

РАЗВИТИЕ ПОДЪЯЗЫЧНОГО АППАРАТА У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

С.К. РУДИК, доктор ветеринарных наук, профессор
Н.М. СТЕГНЕЙ, кандидат ветеринарных наук

Исследовано 14 экземпляров пресмыкающихся, относящихся к шести видам и двум отрядам, и 350 млекопитающих, принадлежащих к 83 видам и 12 отрядам. Обобщено развитие подъязычного аппарата млекопитающих.

Пресмыкающиеся, млекопитающие, подъязычный аппарат, гиоид.

Материал и методы исследования. Исследование проводилось в плане функциональной морфологии. Важнейшими в настоящей работе являются электрофизиологические исследования функций мышц языка и скелета подъязычного аппарата, а также применение методов биомеханики в процессе изучения скелета подъязычного аппарата [4, 8].

Результаты исследования. Под подъязычным аппаратом, как структурном элементе головной кишки млекопитающих, следует понимать скелетные образования, являющиеся дериватами нижнего отдела гиоидной и первой жаберной дуги первичноводных позвоночных, вместе с действующими на него гипобранхиальными и висцеральными мышцами.

Висцеральный аппарат появился значительно раньше и вне зависимости от мозгового отдела черепа. Так, висцеральный аппарат у ланцетника состоит из целого ряда стержней, находящихся в жаберных перегородках. Такой аппарат вполне удовлетворяет ланцетника, ведущего пассивный образ жизни, ибо вода и взвешенная в ней пища мерцательным эпителием транспортируется затем в последующий отдел пищеварительной трубки.

Переход от пассивного образа жизни к активному способствовал изменению в строении висцерального аппарата. В жаберных дугах появляется хрящевая ткань, способствующая расширению жаберной полости после акта сжимания.

У бесчелюстных висцеральные дуги становились не только более мощными, но располагались и изгибались особым образом, и между ними развивалась сложная система перемычек.

У челюстноротых активно расширялась жаберная кишка благодаря фиксации ее гипоксональной мускулатуры к верхним и нижним концам висцеральных дуг. Следовательно, развивалась эпи- и гипоксональная мускулатура [3].

Эластичность висцеральных дуг не могла обеспечить дальнейшее увеличение степени изменений просвета головной кишки, что привело к их расчленению на участки и фиксации. Роль фиксатора приняла на себя третья жаберная дуга. Именно третья жаберная дуга стала определять форму, размеры входа в головную кишку и превратилась в челюсти. Возник челюстной аппарат протостильного типа, который дополнительно фиксируется на черепе за счет гиоидной дуги.

У современных акулообразных функция гиоидной дуги находится на службе обеспечения движений челюстного аппарата и фиксации его к невральному черепу. Следовательно, развился челюстной аппарат хватательного типа, сохранившийся у всех рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих [14]. Этот прогрессивный тип челюстного аппарата становится и необычайно пластичным.

Ведущим фактором дальнейшего усложнения висцерального аппарата у осетрообразных было совершенствование протракции челюстного аппарата [2].

У костистых рыб челюстной аппарат еще более усложняется: происходит окостенение средних частей челюстных дуг, появляется ряд покровных костей и прикрепление гипобранхиальной мускулатуры перемещается на гиоидную дугу [7]. Ведущим фактором прогрессивных преобразований висцерального аппарата рыб явились приспособительные изменения его как органа питания.

С переходом к наземному образу жизни происходят значительные изменения в челюстном аппарате. У них геод и нижние отделы двух первых жаберных дуг преобразуются в подъязычный аппарат, служащий скелетной основой языка и местом фиксации для висцеральных и гипобранхиальных мышц.

Для всех рептилий характерно прогрессивное развитие предчелюстных элементов верхней и нижней челюстей. Нижние отделы висцеральных дуг и копулятивная пластинка образуют сильный скелет подъязычного аппарата [11].

Настоящие исследования показывают, что скелет подъязычного аппарата рептилий, несмотря на относительную простоту строения, довольно разнообразен (рис. 1).

Постоянный его компонент – тело, несущее на ростральном конце язычный отросток и гиоидный рог, весьма изменчив в своем строении. Он очень маленький и не делится на отделы у черепах. У чешуйчатых гиоидный рог состоит из более длинного проксимального и дистального отделов. Особенно развит он у варана и имеет весьма подвижно соединенные эластической мембраной проксимальный и дистальный отделы. Только у жемчужной ящерицы наблюдается фиксация гиоидного рога к мозговому черепу и деление на четыре членика.

Первый жаберный рог имеется у всех изученных видов. Он представлен длинным костным дистальным отделом и коротким хрящевым проксимальным отделом. Второй жаберный рог у черепахи, агам, калота и жемчужной ящерицы не делится на отделы и свободно

располагается в области шеи. У варана второй жаберный рог отсутствует.

Увеличение подвижности скелета подъязычного аппарата вызывает в группе мышц висцерального происхождения не только усложнение дифференциации этих мышц, но и перемещение точек их фиксации.

Еще более сложные преобразования происходят в гипобранхиальных мышцах и особенно в супрагиоидной группе. Следует отметить, что на долю супрагиоидной группы мышц у чешуйчатых приходится 37 % в то время как у черепахи – только 18,9 %. Подобная картина наблюдается и в инфрагиоидной группе мышц, где эти показатели составляют соответственно 34 и 20,5 %.

Следовательно, с увеличением специализации в подъязычном аппарате происходят изменения, проявляющиеся в потере им второго жаберного рога (варан) и увеличением подвижности между его рогами и телом. Наиболее изменчивой частью скелета подъязычного аппарата является гиоидный рог, который может служить показателем более узкой специализации скелета подъязычного аппарата, характерного для определенного вида рептилий.

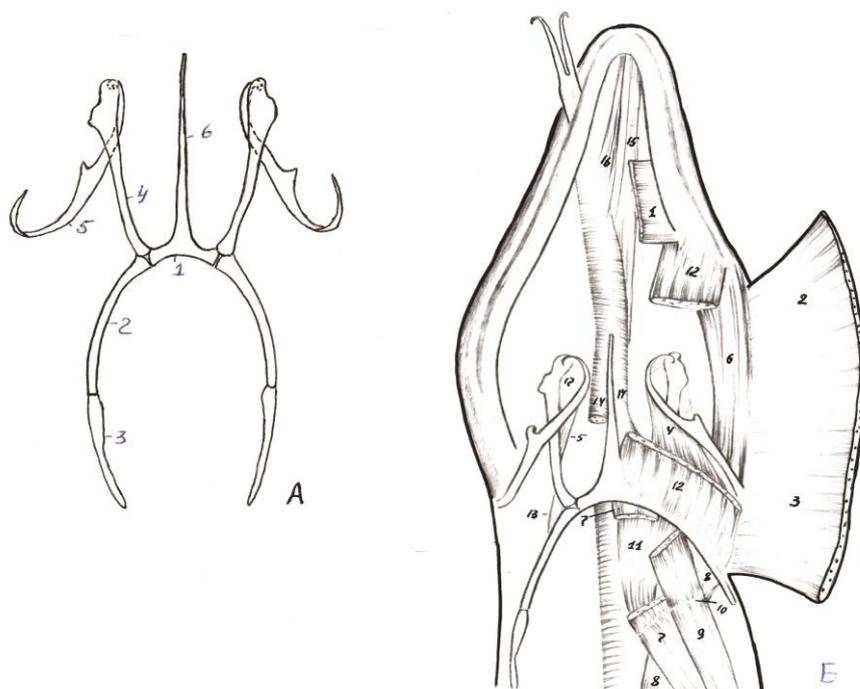


Рис. 1. Подъязычный аппарат серого варана:

А – скелет: 1 – тело; 2 – дистальный отдел первого жаберного рога; 3 – проксимальный отдел первого жаберного рога; 4 – дистальный отдел гиоидного рога; 5 – проксимальный отдел гиоидного рога; 6 – язычный отросток. Б – мышцы:

1 – m. Intermandibularis; 2 – m. constrictor colli rostralis; 3 – m. constrictor colli caudalis; 4 – m. Ceratohyoideus; 5 – m. interhyoideus brevis; 6 – m. Hyomandibularis; 7 – m. episternohyoideus sublimis; 8 – m. episternohyoideus profundus; 9 – m. Omohyoideus; 10 – сухожильная перемычка; 11 – m. intercornualis caudalis; 12 – m. Ceratomandibularis; 13 – m. interarcualis ventralis;

14 – m. Hyoglossus; 15 – m. genioglossus externus; 16 – m. genioglossus internus; 17 – эластическая мембрана

Скелет подъязычного аппарата млекопитающих состоит из базигиода, парного жаберного (тиреогиоид) и гиоидного рогов и, подобно прочим наземным позвоночным, включен в гипобранхиальную мускулатуру. Супрагиоидный отдел этой мускулатуры весьма сложно дифференцируется, образуя мускулатуру языка, основным местом фиксации которой является скелет подъязычного аппарата. Скелет подъязычного аппарата имеет также собственную, производную от гиоидной дуги мускулатуру, расположенную между отдельными его элементами и соединяющую его с окружающими костями. К скелету подъязычного аппарата прикрепляются также мышцы глотки.

На основании выявленных особенностей строения скелета подъязычного аппарата, соединений его элементов, обусловленных характером пищи, способами ее добывания, обработки и проглатывания, а также результатами настоящих электромиографических исследований представляется возможным выделить несколько морфофункциональных типов скелета подъязычного аппарата (рис. 2):

1. Примитивный, или рептилийный, тип (сумчатые), при котором как и у рептилий, гиоидный рог состоит из кератогиоида и хрящевой ветви. Ветвь может продолжаться в связку (валлеби, филандер) или делиться на два элемента (опоссум).

2. Полужесткий тип скелета подъязычного аппарата (насекомоядные, олени, полорогие, китообразные, мозолоногие) характеризуется увеличением подвижности в пределах гиоидного рога, в котором, наряду с большой длиной стилогиоида, между отдельными элементами имеются суставы или эластический хрящ. Кроме того, подвижность возрастает за счет увеличения количества члеников (появление добавочного членика).

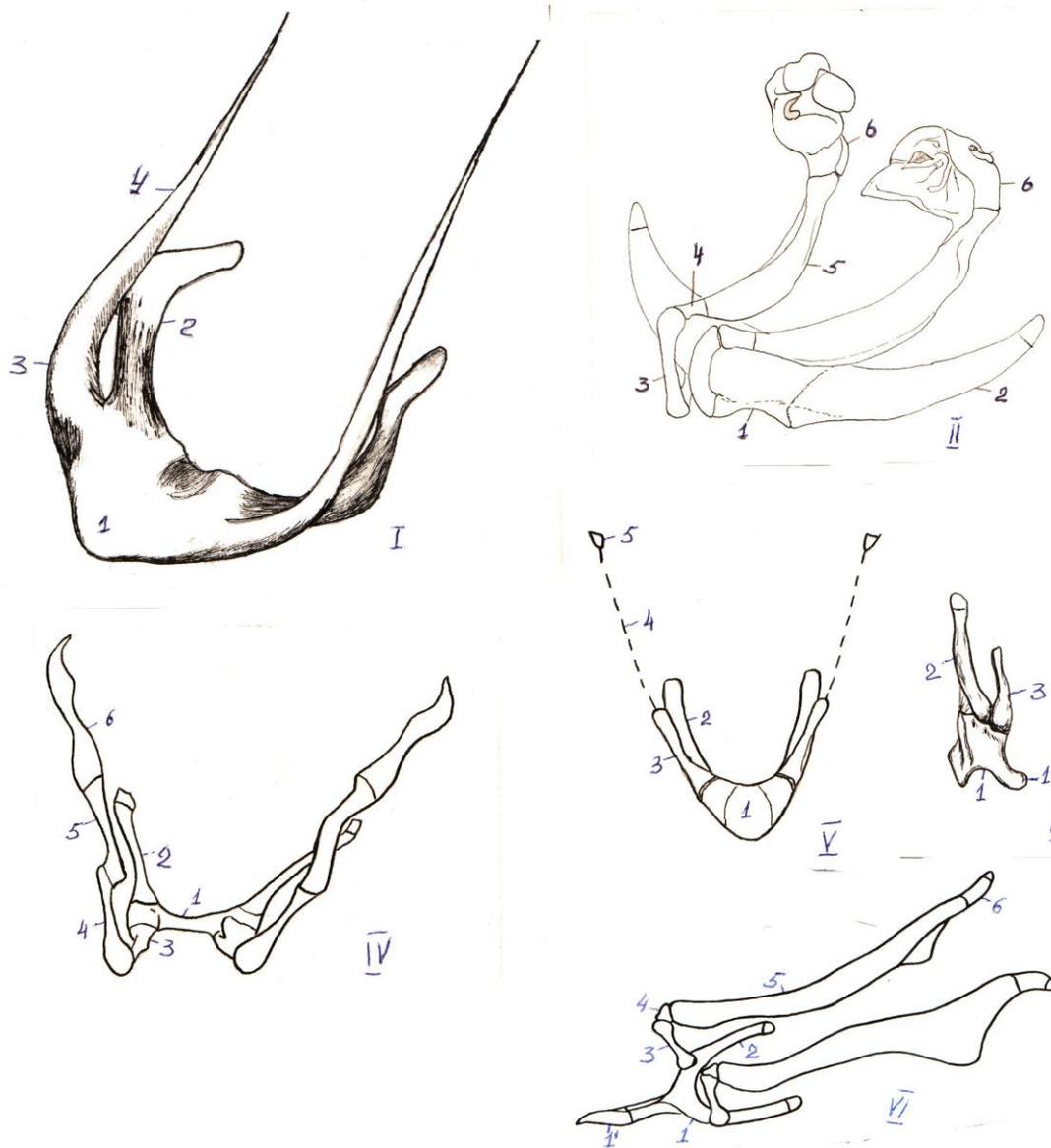


Рис. 2. Подъязычный скелет шести типов млекопитающих:
 I – обыкновенный валлеби; II – афалина; III – заяц русак; IV – гепард; V –
 бабуин; VI – кулан; 1 – базигиоид; 2 – язычный отросток; 3 – тиреогиоид; 4 –
 эпигиоид; 5 – стилогиоид; 6 – тимпаногиоид

3. Полумобильный тип скелета подъязычного аппарата (зайцеобразные, белкообразные, малый тушканчик, ондатра, дикобраз, хоботные, нежвачные парнокопытные) отличается меньшей подвижностью жаберного рога, которая, однако, значительно больше в гаоидном роге, что обеспечивается наличием суставов или эластических связок.

4. Мобильный тип скелета подъязычного аппарата (хищные, ластоногие) характеризуется необычайно выраженной подвижностью между всеми элементами, что обусловлено их величиной и наличием суставов.

5. Мышечный тип скелета подъязычного аппарата (приматы, морская свинка, нутрия, крыса, лесная соня, золотистый хомячок, песчанки, египетский тушканчик) определяется тем, что скелет прикрепляется к черепу при помощи мышц. Это весьма подвижное соединение с черепом и наблюдается у тех животных, у которых добывание пищи, ее первичная обработка, и зачастую подача в ротовую полость осуществляются при помощи передних конечностей.

6. Жесткий тип скелета подъязычного аппарата (непарнокопытные) характеризуется сведением до минимума движений между отдельными его элементами с одновременным укорочением эпигиоида и удлинением стилогиоида, который принимает вид пластинки, работающей на изгиб. Этот тип присущ животным, в рационе которых преобладает грубая растительная пища, требующая тщательной обработки в ротовой полости.

Можно предположить, что исходным морфофункциональным типом был примитивный тип, из которого затем выделился полужесткий. Этот тип скелета был наиболее пластичным и из него впоследствии выделились все остальные типы, так как предки современных насекомоядных были и родственниками плацентарных млекопитающих [15, 16].

Однако для полного понимания эволюционных преобразований подъязычного аппарата необходимо учитывать еще и развитие мышц, ибо именно мышцы в первую очередь и более выражено будут реагировать на изменения условий выполняемой работы. Знание особенностей их строения и функций позволяет более точно судить о развитии скелета подъязычного аппарата.

Для млекопитающих характерно, что группа гипобранхиальных мышц весьма массивна, более сложно дифференцирована, чем висцеральная. Среди гипобранхиальных мышц существенные изменения наблюдаются в супрагиоидной группе мышц. Инфрагиоидная группа мышц у млекопитающих по количественному составу соответствует таковой у рептилий (грудинноподъязычная, грудиннощитовидная, плечеподъязычная, щитовидноподъязычная) (рис.3).

Некоторые мышцы супрагиоидной группы мышц мало имеют видовых различий (затылочноподъязычная, поперечная межчелюстная, рожковоподъязычная). Шилоподъязычная мышца млекопитающих имеет весьма сложное строение и особенно взаиморасположение относительно двубрюшной мышцы, что определено различными путями развития [17]:

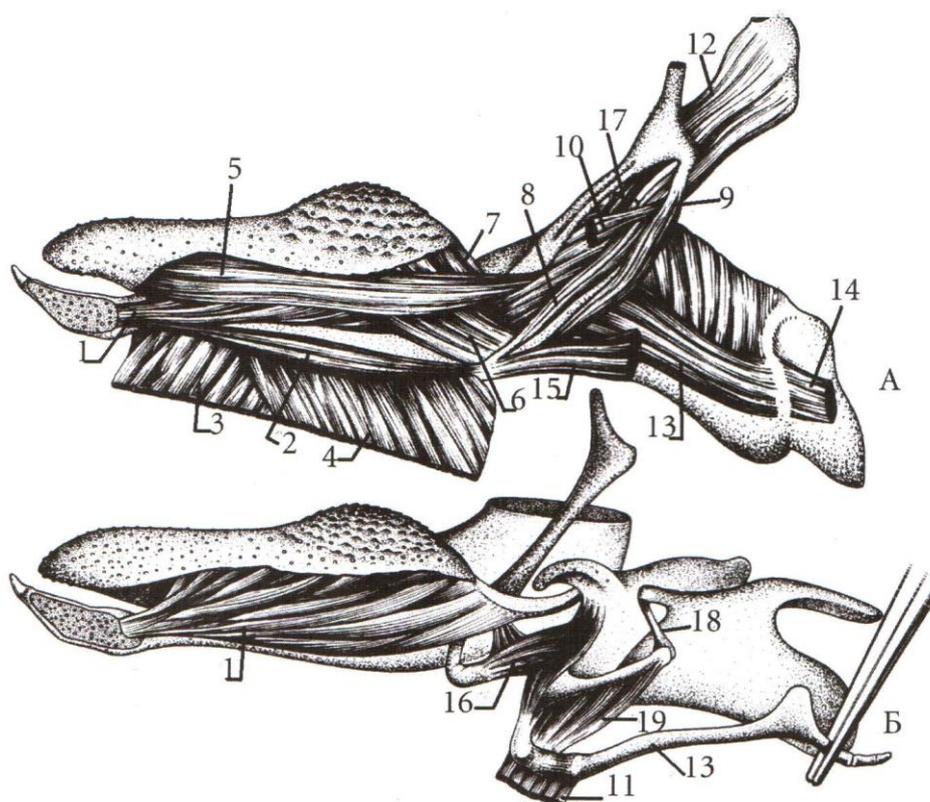


Рис 3. Мышцы подъязычного аппарата сайгака (А – поверхностные, Б – глубокие): 1 – подбородочноязычная; 2 – подбородочноподъязычная; 3 – челюстноязычная; 4 – челюстноподъязычная; 5 – шилоязычная; 6 – подъязычноязычная; 7 – рожковоподъязычная; 8, 9 – шилоязычная; 10 – двубрюшная;

11 – хрящезычная; 12 – затылочноподъязычная; 13 – щитовидноподъязычная; 14 – грудиннощитовидная; 15 – грудинноподъязычная; 16 – подъязычнонадгортанная; 17 – шилоглоточная; 18 – связки; 19 – рожковоподъязычная

а) развивается только ее медиальная часть, и мышца располагается медиально от каудального брюшка двубрюшной мышцы;

б) развивается ее латеральная часть, и мышца располагается снаружи от двубрюшной мышцы;

в) развиваются обе ее части, которые могут быть разделены на всем протяжении (у оленей) или слиты (у непарнокопытных, приматов); сухожилие двубрюшной мышцы располагается между этими частями.

Подбородочно-подъязычная мышца, как самостоятельная уже выделяется начиная с хрящевых рыб и у млекопитающих служит главным заводным механизмом при воздействии на дистальный отдел скелета подъязычного аппарата. Мышца имеет сложное перистое строение.

Подбородочноязычная, подъязычноязычная, хрящезычная, шилоязычная, рожковоязычная мышцы развиваются из единого мышечного пласта *m. crasobranchialis communis*, который с усложнением функции мышц вначале делится на две мышцы: подбородочноязычная и подъязычноязычная (амфибии, рептилии), которые у рептилий делятся на

порции. У млекопитающих наблюдается еще более выраженная дифференциация (появляется еще подъязычная поперечная мышца). Однако с усложнением функции языка происходит выделение рожковязычной и хрящезычной, причем первая четко прослеживается начиная с насекомоядных, а вторая – с приматов. Эти мышцы выполняют важную функцию во время глотания, когда корню языка необходимо придать форму желоба и создать уклон в глотку. Из рожковязычной мышцы выделяется подъязычная поперечная мышца. Эта мышца фиксирует подвижные каратогиоиды (пятнистый олень, косуля, антилопа канна, овца, домашний бык, лошадь).

Подъязычно-надгортанная мышца также выделилась из первичного мышечного пласта и гомологична наружной подбородочноязычной мышце у варана.

Подъязычный аппарат, как и все органы головной кишки, находится в тесной взаимосвязи с развитием и строением лицевого отдела черепа [7, 10, 12].

Выводы

Таким образом, характер пищи, ее добывание, обработка в ротовой полости и глотание существенно влияют на развитие подъязычного аппарата и остальных органов ротовой полости [5, 6, 9, 13].

Список литературы

1. Воробьева Э.И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб / Воробьева Э.И. – М., 1977. – 239 с.
2. Гиммельрейх Г.А. Висцеральный аппарат осетрообразных как орган приема пищи / Г.А.Гиммельрейх // Труды Ин-та морфологии животных АН СССР. – 1963. – Вып. 38. – С.77–109.
3. Гиммельрейх Г.А. Влияние функции питания на формирование головной кишки позвоночных. I. Первичноводные позвоночные / Г.А. Гиммельрейх // Вестник зоологии. – 1966. – № 2. – С. 2–15.
4. Рудик С.К. Биоэлектрическая активность мышц подъязычного аппарата у *Capra hircus* / С.К.Рудик, В.Ф.Мороз // Доклады АН УССР. – Серия Биология. – 1984. – № 7. – С. 73–76.
5. Рудик С.К. Биоэлектрическая активность мышц подъязычного аппарата у собаки / С.К.Рудик // Доклады ВАСХНИЛ. – 1986. – № 6. – С. 35–37.
6. Рудик С.К. Біоелектрична активність м'язів під'язикового апарату кролика / С.К.Рудик // Вісник сільськогосподарської науки. – 1985. – № 3. – С. 66–68.
7. Рудик С.К. Влияние активности дыхания на величину входа в носовую полость у жвачных парнокопытных Ruminantia / С.К.Рудик // Вестник Зоологии. – 1972. – № 4. – С. 82–83.
8. Рудик С.К. Влияние биомеханики скелета подъязычного аппарата на механические свойства его частей / С.К.Рудик, В.И.Клыков // Доклады АН УССР. – Серия Биология. – 1984. – № 8. – С. 75–77.
9. Рудик С.К. Подъязычная кость оленей / С.К.Рудик // Вестник зоологии. – 1984. – № 3. – С. 50–54.

10. Рудик С.К. Функциональная обусловленность строения первично-челюстных костей у животных парнокопытных семейств Cervidae и Bovidae / С.К.Рудик // Зоологический журнал. – 1973. – Ч. 52. – № 5. – С. 729–733.

11. Рудик Станислав Подъязычный аппарат млекопитающих в свете его строения и функции / Рудик С.К. – К., 2007. – 320 с.

12. Рудик Станислав/ Спланхнокраний Cervidae и Bovidae. / Рудик С.К. – К., 2008. – 208 с.

13. Рудик Станіслав Під'язиковий апарат копитних / С.К.Рудик, К.С.Рудик. – К., 2006. – 136 с.

14. Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции / А.Н.Северцов // Собрание сочинений. – М. –Л., 1948. – Т.5. – 536 с.

15. Himmelreich H.A. M. Hyopharyngeus and M. Syndesmopharyngeus der Säugetiere im Lichte der Evolution der Schlund kopfmuskulapparetes / H.A. Himmelreich // Gegenbaurs morph. Jahrb. – 1981. – Bd. 127. – S. 103–144.

16. Himmelreich H.A. M. Palatopharyngeus der Säugetiere / H.A. Himmelreich // Gegenbaurs morph. Jahrb. – 1973. – Bd. 105. – S. 172–212.

17. Rudik S. Ways of Study of Mammalian hyoid Apparatus / S.Rudik // Annales de la Societe Royale Zoologiques de Belgique. – 1989. – Vol. 119. – Sup. 1. – P. 30–41.

Проведено дослідження на 14 екземплярах плазунів, що належать до шести видів і двох загонів, 350 ссавців, що належать до 83 видів і 120 загонів. Зроблено узагальнення щодо під'язикового апарату ссавців.

Плазуни, ссавці, під'язиковий апарат, гіоїд.

We investigated 14 examples of reptiles that belong to six species and two orders, 350 mammals, that belong to 83 species and 120 orders. We made conclusion about mammal's apparatus hyoideus.

Reptiles, mammals, apparatus hyoideus, hyoid.