в фасцию предплечья. Следует отметить, что такая дифференциация кораконидно-лучевой мышцы описана впервые нами.

Трехглавая мышца плеча у африканской пеломедузы дифференцирована на три головки – длинную, латеральную и медиальную. Длинная головка начинается от каудального края лопатки над суставной впадиной. Латеральная головка начинается от латерального бугра плечевой кости, а медиальная от медиального бугра плечевой кости. Заканчиваются все три головки на локтевом бугре локтевой кости. Латеральная и медиальная головки трехглавой мышцы плеча продольно-волокнистые, а длинная – двуперистая.

Локтевая мышца – короткая, лежит на дорсальной поверхности дистального конца плечевой кости. Через локтевой бугор переходит в поверхностную фасцию предплечья, где и заканчивается.

Напрягатель фасции предплечья – тонкая лентовидная мышца, которая начинается мышечно от дистальной части каудального края лопатки, лежит на длинной головке трехглавой мышцы плеча и в области локтевого сустава переходит в тоненький, но широкий апоневроз, в свою очередь переходящий в фасцию предплечья.

Заключение. Подытоживая изложенное, следует отметить, что:

1. Наличие панциря у черепах сопровождается значительными изменениями в строении мышечной системы. В частности, мышцы туловища в большей степени отсутствуют, а шеи, конечностей и их поясов, наоборот, развиты.

2. Наличие панциря обусловило и трехлучевое строение скелета плечевого пояса, что, в свою очередь, определило установленные особенности строения и дифференциации мышц плечевого пояса, плечевого и локтевого суставов.

Литература. 1. Алифанов, В.Р. Загадка происхождения черепах / В.Р. Алифанов // *Природа*, 2001. – № 8. – С. 8 – 18. 2. *Биологический энциклопедический словарь* / М.С. Гиляров [и др.]. – М.: Советская энциклопедия, 1986. – С. 713. 3. *Основы палеонтологии*. Т.: Земноводные, пресмыкающиеся и птицы / А.К. Рождественский. – М., 1964.–Т.2.–С. 12–45. 4. Шмальгаузен, И.И. *Основы сравнительной анатомии позвоночных животных* / И.И. Шмальгаузен. – М.: Советская наука, 1947. – 540 с. 5. Boulenger, G. *Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum (Natural History)* / G. Boulenger. – British Museum, 1889. – 320 p. 6. Davenport, J. *A comparison of the swimming of marine and freshwater turtles* / J. Davenport, S.A. Munks, P.J. Oxford // *Proc. R. Soc. Lond.*, 1984. – Vol. 220. – P. 447 – 475. 7. Friant, M. *Interprétation de la ceinture scapulaire endosquelettique des chéloniens* / M. Friant // *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 1942. – № 5. P. 303 – 306. 8. Gaffney, E.S. *The comparative osteology of the Triassic turtle Proganochelys* / E.S. Gaffney // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 1990. – Vol. 194. – P. 1 – 263. 9. Hildebrand, M. *Analysis of the symmetrical gaits of Tetrapods* / M. Hildebrand // *Folia Blotheoretica*, 1966. – №6. – P. 9 – 22. 10. Hoffmann, C.K. *Reptilien*. / C.K. Hoffmann – Leipzig : C. F. Winter'sche-Verlagshandlung, 1890. – 442 s. 11. Jayes, A.S. *The gaits of Chelonians: walking techniques for very low speeds* / A.S. Jayes, R.Mc.N. Alexander // *J. Zoology*, 1980. – Vol. 191. – P. 353 – 378. 12. Lee, M.S.Y. *The homologues and early evolution of the shoulder girdle in turtles* / M.S.Y. Lee // *Proc. R. Soc. Lond.*, 1996. – Vol. 263. – 111 – 117. 13. *Morphometrics in Evolutionary Biology. In The Geometry of Size and Shape Change, with Examples for Fishes* / F.L. Bookstein [et al.] // *Spec. Publ. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 1985. – 15 p. 14. Pritchard, P.C.H. *Encyclopedia of Turtles* / P.C.H. Pritchard. – London: Neptune, 1979. – 320 p. 15. Ratkke, R. *Entwicklung der Schildkröten* / R. Ratkke. – Mit zehn Steindrucktafeln. Braunkcheig, 1848. – 280 s. 16. Renous, S. *Retentissement à l'adaptation de la vie pélagique de la tortue luth (Dermochelys coriacea) sur sa locomotion terrestre* / S. Renous // *Mésogée*, 1988. – № 48. – P. 79 – 84. 17. Renous, S. *Etude cinématique de la palette natatoire antérieure de la tortue luth Dermochelys coriacea (Vandelli, 1761) au cours de sa locomotion terrestre* / S. Renous, V.L. Bels // *Can. J. Zool.*, 1989. – № 69. – P. 495 – 503. 18. Renous, S. *Comparison between aquatic and terrestrial locomotions of the leatherback sea turtle (Dermochelys coriacea)* / S. Renous // *J. Zool.*, 1993. – Vol. 230. – P. 357 – 378. 19. Renous, S. *The ontogeny of locomotion in marine turtles* / S. Renous. – *Herpetologica*. Barcelona: Asociación Herpetológica española, 1995. – P. 112 – 119. 20. Renous, S. *Locomotion in marine Chelonia: adaptation to the aquatic habitat* / S. Renous, V. L. Bels // *Hist Biol.*, 1999. – Vol. 14. – P. 1 – 13. 21. Romer, A.S. *The early evolution of land vertebrates* / A.S. Romer // *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 1956. – Vol. 100. – № 3. – P. 157–168. 22. Romer, A.S. *The Osteology of the Reptiles* / A.S. Romer. – Chicago: University Chicago Press, 1956. – 620 p. 23. Van Leeuwen J.L. *Estimates of mechanical stresses in tortoise leg muscles during walking* / J.L. Van Leeuwen, A.S. Jayes, R.Mc.N. Alexander // *J. Zool.*, 1981. – Vol. 195. – P. 53 – 69. 24. Walker, W.F. *Aspects of the functional anatomy of the chelonian pectoral girdle and limb* / W.F. Walker // *Am. Zool.*, 1962. – 2. – P. 566. 25. Walker, W.F. *A structural and functional analysis of walking in the turtle, Chrysemys picta marginata* / W.F. Walker // *J. Morph.*, 1971. Vol. 90. – P. 263 – 279. 26. Walker, A.D. *New light on the origin of birds and crocodiles* / A.D. Walker // *Nature*, 1972. – Vol. 237 (5353). – P. 257 – 263. 27. Walker, W.F. *Swimming in sea turtles of the family Cheloniidae* / W.F. Walker // *Copeia*, 1971. – № 2. – P. 229 – 233. 28. Walker, W.F. *Body form and gait in terrestrial vertebrates* / W.F. Walker // *Ohio J. Sci.*, 1972. – Vol. 72. – P. 177 – 183. 29. Walker, W.F. *The locomotor apparatus of Testudines* / W.F. Walker // *Biology of the Reptilia*. – Vol. 4. – New York: Academic Press, 1979. – P. 1–51. 30. Williams, T.L. *Experimental analysis of the gait and frequency of locomotion in the tortoise, with a simple mathematical description* / T.L. Williams // *J. Physiol.*, 1981. – Vol. 310. – P. 307 – 320. 31. Zug, G.R. *A critique of walk pattern analysis of symmetrical quadrupedal gaits* / G.R. Zug // *Anim. Behav.*, 1972. – Vol. 20. – P. 436 – 438.

Статья передана в печать 3.01.2011 г.