

Том IV, вып. 1 и 2

Tome IV, livres 1 et 2

---

РУССКИЙ  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ  
ЖУРНАЛ

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР  
АКАДЕМИК А. Н. СЕВЕРЦОВ

REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ НАУЧНЫМИ УЧРЕЖДЕНИЯМИ (ГЛАВНАУКА)

---

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО  
МОСКВА — 1924

# Строение слухового аппарата у ящериц. (*Columella auris* и *cavum tympani Lacertilia*.)

Б. А. Домбровский.

(Из Зоологической лаборатории В. П. Н. О. Киев.)

Настоящий очерк является непосредственным продолжением предыдущей моей работы по земноводным (17) и преследует ту же цель: сравнительно-анатомическое освещение путей, которыми могли образоваться слуховые косточки в различных группах позвоночных <sup>1)</sup>.

Прекрасные исследования Versluys'a значительно помогли мне разобраться в строении и связях *columella auris* и сделали излишним описание всех рассмотренных видов: мои наблюдения в большинстве случаев подтверждают данные этого автора; поэтому я ограничиваюсь рассмотрением немногих форм и лишь постольку, поскольку они имеют значение для выяснения типа *columella auris* этой группы пресмыкающихся.

## *Columella auris.*

*Chamaeleon basiliscus.*

В *columella auris* можно различить три отдела: костный проксимальный — *pars proximalis columellae* (р. р.) <sup>2)</sup>, хрящевой средний — *p. media* (р. м.) и тоже хрящевой дистальный — *p. distalis* (р. д.) <sup>3)</sup>. *P. proximalis*

<sup>1)</sup> Предлагаемая работа приготовлена к печати в 1917 г. и тогда же доложена в Киевском О-ве Естественных наук; сравнительно с прежней редакцией мною сделаны сокращения и незначительные изменения.

<sup>2)</sup> *Stapes anat.*; *otostapes*, Hoffmann (90).

<sup>3)</sup> Оба последних отдела Hoffmann называет *hyostapes*; Versluys (99), принимая для обоих название Gadow'a — *extracolumella*, различает *Stiel* и *Insertionstheil der Extracolumella*.

имеет расширенное основание, закрывающее *fen. ovalis*, палочковидное тело и хрящевой эпифиз, не резко отделенный от *r. media*. От медиального конца последней отходит плоский трехугольный хрящевой отросток *proc. internus*<sup>1)</sup> (*pr. i.*), прикрепляющийся широким основанием к перистою задне-внутрен-

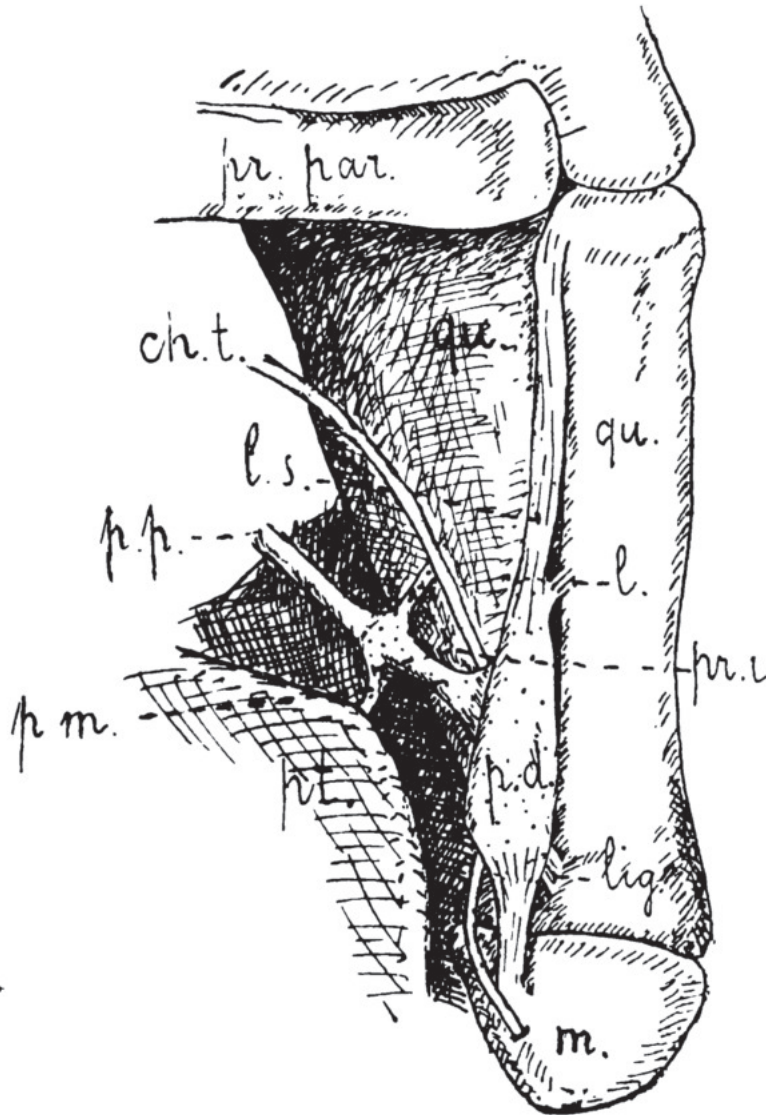


Рис. 1. *Chamaeleon basiliscus*; правая сторона.

ней поверхности *quadratum* и к сухожильной пластинке, протянутой между *quadratum* и *pterygoideum* (*pt*); хрящ отростка иногда подходит вплотную к *pterygoideum* и срастается с перистом этой кости, особенно сильно развитым по ее краю. *R. media* гистологически непрерывно связана с *r. distalis*, образующей с нею угол в 50—60°. От *r. distalis*

<sup>1)</sup> *Processus internus*. *Versluys*.



отходят две значительные связки: 1) *lig. superius* (l. s.)<sup>1)</sup> хорошо развитое, сухожильное, берущее начало от верхнего конца этого отдела слуховой косточки и от всей наружной его поверхности и прикрепляющееся или к вершине *quadratum* (qu), или к *proc. paroticus* (pr. par.), или к тому и другому, и 2) более слабое и рыхлое *lig. inferius* (l. i.)<sup>2)</sup>, соединяющее нижний конец *p. distalis* с углом нижней челюсти; такого же рода связь имеется и с *quadratum* (lig.) Кроме этого, *p. distalis* по всей длине связана своим передне-наружным краем с задне-наружной поверхностью *quadratum* (собственно—с периостом этой кости), довольно рыхлой тканью, в которой пробегают пучки сухожильных волокон, связующие оба элемента; один из пучков, отходящий от верхнего конца *p. distalis*, часто бывает хорошо развит (l.); *lig. superius* тоже связано, более или менее ясно, по всей своей длине с периостом верхней половины *quadratum*.

*N. facialis* перекидывается через *p. proximalis columellae* и уже после этого отделяет *chordatum-ran* (*ch. t.*), направляющуюся—дорсально от *columella*—вниз и наружу и проходящую к отверстию в нижней челюсти по задне-внутренней поверхности *quadratum* латерально от *proc. internus*, впереди от *p. media* и медиально от *p. distalis* и ее связей с *quadratum* и нижней челюстью.

### Draco volans.

*Columella* состоит из тех же отделов, что и у *Chamaeleon* *P. proximalis* (*p. p.*) латерально уплощена и оканчивается головчатым эпифизом, дающим небольшой отросток—*proc. dorsalis* (*pr. d.*)<sup>3)</sup> связанный посредством короткого сильного *lig. intercalare-columellare* (l. i.-c.) с *intercalare* (i.); эта связка начинается отчасти и от

---

1) Sehne der Extracolumella, Versluys (.99).

2) Band der Extracolumella zum Unterkiefer, Ligament zur Kapsel Quadrato-articulare-Gelenks, Versluys (.99): впоследствии (.04) этот автор отрицает существование у *Lacertilia* связи между *Insertionstheil* и нижней челюстью.

3) *Proc. dorsalis*, Versluys (.04): для *Draco* этим автором не указан (.99), точно так же не указано им у *Draco* *lig. intercalare-columellare* (название связке дается мною).

ближайшего конца *p. media* или, по крайней мере, от связующей оба отдела зоны. От медиального конца *p. media* (*p. m.*) отходит *proc. internus* (*p. i.*), имеющий вид треугольника; нижне-передний край его утолщен и сбоку представляется довольно толстой палочкой (см. рис. 27 *Versluys*'а, 99), прикрывающей лежащую внутри плоскую часть отростка; своим широким основанием *proc. internus* прочно сращен с задне-внутренним краем *quadratum*. *P. distalis* состоит из обызвестневшего хряща и дает внутрь—навстречу утонченному латеральному концу чисто хрящевой *p. media*—короткий отросток; в месте соприкосновения оба отдела слиты друг с другом. *Lig. superius* (*l. s.*) берет начало от верхнего конца и от наружной поверхности *p. distalis* и прикрепляется к нижнему концу *intercalare*.

*Intercalare* представляет самостоятельный обызвестневший хрящевой элемент, довольно подвижно связанный с *quadratum* и *proc. paroticus*, между которыми он вклинен.

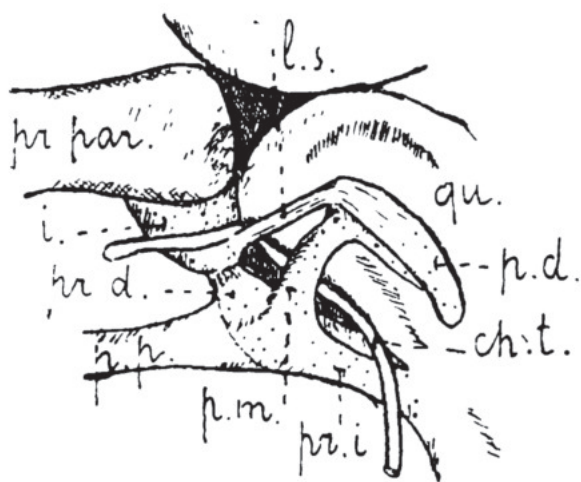


Рис. 2. *Draco volans*; правая сторона. вид сзади.

*N. facialis* перекидывается через *p. proximalis* медиально от *lig. intercalare-columellare*: вскоре после этого от него отделяется *chordatumrani* (*ch. t.*) и направляется—оставаясь все время над *columella*—наружу вперед, тесно прилегая к задней и латеральной поверхности *intercalare*: пройдя

над местом прикрепления *lig. superius* к *intercalare*<sup>2)</sup>, эта ветвь спускается по задне-внутреннему краю *quadratum*—латерально от *proc. internus*—к отверстию в нижней челюсти.

1) *Intercalare*, *Versluys* (, 04): найден и отмечен этот элемент тем же автором раньше (99).

2) По *Versluysy* (,99) *chorda tympani* проходит у *Draco* вентрально от этого места и, следовательно, от связки; т. о. приходится предположить наличие изменчивости в указанном отношении.



*Agama caucasica.*

*P. media* лежит на той же оси, что и *p. proximalis* и не образует с последней тупого угла, как это наблюдалось у предыдущего вида. *Proc. dorsalis* отсутствует, *lig. intercalare-columellare* слабое, *proc. internus* той же треугольной формы, равномерно плоский; верхний его отдел переходит дорсально в связку, имеющую то же направление—от *columella* к *quadratum*—и переходящую в *lig. intercalare-columellare* (это обстоятельство лучше выражено у *Agama sanguinolenta*).

*Chorda tyntrani*, проходя вперед, налегает на латеральную поверхность самостоятельного *intercalare* (сходно с *Draco*): у одной из трех исследованных особей этот нерв лежал над местом прикрепления *lig. superius* к *intercalare*, у двух — прободал проксимальный конец указанной связки <sup>1)</sup>.

*Phrynoscephalus mystaceus.*

*P. proximalis* имеет хрящевой эпифиз с сидящим на нем более или менее крупным *proc. dorsalis* (*pr. d.*); этот отросток тесно связан, почти слит, с хорошо развитым и самостоятельным *intercalare* (иногда связь менее тесна, и имеется *lig. intercalare-columellare*). Отр. *media*, слитой с эпифизом *p. proximalis* и сильно уплощенной, отходит мощный *proc. internus* (*pr. i.*), срастаю-

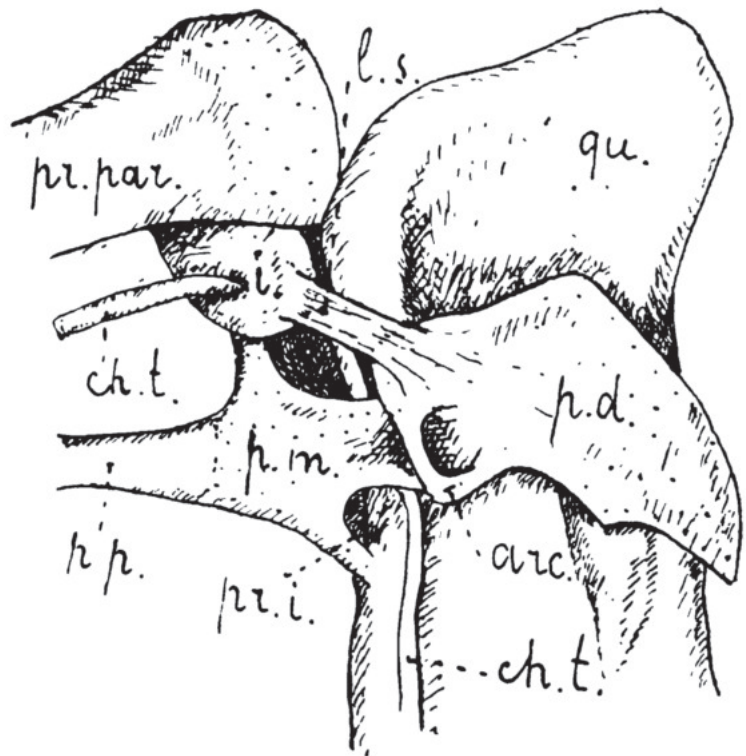


Рис. 3. *Phrynoscephalus mystaceus*; правая сторона, вид сзади.

<sup>1)</sup> Такого же рода вариации наблюдались мною у *Anguis*: в половине случаев *chorda tyntrani* проходила так, как это указано для *Draco* и первой агамы, в другой половине — сквозь проксимальный конец *lig. superius*, т.е. как у двух других агам.

щийся с *quadratum*, спускаясь по нему до места связи этой кости с *pterygoideum*. *P. distalis* на заднем своем конце несет полукружный отросток (*arc.*), сливающийся нижнепередним концом с хрящевым отделом *columella* на границе *p. media* и *p. distalis*; *lig. superius* связывает эту последнюю с *intercalare*. Наружная поверхность *p. distalis* одета плотной сухожильной перепонкой, прикрепляющейся ко всему краю *quadratum* и к углу нижней челюсти и продолжающейся также на некоторое расстояние назад.

*Chorda tympani* (*ch. t.*), отойдя от *n. facialis*, прободает *intercalare* (*i.*) и далее ложится обычно; у трех исследованных экземпляров в этом отношении наблюдалось полное однообразие.

#### *Phrynoscephalus caudivolvulus.*

*Columella* отличается от таковой предыдущего вида более сильным развитием *proc. internus*, редукцией *proc. dorsalis* (*lig. intercalare-columellare* существует) и значительным уменьшением *p. media* и *p. distalis*. *P. distalis* колеблющихся размеров и неодинаковой формы; иногда ее ниже-передний конец вытянут в отросток, продолжающийся вниз в зародышевого вида связку<sup>1)</sup>. *Lig. superius* налегает почти по всей своей длине на *p. media*, прикрывая ее, и связывает *p. distalis* с *intercalare*.

*Chorda tympani* в большинстве случаев проходит латерально от *intercalare*, прилегая к нему: однажды она была прикрыта снаружи тонкой плотной связкой (начинающейся и оканчивающейся на *intercalare*), и только один раз я нашел *intercalare*, прободенное этим нервом (на левой стороне одной из четырех исследованных особей); при этом латерально от нерва лежал участок обызвестневшего хряща.

Снаружи *p. distalis* прикрыта не сухожильной, как у *Ph. mystaceus*, но рыхлой, складчатой перепонкой<sup>2)</sup>.

---

<sup>1)</sup> У *Ph. mystaceus* удается выделить часть сухожильной перепонки между ниже-передним концом *p. distalis* и углом нижней челюсти; эта часть, может быть, соответствует указанной связке.

<sup>2)</sup> У представителей рода *Phrynoscephalus p. distalis* прикрыта латерально мышцей (*m. depressor mandibulae*) и обычным образом не функционирует; перепонка лежит между мышцей и *p. distalis*.



*Phrynocephalus oelioscopus* и *Phr. interscapularis* имеют еще более радуцированные *p. distalis* и *p. media*: у первого вида *chorda tympani* иногда прободает *intercalare*.

### *Varanus salvator.*

*Columella* состоит из тех же отделов. *Proc. internus* берет начало от медиального конца *p. media* и представляет очень низкий треугольник с широким основанием, прикрепленным к заднему краю *quadratum*, от вершины этого элемента до места его связи с *pterygoideum*. Вентральный конец отростка утолщен, палочковиден, дорсальный — очень плоский, переходящий в связку, почти достигающую *intercalare*. *Lig. intercalare-columellare* с достоверностью не найдено. *Lig. superius* прикрепляется к *intercalare*, лежащему глубоко медиально между *quadratum* и *proc. paroticus* и сросшемся с последним.

*Chorda tympani* проходит вперед, прилегая к нижнебоковой поверхности *intercalare* и к нижней поверхности *lig. superius*: принципиально — нерв ложится ниже места прикрепления этой связки к *intercalare* (отлично от отношений, описанных у *Agamidae*)<sup>1)</sup>.

### *Ophisaurus aрус.*

*P. proximalis columellae* длинная, латерный ее конец утолщен и несет довольно плоский эпифиз; *p. media* очень коротка и толста, явственно отграничена от предыдущего отдела (по *Versluys*'у, между ними имеется сочленение); *proc. internus* отсутствует, а на его месте находится связка; *lig. intercalare-columellare* нет. Сильно сплюснутым латеральным концом *p. media* переходит в *p. distalis*<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Мои наблюдения вполне совпадают с данными *Versluys*'а: отлично от него я описываю лишь прикрепление *proc. internus* к *quadratum*. Кстати отмечу наличие у варана мускула, протянутого между *p. distalis* и *proc. paroticus* (*m. laxator tympani*, *m. extracolumellaris*, *Versluys*); для варана *Versluys* его не указывает.

<sup>2)</sup> Как у этой формы, так и у *Anguis* имеется хорошо выраженный *proc. accessorius posterior*: особенно велик он у *Ophisaurus* (*Versluys* почему-то не видел его и говорит об отсутствии у *Anguidae* *processus accessorii*).



*Lig. superius* прикрепляется к *intercalare* — мягкому, сильно сплюсненному хрящу, сжатому между *quadratum* и *proc. paroticus*: нижний край *intercalare* заметно выступает вниз, и здесь к нему прикрепляется связка.

*Chordatum rani* проходит латерально от *intercalare*, над местом прикрепления к нему *lig. superius*<sup>1)</sup>.

### *Ptychozoon homalosephalum*.

*P. proximalis* тонкая и длинная<sup>2)</sup>; ее эпифиз слит с короткой *p. media*, латерально сильно уплощенной и сейчас же переходящей в *p. distalis*. *Lig. intercalare-columellare* и *proc. internus* (равно как и замещающая его связка, ср. *Ophisaurus*) отсутствуют. *Lig. superius* начинается хорошо оформленной дистальной частью по всей наружной поверхности *p. distalis columellae* и прикрепляется к медиальной поверхности *proc. paroticus*, самостоятельного *intercalare* не обнаружено. На уровне верхнего конца *p. distalis* от *lig. superius* отделяется часть, прикрепляющаяся к нижней поверхности сводообразного верхнего конца *quadratum*.

*Chordatum rani* отделяется от *n. facialis* раньше того места, где нерв проходит над *columella*, и сразу направляется к задневнутреннему краю *quadratum* и вдоль него к нижней челюсти.

На основании изложенных фактов я даю схему *columella auris Lacertilia* и ее связей с соседними элементами (рис. 4). При этом, попутно с объяснениями схемы, резюмирую наблюдения следующим образом.

1. В *columella auris* могут быть отличены три части: *p. proximalis*, *p. media* и *p. distalis columellae*.

---

<sup>1)</sup> У *Anguis* отношения сложнее: от *p. distalis* отходят две связки; одна прикрепляется глубоко медиально к *proc. paroticus* (*intercalare* не найдено), это, вероятно, *lig. superius*; другая — к тому же отростку, но значительно латеральнее. *Chordatum rani* проходит латерально от *lig. superius* и медиально от второй связки; иногда нерв прободает первую связку (ср. *Agama caucasica*).

<sup>2)</sup> Ее медиальный конец не прободен отверстием, что имеет место у *Tarentola* и *Crossobamon* (из исследованных мною).

У некоторых видов рода *Phrynoscephalus* *p. media* и *p. distalis* обнаруживают значительную редукцию; то же можно сказать о *p. media Anguidae* и *Geckonidae*.

2. *P. proximalis* (*p. p.*) связана с *intercalare* (*i.*) посредством *lig. intercalare-columellare* (*l. i.-c.*), которое частью может брать начало и от *p. media* (или связующей оба отдела зоны). *N. facialis* (VII) проходит меди-

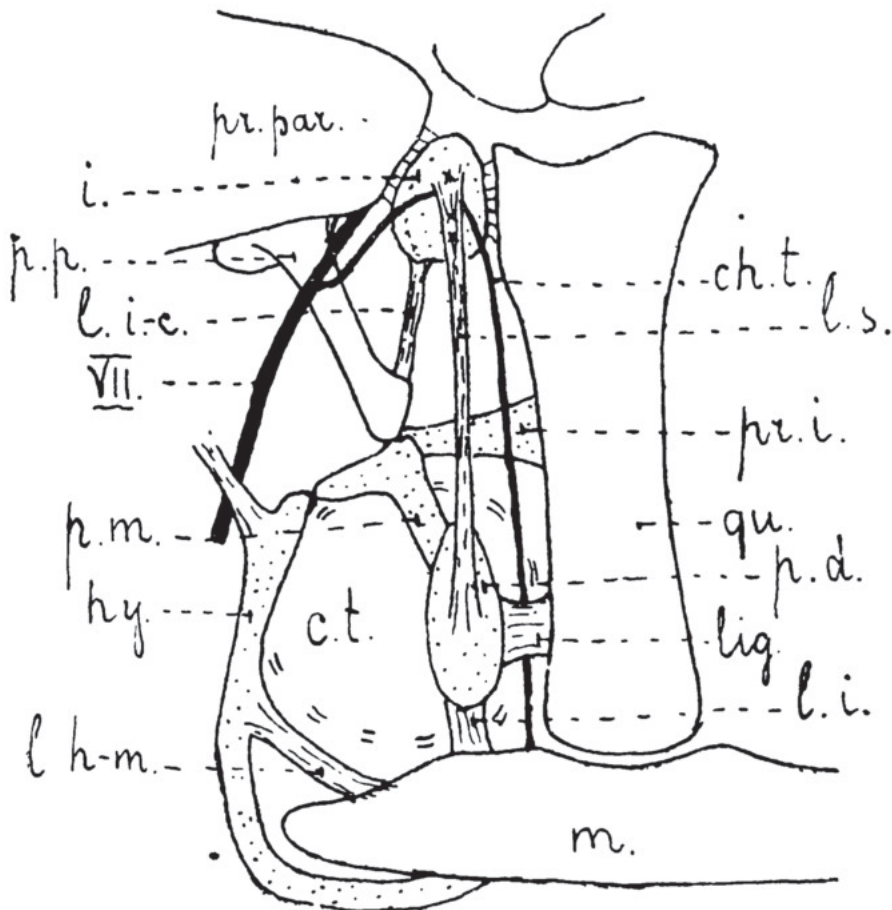


Рис. 4. Схема *columella auris Lacertilia*; правая сторона, вид сбоку.  
Пунктиром помечен хрящ.

ально от этой связки, *chorda tympani* (*ch. t.*)—латерально и выше.

Медиальный конец *p. proximalis* у некоторых *Geckonidae* имеет отверстие для артерии. *Lig. intercalare-columellare* хорошо выражено в сем. *Agamidae*, у других групп оно неясственно или, чаще, отсутствует.

3. *P. media* (*p. m.*) связана своим медиальным концом с *quadratum* посредством *proc. internus* (*p. r. i.*), который может быть заменен связкой (*Anguidae*) или совсем



отсутствовать (*Geckonidae*); положение отростка (или замещающей связки) — медиальное относительно *chorda tympani* <sup>1)</sup>.

При редукции *p. distalis* наблюдается усиление *proc. internus* и его связи с *quadratum* (*Phrynocephalus*).

4. *P. distalis* (*p. d.*) связана:

a. довольно рыхлым *lig. inferius* (*l. i.*) с углом нижней челюсти и такого же рода связкой (*lig.*) с нижним концом *quadratum*: обе связки ясно выражены только у *Chamaeleon*, положение их относительно *chorda tympani* — латеральное;

b. сухожильного характера связкой — *lig. superius* (*l. s.*) — с *intercalare*; как ответвления ее можно рассматривать связи *p. distalis quadratum* (*Chamaeleon*, *Geckonidae*) и с *proc. paroticus* (*Chamaeleon*, *Anguis* и, может быть, *Geckonidae*) <sup>2)</sup>; тогда как обе последние лежат латерально от *chorda tympani*, *lig. superius* относится к ней различно: нерв проходит или снаружи от связки (выше места прикрепления ее к *intercalare* — большинство случаев), или внутри от нее (ниже места прикрепления ее к *intercalare* — *Varanus*), или сквозь связку (индивидуально у *Agama caucasica* и *Anguiss*).

5. *Intercalare* находится между верхним концом *quadratum* и *proc. paroticus*, иногда срастаясь с последним (у *Chamaeleon*, *Anguis* и *Ptychozoon* оно отсутствует); *chorda tympani* проходит латерально от него, прилегая к наружной его поверхности (у *Varanus* — к нижней). У *Phrynocephalus mystaceus* *chorda tympani* прободает этот элемент, у других представителей того же рода наблюдаются все переходы от латерального положения нерва до прохождения его сквозь *intercalare*.

Уже при беглом сопоставлении рис. 4 настоящего очерка (схемы) со схемой первой моей работы о земноводных бросается в глаза сходство наследуемой области *Lacertilia* с соответствующей областью *Holostei-Teleostei* и, следовательно, и амфибий, и я

---

<sup>1)</sup> Прохождение *chorda tympani* у *Geckonidae* не стоит в принципиальном противоречии со схемой; причиной прямого, незадерживаемого хода нерва являются отсутствие (редукция) у этого семейства *intercalare*, *lig. intercalare-columellare* и *proc. internus* (*Versluys*).

<sup>2)</sup> На схему эти связки не нанесены; что касается *Anguis*, то ее связка к *proc. paroticus* (более латеральная, см. прим. 15) может быть иного происхождения — возможно, что это редуцированный *m. extracolumellaris*.

попытался в другом месте (Д о м б р о в с к и й <sup>1)</sup>) сопоставить и оттенить различия и сходства в интересующем нас аппарате *Lacertilia* и *Amphibia*, сравнивая их с гипотетической формой рыб, во многом близкой *Holostei-Teleostei*. Изображенные там схемы дают, на мой взгляд, довольно стройно объяснение сходств и различий, наблюдаемых в *h y o m a n d i b u l a r e*, *p l e s t r u m* и *s o l u m e l l a* вместе с их связями. Однако у *Lacertilia* существуют кое-какие особенности, заслуживающие того, чтоб на них остановиться несколько подробнее. Я имею в виду отношение *c h o r d a t y m p a n i* к *i n t e r c a l a r e* и *l i g. s u p e r i u s*, а равно природу последнего.

*I n t e r c a l a r e*. В прошлой работе я отметил, что у *Acipenser ruthenus* и *stellatus* на *h y o m a n d i b u l a r e* имеется хрящевой бугорок, сидящий на перихондральном окостенении верхней половины этого элемента и дающий начало связке, прикрепленной своим верхним концом к верхнему концу *h y o m a n d i b u l a r e*; *r. m a n d i b u l a r i s* VII проходит сзади наперед латерально от *h y o m a n d i b u l a r e* и медиально от связки, т.-е. в щель между ними. То же наблюдается и у *Acipenser Güldenstädti* с той лишь разницей, что хрящевой элемент вместо того, чтобы дать начало связке, продолжается вверх, занимая относительно нерва то же положение, что и связка, и прикрепляется к верхнему концу упомянутого перихондрального окостенения <sup>2)</sup>.

Таким образом, положение *i n t e r c a l a r e* относительно *n. f a c i a l i s* (см. рис. 4 и др.) и особенность в прохождении *c h o r d a t y m p a n i* (прикрытой связкой, сквозь элемент) находит полное соответствие в положении верхней половины *h y o m a n d i b u l a r e* *Acipenserdae* относительно *t r u n c u s h y o i d e o - m a n d i b u l a r i s* и в прохождении *r. m a n d i*

---

<sup>1)</sup> Как выяснили мне теперешние мои наблюдения у *Acip. ruthenus*, связка получается при редукции средней части описанного хрящевого элемента; для характеристики этого последнего важно отметить, что состоит он из гиалинового хряща и с подлежащей костью связан плотной соединительной тканью.

В прежней работе я указал на сходство в положении (относительно нервов) связки стерляди и севрюги с *h y o m a n d i b u l a r e* *Polypterus*; теперь на основании новых наблюдений нахожу возможным предположить участие в генезисе *h y o m a n d i b u l a r e* *Polypterus* отмеченного элемента *Acipenseridae*.

<sup>2)</sup> Предположение мускульного происхождения связки исключено *V e r s l u y s' e m*.



bularis (прикрытого латерально или связкой, или хрящевым элементом).

Lig. superius. Мои наблюдения касательно этой связки имеют только предположительный характер: я допускаю, что она является плотно-перепончатым компонентом (membranous component, Allis) редуцированной или недоразвитой покровной кости этой области <sup>1)</sup>. Предположив для lig. superius генетическую связь с покровной костью, приходится принять таковую и для имеющих ту же структуру связок, соединяющих p. distalis с верхним концом quadratum (*Chamaeleon*, *Geckonidae*) и с proc. paroticus (*Chamaeleon*; может быть, *Anguis* и *Geckonidae*). Таким образом, покровная кость (или указанный ее компонент) была связана с p. distalis, intercalare, quadratum и proc. paroticus, т.-е. занимала то же положение, что и пара quadratum *Amphibia* <sup>2)</sup>.

Если изложенное предположение верно, то объяснение различного прохождения chordatum rami нетрудно: покровная кость связывается с подлежащим элементом по всей его длине, оставляя без связей только места прохода нервов; поэтому на intercalare имеется два места связи его с предполагаемой покровной костью — выше и ниже пролегания chordatum rami <sup>3)</sup>; смотря по тому, сохраняются ли обе связи, или только верхняя, или одна нижняя — нерв оказывается проходящим либо сквозь связку, либо ниже нее, или же, наконец, выше.

---

<sup>1)</sup> Близкое к этому положение имеет параoperculum *Polypterus*. При такой трактовке вопроса берется под сомнение предположенная Гаурпом гомология параquadratum *Amphibia* и quadrato-jugale *Lacertilia*; quadrato-jugale, по своему положению на переднем крае quadratum, может скорее соответствовать расположенному совершенно так же quadrato-maxillare многих *Urodela* (Гаурр, 06): я видел эту кость у взрослого *Molge*, впоследствии Гаурр и сам отказался от такого сравнения.

<sup>2)</sup> Нужно думать, что сначала chordatum rami была фиксирована на месте упомянутым хрящевым элементом, и лишь затем в этой области стала развиваться покровная кость.

<sup>3)</sup> Здесь уместно напомнить эмбриональные процессы перерыва связи hyoideum и columella в том месте, где Versluys видит interhyale; сравнив его рис. 13 с рис. 5 настоящей работы, можно предположить, что перерыв обуславливается дорсальным разрастанием выпячивания.

В заключение отмечу любопытное, хотя вовсе не удивительное, обстоятельство: в группе *Lacertilia* сохранились почти все связи, существующие у *Holostei-Teleostei*: изменения, происшедшие здесь, гораздо менее значительны, чем те, какие имеют место у *Amphibia*.

### **Cavum tympani.**

Теперь, когда более или менее выяснены строение слуховых косточек *Amphibia* и *Lacertilia* (см. выше) и степень схождения и несхождения в аппаратах обеих групп, встает вопрос о гомологии барабанной полости. Сравним это образование у *Anura* и *Lacertilia*.

*Cavum tympani Anura* спереди ограничено верхним отделом *suspensorium* и *proc. superior p. externa*, сзади *p. media plestri* и верхним концом *hyoideum*, сверху — *proc. paroticus* черепа и *p. externa plestri* (которая впячивается в верхний конец барабанной полости сзади и несколько изнутри), снизу — *lig. hyo-suspensoriale internum*. *R. alveolaris* проходит позади барабанной полости.

*Cavum tympani Lacertilia* спереди и отчасти сверху ограничено *quadratum*, сзади—верхним концом *hyoideum*, сверху — *proc. paroticus* и *intercalare* (где оно имеется), снизу доходит до нижней челюсти; у *Geckonidae* с нижней - наружной стороны барабанная полость ограничивается *lig. hyoideo-mandibulare* и продолжается даже несколько ниже этой связки. *Chordatum tympani* проходит впереди от барабанной полости (иногда нерв заключен в складку эпителиальной ее стенки и провисает в полость, но принципиально отношение не изменяется).

Несходство интересующего нас образования обеих групп заключается в степени его распространения вентрально и в различном отношении к указанным нервам. А так как обычно принятая гомология *r. alveolaris* и *chordatum tympani* не встретила возражений со стороны исследованных скелетных частей и их многообразных — и на первый взгляд весьма сложных — связей, то очевидно, что различное отношение барабанной полости к тому же нерву не имеет случайного или маловажного харак-



тера. Сравнительно-анатомически данный вопрос освещается следующим образом.

У некоторых *Anura phaneroglossa* (напр., *Rana esculenta*, *Hyla arborea*) ниже барабанной полости, у угла нижней челюсти, имеется эпителиальное выпячивание полости рта (резонатор), лежащее позади г. *alveolaris* и впереди от *hyoideum*; вентрально и вперед оно достигает *lig. hyoideo-mandibulare*, образующего переднюю и латеральную границу. Положение, занимаемое резонатором, говорит о значительном

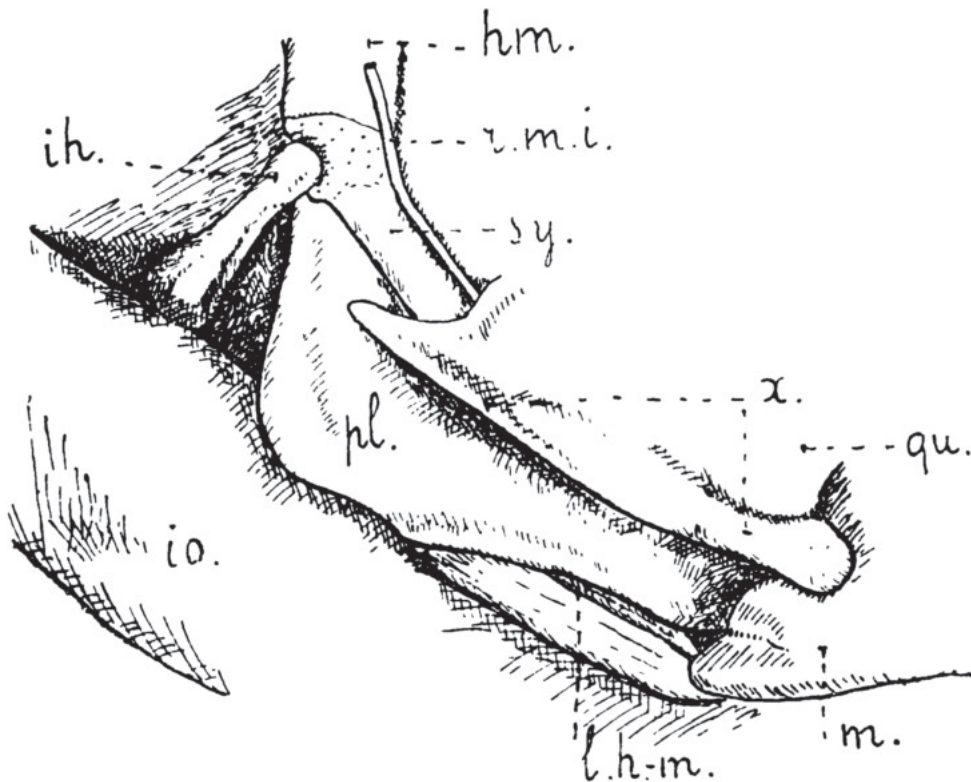


Рис. 5. *Lucioperca lucioperca*; выпячивание ротовой полости (in situ, праеорегулюм снято) — правая сторона, вид сбоку.

сдвиге его вниз и вперед, соответственно чему сдвинуто и изогнуто *lig. hyoideo-mandibulare*.

У некоторых *Teleostei* (*Perca*, *Lucioperca*) близ угла нижней челюсти наблюдается эпителиальное выпячивание ротовой полости (рис. 5, р. 1.), имеющее вид кармана, налегающего на *интеорегулюм* (*io.*) и прикрытого снаружи *праеорегулюм*; кожи это образование не достигает, будучи отделено от нее слоем рыхлой ткани, связывающей названные покровные кости. Как явствует из рисунка, выпячивание лежит позади *symplecticum* (*sy*) и *x*-элемента (*x*), впереди

и над *serato-hyale* (прикрытого *interoperculum*) и *lig. hyoideo-mandibulare* (l. h.-m.), (отчасти прикрытого связкой между *interoperculum* и углом нижней челюсти) и вентрально от *interhyale* (ih.): r. *mandibularis internus* (r. m. i.) проходит впереди от него.

Сходство описанных эпителиальных складок с *caelum tympani Lacertilia* заключается помимо общего положения между *hyoideum* (*seratohyale*) и впереди лежащим *quadratum* x-элементом (р. *distalis columellae*, ср. рис. 1: у хамелеона барабанная полость находится позади р. *distalis*) — в том же отношении к однозначным нервам и в приблизительно той же вентральной границе. *Caelum tympani Lacertilia* отличается лишь значительным распространением дорсально 30, что у *Anura* рыб не наблюдается.

На основании изложенных фактов позволительно сделать следующие выводы.

Барабанная полость *Lacertilia* не может считаться гомологичной таковой *Anura*, так как происхождение ее иное: тогда как у *Anura* барабанная полость развивается из зачатка, соответствующего брызгальцу рыб (Домбровский, 17) и лежащего более дорсально: между *hyo-mandibulare* (р. *media plectri*) и верхним концом *quadratum* (*suspensorium*), впереди от r. *mandibularis internus* (r. *alveolaris*) и выше связи *hyoideum-quadratum*, (осуществляющейся, вероятно, через посредство *interhyale* и *syplecticum*: *lig. hyo-suspensoriale internum*, см. рис. 5 предыдущей работы), у *Lacertilia* — из зачатка, соответствующего *plica* некоторых рыб и лежащего более вентрально: между *serato-hyale* (*hyoideum*) и *syplecticum*+x-элемент (р. р. *media* и *distalis columellae*), позади r. *mandibularis internus* (*chordatum*), ниже *interhyale* и выше *lig. hyoideo-mandibulare* (ср. *Lucioperca*, рис. 5).

Барабанную полость первого типа я предлагаю назвать *caelum tympani spiraculare*, второго типа — *caelum tympani plicale*.

Сравнив результаты, полученные для *caelum tympani*, с таковыми касательно скелетных элементов проводящего звука аппарата, не трудно обнаружить согласие, существующее между теми и другими: в том случае, когда наружная (унирающаяся



барабанную перепонку) часть слуховой косточки происходит из дорсально лежащего элемента (раньше — Д о м б р о в с к и й, 18 — я считал его за *metapterygoidium* рыб; теперь думаю, что лучше назвать его более общим именем: *pharyngomandibulare*)—и барабанная полость по положению верхняя (*Anura*); а в случае, когда наружная часть слуховой косточки получается из ниже лежащего элемента (x-элемента, или *postquadratum*, — Д о м б р о в с к и й, 17 и 18)—барабанная полость развивается из зачатка, находящегося соответственно вентральнее (*Lacertilia*). И в том и другом случае зачатки барабанных полостей находятся в близком, даже тесном, соседстве с будущими дистальными отделами слуховых косточек; вероятно, филогенетически первые предшествовали вторым и обусловили их появление.

---

**Объяснение рисунков.**

- arc. processus semicircularis columellae.
  - ch. t. chorda tympani.
  - c. t. cavum tympani.
  - hm. hyomandibulare.
  - hy. hyoideum.
  - i. intercalare.
  - ih. interhyale.
  - iO. interoperculum.
  - l. et lig. ligamenta inter p-distalem et quadratum.
  - l. h.-m. lig. hyoideo-mandibulare.
  - l. i. lig. inferius.
  - l. i.-c. lig. intercalare-columellare.
  - l. s. lig. superius.
  - m. mandibula.
  - mpt. metapterygoideum.
  - p. d. pars distalis columellae.
  - pl. cavi oris evaginatio.
  - p. m. pars media columellae.
  - p. p. pars proximalis columellae.
  - pr. d. proc. dorsalis columellae.
  - pr. i. proc. internus.
  - pr. par. proc. paroticus.
  - pt. pterygoideum.
  - qu. quadratum.
  - r. m. i. ramus mandibularis internus VII.
  - sy. symplecticum.
  - x. x-elementum (postquadratum—Dombrowski, 18).
  - VII. n. facialis.
-

## The Columella Auris and Cavum Tympani of the Lacertilia.

B. A. Dombrowsky.

(The Zoological Laboratory of the University in Kiev).

There are to be distinguished three parts in the columella auris in *Lacertilia*: p. proximalis, p. media and p. distalis columellae. Some species of the genus *Phrynocephalus* give a considerable reductions of the p. media and p. distalis; in *Anguidae* and *Geckonidae* the reduction is only known in the p. media.

P. proximalis (p. p.) is bound to the intercalare (i.) by a ligament—lig. intercalare-columellare (l. i. - c.), which may beginn also partially from the p. media (or from the zone, which bounds both divisions); the facial nerve passes medially of the ligament, the chorda tympani (ch. t.)—laterally and dorsally. Several *Geckonidae* have a foramen in the medial extremity the p. proximalis. The lig. intercalare-columellare is well developped in the family of *Agamidae*, in the other groups it's less developped out sometimes it desapeares completely.

The medial extremity of p. media (p. m.) is connected to the quadrate by the proc. internus (pr. i.), on the place of which a ligament may appear (*Anguidae*); sometimes it does not appear at all (*Geckonidae*). The position of the processus (or of the replacing ligament) is medial relatively to the chorda tympani. If the p. distalis columellae is reduced (several species of the genus *Phrynocephalus*) there may be observed a reinforcement of the proc. internus and of its connection with the quadrate.

The p. distalis (p. d.) is connected: A. to the angle of the mandible — by a fearly loose ligament (l. i.) and by a similar ligament (lig.) to the inferior extremity of the quadrate; both

---

1) Таким образом, филогенез — поскольку он выявляется на основании приведенных здесь данных—стоит в полном соответствии с данными онтогенеза (Versluis '04, Cords '09; показательными схемами иллюстрировано развитие барабанной полости амниот у Goodrich'a '15).

Изложенные факты и выводы противоречат только выводам B e n d e r'a ('07), но отнюдь не результатам его исследования.



ligaments are well developed only in *Chamaeleon*, their position in relation to the *chorda tympani* is lateral; B. to the *intercalare*—by a tendinous ligament, *lig. superius* (l. s.). The ligaments, connecting the upper end of the *p. distalis* to the quadrate (*Chamaeleon, Geckonidae*) and to the *proc. paroticus* (*Chamaeleon, Anguis* and may be *Geckonidae*) may be regarded as portions of the *lig. superius*; while both these ligaments are disposed laterally of the *chorda tympani*, the position of the *lig. superius* may vary: usually the nerve passes laterally of the ligament (above the point of its insertion to the *intercalare*), but in other times—medially of it (below the point of its insertion to the *intercalare*—*Varanus*) or through the ligament (individual cases in *Agama caucasica* and *Anguis*).

The *intercalare* is placed between the superior end of the quadrate and the *proc. paroticus* (*pr. par.*); sometimes the *intercalare* is grown to the latest (in *Chamaeleon, Anguis* and *Ptychozoon* it has not been observed); *chorda tympani* passes laterally of it and lies on its external surface (in *Varanus*—on the inferior surface). In *Phrynocephalus mystaceus* this nerve perforates the *intercalare*; others representants of the same genus have all the intermedial relations of the nerve from the lateral position of the *chorda tympani* to the perforation of the element.

The relation of the *intercalare* to the *chorda tympani* is the same as the position of the superior part of the *hyomandibulare* in *Acipenseridae* to the *r. mandibularis internus*,—author, regarding those nerves as homologs, is inclined to establish a homology of the *intercalare* and the cited part of the *hyomandibulare* in *Acipenseridae*.

The morphological value of the parts of the *columella auris* as well as of their connections to the next elements may be strictly explained by a comparison of that region in *Lacertilia* with the corresponding region in *Holostei-Teleostei* (the scheme of the latest has already been given by the author ('17).

The *lig. superius* may be regarded as an undeveloped or reduced dermal bone of that region (properly speaking as the membranous component of the dermal bone), which almost corresponds to the *paraquadratum* in *Amphibia* or the *praeperculum* in *Polypterus*. This admission explains suffi-

ciently the variability in the relations of the chorda tympani to the lig. superius and the presence of the portions of that ligament (the latest — in *Chamaeleon*, *Anguis* and *Gekkonidae*).

The tympanal cavity in *Lacertilia* cannot be regarded as homological to the cavity of the *Anura*: in this latest it has the same position, as the spiracle of the fishes — in front of the r. alveolaris (- r. mand. internus-chorda tympani); in *Lacertilia* the tympanal cavity corresponds to the excavation of the oral cavity of several fishes and to the resonator of *Anura*, the chorda tympani passing in front of it.

---

### Указатель литературы.

1. Allis, E. P. On certain Features of the Lateral Canals and Cranial Bones of *Polyodon folium*. Zool. Jahrb., Abt. An. u. Ont. Bd. XVII. 1903.

2. Bender, O. Die Homologie des Spritzloches der Selchier und der Paukenhöhlen... etc. Anat. Anz. Erg.-Heft z. XXX. B. 1907.

3. Cords, E. Die Entwicklung der Paukenhöhle von *Lacerta agilis*. Anat. Hefte. Bd. 38. 1909.

4. Домбровский Б. А. Сравнительно-анатомический очерк проводящего звука аппарата земноводных. Записки Киевск. О-ва Естествоиспытателей (Mémoires de la Société des Naturalistes de Kiew) T. XXVI. 1917.

Барабанная полость *Anura* и брызгальце рыб. Русский Зоологический Журнал. Т. II. 1917.

5. Домбровский Б. А. Historia ucha drodkowego kregowców. Sprawozdania Polskiego Tow. rzystwa Naukowego w Kijowie, T. I. 1918. (Comptes rendus de la Soc. Scient. Polon. à Kiew).

6. Gadow, H. On the modification of the First and Second Visceral Arches... etc. Philosoph. Transact. of the Royal Soc. of London. B. Vol. 179. 1889.

7. Gaupp, E. Die Entwicklung des Kopfskelettes. Hertwig's Handbuch Bd. III. 1906. Die Reichert'sche Theorie. Arch. f. An. u. Phys. An. Abt. Suppl.-Band. 1912.

8. Hoffmann, C. K. Reptilien. Bronn's Klassen u. Ordnungen d. Tierreichs. 1890.

9. Goodrich, E. S. The Chorda Tympani and Middle Ear in Reptiles, Birds and Mammals. Quart. Journ. of Microsc. Science. Vol. 61. 1915.

10. Veersluis, J. Die mittlere und äussere Ohrsphäre der *Lacertilia* und *Rhynchocephalia*. Zool. Jahrb., Abt. An. u. Ont. B. XII. 1899.

Entwicklung der Columella auris bei den Lacertiliern. Ibidem, B. XIX. 1904.

---