

## РАЗВИТИЕ ВИСЦЕРАЛЬНОЙ МУСКУЛАТУРЫ У ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ

Акад. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

Зоологический институт АН СССР

Замена водного дыхания воздушным привела у всех наземных позвоночных к глубокой перестройке висцерального аппарата. Жаберный скелет редуцировался. Его остатки использованы для построения гортани. Гиоидная дуга преобразована в своей вентральной части вместе с остатками передних жаберных дуг в подъязычный аппарат, а в дорсальной части (подвесок) — дала начало слуховой косточке.

Эта перестройка захватила, конечно, не только скелет, но и мускулатуру, кровеносную и нервную систему. Низшие наземные позвоночные — амфибии сохранили, однако, в своем личиночном состоянии водный образ жизни и жаберное дыхание. Соответственно у них сохранилось и относительно примитивное, «рыбье» строение висцерального аппарата с его скелетом, мускулатурой, нервами и кровеносными сосудами. Это дает возможность проследить за их преобразованиями при переходе к вполне наземной жизни.

О развитии сосудистой системы висцерального аппарата амфибий сообщалось в моих предыдущих работах. В настоящей статье я хочу вкратце осветить вопрос о преобразованиях висцеральной мускулатуры рыб в личиночном висцеральном аппарате хвостатых амфибий (дальнейшие преобразования этой мускулатуры у наземных позвоночных относительно хорошо изучены).

### 1. Мускульные зачатки висцеральных дуг у рыб и у амфибий

У селахий висцеральная мускулатура развивается за счет стенок участков целомической полости, лежащих внутри первичных жаберных перегородок. Они превращаются в плоские ленты, проходящие вдоль каждой жаберной перегородки и дающие затем начало мускульным пластинкам, разрастающимся в местах развития более крупных мышц. Большая часть мускульного зачатка лежит в наружной части каждой жаберной перегородки — латерально и несколько позади от закладки скелета и артериальной дуги. Только в средней части каждой жаберной перегородки развивается мускульный зачаток, лежащий медиально от средних отделов жаберной дуги скелета. Это закладки наиболее глубоких мышц — *musculi adductores arcuum*. В области челюстной дуги подобный зачаток достигает значительного развития и образует мощную челюстную мышцу — *m. adductor mandibulae*. Вся остальная — латеральная — часть мускульной ленты дифференцируется в свою очередь на поверхностную мышцу — *m. constrictor superficialis*, в которой различают дорсальную, медиальную и вентральную области, и ряд более глубоких мышц. У селахий так развиваются в дорсальной области зачатки *m. interarcuales dorsales*, соединяющие верхние концы последовательных жаберных дуг, в средней области — *m. interbranchiales* (s. *interradiales*), связывающие

сплошной лентой лучи каждой жаберной дуги, и в вентральной области — *m. interarcuales ventrales*. В челюстной и гиоидной областях развиваются дорсальные мышцы, прикрепляющиеся к черепу и поднимающие верхние отделы этих дуг — *m. levator palatoquadrati* и *m. retractor hyomandibularis*.

У рыб с костным скелетом в жаберных перегородках неразличимы явные целомические полости и мускульные ленты. Однако висцеральная мускулатура дифференцируется в тех же местах в сплошной массе миогенной мезенхимы, располагающейся вдоль наружной части первичных жаберных перегородок.

Массы миогенной мезенхимы образуют метамерно расположенные зачатки — мускульные дужки — соответственно каждой будущей висцеральной дуге. В челюстной дуге главная масса мезенхимы концентрируется несколько глубже и впереди от скелета и артериальной дуги. Это зачаток челюстной мышцы — *m. adductor mandibulae*. Поверхностная мускулатура развивается здесь только вентрально между ветвями нижней челюсти *m. intermandibularis*. В гиоидной дуге развиваются дорсальные мышцы — *m. retractor hyomandibularis* и неразрывно связанная с нею позади *m. opercularis*, притягивающая жаберную крышку. В средневентральной части гиоидной дуги развиваются *m. hyo-hyoideus*, сплошной лентой связывающий гиоидные лучи скелета (жаберной перепонки), — явный гомодинам *m. interbranchiales* жаберных дуг. Вентрально дифференцируется здесь поверхностный *m. interhyoideus* как вентральный остаток поверхностного общего сжимателя соответствующей области у селахий.

В жаберных дугах первичный мускульный зачаток располагается снаружи и несколько позади артериальной дуги. Наиболее глубокие *m. adductores arcuum* у высших рыб редуцируются. Редуцируется также поверхностный сжиматель. В средней части жаберных перегородок развиваются — вместо сплошного *m. interbranchialis* селахий — многочисленные мышечные пучки, идущие к основаниям жаберных лепестков. Вентрально между дугами формируются, как и у селахий, *m. interarcuales ventrales*. Наконец, в дорсальной части мускульных зачатков каждой жаберной дуги дифференцируются у высших рыб мышцы, подтягивающие жаберные дуги к черепу — *m. levatores arcuum*. Это производные дорсальной части общего сжимателя, которые у селахий обособлены в виде *m. interarcuales dorsales*. У высших рыб они, по меньшей мере в первых дугах, перенесли место своего отхода с концов дуг на слуховую область черепной коробки.

У амфибий первые зачатки висцеральной мускулатуры обнаруживаются, как и у высших рыб, в виде сплошных масс мезенхимных клеток, лежащих в первичных жаберных перегородках снаружи от соответствующих жаберных дуг. Эти мускульные дужки располагаются метамерно, соответственно расчленению всего висцерального аппарата (рис. 1). Однако в положении и дифференцировке первого зачатка (в челюстной дуге) и в дифференцировке второго (в гиоидной дуге) у амфибий, как и у рыб, имеются свои характерные особенности.

Зачаток мускулатуры челюстной дуги весьма массивен и располагается впереди и медиально от зачатков скелета и челюстной артериальной дуги (рис. 1). Зачаток гиоидной мускулатуры также весьма объемист, но располагается, как и мышечные зачатки жаберных дуг, позади и латерально от соответствующих частей скелета (рис. 2, 5 и 6). Артериальной дуги здесь у амфибий нет. Это различие объясняется различным происхождением соответствующих мышц. Ранний зачаток челюстной мускулатуры представляет одну лишь медиальную часть типичного зачатка сегментальной мышцы висцерального аппарата низших рыб — часть, соответствующую закладке *m. adductor arcus branchialis*. Она и дает начало челюстной мускулатуре — *m. adductor mandibulae*, которая



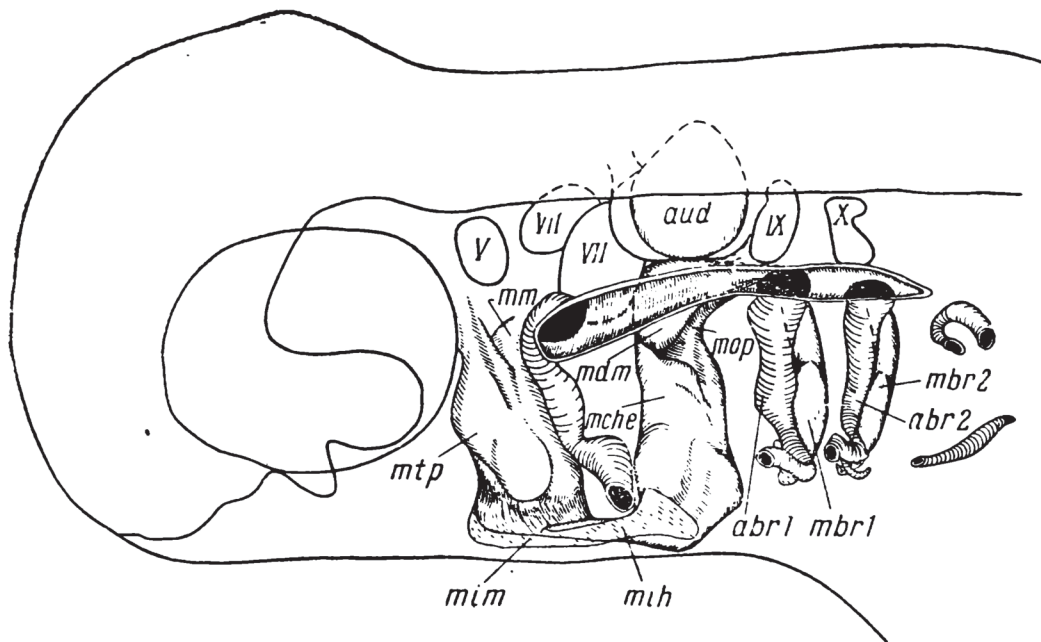


Рис. 1. *Nupobius Kayserlingii*, зародыш около 9 мм длиной. Реконструкция закладок висцеральной мускулатуры на стадии мезенхимных сгущений и артериальных дуг в сагиттальном разрезе. Вид изнутри

*abr 1,2* — жаберные артериальные дуги, *aud* — слуховой пузырек, *mbr 1, 2* — зачатки жаберной мускулатуры первой и второй дуги, *mche* — *m. ceratohyoideus externus*, *mdm* — *m. levator hyoidei (depressor mandibulae)*, *mih* — *m. interhyoideus*, *mim* — *m. intermandibularis*, *mm* — *m. masseter*, *mtp* — *m. temporalis*, *V—X* — зачатки головных ганглиев, *mop* — провизорный зачаток *m. opercularis*

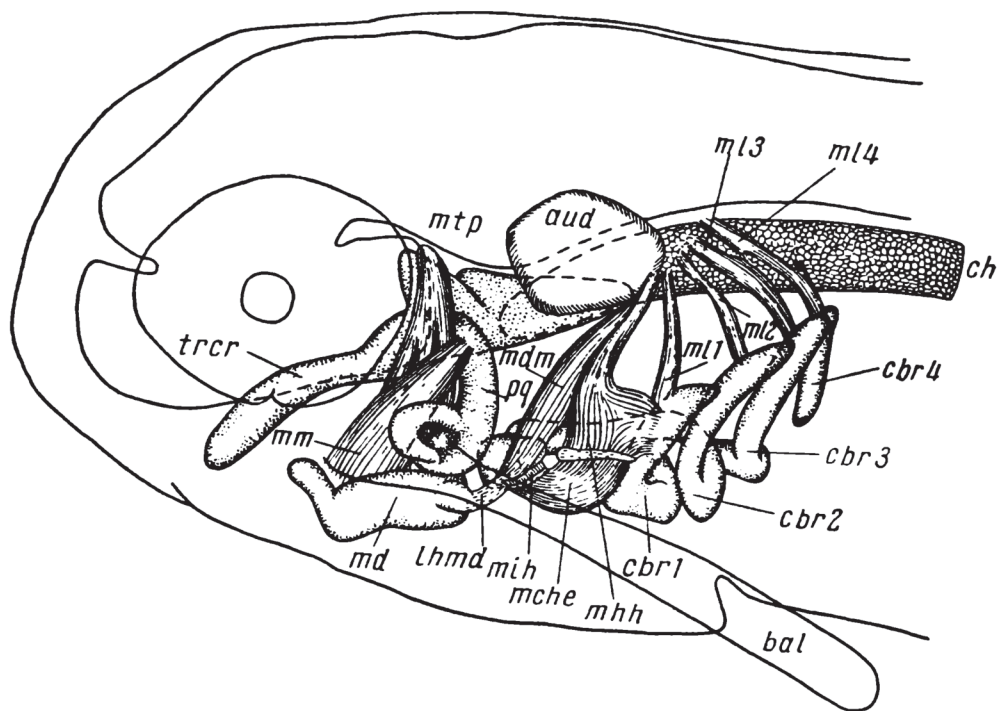


Рис. 2. *Nupobius Kayserlingii*, зародыш 11 мм длиной. Реконструкция скелета головы и дорсальной части закладок висцеральной мускулатуры. Вид снаружи. Зачатки *m. hyo-hyoideus* и *m. interhyoideus* перерезаны, чтобы показать лежащий под ними зачаток *m. ceratohyoideus externus*

*aud* — слуховой пузырек, *bal* — балансер, *cbr 1—4* — жаберные дуги (ceratobranchialia), *ch* — хорда, *lhmd* — гиомандибулярная связка, *mche* — *m. ceratohyoideus externus*, *md* — нижняя челюсть, *mdm* — *m. depressor mandibulae*, *mhh* — *m. hyo-hyoideus*, *mih* — *m. interhyoideus*, *ml 1—4* — *m. levatores arcuum branchialium 1—4*, *mm* — *m. masseter*, *mtp* — *m. temporalis*, *trcr* — *trabeculae cranii*, *pq* — *palatoquadratum*

в дальнейшем дифференцируется на глубокую височную мышцу — *m. temporalis* — и более поверхностную жевательную — *m. masseter* (рис. 1 и 2). Только в вентральной своей части мускульный зачаток разрастается позади ветвей нижней челюсти и дает начало поверхностной *m. intermandibularis* (рис. 1 и 3) — остатку общего сжимателя соответствующей области у низших рыб.

Зачаток гиоидной мускулатуры имеет более сложный состав и содержит ряд существенных элементов сегментальной мышцы висцерального аппарата рыб. Он занимает вполне типичное положение, однако и в нем рано намечаются дальнейшие, частью весьма своеобразные, дифференцировки мышц. Как и у рыб, в составе гиоидной мускулатуры нет мышцы, соответствующей аддуктору в жаберных дугах селажий.

Зачатки жаберных мышц имеют гораздо менее значительный объем и дифференцируются несколько позднее. Мезенхима в этих зачатках более рыхлая. По мере развития личинки и разрастания жаберных перегородок она распадается, и лишь после этого на ее месте начинается концентрация закладок отдельных дорсальных мышц — *m. levatores arcuum branchialium* (рис. 2 и 4). Несколько позднее разви-

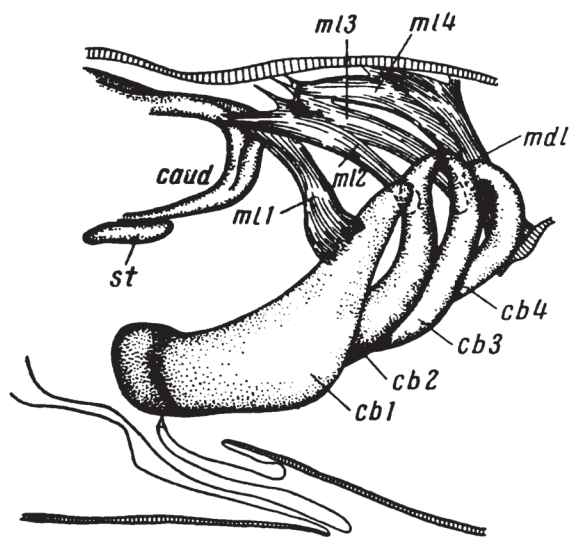


Рис. 4. *Ranodon sibiricus*, личинка 24 мм длиной. Реконструкция жаберных дуг скелета и дорсальных мышц. Вид сбоку

*caud* — слуховая капсула, *cb 1—4* — жаберные дуги (ceratobranchialia), *mdl* — *m. dorso-laryngeus*, *ml 1—4* — *m. levatores arcuum branchialium 1—4*, *st* — stapes

последней жаберной дуги (рис. 4). Медиальная мускулатура, представленная у низших рыб в виде *m. interbranchiales*, сохранилась и в жаберных перегородках амфибий. Она развивается, как у высших рыб, в виде отдельных мускульных пучков, вступающих затем в связь с основаниями жаберных лепестков, и дает начало мышцам наружных жабер. Описание развития этой мускулатуры было дано в предшествующем сообщении.

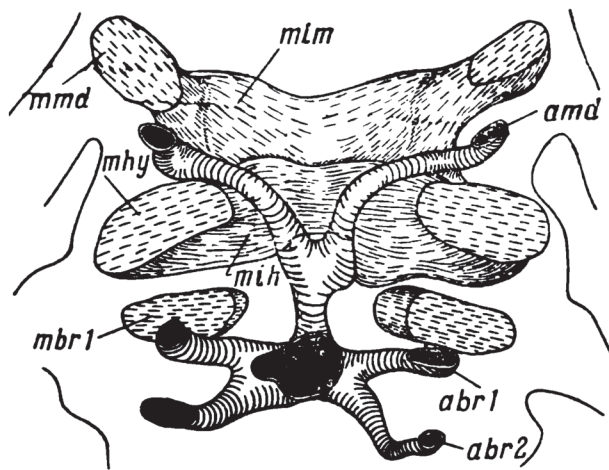


Рис. 3. *Nupobius Kayserlingii*, зародыш 8,5 мм длиной. Реконструкция вентральной части закладок мускулатуры головы и артериальных дуг. Вид сверху

*abr 1, 2* — жаберные артериальные дуги, *amd* — челюстная артериальная дуга, *mbr 1* — вентральный конец мышечного зачатка первой дуги, *mhy* — мышечный зачаток гиоидной дуги, *mih* — *m. interhyoideus*, *mim* — *m. intermandibularis*, *mmd* — мышечный зачаток челюстной дуги

ваются вентральные *m. interarcuales* и, наконец, в виде отдельных пучков — мускулатура жаберных перегородок и наружных жабер [гомологи *m. interbranchiales (septales)* рыб, см. Шмальгаузен, 1954].

Таким образом, у хвостатых амфибий закладывается вся типичная жаберная мускулатура высших рыб. Эта мускулатура оказывается у амфибий весьма мало измененной. Сохраняется даже некоторое сходство в деталях, как, например, известная обособленность закладки *m. levator arcus branchialis I* и, наоборот, взаимосвязь закладок *m. levatores* следующих позади жаберных дуг (рис. 4). Сзади эти зачатки переходят без перерыва в зачаток мышцы, идущей к гортани (*m. dorso-laryngeus*), доказывая этим происхождение гортанных хрящей из частей



Как видно, у амфибий в области висцерального аппарата развивается та же мускулатура, что и у рыб. В частности, в связи с жаберным аппаратом обособляются дорсально *m. levatores arcuum*, как у высших рыб. Медиально развиваются септальные мышцы жаберных лепестков, как у высших рыб. В связи с преобразованием жабер в наружные преобразуется и эта мускулатура. Однако ее гомология устанавливается с полной достоверностью (Шмальгаузен, 1954). Вентрально зачатки жаберной мускулатуры образуют, как и у рыб, *m. interarcuales*, которые дифференцируются затем на дальнейшие подразделения [*m. ceratohyoideus internus*, *m. ceratohypobranchiales*, *m. subceratobranchiales* (Drüper)]. Сходство с рыбами во всем этом очень велико.

Более значительными оказываются преобразования мускулатуры в области гиоидной дуги.

## 2. Гиоидная мускулатура рыб и амфибий

Уже у хрящевых рыб в дорсальной части мускульного зачатка гиоидной дуги рано развивается большая мускульная масса, поднимающаяся к черепной коробке в области слуховой капсулы. Это закладка *m. levator s. retractor hyomandibularis*. У осетровых рыб эта мышца развивается особенно рано и достигает большой мощности в связи с формированием аппарата выдвижного рта. У всех рыб с костным скелетом она отходит от слуховой области черепа и прикрепляется на внутренней стенке подвеска (*hyomandibulare*). Вследствие изменения положения *hyomandibulare* из наклонного в вертикальное у высших рыб (*Holostei*, *Teleostei*) меняется направление его движений, и указанная мышца получает название *m. adductor hyomandibularis*. У двоякодышащих рыб одновременно с развитием аутостилии *hyomandibulare* редуцируется, а *m. retractor (adductor) hyomandibularis* переносит свое прикрепление на далее вентрально лежащую часть гиоидной дуги — на верхний конец собственно гиоида (*ceratohyale*). Мышца получает теперь название *m. levator hyoidei*.

У всех рыб с костным скелетом задний край *hyomandibulare* служит опорой для костной жаберной крышки — *operculum*. *M. retractor (adductor) hyomandibularis*, разрастаясь назад, прикрепляется и к внутренней стороне этой крышки. У более примитивных рыб с костным скелетом — у осетровых и многоперов (*Polypterus*) *m. retractor hyomandibularis* позади без перерыва переходит в *m. opercularis*. Обе мышцы вместе являются неразделимым целым: одна, в сущности, широкая мышца отходит от боковых стенок черепа под слуховой капсулой и прикрепляется на широком пространстве к внутренней стороне *hyomandibulare* и далее позади к внутренней стенке *operculum*. У высших рыб с костным скелетом оперкулярная мышца обособляется и дифференцируется, распадаясь на несколько самостоятельных мышц. Однако у двоякодышащих, несмотря на редукцию подвеска, сохраняются еще примитивные соотношения — *m. levator hyoidei* позади без перерыва переходит в *m. opercularis*.

В медиальной области зачатка гиоидной мускулатуры развивается у рыб с костным скелетом *m. hyo-hyoideus*, располагающийся в жаберной перепонке между лучами гиоида (*radii branchiostegi*) и являющийся сериальным гомологом *m. interbranchiales* жаберных дуг. Наконец, вентрально между гиоидами обеих сторон развивается поверхностный *m. interhyoideus* как остаток поверхностного общего сжимателя (*m. constrictor superficialis*).

У амфибий, несмотря на глубокую перестройку гиоидной мускулатуры, связанную с преобразованием механизма дыхания, с редукцией *hyomandibulare* и жаберной крышки, можно установить наличие тех же мышц, которые мы только что отметили как характерные для рыб

с костным скелетом. Особенно велико сходство с низшими их представителями — осетровыми, многоперами (*Polypterini*) и двоякодышащими. Гомология этих мышц легко устанавливается при изучении их эмбрионального развития.

Ранний зачаток гиоидной мускулатуры представлен у зародышей хвостатых амфибий поверхностным сгущением миогенной мезенхимы, отличающимся от зачатков жаберной мускулатуры ранних стадий лишь значительно большей массивностью. В особенности утолщенной является передняя часть дорсального конца зачатка, лежащего как раз под слуховым пузырьком (рис. 1). Она образует значительное вздутие на медиальной стороне зачатка (рис. 1, 5 и 6). Это вздутие вступает своим нижним концом в связь с верхним концом гиоида (рис. 5 и 6). По положению дорсальная масса миогенной ткани гиоидной области вполне соответствует закладке *m. retractor hyomandibularis* осетровых рыб. Однако в связи с редукцией подвеска (*hyomandibulare*) эта мышца, как и у двоякодышащих рыб, прикрепляется на ранних стадиях развития хвостатых амфибий к верхнему концу гиоида, т. е. выступает в роли *m. levator hyoidei*. На несколько более поздних стадиях нижний конец этой мышечной закладки начинает

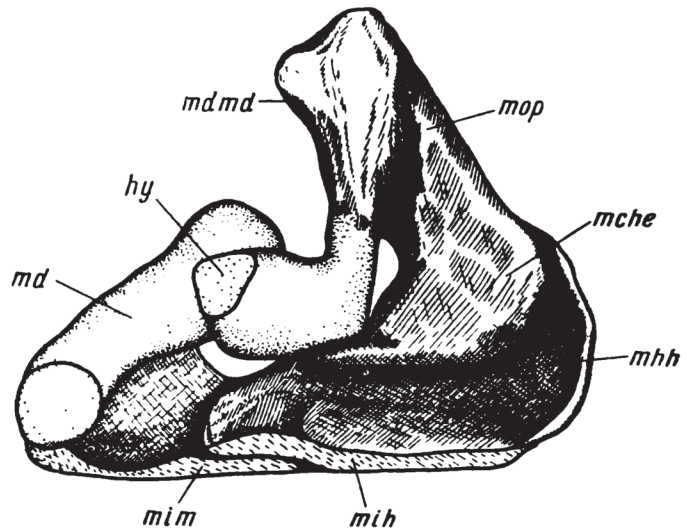


Рис. 5. *Nupobius Kayserlingii*, зародыш 9 мм длиной. Пластическая реконструкция зачатка гиоидной мускулатуры. Изображение модели с медиальной стороны

*hy* — гиоид, *md* — нижняя челюсть, *mche* — зачаток *m. ceratohyoideus externus* (растет вниз и вперед под гиоид), *mdmd* — *m. levator hyoidei* (*depressor mandibulae*), *mhh* — *m. hyo-hyoideus* (отслаивается снаружи от *mche*), *mih* — *m. interhyoideus*, *mim* — *m. intermandibularis*, *mop* — *m. opercularis*

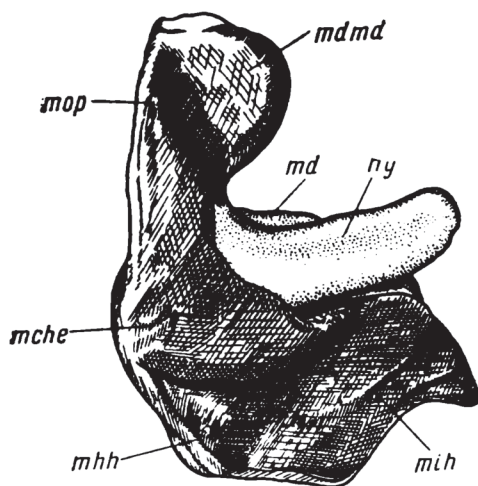


Рис. 6. *Nupobius Kayserlingii*, та же модель, вид сзади. Обозначения те же, что на рис. 5.

расти вниз и вперед, перемещаясь вдоль гиомандибулярной связки (рис. 2). *M. levator hyoidei* переносит, таким образом, свое прикрепление по указанной связке вперед, на задний угол нижней челюсти. Зачаток *m. levator hyoidei* превращается таким образом, в мышцу, опускающую нижнюю челюсть — *m. depressor mandibulae*. Такая смена функций оказалась возможной вследствие наличия гиомандибулярной связки, соединяющей не только у амфибий, но и у рыб верхний конец гиоида с углом нижней челюсти. Зачаток этой мышцы переходит под слуховой капсулой позади в широкую, но очень плоскую ленту, спускающуюся вниз и назад (рис. 5 и 6). Внизу она приобретает более значительную толщину и ложится затем в виде довольно массивного зачатка позади верхнего конца гиоида. В своей дорсальной лентовидной части описываемая закладка занимает в точности положение зачатка *m. opercularis* осетровых и двоякодышащих рыб. Вряд ли могут быть сомнения в их гомологии. Соответственно редукции жаберной крышки этот зачаток имеет в своей дорсальной части явно рудиментарный характер. Он представлен лишь тонким слоем рыхло связанных миогенных клеток. Однако



в вентральном направлении этот слой постепенно утолщается и уплотняется, превращаясь в хорошо оформленный зачаток мышцы, лежащей позади верхнего конца гиоида. Он загибается вниз и вперед под гиоидом.

На несколько более поздних стадиях эта средняя часть закладки гиоидной мускулатуры расслаивается, начиная с вентральной стороны, на глубокий мышечный зачаток, растущий непосредственно вдоль гиоида (рис. 5 и 6), и поверхностную мускульную пластинку, разрастающуюся в оперкулярной складке и далее вентрально до соединения с соответствующим зачатком противоположной стороны (рис. 3, 5 и 6). Эта вентральная пластинка представляет совместный зачаток *m. interhyoideus* и *interbranchialis* I (Drüner) хвостатых амфибий. По развитию и иннервации она гомологична *m. constrictor superficialis* гиоидной области. Глубокий же зачаток, растущий вперед под гиоидом, представляет закладку *m. ceratohyoideus externus* (Drüner). Эта мышца, характерная для хвостатых амфибий, не имеет, по видимому, гомолога среди висцеральных мышц у рыб (Drüner). Однако ее онтогенез указывает на источники ее образования и вероятные пути развития. Так как она развивается в качестве непосредственного продолжения *m. opercularis*, можно думать, что она представляет собой результат вентрального разрастания именно этой мышцы. Дело в том, что жаберная крышка по мере иммобилизации верхней челюсти (развития аутостилии) и последующей редукции подвеска (*hyomandibulare*) теряла свою функцию сначала в своей дорсальной части (*operculum*). При переходе к гулярному типу дыхания в дыхательных движениях участвовали лишь жаберная перепонка (*membrana branchiostegi*) и нижняя часть жаберной крышки (*suboperculum*). Естественно, что прикрепление *m. opercularis* перемещалось под жаберной крышкой в вентральном направлении. Здесь эта мышца вскоре нашла новую опору на пододвигавшихся под жаберную крышку концах гиоида и первой жаберной дуги. После полной редукции жаберной крышки глубокая часть мышцы продолжала служить связующим звеном между гиоидом и первой жаберной дугой. Она продолжала разрастаться между обеими дугами вниз и вперед, превратившись в большую новую мышцу — *m. ceratohyoideus externus*. Так как конец гиоида фиксирован в своем положении рядом связок, то эта мышца перемещает первую дугу, а вместе с нею и весь жаберный аппарат, подтягивая его вперед и вниз. Вся дорсальная часть *m. opercularis* окончательно потеряла свою функцию и полностью редуцировалась.

Более поверхностные слои медиальной части общего зачатка оперкулярно-гиоидной мышцы разрастались от тех же концов гиоида и первой жаберной дуги под поверхностью оперкулярной складки вниз, где соединились с волокнами вентральной части общего сжимателя (*m. constrictor superficialis* VII), который известен под названием *m. interhyoideus*. Таким образом, развивается широкий поверхностный мускульный слой, заполняющий всю оперкулярную складку амфибий и получивший чисто топографическое обозначение — *m. interbranchialis* I. По происхождению — это гиоидная мышца, и иннервируется она гиоидной ветвью лицевого нерва. По положению, связям и иннервации она гомологична *m. hyo-hyoideus* рыб. Вентрально она без перерыва переходит в закладку, лежащую также поверхностно и впереди от нее, между ветвями нижней челюсти *m. interhyoideus*. Этот гомолог одноименной мышцы рыб представляет собой вентральную часть того же общего сжимателя (*m. constrictor superficialis* VII). Обе эти мышцы имеют одинаковое происхождение и у молодых личинок неразграничимы. Передняя мышца — *m. interhyoideus* развивается из вентральной части общего сжимателя, задняя мышца — *m. hyo-hyoideus* — из медиальной части общего сжимателя той же гиоидной области (VII).

У рыб при редукции жаберной крышки и лучей жаберной пере-

понки наблюдается также поверхностное разрастание соответствующих мышц — *m. opercularis* и *m. hyo-hyoideus*, что приводит у двоякодышащих и даже у многоперов к возникновению картин, весьма сходных с описанным распространением этих мышц в оперкулярной складке у амфибий. Для сравнения я привожу здесь изображения вентральной мускулатуры головы взрослой саламандры (рис. 7) и многопера (рис. 8). Ввиду явной гомологии мышцы оперкулярной складки амфибий и *m. hyo-hyoideus* рыб я сохранил бы для личинок амфибий и ее название, принятое для рыб.

Во время метаморфоза у амфибий происходит ряд изменений в мускулатуре, которые делают для нас понятными дальнейшие ее дифференцировки у наземных позвоночных. Эти изменения описаны Л. Дрюнером, и я на них не буду останавливаться. Отмечу только, что с редукцией жаберного аппарата естественно исчезают и движущие его мышцы: *m. ceratohyoideus externus*, *m. levatores arcuum branchialium* 1 и 2 и мышцы наружных жабер (*m. erectores et depressores branchiarum*). *M. levatores arcuum branchialium* 3 и 4 дают начало новой мышце, идущей к глотке. Задняя часть *m. interhyoideus* переносит место своего прикрепления с гиоида по гиоквадратной связке вперед, на *quadratum*. *M. hyo-hyoideus* (*m. interbranchialis*, I, Drüner) с прирастанием оперкулярной складки разрастается назад, охватывая шею, и дает начало шейной мышце наземных позвоночных — *m. sphincter colli*. *M. depressor mandibulae* состоит у личинок из более мощной глубокой части и сравнительно тонкой поверхностной. Последняя развивается прогрессивно, а глубокая порция дегенерирует во время метаморфоза. Л. Дрюнер полагал, что в этом случае происходит вытеснение личиночной глубокой мышцы, иннервируемой лицевым нервом, дефинитивной поверхностной мышцей, имеющей смешанную иннервацию (VII + IX). Однако по Г. Когхиллу (Coghill, 1902), комиссура VII—IX содержит только чувствующие волокна, и, следовательно, весь *m. depressor mandibulae* снабжается двигательными волокнами только от лицевого нерва. Причину замещения личиночной глубокой (и задней) порции *m. depressor mandibulae* дефинитивной поверхностной (и передней) следует искать в изменении положения *quadratum*, который во время метаморфоза поворачивается в стороны, широко раздвигая челюстные суставы. Первичная

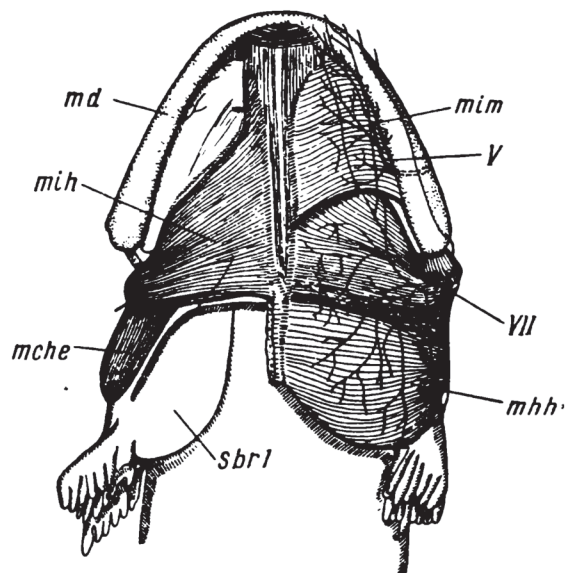


Рис. 7. *Salamandra maculosa*. Вентральная мускулатура головы, по Л. Дрюнеру  
*mche* — *m. ceratohyoideus externus*, *mhh* — *m. hyo-hyoideus*, *md* — нижняя челюсть, *mih* — *m. interhyoideus*, *mim* — *m. intermandibularis*, V, VII — нижнечелюстная ветвь тройничного и гиоидная ветвь лицевого нервов, *sbr I* — первая жаберная перегородка

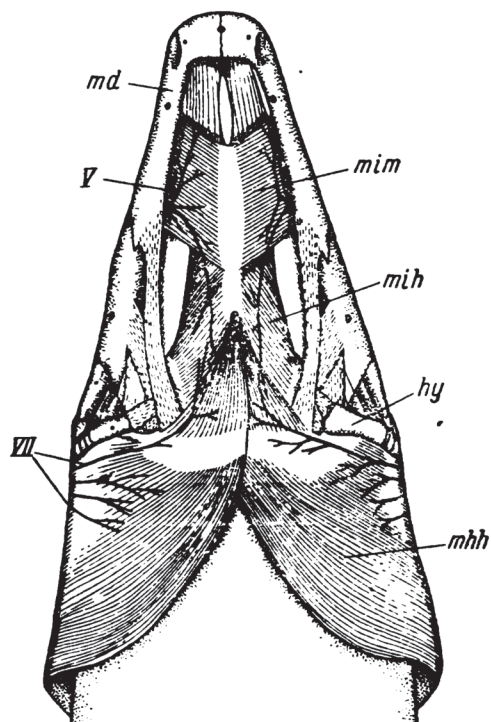


Рис. 8. *Polypterus bichir*. Вентральная мускулатура головы, по Эллису

*hy* — гиоид. Остальные обозначения те же, что на рис. 7

*mandibulae* дефинитивной поверхностной (и передней) следует искать в изменении положения *quadratum*, который во время метаморфоза поворачивается в стороны, широко раздвигая челюстные суставы. Первичная



часть мышцы лежит в глубине и позади, так как она развивается первоначально, согласно своему происхождению, в связи с верхним концом гиоида. Позднее она перемещает свое прикрепление по гиомандибулярной связке вперед и наружу, к углу нижней челюсти. Мышечные волокна, развивающиеся позднее, ко времени метаморфоза, возникают сразу на новом месте впереди и снаружи от исходной массы волокон.

Для более удобного обзора гомологий в пределах висцеральной мускулатуры хвостатых амфибий я предлагаю две таблички.

### Глубокая мускулатура

Мускулатура	Иннервация					
	V		VII		IX и X	
	рыбы	личинки амфибий	рыбы	личинки амфибий	рыбы	личинки амфибий
Дорсальная	<i>m. levator palatoquadrate</i>	<i>m. levator bulbi</i>	<i>m. retrahomandibularis</i> <i>m. opercularis</i>	<i>m. depressor mandibulae</i>	<i>m. interarcuales dorsales</i> <i>m. levatores arcuum branchialium</i>	—
Медиальная	<i>m. adductor mandibulae</i>	<i>m. temporalis</i> <i>m. masseter</i>	—	<i>m. ceratohyoideus externus</i>	<i>m. adductores arcuum</i>	—
Вентральная	—	—	—	—	<i>m. interarcuales ventrales</i>  ( <i>m. ceratohyoideus int.</i> , <i>m. hypoceratobranchiales</i> , <i>m. subceratobranchiales</i> )	

### Поверхностная мускулатура

Мускулатура	Иннервация					
	V		VII		IX и X	
	рыбы	личинки амфибий	рыбы	личинки амфибий	рыбы	личинки амфибий
Медиальная	—	—	<i>m. hyo-hyoideus</i>  ( <i>m. interbranchialis</i> , <i>Drüner</i> )		<i>m. interbranchiales s. septales</i>	<i>m. arrectores branchiarum</i> , <i>m. depressores branchiarum</i>
Вентральная	<i>m. intermandibularis</i>		<i>m. interhyoideus</i>		<i>m. constrictor ventralis</i> ( <i>m. hyopharyngeus</i> )	

### 3. Оперкулярная складка хвостатых амфибий и ее мускулатура

Жаберные перегородки обособляются друг от друга одновременно с развитием лежащих между ними жаберных щелей. С развитием и прорывом первой жаберной щели происходит обособление первой жаберной перегородки от гиоидной перегородки. Эта последняя, однако, не отделяется от челюстной области, так как спиракулярная щель рудиментарна и наружу не прорывается. Поэтому гиоидная перегородка оказывается односторонней — она только задней своей поверхностью ограничивает жаберную полость (первой щели). Подобно жаберным перегородкам она направлена назад и вниз. Однако она сильнее разрастается, образуя в своей периферической части складку, покрывающую не только первую жаберную щель, но и последующие. Поэтому жаберные щели и жаберные перегородки четырех жаберных дуг видны снаружи только при поднятой гиоидной складке (или при оттягивании жаберного аппарата назад). Таким образом, гиоидная складка, покрытая обычными кожными покровами, занимает место оперкулярной складки рыб.

Поскольку весь жаберный аппарат в своей дорсальной части редуцирован, жаберные дуги представлены только вентральными их отделами (*ceratobranchialia* и *hyobranchialia*), а жаберные щели лежат ниже соответствующих наружных жабер (т. е. первая щель ниже первой жабры и т. д.), то и оперкулярная складка развита лишь в своей вентральной части (рис. 9). Оперкулярная складка покрывает жаберные щели, но не покрывает оснований наружных жабер. Лишь у примитивных хвостатых амфибий она поднимается (как и первая щель) несколько выше и частично прикрывает нижнюю часть тела первой наружной жабры.

Редукцию жаберной крышки у некоторых рыб мы ставили в связь с переходом на гулярный тип дыхания при иммобилизации челюстей и с последующей заменой всасывающего механизма дыхания нагнетательным (по Воскобойникову). Этот переход сопровождается редукцией всей дорсальной половины жаберного аппарата у многоперых рыб (*Polypteriini*), у кистеперых и у двоякодышащих. То же самое происходило, очевидно, и у предков наземных позвоночных, у которых этот процесс зашел еще дальше и привел к полной утрате костной жаберной крышки (рудименты *praeperculum* и даже *suboperculum* имелись только у древнейших известных стегоцефалов — у верхнедевонских *Ichthyostegidae*). Кожная оперкулярная складка осталась в своей вентральной части относительно развитой, однако характерные для нее кожные окостенения — *бранхиостегалии* и гулярные пластинки также утрачены. Гулярные пластинки и вообще скелет оперкулярной складки имели значение лишь при всасывающем механизме дыхания. С переходом к дыханию при посредстве нагнетания воды из ротовой полости в жаберный аппарат гулярные пластинки утратили свою функцию и редуцировались (они утрачены и современными двоякодышащими рыбами).

Вентрально оперкулярные складки поворачивают немного вперед и соединяются между собой по средней линии совершенно так же,

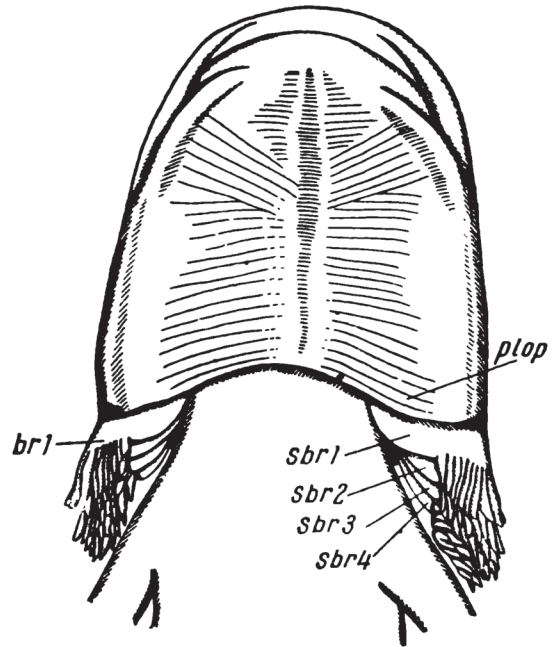


Рис. 9. *Ranodon sibiricus*, личинка 32 мм длиной. Вид головы снизу

*br 1* — первая наружная жабра, *ploп* — оперкулярная складка, *sbr 1—4* — жаберные перегородки



как у мальков некоторых примитивных рыб (особенно осетровых, цератода).

Жаберная крышка рыб движется в основном совместно с подвеском, к которому она прикрепляется, и за счет той же мускулатуры — *m. retractor s. m. adductor hyomandibularis*. Передняя, главная, часть этой мышцы прикрепляется к внутренней стороне *hyomandibulare*. Задняя порция той же мышцы переходит на внутреннюю сторону жаберной крышки — *m. opercularis*. Последняя обособляется у высших рыб и разбивается далее на несколько самостоятельных мышц, движущих жаберной крышкой. Жаберная перепонка высших рыб имеет также свою мышцу — *m. hyo-hyoideus*, которая сплошным слоем соединяет все лучи жаберной перепонки между собой. При переходе к гулярному типу дыхания и при последующей замене всасывающего механизма нагнетательным костные части жаберной крышки (в первую очередь *operculum*) отступают, прогрессивно развивается ее кожистая оторочка (осетровые, многоперы, двоякодышащие). Мышца жаберной перепонки — *m. hyo-hyoideus* разрастается вверх, в область кожистой оторочки жаберной крышки (*Polypterus*) и при редукции костей жаберной крышки соединяется далее с оперкулярной мышцей в одно целое (*Dipnoi*).

У личинок амфибий по мере развития оперкулярной складки в нее вращается поверхностная часть гиоидной мускулатуры, отслаивающаяся от более глубокого зачатка *m. ceratohyoideus externus* (рис. 5 и 6). По положению в оперкулярной складке, явно соответствующей жаберной перепонке рыб, эта мышца гомологична *m. hyo-hyoideus*. Дорсально она без перерыва переходит в общий зачаток гиоидной мускулатуры, который в этой своей части представляет остаток оперкулярной мышцы рыб. Таким образом, мускулатура оперкулярной складки амфибий идентична мускулатуре жаберной перепонки рыб. Особенно велико сходство с жаберной перепонкой многопера и двоякодышащих, так как у этих рыб, как и у амфибий, в этой перепонке отсутствуют характерные для высших рыб лучи костного скелета (рис. 7 и 8).

Во время метаморфоза жаберные щели зарастают, оперкулярная складка срастается с шейной областью тела животного и *m. hyo-hyoideus* разделяется на две мышцы: переднюю — *m. subhyoideus* (которая меняет направление волокон на продольное) и заднюю — *m. sphincter colli* (которая у рептилий разрастается назад в область шеи). *M. ceratohyoideus externus* во время метаморфоза исчезает. Так как эта мышца развивается в медиальной части гиоидной перегородки вдоль ее задней стенки, подобно тому как в жаберных перегородках развиваются *musculi depressores branchiarum*, то Л. Дрюнер считает их гомодинамами. Он полагал, что эта мышца является остатком мышцы, опускавшей наружную жабру гиоидной дуги. У нас, однако, нет никаких фактов, указывающих на прежнее существование гиоидной наружной жабры. Редукция гиоидной артериальной дуги, выраженная особенно резко именно у амфибий, противоречит этой гипотезе. Поэтому мне кажется гораздо более вероятным высказанное здесь предположение о разрастании оперкулярной мышцы в вентральном направлении вдоль гиоида. С утратой жаберного дыхания во время метаморфоза эта мышца, как движущая жаберный аппарат, полностью редуцируется.

#### 4. Кровоснабжение оперкулярной складки

Жаберная крышка рыб снабжается кровью от гиоидной артериальной дуги, на пути которой у хрящевых, хрящекостных и некоторых костных рыб (*Polypterus*, *Lepidosteus*) лежит гиоидная полужабра, занимающая у высших рыб положение на внутренней стенке жаберной крышки. В ка-

честве оперкулярной жабры она сохраняется и у двоякодышащих рыб. Гиоидная артериальная дуга разделяется капиллярной сетью гиоидной полужабры на две артерии — вентральную, приносящую, и дорсальную, выносящую, артерии. Последняя впадает первоначально в корни аорты. Однако, уже начиная с хрящевых рыб, у гиоидной полужабры развивается затем второй выносящий сосуд — анастомоз между гиоидной и челюстной артериальными дугами, несущий артериальную кровь в спиракулярную ложножабру. После этого дорсальная артерия теряет связь с гиоидной полужаброй и сохраняется в виде артерии, снабжающей жаберную крышку и гиоидную мускулатуру от корней спинной аорты (оперкулярная артерия). Вентральная — приносящая гиоидная артерия исчезает у высших костных рыб вместе с редукцией гиоидной полужабры. Остатки вентральной части выносящей гиоидной артерии могут сохраниться в связи с гипобранхиальной артерией, снабжающей артериальной кровью подглоточную область висцерального аппарата.

У амфибий не сохранилось никаких следов гиоидной полужабры (по А. Брауеру, как будто имеются зачатки гиоидной полужабры у гимнофион, — Brauer, 1897) и гиоидная артериальная дуга полностью не развивается. Однако у них сохраняются остатки тех артериальных сосудов, которые развиваются у рыб за счет гиоидной артериальной дуги и снабжают кровью область жаберной крышки, именно: дорсальная и вентральная гиоидные артерии.

У хвостатых амфибий развивается дорсальная гиоидная артерия или ее производные в более или менее измененном виде. Исключительно примитивные соотношения найдены мною у *Pleurodeles waltli* (Шмальгаузен, 1953), у которого от внутренней сонной артерии отходит гиоидная артерия с ее типичной ветвью — орбитальной артерией. Сама гиоидная артерия огибает *m. depressor mandibulae* и спускается в вентральном направлении, снабжая кровью гиоидную мускулатуру. У молодых личинок других хвостатых амфибий иногда также закладывается типичная гиоидная артерия (иногда у *Ranodon*), однако она вскоре, и во всяком случае ко времени метаморфоза, переносит свой отход с сонной артерии на системную дугу аорты. В этом случае мы ее называли *art. jugularis*. Она полностью сохраняет за собой область снабжения гиоидной (оперкулярной) артерии. У бесхвостых амфибий сохраняются иногда и остатки вентральной гиоидной артерии (Шмальгаузен, 1953). У хвостатых амфибий вентральная гиоидная артерия, повидимому, не закладывается. От развивающейся в этой области наружной сонной артерии отходит крупная ветвь в мускулатуру оперкулярной складки. Однако эта ветвь отходит не на месте, которое должна бы занимать гиоидная выносящая артерия, а далее впереди, примерно в области челюстной артериальной дуги (рис. 10). Вероятно, и здесь, в связи с развитием гипобранхиальной и далее наружной сонной артерии, гиоидная артерия перенесла место своего отхода вперед, в область, пограничную между гиоидной и челюстной мускулатурой. В эту же пограничную область проникает и ветвь яремной вены, собирающая кровь из мускулатуры оперкулярной складки (рис. 10).

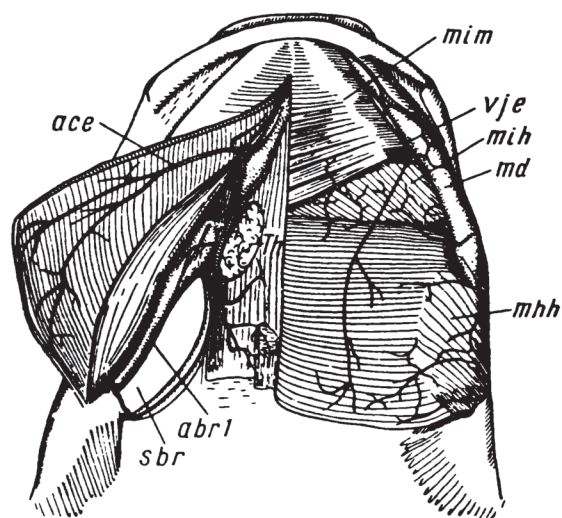


Рис. 10. *Amblystoma mexicanum*. Вентральная мускулатура аксолотля и ее кровоснабжение

*abr 1* — первая приносящая жаберная артерия  
*ace* — наружная сонная артерия, *md* — нижняя челюсть, *mhh* — *m. hyo-hyoideus*, *mih* — *m. interhyoideus*, *mim* — *m. intermandibularis*, *sbr* — первая жаберная перегородка, *vje* — наружная яремная вена



## Выводы

1. В развитии висцеральной мускулатуры хвостатых амфибий обнаруживается исключительно большое сходство с развитием висцеральной мускулатуры рыб. Это сходство позволяет установить гомологию большей части мышц.

2. Так как переход к наземной жизни сопровождался особенно значительными преобразованиями в области гиоидной дуги (редукция *hyo-mandibulare* и жаберной крышки, развитие проводящего звук аппарата), то это было связано и со значительными перестройками в гиоидной мускулатуре. *M. retractor hyomandibularis*, преобразовавшийся с редукцией подвеска в *m. levator hyoidei*, закладывается в связи с гиоидом не только у двоякодышащих, но и у амфибий. Он лишь после этого переносит у амфибий свое прикрепление по гиомандибулярной связке на задний угол нижней челюсти и превращается таким образом в *m. depressor mandibulae*.

3. У хвостатых амфибий наблюдается закладка рудиментарной мышцы жаберной крышки (*m. opercularis*). Эта закладка разрастается в вентральном направлении и дает начало новой для хвостатых амфибий *m. ceratohyoideus externus*.

4. Медиальная часть зачатка гиоидной мускулатуры хвостатых амфибий дает начало поверхностной мышце оперкулярной складки, гомологичной *m. hyo-hyoideus* рыб. У наземных позвоночных она приобретает большое значение в виде *m. sphincter colli* и ее многочисленных производных.

5. Медиальные части зачатков жаберной мускулатуры дифференцируются в жаберных перегородках в виде отдельных мускульных пучков. Эти пучки отходят от задней поверхности жаберных дуг и идут к основаниям лепестков наружных жабер. По развитию и положению они гомологичны септальной мускулатуре внутренних жаберных лепестков высших рыб.

6. Развитие висцеральной мускулатуры амфибий дает превосходные примеры рекапитуляции исторических процессов. В особенности показательно развитие *m. depressor mandibulae* из дорсального зачатка гиоидной мускулатуры через промежуточный этап с функцией *m. levator hyoidei*. Показательно также развитие шейной мышцы *m. sphincter colli* из мускулатуры жаберной перепонки рыб и оперкулярной складки амфибий — *m. hyo-hyoideus*. Так же, повидимому, следует расценивать и развитие провизорной мышцы личинок хвостатых амфибий — *m. ceratohyoideus externus* из зачатка *m. opercularis*.

## Литература

- Северцов А. Н., 1948. The head skeleton and muscles of *Acipenser ruthenus*, *Acta Zool.*, 9, 1928 (Пер., Скелет и мускулатура головы *Acipenser ruthenus*, Собр. соч., т. 4, Изд-во АН СССР).
- Шмальгаузен И. И., 1953. Развитие артериальной системы головы у хвостатых амфибий, *Зоол. журн.*, т. XXXII, вып. 4.— 1953а. Первые артериальные дуги и развитие системы сонных артерий у амфибий, там же, вып. 5.— 1954. Развитие жаберных кровеносных сосудов и мускулатуры у амфибий, там же, т. XXXIII, вып. 4.
- Brauer A., 1897. Beitrag zur Kenntniss d. Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Gymnophionen, *Zool. J. Anat. u. Ont.*, 10.— 1899. То же, там же, 12.
- Coghill G. E., 1902. The cranial nerves of *Amblystoma tigrinum*, *J. Comp. Neurol.*, 12
- Drüner L., 1902. Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen, I, *Zool. J. Anat. u. Ont.*, 15.— 1904. То же, II, там же, 19