

УДК 598.111 : 591.483

ИССЛЕДОВАНИЕ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *PHRYNOCEPHALUS* (REPTILIA, AGAMIDAE)

М. В. Веселовский, Г. И. Василевская

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина
E-mail: vasilevskaya@iz.freenet.kiev.ua

Получено 23 июня 1999

Исследование периферической нервной системы представителей рода *Phrynocephalus* (Reptilia, Agamidae). Веселовский М. В., Василевская Г. И. — При помощи методов макро-микроморфологии проведено сравнительное исследование организации периферических отделов вегетативной и соматической нервной системы как наиболее лабильного звена эволюции нервной системы у двух близких видов группы «гуттатус»: *Ph. versicolor* (наиболее близкий к предковым формам рода *Phrynocephalus*) и представители *Ph. guttatus*, обитающие в различных ландшафтных зонах. Описанные группы признаков, характеризующих черты сходства и различия, могут быть использованы для уточнения систематического статуса этой группы рептилий.

Ключевые слова: Reptilia, Agamidae, нервная система, систематика.

Investigation of the Peripheral Nervous System in Representatives of Genus *Phrynocephalus* (Reptilia, Agamidae). Veselovsky M. V., Vasilevskaya H. I. — By means of macro-micromorphological methods an attempt was made to compare the organization of the peripheral parts of autonomic and somatic nervous system in *Ph. versicolor* Species which is the nearest to the ancestral forms of *Phrynocephalus* genus, and in *Ph. guttatus* dwelling in various landscape areas. The nervous structures, investigated in these near species of «guttatus» group, are considered as the most labile evolutionary link. Described signs characterize both features of likeness and could be used to specify the systematic status of this reptiles group.

Key words: Reptilia, Agamidae, nervous system, systematic.

Введение

Среди ящериц одной из наиболее сложных и наименее изученных в таксономическом плане групп являются агамовые рода *Phrynocephalus*. Изучение путей эволюции этого рода, его таксономической структуры наталкивается на ряд трудностей, связанных с экоморфологическими особенностями этих рептилий. Прежде всего эти пустынные ящерицы обитают в различных ландшафтных зонах, что, по-видимому, обуславливает высокую степень их полиморфизма и пластичности. Большинство отдельных морфологических признаков в различных комбинациях встречается у разных видов круглоголовок, так что последние характеризуются не столько специфическими особенностями внешней морфологии, сколько определенными сочетаниями признаков внешнего и внутреннего строения и тенденциями их развития как в сторону их параллельной изменчивости, так и различными переходами от одной формы к другой или к нескольким «одновременным» (Голубев, 1992, 1989; Семенов, 1987).

По мнению специалистов ни один из применяемых ныне подходов и ни одна группа признаков не могут быть самостоятельно использованы в качестве адекватного при исследовании этапов макро-микроразвития, а также систематического статуса агамовых рода *Phrynocephalus*. Наиболее перспективным в решении поднятых вопросов представляется комплексное использование методов биохимической генетики, данных цитобиохимии, кариологии и экоморфологических характеристик. В этом перечне кажется уместным использование возможностей морфофункционального подхода, который показал значение морфологических признаков как материала не только для установления сходства или различия, что само по себе является весьма важным для сравнительной морфологии, но и для анализа истории формирования видов (Ананьева, 1981).

Группа «гуттатус» предположительно, по своим биоморфологическим характеристикам близка к предковым формам рода. Видом, наиболее близким к изначальным предковым формам этой группы, по оценкам специалистов, является пестрая круглоголовка (*Ph. versicolor*). Эта ящерица обладает наиболее высоким уровнем биологического полиморфизма, что, очевидно, связано с широким диапазоном ее распространения — приуроченность к песчаным, каменистым, глинистым почвам, известнякам, солончакам, ущельям гор и крутым склонам (Мурзаев, 1966; Семенов, 1987; Чхиквадзе и др., 1983).

Настоящая работа посвящена исследованию морфологии периферических отделов нервной системы круглоголовков и структурно-функциональной интерпретации полученных сведений. В предлагаемой статье представлено сравнительное исследование периферической нервной системы как наиболее лабильного звена 2 близких видов: *Phrynocephalus versicolor* и *Phrynocephalus guttatus*. Изучена структурная организация вегетативной нервной системы: (шейного, грудного и пояснично-крестцового отделов), соматической нервной системы: (строение плечевого и пояснично-крестцового сплетений). Модусы исследуемых нервных структур определялись в соответствии с теоретико-экспериментальными построениями, изложенными в работах В. С. Абашидзе (1957, 1958, 1963), Д. Л. Асатиани (1968), А. Гирта (Hirt, 1934), В. Е. Адамса (Adams, 1939), Дж. А. Никола (Nicol, 1952), Ч. Бодемера (1971).

Литературный обзор

Работы, связанные с исследованиями периферических отделов соматической и вегетативной нервной системы рептилий, немногочисленны и относительно стары. Наиболее полные и подробные описания вегетативной нервной системы Lacertidae появляются в 1930–1940-х гг. нашего столетия (Terni, 1934; Hirt, 1934; Adams, 1939, 1942, 1952 и др.)

Среди исследований, посвященных сравнительной морфологии соматической нервной системы Lacertidae, наиболее информативными представляются работы В. С. Абашидзе (1957–1962), Д. Л. Асатиани (1968), С. Н. Кахиани, Д. Л. Асатиани (1970), Дж. Гибе (Guibe, 1970).

Показано, что у Lacertidae в образовании плечевого сплетения могут участвовать 5 спинномозговых нервов: V (VI)–IX (X) — у *Xenosaurus*, *Gecko*, *Iguana*; 4 спинальных нерва — VI–IX (большинство ящериц); 3 нерва — от IV до VII (*Chameleo*) или от VI до IX у *Xanthonotus*. Иннервация передней конечности от лопаточно-плечевого сустава до кисти обеспечивается п. flexoris (каудальная ветвь сплетения) и п. radialis. Значительные различия отмечены в топографии п. ulnaris, который у большинства ящериц берет начало либо от сплетения, либо от ствола нерва сгибателя плеча впереди локтя: так называемый лацертидный тип сплетения; в некоторых случаях этот нерв начинается на уровне локтя — варановый тип сплетения. Последний, по оценкам морфологов, приближается к амфибийному типу строения (Guibe, 1970). А. Гирт постулировал, что в составе соединительных ветвей, связывающих нервные сплетения конечностей и симпатический ствол, имеются как пре-, так и постганглионарные волокна. Эта гипотеза впоследствии была существенно подкреплена другими исследователями, в частности фон Райбнитцем и Адамсом (цит. по В. Адамсу, 1942), показавшим, что gami communicantes, располагающиеся в области IX–XXIV спинальных сегментов, имеют смешанное происхождение. Эти ветви существенно крупнее, чем главный ствол симпатикуса на этом уровне (так называемый ящеричный тип симпатического ствола по Адамсу). В отношении пояснично-крестцового сплетения известно, что эта топографически единая структура у ящериц состоит из ветвей последних грудных, крестцовых и первых хвостовых нервов. Это сплетение иннервирует заднюю конечность за счет бедренного, общего большеберцового нерва, запирательного нерва, а также имеются мелкие мышечные и кожные ветви (Adams, 1952; Абашидзе, 1963). Морфологических сведений, касающихся представителей рода *Phrynocephalus*, нами не обнаружено.

Изучение литературы, посвященной исследованиям в области сравнительной морфологии вегетативной нервной системы рептилий, показало, что существующие немногочисленные данные касаются ограниченного числа видов этих животных.

Есть сведения о том, что в шейном отделе у некоторых представителей Reptilia имеются поверхностная и глубокая краниальная части truncus sympathicus (по Фишеру), или первичный и вторичный симпатические стволы (по Терни) (Hirt, 1934; Terni, 1931; Khalil et Malek, 1952; Adams, 1942, 1952; Guibe, 1970; Веселовский, 1993).

У гаттерии и поверхностный симпатический ствол, и его глубокие ветви совместно с ветвями языкоглоточного и блуждающего нервов формируют глоточное сплетение, в свою очередь дающее начало собственно шейному симпатикусу. У черепах обнаружен только поверхностный симпатикус. У офидий имеется только глубокий ствол. У крокодилов поверхностная ветвь truncus sympathicus непарная, располагается впереди шейных позвонков; глубокий ствол — парный, находится в канале поперечных отростков шейных позвонков. Этот нерв связан за счет коротких соединительных ветвей с большинством шейных спинальных нервов. У аллигатора в глубоком стволе имеются симпатические узлы, отсутствующие у других рептилий. У исследованных представителей Lacertilia краниальная часть симпатического ствола двойная, она включает в себя поверхностную и глубокую ветви. У представителей рода *Lacerta*, исследованных В. Адамсом (1952), в этой области обнаружены два симпатических ствола: латеральный (поверхностный) симпатикус и срединный (глубокая ветвь), более крупный по калибру ствол, сравнимый по размеру с блуждающим нервом. Связи с шейными и блуждающими нервами незначительны. Глубокая ветвь выходит напротив первых спинальных нервов, вступая в звездчатый узел.

Блуждающий нерв демонстрирует сложные топографические взаимоотношения с соседними парами черепномозговых нервов (языкоглоточным, добавочным и подъязычным). В краниальном отделе нерв содержит 2 крупных нервных узла: ganglion inferius и ganglion posterius, расположение которого более дистально и отличается значительной вариабельностью. Рассматриваемый нерв в шейном отделе связан более или менее тесными топографическими взаимоотношениями с симпатическим стволом. Это либо объединение в единый вагосимпатикус (Ameiva, Teius, Chelonia), либо образование анастомозов на уровне gangl. inferius и краниального узла tr. sympathicus (Guibe, 1970) или между узлом блуждающего нерва, расположенным на уровне отростка щитовидного хряща, и стволом tr. sympathicus, либо анастомозов на уровне gangl. stellatum (Adams, 1952; Guibe, 1970; Василевская, Веселовский, 1989).

Материал и методы

Объектами исследования послужили фиксированные в спирт-формалине взрослые особи 2 видов круглголовок: *Phrynocephalus versicolor hispida* (3 {}), Восточная Джунгария, *Ph. versicolor do-riai* (2 {}), а также *Phrynocephalus guttatus kushackevitschii* (пос. Кундузды, р-н оз. Балхаш, р-н р. Эмель — по 3 {}). Этикетированный материал любезно предоставлен сотрудниками ЦНПМ НАН Украины.

В статье использованы латинские названия форм круглголовок, обозначенные на этикетках.

Исследование проводили методами послойного препарирования по Пирогову и макро-микротрепарирования по В. П. Воробьеву под контролем бинокулярной лупы и МБС-2. Документация: фото и рисунки с препаратов.

Результаты

Phrynocephalus versicolor hispida (Восточная Джунгария)

Вегетативная нервная система

Шейный отдел симпатического ствола и блуждающего нерва. Подробные исследования указанного отдела показали значительную вариабельность топографо-анатомических взаимоотношений и устройство симпатического ствола (СС) и блуждающего нерва (БН). В одних СС при выходе из полости черепа представлен 2 ветвями: медиальной (диаметр ее сходен с таковым *n. vagus*) и латеральной — очень тонкой ветвью, идущей в плотном контакте с *n. vagus* вплоть до *gangl. posterior* этого нерва. В области гортани СС представлен одним нервом. У некоторых объектов латеральная и медиальная ветви одинакового калибра, на расстоянии 2–3 мм после выхода из полости черепа объединяются в единый ствол. Перед краниальным полюсом *gangl. posterior* указанные нервы сближаются между собой; далее *tr. sympathicus* «транзитом» проходит *gangl. inferius* и отделяется от этого узла вблизи его каудального полюса. На расстоянии 5 мм от рассматриваемой позиции *tr. sympathicus* и *n. vagus* образуют единый вагосимпатический ствол.

Встречаются и другие варианты топографии описываемых нервов: СС был представлен одним тонким нервом, идущим вблизи *n. vagus*; в свою очередь СС и БН расположены медиально по отношению к языкоглоточному, подъязычному и добавочному нервам. При этом *n. accessorius* плотно охватывает БН и СС петлей. В одном случае СС располагался на телах шейных позвонков. Обмен волокнами между описываемыми нервами регистрируется на уровне *ganglion cervicothoracalis*.

БН проходит вблизи латеральной полуокружности общей сонной артерии. Нервных узлов по ходу ствола не обнаружено. Краниальных и каудальных гортанных ветвей нет. Нерв тонкий, полупрозрачный, хорошо васкуляризован (это же относится и к *tr. sympathicus*). Вблизи левой дуги аорты находится крупный эллипсовидный узел, далее в тексте называемый каудальным, от которого отходят каудальная гортанная ветвь, 2 сердечные ветви, ветвь, идущая к дорсальной полуокружности дуги аорты (*n. recurrens*). Дорсальная сторона описываемого узла сращена с *tr. sympathicus*, область сращения ограничена размерами узла.

В некоторых случаях на расстоянии примерно 4 мм от выхода из полости черепа на стволе *n. vagus* имеется небольшой *ganglion anterior* вытянутой формы. От этого узла отходит глоточная ветвь. Он связан «перешейком» с крупным эллипсовидным *gangl. posterior*. Далее по ходу ствола *n. vagus* нервных узлов, а также гортанных нервов не обнаружено. На уровне гортани в составе ствола *n. vagus* в плотном контакте с блуждающим нервом идет крупная (калибр сходен с основным стволом) сердечная ветвь. На уровне грудного отверстия этот нерв отделяется от основного ствола *n. vagus*.

Грудной и пояснично-крестцовый отделы симпатического ствола. *Ganglion cervicothoracalis* располагается на уровне тела Th3 (узел противоположной стороны может находиться на уровне Th2–Th3). Названный узел связан с каудальными нервами плечевого сплетения (рис. 1). Форма узла эллипсоидная. Ряд последующих узлов в некоторых случаях отсутствует — вместо них имеются расширенные и уплощенные участки серповидной формы, соединенные между собой тонкими *r. r. interganglionares*. Нужно отметить, что если узлы в описываемой области имеются,

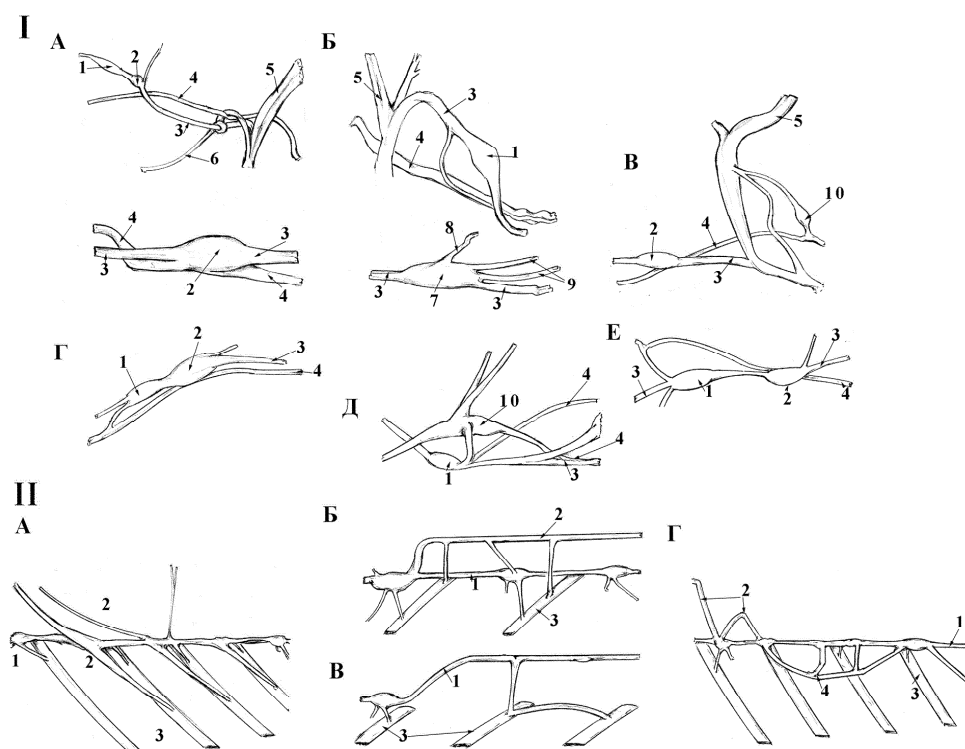


Рис. 1. Вегетативная нервная система. I — шейный отдел: А — *Phrynocephalus versicolor hispida*, левая сторона; Б — *Phrynocephalus versicolor doriai*, правая сторона; В — *Ph. huttatus* (р-н реки Эмель), левая сторона; Г — *Ph. huttatus* (р-н оз. Балхаш), правая сторона; Д — *Ph. huttatus* (р-н Кундузды); левая сторона; Е — *Ph. Huttatus* (р-н р. Эмель), правая сторона. 1 — передний шейный узел; 2 — задний шейный узел; 3 — блуждающий нерв; 4 — симпатический ствол; 5 — языкоглоточный нерв; 6 — добавочный нерв; 7 — каудальный узел; 8 — глоточная ветвь; 9 — сердечные ветви; 10 — краниальный шейный узел. II — грудной и поясничный отдел: А — *Phrynocephalus versicolor hispida*, правая сторона; Б — *Ph. huttatus* (р-н оз. Балхаш), левая сторона; В — *Ph. huttatus* (р-н Кундузды), левая сторона; Г — *Ph. huttatus* (р-н р. Эмель). 1 — симпатический ствол; 2 — внутренностный нерв; 3 — межреберный нерв; 4 — коллатеральный симпатический ствол.

Fig. 1. Systema nervosum autonomicum. I — pars cervicalis n. vagi et trunci sympathici: А — *Phrynocephalus versicolor hispida*, planum sinister; Б — *Phrynocephalus versicolor doriai*, planum dexter; В — *Ph. huttatus* (region of the Emel river), planum sinister; Г — *Ph. huttatus* (region of the Balkhash lake), planum dexter; Д — *Ph. huttatus* (region of Kunduzdy), planum sinister; Е — *Ph. huttatus* (region of the Emel river), planum dexter. 1 — ganglion cervicale anterius; 2 — ganglion cervicale posterius; 3 — nervus vagus; 4 — truncus sympathicus; 5 — n. glossopharyngeus; 6 — n. accessorius; 7 — ganglion caudalis n. vagi; 8 — ramus pharyngeus; 9 — rami cardiaci; 10 — ganglion cranialis trunci sympathici. II — pars thoraco-lumbalis trunci sympathici: А — *Phrynocephalus versicolor hispida*, planum dexter; Б — *Ph. huttatus* (region of the Balkhash lake), planum sinister; В — *Ph. huttatus* (region of Kunduzdy), planum sinister; Г — *Ph. huttatus* (region of the Emel river), planum sinister. 1 — truncus sympathicus; 2 — n. splanchnicus; 3 — n. intercostalis; 4 — truncus collateralis.

то их форма достаточно вариабельна: овальная, Y-образная и продолговатая. У некоторых объектов, начиная с Th1, ножки узлов СС постепенно удлиняются. В результате этого СС смещается в область кишечника, почки, гонады. В пояснично-крестцовой и частично хвостовой области ствола узлы занимают позиции у тел позвонков.

Внутренностный нерв (ВН) отделяется от tr. sympathicus на уровне Th7 и идет на начальном участке параллельно СС. В области Th7–Th13 обнаруживаются мелкие. *gagl. intermedia*, смещенные на межреберные нервы. На уровне Th10–Th12 встречаются крупные висцеральные ветви, иннервирующие совместно с ВН область печени, желудка и гонад. В пояснично-крестцовом отделе tr. sympathicus представлен цепочкой хорошо выраженных узлов, расположенных у краниальных поверхностей позвонков. Узлы tr. sympathicus в этой области связаны с пояснично-крестцовыми нервами тонкими г. г. *communicantes*.

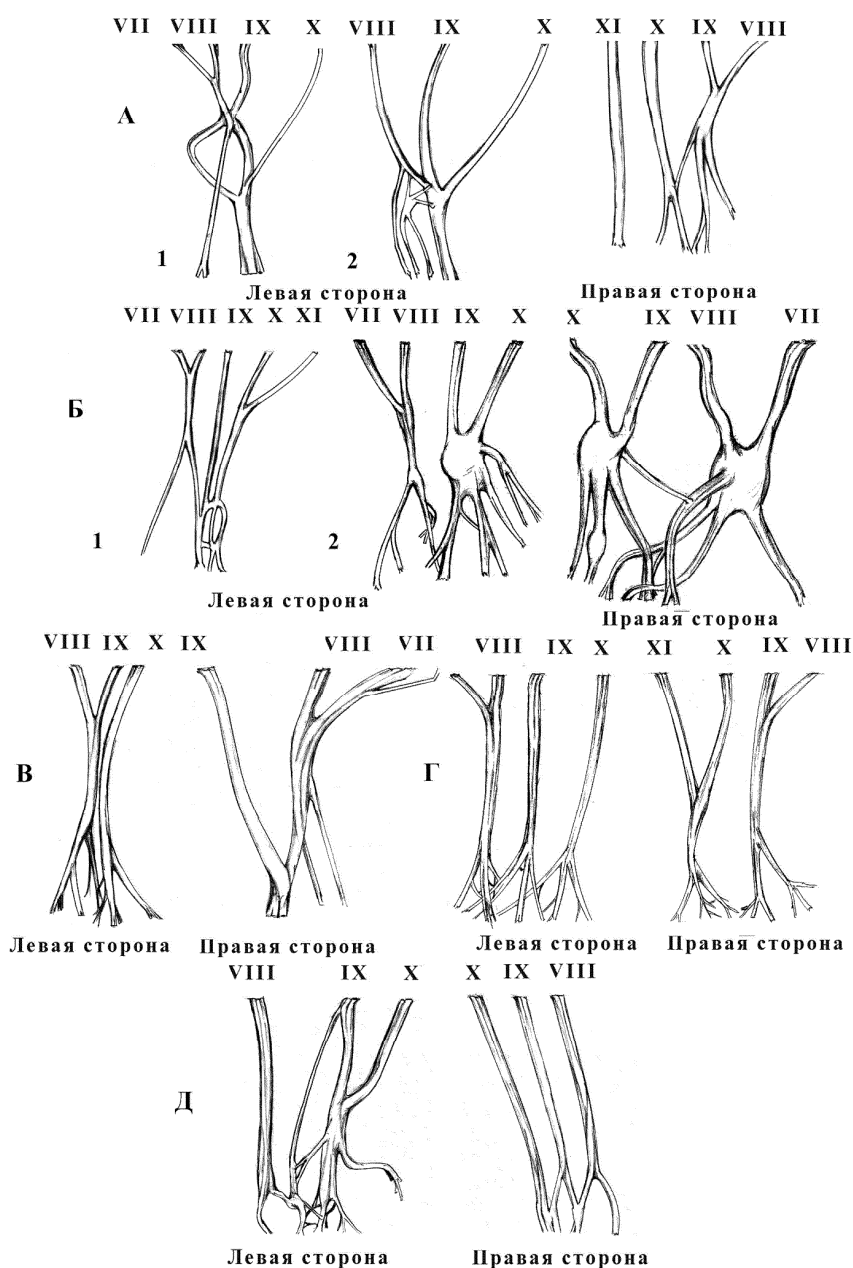


Рис. 2. Схемы плечевого сплетения: А — *Ph. versicolor hispida*; Б — *Ph. versicolor doriai*; В — *Ph. guttatus* (р-н Кундузды); Г — *Ph. guttatus* (р-н оз. Балхаш); Д — *Ph. guttatus* (р-н р. Эмель). VII–X спинномозговые нервы. 1, 2 — варианты плечевого сплетения.

Fig. 2. Scheme of plexus brachialis: А — *Ph. versicolor hispida*; Б — *Ph. versicolor doriai*; В — *Ph. guttatus* (region of Kunduzdy); Г — *Ph. guttatus* (region of the Balkhash lake); Д — *Ph. guttatus* (region of the Emel river). VII–X spinal-cord nerves. 1, 2 — variants of PB.

Соматическая нервная система

Плечевое сплетение. Плечевое сплетение (ПС) *левой конечности* образовано четырьмя спинномозговыми нервами: двумя последними шейными и двумя первыми грудными. Шейные спинномозговые нервы объединяются в короткий общий ствол. Грудные нервы проходят самостоятельно. Только на уровне капсулы плечевого сустава между производными ствола ПС и первым грудным спинномозговым нервом имеются многочисленные анастомозы. Второй грудной спинномозговой нерв присоединяется к образовавшейся структуре значительно дистальнее (рис. 2).

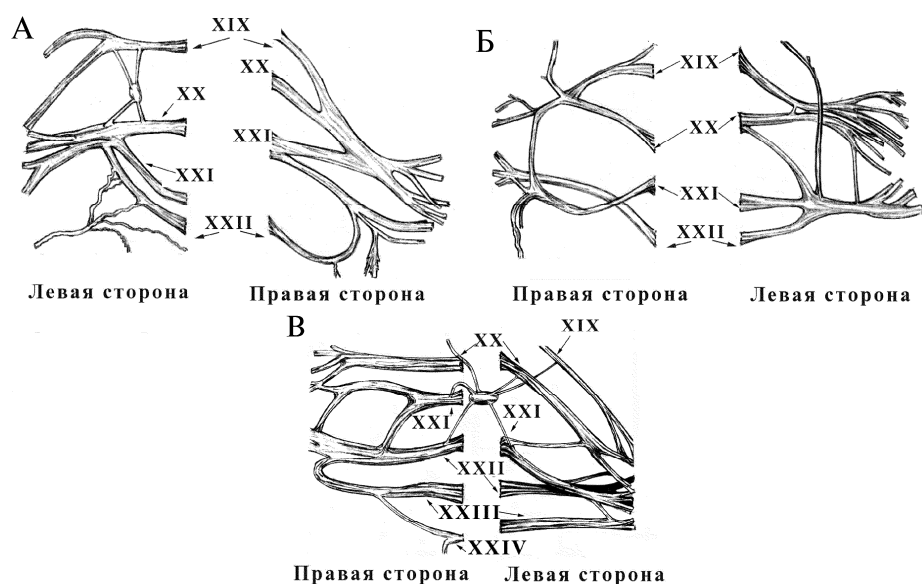


Рис. 3. Варианты пояснично-крестцового сплетения *Ph. versicolor hispida* и *Ph. versicolor doriai*. А, Б — *Ph. versicolor hispida*; В — *Ph. versicolor doriai*.

Fig. 3. Variants of plexus lumbosacralis *Ph. versicolor hispida* and *Ph. versicolor doriai*. А, Б — *Ph. versicolor hispida*; В — *Ph. versicolor doriai*.

ПС *правой конечности* также образовано четырьмя спинномозговыми нервами. При этом два краниальных (последние шейные спинномозговые нервы) объединяются между собой сразу же после выхода из межпозвоночных отверстий, образуя единый ствол ПС, направляющийся к свободной конечности. Вблизи задней поверхности капсулы плечевого сустава к нему присоединяются первый и второй грудные спинномозговые нервы (рис. 2, А). Таким образом, ПС до разделения на нервы сгибателей и разгибателей представлено единым общим стволом, включающим в себя волокна всех 4 спинномозговых нервов. Сплетение асимметрично.

Пояснично-крестцовое сплетение. В образовании пояснично-крестцового сплетения (ПКС) *левой конечности* участвуют XIX–XXII спинномозговые нервы, а также несколько тонких ветвей XXIII нерва. В одном случае к XXII спинномозговому нерву присоединялась ветвь от хвостового нерва. Между XIX и XX спинальными нервами регистрируется довольно крупный нервный узел, расположенный на вентральной поверхности между XX и XXI позвонками (рис. 3). Узлы симпатического ствола в этой области связаны тонкими ветвями с описываемыми нервами.

ПКС *правой конечности* образовано XIX–XXII спинномозговыми нервами, а также ветвью от хвостового нерва. Структура сплетения представлена на рисунке 3. В образовании сплетения принимают участие три спинальных нерва.

Phrynocephalus versicolor doriai

Вегетативная нервная система

Симпатический ствол (СС) при выходе из полости черепа представлен двумя ветвями: медиальной (диаметр этого нерва почти такой же как БН) и латеральной — очень тонкой ветвью, идущей в плотном контакте с блуждающим нервом до уровня gangl. posterius. Медиальная и латеральная ветви СС далее следуют в плотном контакте между собой. На уровне гортани СС представлен единым нервом.

По ходу ствола БН вблизи левой дуги аорты регистрируется крупный каудальный узел, от которого отходят: каудальная гортанная ветвь, две сердечные ветви, ветвь, идущая к дорсальной полуокружности системной дуги (предположительно возвратный нерв). Дорсальная сторона описываемого узла сращена с СС, область сращения

ограничена размерами узла. На некоторых препаратах указанный узел был обнаружен у передней поверхности правой дуги аорты.

Грудной и пояснично-крестцовый отделы симпатического ствола. Ganglion cervico-thoracale расположен между Th2 и Th3. Этот узел иннервирует стенку дуги аорты (системной дуги), а также посылает ветви к каудальным нервам плечевого сплетения. Начиная с Th3, от узлов СС отделяются висцеральные ветви, иннервирующие область легких, желудка. На уровне Th9 регистрируется ВН, иннервирующий область дна желудка, начального отдела кишечника. От 10–13 туловищных узлов отходят висцеральные ветви, иннервирующие область кишечника, почки и гонады, а также г. г. *commuticantes* к спинальным нервам.

Соматическая нервная система

Плечевое сплетение. В формировании ПС *левой конечности* принимают участие 5 спинномозговых нервов: 3 последних шейных и 2 первых грудных. 2 последних шейных нервов объединяются над капсулой плечевого сустава в краниальный ствол ПС. К предпоследнему шейному нерву присоединяется тонкая ветвь от расположенного краниальнее спинального нерва. Первый и второй грудные спинномозговые нервы также срастаются между собой в общий ствол ПС, но значительно дистальнее. Второй, каудальный ствол ПС, короче краниального ствола ПС.

Стволы ПС *правой конечности* менее развиты по сравнению со стволами левой конечности. Количество связей между двумя парами названных стволов меньше, чем на левой стороне. Уровни сращения те же (рис. 2).

Пояснично-крестцовое сплетение. В образовании ПКС *правой стороны* участвуют XIX–XX–XXIV спинномозговые нервы (поясничный отдел) и ветвь от хвостового спинномозгового нерва. В промежутке между XX и XXI позвонками располагается центральный узел сплетения, связывающий между собой нервы обеих конечностей. К этому узлу подходят ветви обоих СС. *Слева* сплетение образовано XIX–XXIII спинномозговыми нервами. Схема сплетения представлена на рисунке 3. Сплетение асимметричное.

Phrynocephalus guttatus (район Кундузды)

Вегетативная нервная система

Шейный отдел *tr. sympathicus* и *n. vagus*. Посткраниальный отдел СС при выходе из полости черепа представлен 2 стволами. На расстоянии 3–4 мм от выхода из яремного отверстия симпатический ствол транзитом проходит дистально смещенный *gangl. anterius* (макро-микровизуально регистрируется единый нервный узел эллипсоидной формы, от каудального полюса которого отделяются *n. vagus* и *tr. sympathicus*). Упомянутый нервный узел связан дугообразной соединительной ветвью (выгнута в вентрокаудальном направлении) с СС, а также с языкоглоточным и добавочным нервами — по 2 ветви соответственно. На ряде препаратов был зарегистрирован краниальный шейный симпатический узел, располагавшийся вблизи *gangl. anterius n. vagi*. Названные узлы были связаны между собой несколькими нервными ветвями.

От краниального симпатического узла отходят 2 крупные ветви в область первых 3 спинномозговых нервов. На расстоянии около 3 мм от этих узлов СС и БН сращены (область сращения — примерно 1,8–2 мм). Далее БН идет вентрально — к общей сонной артерии, СС идет в дорсокаудальном направлении.

Грудной и пояснично-крестцовый отделы *tr. sympathicus*. Первый грудной симпатический узел сращен своим каудальным полюсом (узел эллипсоидной формы) со вторым грудным узлом. Образованная ганглионарная структура располагается на плечевой артерии (у исследованного вида это уровень второго реберного сегмента). Необходимо подчеркнуть, что форма и размеры симпатических узлов грудного отдела весьма переменны: от эллипсоидной (начальный участок ствола) до круглой и Y-образной. Узлы располагаются либо на боковой поверхности позвонков, либо в межпозвоночном пространстве. В передней трети грудного отдела *tr. sympathicus* узлы соединены двойными соединительными ветвями. Ножка нерва на уровне Th7

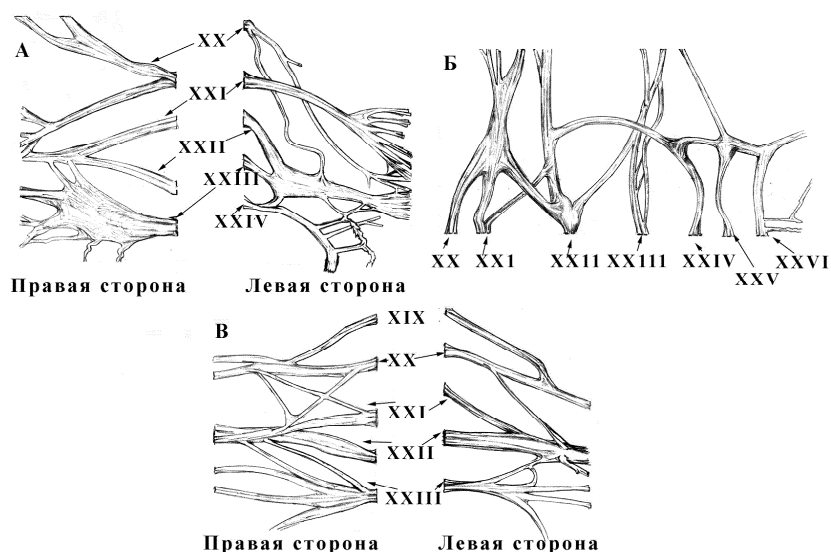


Рис. 4. Схемы пояснично-крестцового сплетения *Ph. guttatus*: А — *Ph. guttatus* (р-н Кундузды); Б — *Ph. guttatus* (р-н оз. Балхаш); В — *Ph. guttatus* (р-н р. Эмель).

Fig. 4. Scheme of plexus LS *Ph. guttatus*: А — *Ph. guttatus* (region of Kunduzdy); Б — *Ph. guttatus* (region of the Balkhash lake); В — *Ph. guttatus* (region of the Emel river).

(по сравнению с первыми грудными ганглиями) резко удлинена, узел, таким образом, смещен вентрально. Указанный узел является источником ВН, направленного в область начала кишечного тракта.

От Th9 в краниальном направлении отделяется крупная (сравнима по калибру с г. г. *interganglionares tr. sympathici*) висцеральная ветвь, направляющаяся в область желудка и печени (то есть краниально). От этого нерва в область почек и гонад отделяется ветвь II порядка.

В пояснично-крестцовой области узлы СС не выражены.

Соматическая нервная система

Плечевое сплетение (ПС) *левой конечности* образовано тремя нервами: последним шейным, сращенным с первым грудным спинномозговым нервом над капсулой сустава, и вторым грудным спинномозговым нервом, в свою очередь объединяющимся с названными нервами, но дистальнее (рис. 2). Таким образом формируется единый ствол плечевого сплетения.

Правое ПС также образовано тремя нервами: последним шейным и двумя первыми грудными спинномозговыми нервами. Нервы объединяются в общий ствол сразу же после выхода из межпозвоночных отверстий. Общий ствол короткий — 2–2 мм.

Перед капсулой сустава каудальный ствол отделяется от первых двух и смещается медиально (рис. 2).

Пояснично-крестцовое сплетение (ПКС). В образовании ПКС *левой конечности* принимают участие XX–XXIV спинномозговые нервы и ветви от 1–2 хвостовых нервов. Вид сплетения представлен на рисунке 4.

Справа ПКС образовано XX–XXIII спинномозговыми нервами. Обращает на себя внимание мощное развитие XXIII спинномозгового нерва и его производных.

Ph. guttatus (оз. Балхаш)

Вегетативная нервная система

Шейный отдел симпатического ствола и блуждающего нерва. В краниальной части шейного отдела *tr. sympathicus* может быть представлен 2 ветвями: латеральной, более тонкой, и медиальной. Последняя вступает в *gangl. antierius n. vagi*, расположенный на расстоянии 2 мм от выхода из полости черепа. Указанный узел связан коротким перешейком с более крупным *gangl. posterius*, к дорсальной поверх-

ности которого присоединяется латеральная ветвь *tr. sympathicus*. Область контакта между названными структурами ограничена размерами описанного нервного узла. От вентральной поверхности этого узла отделяется крупная глоточная ветвь. На расстоянии 0,5 см от ствола *n. vagus* отделяются поочередно: крупная глоточно-пищеводная ветвь, 2 каудальные гортанные ветви, 3 ветви, идущие от вентральной поверхности *n. vagus* в область правой дуги аорты, сердца и легкого.

У других исследованных объектов сразу после выхода из полости черепа (расстояние 2 мм) СС и БН идут в плотном контакте. Затем *tr. sympathicus* транзитом проходит *gangl. inferius n. vagi*, отделяясь от его вентральной поверхности, далее, вплоть до уровня грудного отверстия, контакты между этими нервами не обнаруживаются. БН распространяется вблизи латеральной поверхности общей сонной артерии. В области гортани по ходу ствола *n. vagus* иногда встречается веретеновидный каудальный узел БН, от которого отходят длинная, краниально ориентированная ветвь, направляющаяся к стенке глотки и 2 каудальные ветви, распадающиеся на поверхности гортани на несколько ветвей II и III порядков. На расстоянии 1 см от грудного отрезка БН отделяются 2 сердечные ветви.

Грудной и пояснично-крестцовый отделы *truncus sympathicus*. Шейно-грудной узел располагается на уровне Th3 (между III и IV нервами ПС); каудальная ветвь двойная. Начиная с уровня Th2 и до уровня Th7 от узлов симпатического ствола отходят многочисленные разнонаправленные висцеральные ветви, иннервирующие область легкого, желудка и печени. В области Th7–Th9 появляется крупный ВН (как и контралатеральный нерв, связанный с близрасположенными межреберными нервами *r. r. communicantes*).

У некоторых объектов первый грудной симпатический узел располагается между Th1–Th2. Узел связан с третьим стволом ПС широкой соединительной ветвью. Ножки 2–6 узлов удлинены (форма узлов Y-образная), межузловые соединительные ветви дугообразно выгнуты в вентральном направлении. От описываемых узлов отходят висцеральные ветви, охватывающие поверхности желудка, печени, почки, начальных участков кишечника и гонады.

Соматическая нервная система

Плечевое сплетение. В образовании ПС *левой конечности* принимают участие 4 спинномозговых нерва, образующих 2 первичных ствола: краниальный, путем слияния последнего шейного и первого грудного спинномозговых нервов, и каудальный, формирующийся на уровне капсулы плечевого сустава за счет объединения второго и третьего грудных нервов (рис. 2).

Источники *правого* ПС те же, что и для *левой конечности* — последний шейный и 3 первых грудных спинномозговых нервов. Последний шейный и первый грудной спинномозговые нервы объединяются в общий ствол, как и с левой стороны, сразу же после выхода из межпозвоночных отверстий. Второй и третий грудные спинномозговые нервы проходят самостоятельно и объединяются только на уровне плечевой кости.

Пояснично-крестцовое сплетение. В образовании ПКС *левой стороны* участвуют XX–XXVI спинномозговые нервы и ветвь от хвостового нерва. Сплетение сложно устроено (рис. 4).

Ph. guttatus (р. Эмель)

Вегетативная нервная система

Шейный отдел СС и БН. *Слева* в затылочной области СС представлен одним нервом. На расстоянии 3–4 мм от области выхода из полости черепа СС и БН сближаются между собой. На уровне входа в грудную полость регистрируется крупный узел на стволе БН. От этого узла отделяются ветви к левой дуге аорты и к дорсальной поверхности сердца. На этом же уровне происходит отделение СС от БН (от вентральной поверхности указанного нервного узла).

Справа в посткраниальной области СС также представлен одним нервом. Нервных связей между СС и БН не обнаруживается не только в шейном отделе этих нервов, но и на уровне правой дуги аорты. БН появляется в шейном отделе совместно с языкоглоточным и добавочным нервами. На начальном отрезке БН есть крупный

gn. superius, иннервирующий краниальные отделы глотки, гортани и пищевода. В области входа в грудную полость на стволе БН имеется крупный каудальный узел. От этого узла отделяются 2 ветви в основание передней и дорсальной поверхности сердца, 2 ветви, направленные к передней поверхности правой дуги аорты и распространяющиеся в ее адвентиции; главный ствол БН идет в область бронхов, легких и желудка.

Грудной и поясничные отделы СС. В грудной полости СС представлен уплощенным полупрозрачным нервом. Крупный первый грудной узел расположен на уровне Th1–Th2, связей между ПС и этим узлом не обнаружено. Последующие узлы значительно меньших размеров. Характерной особенностью описываемой формы является наличие значительного количества висцеральных ветвей (область Th3–Th5 — легкие, желудок, и Th7–Th8, Th9–Th13, если отсутствуют ВН — область кишечника и гонад). Указанные нервы отделяются как от узлов СС, так и от г. interganglionares. Следует отметить еще один интересный факт: у исследованного *Ph. guttatus* обнаружены петлевидные соединительные ветви в составе СС — архаичный признак строения этого нерва у позвоночных (Кальберг, 1964). На уровне Th9–Th10 у алакольской круглоголовки обнаружены ВН и хорошо развитые чревное и почечное сплетения. В этой же области находятся коллатеральные СС (рис. 1). В зоне Th13–Th15 СС смещается на брюшную аорту в область почек и гонад. До этой области (Th11–Th13) СС как бы подвешен на «соединительнотканной диафрагме», его узлы прикреплены к межреберным нервам. В пояснично-крестцовом отделе СС имеет форму синусоиды (рис. 1, В).

Соматическая нервная система

Плечевое сплетение. ПС как *левой*, так и *правой конечности* образовано 3 спинномозговыми нервами — последним шейным и 2 грудными (рис. 2). В составе сплетения правой конечности имеются 4 ствола: краниальный (шейный спинномозговой нерв), к которому последовательно присоединяются ветвь от Th_I (длинная ветвь) и ветвь от общего ствола, образованного грудными нервами Th_I и Th_{II}. Отличия между сплетениями обеих сторон: меньшее количество связей между спинальными нервами с левой стороны и, что более важно, формирование этих анастомозов справа происходит значительно дистальнее — на уровне капсулы плечевого сустава.

Пояснично-крестцовое сплетение. ПКС левой конечности сформировано за счет 5 спинномозговых нервов: XIX–XXIII, нервы расположены перпендикулярно главной оси тела. В составе сплетения имеются 4 хорошо выраженных ствола: краниальный — образован за счет слияния на коротком участке XIX, XX и ветви XXI спинномозгового нерва, затем в области сустава разделяется на два самостоятельных нерва; средний ствол, наиболее крупный по размерам, образован XXI, XXII спинномозговыми нервами и ветвями XX и XXIII; каудальные стволы берут начало от веерообразной структуры, образованной ветвями анастомозами среднего ствола ПКС и хвостового нерва.

ПКС правой конечности также образовано 5 спинномозговыми нервами XIX–XXIII. Оно также состоит из 5 стволов: краниальный — XIX–XX спинномозговые нервы и ветвь от XXI нерва; средний — XXI–XXII (более крупный нерв), а также ветви от XXIII; каудальные стволы — берут начало от древовидной структуры, образованной XXIII нервом и ветвью хвостового нерва (рис. 4). Стволы ПКС левой стороны направлены к конечности под углом приблизительно 45°, ПКС правой стороны обладает меньшим количеством связей.

Выводы

Как уже подчеркивалось в начале статьи, при изучении макро-микроморфологии периферической нервной системы круглоголовок исследователи сталкиваются с определенными сочетаниями признаков и тенденциями их развития. Нами выделены группы признаков, характеризующих сходство и различие между исследованными видами.

I. Вегетативная нервная система.

Признаки сходства.

1. В системе n. vagus появляется n. accessorius (кроме *Ph. guttatus* из Алакольской котловины р. Эмель), что не отмечалось для других видов рептилий.
2. Пучки нервных волокон одного из стволов tr. sympatricus так или иначе контактируют с gangl. superius n. vagi (возможен только «транзит» этих волокон или их переключение через этот узел).
3. Gangl. superius выдвинут в посткраниальный отдел n. vagus.
4. Помимо gangl. superius часто встречается дополнительный, более мелкий по размерам узел.
5. У всех исследованных круглоголовок обнаружен каудальный нервный узел, расположенный в области входа в грудную полость либо вблизи передней поверхности дуги аорты.
6. У большинства исследованных нами *Ph. versicolor* и *Ph. guttatus* имеются ВН.

Признаки различия.

1. У *Ph. guttatus* (р. Эмель) n. accessorius не выражен.
2. У *Ph. guttatus* (р. Эмель) обнаружены коллатеральные симпатические стволы, не выявленные у других форм.
3. ВН у исследованных *Ph. guttatus* не постоянны (могут быть не выражены).

II. Соматическая нервная система.

Признаки сходства.

1. ПС и ПКС у обоих видов смещены более каудально, чем у других Lacertidae.
2. Нервы ПС формируются проксимальнее, чем у других лацертид, для вторичных ветвей характерно более низкое и постепенное отхождение и разобщенность на всем протяжении, что указывает на дифференцированные функции дистального отдела передних конечностей.
3. Четкого разделения ПКС на plexus scrualis и мощный plexus ischiacicus нет.

Признаки различия.

1. ПС у *Ph. versicolor hispida* и *Ph. versicolor doriai* устроено сложнее, чем у *Ph. guttatus*, за счет большего представительства спинальных нервов и в большей степени дифференцировано (табл. 1).
2. У всех *Ph. guttatus* ПКС значительно более дифференцировано и более мощно развито по сравнению с *Ph. versicolor hispida* и *Ph. versicolor doriai*.

На основании вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

1. Строение и топография изученных отделов периферической нервной системы у исследованных нами *Ph. versicolor* и *Ph. guttatus* характеризуются определенными особенностями, но в целом сходны.

Таблица 1. Спинномозговые нервы, формирующие плечевые и пояснично-крестцовые сплетения *Ph. versicolor* и *Ph. guttatus*

Table 1. The spinal nerves which are form pl. brachialis and pl. lumbo-sacralis *Ph. versicolor* and *Ph. guttatus*

Вид	ПС левая сторона	ПС правая сторона	ПКС левая сторона	ПКС правая сторона
<i>Ph. versicolor hispida</i>	Образуют 4 спинно-мозговых нерва (СП): C _{VII} , C _{VIII} , Th _I , Th _{II}	4 СП нерва: C _{VII} , C _{VIII} , Th _I , Th _{II} Вариант: 3 СП нерва — отсутствует C _{VII}	4 СП нерва: XIX–XXII	4 СП нерва: XIX–XXII
<i>Ph. versicolor doriai</i>	5 СП нервов: C _{VI} , C _{VII} , C _{VIII} , Th _I и Th _{II}	5 СП нервов: C _{VI} , C _{VII} , C _{VIII} , Th _I и Th _{II}	5 СП нервов: XIX–XXIV	5(6) СП нервов: XIX–XX–XXIV + 1 хвостовой
<i>Ph. guttatus</i> (Кундузды)	3 СП нерва: C _{VIII} , Th _I , Th _{II}	3 СП нерва: C _{VII} , C _{VIII} , Th _I	4 СП нерва: XX–XXII + 1 хвостовой	4 СП нерва: XX–XXII
<i>Ph. guttatus</i> (оз. Балхаш)	4 СП нерва: C _{VIII} , Th _I , Th _{II} и Th _{III}	4 СП нерва: C _{VIII} , Th _I , Th _{II} и Th _{III}	6 СП нервов: XX–XXV + 1 хвостовой	6 СП нервов: XX–XXV
<i>Ph. guttatus</i> (р. Эмель)	3 СП нерва: C _{VIII} , Th _I , Th _{II}	3 СП нерва: C _{VIII} , Th _I , Th _{II} Вариант: 4 СП нерва — включается Th _{III}	5 СП нервов: XIX–XXII	5 СП нервов: XIX–XXIII + 2 ветви хвостового нерва

2. Несомненный интерес представляет появление в системе БН *p. accessorius* (апоморфный признак).
3. Изученные подвиды *Ph. versicolor* представляются более «компактной» группой (по исследованным признакам), чем представители *Ph. guttatus*.
4. *Ph. guttatus* из района р. Эмель резко отличается от исследованных *Ph. guttatus* и *Ph. versicolor*.

- Абашидзе В. С. К устройству пояснично-крестцового сплетения земноводных, рептилий и птиц // Тр. Ин-та экспериментальной морфологии. — Тбилиси : Изд-во АН ГрССР, 1957. — С. 27–35.
- Абашидзе В. С. К устройству спинномозговых нервных сплетений и периферических нервов позвоночных животных // Тр. Ин-та экспериментальной морфологии. — Тбилиси : Изд-во АН ГрССР, 1958. — 7. — С. 111–128.
- Абашидзе В. С. К сравнительной анатомии спинномозговых нервных сплетений и симпатических стволов позвоночных. — Тбилиси : Изд-во АН ГрССР, 1963. — 171 с.
- Ананьева Н. Б. Особенности строения черепа, зубной системы и гиоида ящериц рода *Agama* фауны СССР // Фауна и экология амфибий и рептилий палеоарктической Азии : Труды Зоол. Ин-та. — Ленинград, 1981. — 101. — С. 3–20.
- Асатиани Д. Л. Материалы к сравнительной анатомии плечевого сплетения : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Тбилиси, 1968. — 18 с.
- Бодмер Ч. Современная эмбриология. — М. : Мир, 1971. — 446 с.
- Василевская Г. И., Веселовский М. В. Морфологические особенности нервной системы разноцветной ящурки // Вopr. герпетологии. — Киев : Наук. думка, 1989. — С. 42–43.
- Веселовский М. В. Периферическая нервная система // Разноцветная ящурка. — Киев : Наук. думка, 1993. — С. 88–91.
- Голубев М. Л. Пестрая круглоголовка — *Ph. versicolor* (Reptilia, Agamidae) в Джунгарских воротах (Восточный Казахстан) с заметками о систематике вида // Вестн. зоологии. — 1992. — № 2. — С. 31–38.
- Голубев М. Л. *Phrynoscephalus guttatus* (Gmel.) или *Phrynoscephalus versicolor str.* (Reptilia — Agamidae): какой вид круглоголовки обитает в Казахстане? // Вестн. зоологии. — 1989. — № 5. — С. 38–46.
- Кальберг В. А. Анатомия большого чревного нерва // Сб. работ Рижского мед. ин-та. — № 3. — С. 5–12.
- Кахиани С. Н., Асатиани Д. Л. Сравнительная анатомия плечевого сплетения. — Тбилиси : Сабчата Сакартвела, 1970. — 190 с.
- Мурзаев Э. М. Природа Синьцзяна и формирование пустынь Центральной Азии. — М. : Наука, 1966. — 382 с.
- Семенов Д. В. Систематика, экология и поведение круглоголовки группы «*guttatus*» (Reptilia, *Phrynoscephalus*) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1987. — 17 с.
- Семенов Д. В., Брушко З. К., Кубыкин Р. А., Шенброт Г. И. Таксономическое положение и природоохранный статус пестрой круглоголовки (Reptilia, Agamidae) на территории СССР // Зоол. журн. — 1987. — 64, № 1. — С. 98–109.
- Чхиквадзе В. М., Шамаков С. Ш., Зерова Г. А. К истории формирования фауны чешуйчатых рептилий Средней Азии и Казахстана // Изв. АН СССР. Сер. биол. — 1983. — 2. — С. 3–8.
- Adams W. E. The cervical region of the Lacertidae // J. Anatomy. — 1939. — 74. — P. 57–71.
- Adams W. E. Observations of the lacertilian sympathetic system // J. Anatomy. — 1942. — 77, N 1. — P. 6–11.
- Adams W. E. The carotid sinus complex and epithelial body of *Varanus varius* // Anat. Rec. — 1952. — 113. — P. 1–27.
- Guibé J. Le système nerveux périphérique // Tr. Zool. Anatom., system., biol. Le reptiles. — 1970. — 14, N 2. — P. 333–346.
- Hirt A. Die Vergleichende Anatomie des Sympathischen Nervensystems // Handb. Vergl. Anat. Wirbeltiere. — 1934. — 2, Part 1. — S. 685–777.
- Khalil F., Malek S. The anatomy of the vago-sympathetic system in *Uromastix aegyptia* (Korskal) and the significance of the union on the heart beat // J. Compar. Neurol. — 1952. — 96, N 8. — P. 497–517.
- Nicol G. A. Autonomic nervous system in lower chordates // Biol. Rev. — 1952. — 27, N 1. — P. 1–49.
- Terni T. Il simpatico cervicale degli amnioti // Z. Anat. Entw. — Gesch. — 1931 — 96. — P. 289–426.