

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

К сравнительной морфологии подъязычного аппарата амфибий.

С. Н. Боголюбский.

(Из Института Сравнительной Анатомии 1-го Московского Государственного Университета.)

Часть I.

(*Salamandra caucasica*).

Часть общая.

Работая в области расхождения признаков в онтогенезе близких форм, в частности изучая морфологию кавказской саламандры (*Salamandra caucasica*) по сравнению ее с пятнистой (*S. maculata*) и черной *S. atra*, я остановился на подъязычном аппарате первой, как представляющем интерес общеморфологического характера. Хотя мы имеем ряд обстоятельных работ о подъязычных аппаратах *Amphibia Urodela*, тем не менее принятый мною подход к вопросу должен осветить некоторые пункты, которых не касались предшествующие исследования.

То обстоятельство, что пятнистая и черная саламандры изучены очень хорошо, не только не останавливало меня в моей работе, но, наоборот, давало чрезвычайно желательный материал, с которым я мог вести сравнения.

Для собственного исследования послужил мне материал, собранный мною в 1916 году по кавказской саламандре в окрестностях гор. Боржома, в количестве 8 стадий в виде личинок, взрослых форм и моментов метаморфоза, а также и материал по развитию и метаморфозу тритонов (*Triton taeniatus* и *T. cristatus*), собранный на биологической станции в городе

Юрьевце, на Волге, и взрослый *Triton vittatus* тоже из окрестностей Боржома. В настоящей статье я касаюсь, кроме саламандры, только части материала, но для полной картины мне предстоит еще обработка, более детальная, *Triton*, *Isodactylium* и некоторых других форм.

Исследование велось как путем макроскопического, так и путем микроскопического исследования на срезах.

Я касался преимущественно строения скелета и частью мышц, насколько они оказывались необходимыми для понимания структуры скелета.

Нервов и кровеносных сосудов, во всей полноте, я не изучал, так как по предварительному изысканию они не могли многого прибавить к разрешению поставленных мною задач.

Задачи, более широкие, чем затрогиваемые в этой статье, я мог бы формулировать таким образом: 1) в чем выражаются крупные и мелкие различия подъязычных аппаратов у амфибий как *Urodela*, так и *Anura*. 2) Какие общие типы строения для ряда форм можно у них найти. 3) Чем отличаются аппараты близких форм (видов одного рода и близких родов одного типа строения). 4) Какие причины обуславливают различие морфологических признаков близких форм. 5) В какой стадии онтогенеза наступает различие в строении. 6) Можно ли найти в онтогенезе рекапитуляцию, указывающую на древнейшую форму скелета. 7) Не оказывает ли расположение мышц у взрослого и у личинки влияния на ту или иную форму скелета. 8) Каково морфологическое значение и гомология так называемой *os thyreoideum seu os triquetrum*, и почему она сохраняется не у всех форм. 9) Каковы картины развития аппарата при явлениях регенерации.

Конечно, в данном предварительном сообщении я не могу исчерпать всех указанных вопросов, но надеюсь по мере обработки материала разрешить их в той или иной степени достоверности.

Зная из работ авторов (l. c.) о чрезвычайно большом сходстве подъязычных аппаратов *S. maculata* и *S. atra*, я поразился при исследовании соответствующего аппарата кавказской саламандры значительными морфологическими особенностями строения по сравнению с упомянутыми видами. Различия аппаратов последних двух видов очень незначительны, скорее количественного, чем качественного характера, выражающиеся различиями соотношений общих элементов. Здесь же, у кавказской, мы находим ясно выраженные особенности в самой форме элементов.

Раз это так, то невольно задаешься вопросом, насколько гомологичны между собою эти различно построенные элементы, возникают ли они из сходных зачатков в онтогенезе или развиваются иными путями, как у видов саламандр, так далее и у родственных родов.

Насколько мне известно, не все виды и роды *Myctodera* исследованы в этом отношении, но все же имеющиеся данные позволяют рассматривать вопрос в такой плоскости и намечать среди них некоторые направления в развитии основных признаков.

Излагая историческую картину наших современных обозначений морфологических элементов подъязычного аппарата, мы увидим, что правильная номенклатура их, указывающая на определенные генетические отношения и гомологии отдельных элементов, не очень проста, что и дает мне возможность, несмотря на ряд работ по этому вопросу, все же высказать и свои соображения.

В подъязычном аппарате *Myctodera* мы наблюдаем в схеме элементы, мало изменяющиеся по группам (семействам, родам, видам), и элементы, подверженные изменениям даже по видам. Меня особенно заинтересовали последние, поскольку я исходил из сравнения близких форм. В общем можно сказать, что морфологическим колебаниям менее подвержены центральные части и более всего подвержены части краевые. В центральных частях бросаются в глаза изменения гистологического характера, которые выражаются то окостенениями, то охрящеваниями. В краевых частях чаще наблюдается появление особых морфологических элементов. Главные элементы подъязычного аппарата, исходя из генетических данных, можно обозначить: *keratohyalia*, *basihyalia* (*corula*), *branchialia* I и II.

Но, вдаваясь в более детальный характер обозначений, мы должны проследить, как они сложились исторически, согласно описаниям разных авторов, чтобы выяснить существующие до сих пор противоречия.

Элемент *keratohyale* Дуге (Dugé) и Фишер (Fischer) обозначили, как *stylhyale*. Первое же наименование — *keratohyale* мы встречаем у Паркера (Parker'a), Видерсгейма (Wiedersheim'a) и прочих авторов позднейшего периода.

Basihyale, иначе тело подъязычной кости, обозначается, как *corula* (Drüner, Wiedersheim) или *basibranchiale* (Parker). Конечно, вводя генетическое понятие, последнее наименование казалось бы более правильным, но, имея

в виду позднейшую, взрослую функцию, я полагаю лучше остановиться на первом названии, т.-е. *basihyale* или, еще лучше, *corula*. К тому же нельзя забыть, что роstralный конец тела у взрослой формы изменяется и приобретает новообразования, являющиеся исключительно подъязычными.

Как видно, номенклатура указанных элементов не встречает особых затруднений. Касаясь же чисто жаберных компонентов подъязычной дуги, приходится констатировать у авторов большие разногласия, основанные на представлении о том или ином способе развития.

Так, Паркер *branchialia* у взрослых *Myxodera* называет *epibranchiale I*. *Branchiale II* и Паркер и Wiedersheim именуют *keratobranchiale II*. Следовательно, по Parker'у, оба элемента двух дуг не гомодинамны. Wiedersheim же и Walter обе дуги называют *keratobranchial*'ными, подтверждая тем их гомодинамность.

Дрюнер (Drüner) (1904) считает обе жаберные дуги более сложными — *kerato+hurobranchiale*, при чем, следовательно, элементы, обозначавшиеся *keratobranchial*'ными, у ранних авторов приходится считать за *hurobranchial*'ные. Так, сравнивая наименования упомянутых авторов, мы видим, что один и тот же элемент 1-й жаберной дуги называется и *epibranchiale*, и *hurobranchiale*, и *keratobranchiale*.

Уже сравнительно анатомически можно доказать, беря, наприм., *Amblistoma*, что *branchiale I* сложно. Эта дуга состоит из двух отрезков: проксимального и дистального. И, конечно, проксимальный правильнее всего обозначать, как *hurobranchiale*, а дистальный — как *keratobranchiale*; но если расчленения нет, как у *Salamandra*, или его можно считать вторичным, наступившим при процессах окостенения, как у *Triton*, то все же, как целостно проксимальный элемент, его вернее обозначить *hurobranchiale*. Тот же порядок рассуждения легко перенести и на 2-й жаберный элемент, у которого *keratobranchiale* даже у *Amblistoma* почти не выражено.

Переходя к анализу непостоянных элементов подъязычной дуги, мы остановимся на каудальном элементе, встречающемся у многих родов: *Salamandra*, *Isodactylium*, *Amblistoma* и др. В боль-

шинстве случаев этот каудальный элемент выражен дугообразной непарной косточкой с телом и концами (рожками), направленными в стороны. Размеры рожков и тела у разных родов различны, но общее очертание и топографическое положение одно и то же. Эта косточка (рис. 1 отг.) занимает медиальное положение на мысленном продолжении *sorula* назад, между *glandulae thyreoideaе*. Сзади она несколько не доходит до ростральной части *согласоidea*, занимая дорзальное положение относительно них. Она обычно служит местом прикрепления парных медиальных мышц — *M. M. geniohyoidei* с ростральной и *M. M. sternohyoidei* с каудальной стороны. Таким образом пара длинных мышц этой косточкой разделяется на две части. У *Triton*, где ее нет, мы находим несколько иные отношения мышц. Еще *Dugé* эту косточку обозначил как *urohyale*, отнеся ее к компонентам подъязычной дуги, полагая, что она не может быть не чем иным, как последней из сегментных *sorula*, «проходящей в онтогенезе».

Если мы посмотрим на состояние дистального конца *sorulae* у некоторых *Perennibranchiata* как, напр., у *Siren*, где из тела косточки (согласно Видерсгейму) назад продолжается стержень, то можно усомниться, что *urohyale* есть «последняя из *sorula*».

У других авторов мы находим иные обозначения для нее, как-то: *os styloidiene* (*Rusconi*), *os thyreoidium* (*Walter, Tarapani*), *ostriquetrum*, развивающаяся из *cartilago triangulare* (*Drüner*).

Принимая во внимание непостоянство указанного элемента и его морфологическую неопределенность, нам придется коснуться в дальнейшем его более подробно.

Головной конец подъязычного аппарата еще разнообразнее, чем хвостовой. Среди *Urodela* мы встречаем формы, где всю жизнь животные имеют соединение копулы с *keratohyale* посредством *hurohyalia*. Это *Perennibranchiata*. У *Menopoma*, по описанию *Дрюнера*, копула состоит впереди из трех отрезков и к боковым причленяются *hurohyalia*. Все *Myctodera* в течение личиночного периода имеют жаберный аппарат типа *Perennibranchiata*, но во время метаморфоза происходят изменения, которые и приводят к различным отношениям копулы к *keratohyalia*.

У взрослых *Myctodera* можно наметить несколько типов таких отношений. Так, имеются формы, где связь носит более личиночный характер и степень метаморфизации незначительна. Это *Amblistoma* (по Parker'у).

Во второй группе мы видим *Ranodon*, *Ellipsoglossa* и, по моим наблюдениям, *Isodactylum*, где во взрослом состоянии тоже имеется связь *сорула* с *кератохуалиа* через удлиненные изогнутые хрящи. В третьей группе, к которой отнесем тритонов и из саламандр, по крайней мере, кавказскую, хрящевой связи не находим (несмотря на указание Kallius'a для тритона), но замечаем вытянутые передние части *кератохуалиа* — *processi keratohyoidei anteriores*.

В четвертой группе, как, напр., у *Geotriton*, уже и намеков на бывшую связь не находим (Wiedersheim).

Вопрос заключается в том, где мы имеем видоизмененной первичную связь и где она возникла заново. Если связь и во взрослом состоянии сохраняется через *хурохуалиа*, то особенный интерес приобретают лучи на копуле. Характеризуя формы *Urodela* по этим лучам, мы можем отметить, что *Amblistoma* имеет их две пары. Передняя касается *кератохуалиа*, а вторая пара связана с другою над *сорула* (Parker).

У саламандр две пары выростов (лучей) без всяких связей.

У *Salamandrina* (Wiedersheim) одна пара обращенных назад.

У *Geotriton* (Wiedersheim) совсем нет выростов.

У *Isodactylum* одна пара тонких хрящей, как выше упомянуто, идущих с двумя пересечениями к *кератохуалиа* и т. д.

Изучая ростральный конёк подъязычного аппарата *S. caucasica*, я поставил вопрос о гомологичности указанных лучей у упомянутых *Myctodera*.

При анализе ростральных выростов копулы, естественно возникают два вопроса: 1) если имеются две пары лучей, то гомодинамны ли они между собою у одной и той же формы, и 2) у форм с наличием одной пары, какой паре — лучей, первой или второй, они гомологичны.

Таким образом, унаследованы ли они у комплекса форм *Myctodera* от прародительской формы, или представляют собою в каждой группе независимые, следовательно, не гомологические образования. Ответ на поставленные вопросы мы постараемся дать на основании изучения вышеупомянутых форм.

Часть специальная. Морфология скелета
взрослой *Salamandra caucasica*.

Подъязычный аппарат кавказской саламандры в схеме очень близок с таковым двух других видов. Но все же особенности его гораздо бóльшие, чем между *Sal. maculata* и *Sal. atra*. Они касаются прежде всего ростральных выростов. Правда, их тоже две пары, но форма и направление их совершенно иные.

Первая пара (Ра рис. 1), ростральная, еще Паркером для *Sal. maculata* обозначалась как *hyohyalia*, отчленившиеся от личиночной подъязычной дуги. Вторую он производил от первой же жаберной дуги, считая ее за *hyobranchiale I*, Вальтер (Walter) более осторожно именует отростки как «*processi hyoidei*» (*anteriores et posteriores*). Дрюнер называет их передними и задними лучами (*radii*). Работы Каллиуса (Kallius'a) и Дрюнера подтвердили исследования Паркера о первой паре, но опровергли его мнение о происхождении второй пары. Оказалось, что вторая пара развивается независимо от жаберных дужек и закладывается самостоятельно, почему и обозначение нейтральным термином будет правильнее. Особенность первых отростков у кавказской саламандры по сравнению с двумя другими видами выражается в их крылообразной форме. Основание их занимает пространство от начала широкого места копулы, начинающегося тотчас от заостренной вершины, и шире промежутка между первыми и вторыми отростками. Заострения копулы, характерного для *Sal. caucasica*, у других саламандр не наблюдается. Сразу от своего основания отростки идут в дорзо-латеральном направлении, и на половине своего общего протяжения расширяются в крылья, идущие вперед и имеющие несколько вогнутую форму в дорзальном направлении (рис. 1). Передние части крыльев изгибаются в медиальном направлении, задние — в латеральном, но все же передние не доходят до медиальной линии тела. На крыльях покоится язык, при чем к ним не прикрепляются никакие мышцы. С вентральной стороны их основание прикрыто *keratohyal*ными хрящами, направленными вперед и параллельными им. Крылья при таком положении служат как бы их продолжением. Дорзальнее их идет *M. hyoglossus*, образующий основную массу языка. У *Salamandra maculata* направление лучей иное: дорзо-ростральное, не совпадающее с направлением *keratohyal*ных хрящей.

Вторая пара отростков у *S. maculata* направляется от основания сразу дорзально в ткань языка. Таково же отношение второй пары (*radii posteriores*) (*Rp.*) у кавказской саламандры, только они здесь не сразу идут дорзально в язык, а сначала в стороны во фронтальной плоскости (приблизительно $\frac{1}{5}$ всей длины их), а затем изгибаются в дорзальном направлении и входят в язык у его периферии. У пятнистой саламандры *radii posteriores* входят в язык далеко от периферии, оставляя

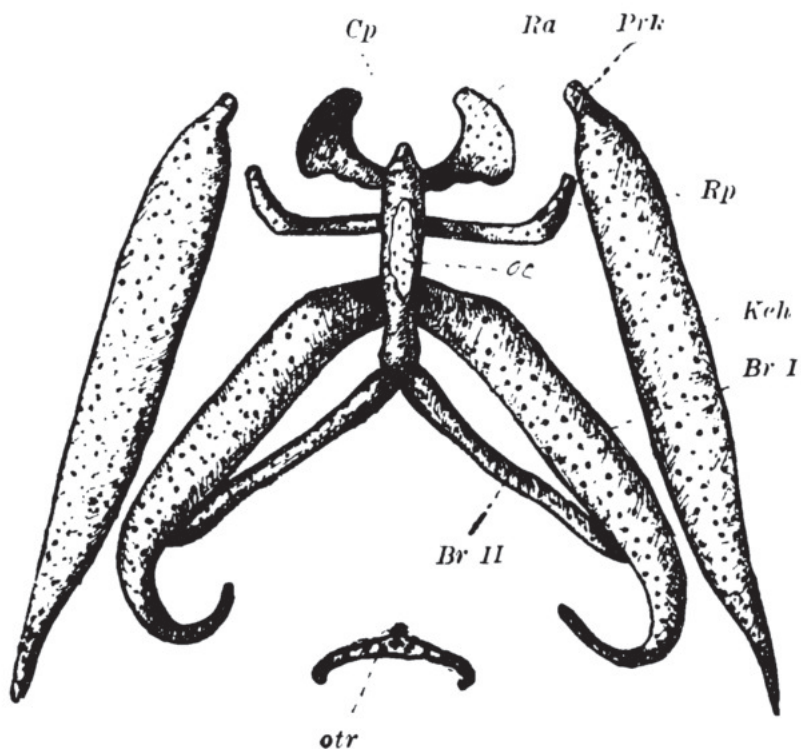


Рис. 1. Подязычный аппарат взрослой *Salamandra caucasica*. Cp — Copula; Ra — *radii anteriores*; Oc — ossificatio; Br. I — 1-ая бранхиальная дуга; Br. II — 2-ая бранхиальная дуга; otr — os triquetrum; Rp — *radii posteriores*; Kch — kerat hyale; Prk — *processus kerat hyoid us anterior*.

край языка совершенно свободным. Таким образом свободная кайма у кавказской саламандры меньше, и язык сращен по всей ширине.

Keratohyalia кавказской саламандры отличаются от таковых пятнистой присутствием на переднем конце их небольшого отростка, который я бы мог назвать *processus anterior keratohyoidei*; форма его подвержена небольшим колебаниям, но, насколько мне удалось проследить в 10 экземплярах взрослых, его присутствие характерно для кавказской саламандры. К этому отростку прикрепляется частью *M. keratohyoideus internus* и связка, идущая к *radii anteriores*.

Другое отличие заключается только в меньшей ширине и более сильном фронтальном изгибе. Правая и левая *keratohyalia* не сходятся так близко и не идут настолько далеко вперед, как у пятнистой. Таким образом *radii anteriores* являются как бы их продолжением вперед и в морфологическом и в функциональном смысле. *Sorula* у кавказской саламандры при относительно меньших размерах как самого животного, так и подъязычного аппарата абсолютно длиннее, чем у пятнистой. Ростральный ее конец заострен, и резче выражен перехват между дугами.

Как последнюю особенность нужно отметить окостенение (Ос. рис. 1) *sorula* в области *radii posteriores* и 1-ой бронхальной дуги. Его размеры обычно варьируют даже у взрослых. Некоторые же экземпляры и совсем его не имеют. Весьма возможно, что наличие и степень окостенения связаны с возрастом животного, но для суждения об этом у меня нет достаточных данных.

Ни у пятнистой, ни у черной саламандр в данном месте окостенения, повидимому, не бывает, по крайней мере в соответствующих описаниях авторов и на своих препаратах я не встречал никаких указаний на подобный процесс. Что касается жаберных дуг, то первая пара (Вг. I рис. 1) выражена широкими хрящевыми пластинками, отходящими от вентральной стороны.

Отличие этой пары дуг от пятнистой саламандры заключается особенно в дистальной части: она у кавказской вытянута в закручивающийся тонкий хрящевой конец, переходящий в связку *ligamentum hyoquadratum*. Вторая пара дуг (Вг. II рис. 1) отходит от каудального конца и идет немного изгибаясь к первым дугам, при чем сращение их с первой парой у кавказской саламандры выражено слабее, чем у пятнистой.

Кроме указанных особенностей строения собственно подъязычного аппарата, у трех видов саламандр, касающихся формы отдельных элементов, нужно отметить также и некоторую разницу в соотношениях: так, отношение длины *sorula* к ширине подъязычного аппарата (ширину считаем в месте соединения жаберных дуг) таково: у кавказских 4 : 6

у пятнистой 4 : 9,

т.-е. при одинаковой длине *sorula* = 4, ширина аппарата у пятнистой в 1½ раза больше.

Что касается *ostriquetrum* (отр. рис. I) у взрослых форм, то, как было отмечено, она у них не связана с подъязычным

аппаратом, а лежит отдельно на линии его дистальных концов между обсами *gl. thyreoidea*. Насколько мне удалось подметить на нескольких экземплярах, она подвержена индивидуальным изменениям более всех других элементов висцерального аппарата, что, я полагаю, стоит в полном соответствии с пониманием ее как образования рудиментарного.

В отличие от всего подъязычного аппарата этот элемент всегда костный, поэтому его характеристика, данная (Walter, стр. 18, l.c.) для взрослых форм, как «*inscriptio cartilaginea*», не вполне правильна. Зато данная характеристика вполне подходит к тому, что мы имеем у личинок саламандр и тритонов. Итак, из всего обсуждения видно, что главнейшее видовое морфологическое отличие подъязычного аппарата кавказской саламандры заключается в своеобразном развитии передних лучей.

Развитие скелета подъязычного аппарата.

Развитие скелета подъязычного аппарата кавказской саламандры мне удалось выяснить в значительной полноте.

Жаберный аппарат у личинки построен по обычному для *Urodela* типу и очень схож со строе-

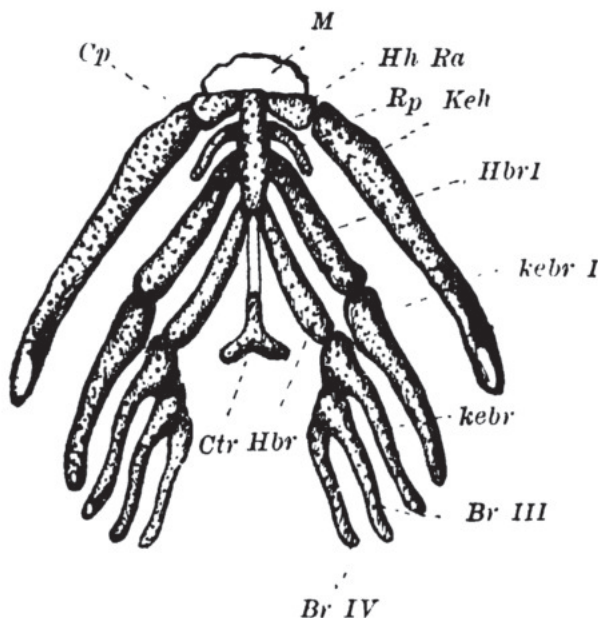


Рис. 2. Жаберный аппарат личинки *Salamandra caucasica* 60 mm. Sp — *scapula*, Hh Ra — *hyohyale — r. dius anterior*. Rp — *r. dius posterior*. Keh — *keratohyale*. Hbr I, II, III, IV — жаберные дуги. М. — *непонятно*: Ctr — *cartilago triangulare*; Hbr — *hyobranchiale*; kebr — *keratobranchiale*.

нием у пятнистой и черной. Он состоит из четырех жаберных дуг: первая представлена *hyokerato branchiale I* (Hbr I и Kebr I), развитыми нормально. Первый элемент сочленяется с *scapula* с вентральной стороны. Вторая дуга состоит из *hyokerato branchiale II* (Hbr II и Kebr I). Первые элементы отходят приблизительно от середины *scapula* с латеральной ее стороны. *Kerato branchiale II* имеет расширенный проксимальный конец, которым и сочленяется с *kerato branchiale III* (Kebr III). А последняя таким же расширенным проксимальным концом

сочленяется с *kerato branchiale* IV. Последние две дуги, не имеют гипобранхиальных элементов или каких-либо рудиментов *hurobranchiale* II и III, как то указывается для пятнистой саламандры и *Kallius*, и *Drüner*, я на своих экземплярах пока не находил. Повидимому, они встречаются редко. Но уже самый факт их появлений, конечно, доказывает, что развитыми элементами являются не *hurobranchiale*, а *keratobranchiale*. При чем первые, как рудименты, нормально выпадают в онтогенезе, лишь изредка проявляясь, как видно, только в индивидуальных вариациях.

Дистальные концы всех 4-х кератобранхиальных элементов у всех видов саламандр соединены между собою хрящевыми спайками. Эти спайки сближают по внешней картине жаберный аппарат *Trodela* с таковым *Anura*. На стадии рис. 2 их уже нет. Важно было бы доказать, насколько стойки данные спайки. Являются ли они образованием чисто ценогенетическим (в смысле А. Н. Северцова) или имеют и филогенетическое значение? В последнем случае можно было бы их принять за видоизменившиеся эпибранхиальные элементы. Существование животного без них вполне возможно, на что указывают стадии перед метаморфозом, когда мы еще находим хорошо развитые жабры, но данных спаек нет, и жаберные дуги оканчиваются свободно, будучи заняты жаберными листками (рис. 2).

Второй интересной индивидуальной или видовой эмбриональной вариацией у *S. atra* (по Тагарани) являются рудименты пятой жаберной дуги. У кавказской подобного рудимента ее я тоже не видел.

Sorula жаберного аппарата (ср рис. 2) имеет вид ровного стержня. К его ростральному концу примыкают гипоглиальные элементы (*Hh Ra*), а каудальный конец оканчивается развилком (*str*)—*cartilago triangulare*. Обе *keratohyalia* имеют почти цилиндрическую форму, только в дистальных концах их заметно постепенное утолщение. *Hurohyalia* (*Hh Ra*) резко обособлены, связывая *keratohyalia* с вершиной *sorulae*.

Изменения в жаберном аппарате наступают перед метаморфозом, когда меняется цвет животного, хвост приобретает более цилиндрическую форму, уменьшаются жабры. Началом метаморфоза аппарата можно считать упомянутую редукцию спаек между дугами и редукцию части *sorulae*, которая находится между вторыми жаберными дугами и развилком—*stilus sorulae* (*st. ср рис. 2*).

Редукция копулярного хряща стержня совершается по всей его длине от вторых дуг до области *gl. thyroidea*: хрящ перерождается в тонкий, едва различимый на срезах соединительнотканый тяж. Процесс перерождения идет очень быстро, но задерживается перед развилком (рис. 2), оставляя еще хрящевую дистальную часть стержня. Быстрое периостальное окостенение сохраняющейся части стила идет параллельно его редукции и распространяется в каудальном направлении. В следующих стадиях (лич. 65 *mm*) наступают небольшие изменения в *hyrhyalia*. Их латеральные края растут, образуя новые слои хряща; медиальные, наоборот, немного суживаются, и весь элемент принимает иное положение, перемещаясь несколько вперед и образуя с *corula* не косые, а почти прямые углы. Проксимальная часть кератогиального элемента начинает расти вентральнее *hyrhyale* и как бы огибая его. Между *hyrhyalia* и первыми *branchialia* происходит очень быстро закладка *radii posteriores* (Rp. рис. 2), сначала в виде мезенхимных, а затем хрящевых рогов, направленных дорзально в формирующийся язык. Закладываются лучи сразу целиком. Расстояние между свободными концами правого и левого луча невелико в соответствии с еще слабо развитым языком. В этой стадии они очень напоминают вторые лучи взрослых саламандр — пятнистой и черной. Позднее они принимают форму, изображенную на рис. 1.

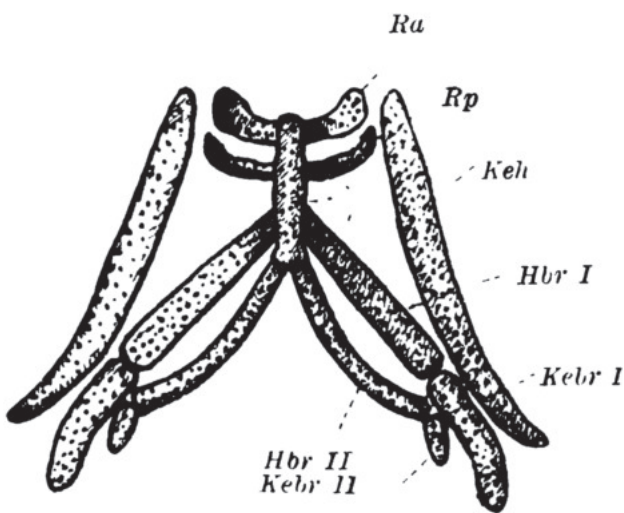


Рис. 3.—Ср—*corula*; Ra—*radius anterior*; Rp—*radius posterior*; Keh—*keratohyale*; Hbr I—*hypobranchiale I*; Kehr I—*keratobranchiale I*; Hbr II—*hypobranchiale II*; Kehr II—*keratobranchiale II*.

Уже во время метаморфоза когда жабры едва заметны, щели закрылись, и животное приобрело взрослую окраску и форму (личинка 75 *mm*), находим (рис. 3), что *corula* приобрела перехват между первой и второй парами дуг. Первая дуга хотя еще состоит из обоих элементов, но *keratobranchialia* (*kehr I*) уже дегенерируют с дистального конца. В таком же порядке дегенерируют и *keratobranchiale II* (*kehr II*). Следовательно, *keratobranchialные* элементы являются как бы придатками.

В таком же порядке дегенерируют и *keratobranchiale II* (*kehr II*). Следовательно, *keratobranchialные* элементы являются как бы придатками.

Но оба элемента второй дуги в точке их соединения изменили положение и подходят к *keratobranchiale I* вплотную.

Нужно отметить, что перед редукцией происходит сближение между собою дистальных концов всех 4-х дуг, и редукция заключается в деформации их и перерождении хряща. Гипоглиальные элементы совершенно отчленились от *keratohyalia*, благодаря тому, что и те и другие приобрели независимый самостоятельный рост. *Hurohualia* разрослись в rostro-латеральном направлении, расширившись на свободных концах. Кератогиальные элементы изменили свою форму, из цилиндрической сделались более плоскими, благодаря дорзальной и вентральной редукции хряща и роста его в медиальном и частью латеральном направлении.

Некоторое время рост вперед обоих последних элементов, т.-е. *hurohualia* и *keratohyalia* идет параллельно, но затем рост кератогиальных элементов прекращается раньше, почему лучи вытягиваются дальше вперед. Последние изменения происходят уже после окончания наружного метаморфоза, приводя к взрослой форме, изображенной на рис. 1. Заключаются они: в росте *sorulae* вперед, в слитии *huro* и *keratobranchiale* в одну дугу (дистальный конец которой вторично растет, образуя лентовидный хрящ), в редукции *keratobranchiale II*. *Cartilago triangulare* окостеневаает весь и превращается таким образом в *ostriquetrum*, соединенную связками с *sarsulae thyreoideae*. При этом наблюдается даже редукция образовавшейся уже в стержне кости. С возрастом от стержня остается лишь бугорок (*tb tr* рис. 1.).

На *keratohyalia* образуются характерные *processi keratohyoidei* (Pr. Ке рис. 1), состоящие из лентообразного хрящевого придатка. С возрастом в *sorulae*, как упоминалось, появляются окостенения всегда на том же месте: у основания *radii posteriores*.

Работы старых авторов, а главным образом Дрюпер (1902) и Тагарани (1909), позволяют до некоторой степени сравнить картины развития *S. caucasica*, *S. atra* и *S. maculata*, хотя нужно отметить, что не все характерные моменты могут быть одинаково констатированы в них. Благодаря этому только до некоторой степени открывается картина развития подъязычного аппарата во всем роде саламандр.

Для *S. atra* Тагарани дает картину закладки *radii posteriores* как самостоятельных элементов, закладываю-

щихся перед началом общего метаморфоза, затем отмечает ряд изменений *hurohualia* при смене их функции на *radii anteriores*. Мне кажется, что из ее описаний можно выделить следующие стадии: 1) жаберный личиночный аппарат, 2) изменение *hurohualia* относительно *sorulae* и *keratohualia*, принимающих более перпендикулярное положение (из косого прямой угол к *sorula*); 3) нарушение связи *hurohualia* с *keratohualia*, 4) рост последних в медиальном направлении, вентральнее лучей, 5) принятие последними (*S. atra* по Тагарани) более вентрального положения, 6) взрослое состояние.

Самым интересным моментом для меня в данном исследовании является сравнение развития аппаратов всех трех видов. Не имея у себя личинок ни *S. maculata* ни *S. atra*, я должен по этим видам ограничиться данными, известными из исследований разных авторов, преимущественно Дрюнер и Тагарани (l. c.).

Сравнение их наблюдений с моими позволяет отметить некоторые важные моменты по расхождению признаков. Картины, происходящие (Дрюнер) у *S. maculata* в течение метаморфоза, позволяют нам установить тоже ряд стадий: I стадия — полный личиночный жаберный аппарат; II — редукция дуг, изменения *keratohualia* на дистальном и проксимальном конце и их рост вперед; III — принятие *hurohualia*'ми поперечного направления и приобретение ими самостоятельного роста; IV — сужение *hurohualia* в области *sorulae* и расширение на дистальных концах; V — изменение *hurohualia*, приобретших цилиндрическую форму с редукцией на свободных концах; VI — взрослое состояние. Если разделить развитие кавказской на соответствующие шесть стадий, то окажется, что расхождение в картине строения мы наблюдаем в онтогенезе поздно. Оно почти касается только судьбы *hurohualia*. Только в 5-й стадии видим действительное расхождение признаков. Даже 4-я стадия расширенных дистальных концов *hurohualia* еще общая всем трем видам. Но потом идет у *S. maculata* и *S. atra* скорее редукционный процесс — утоньшение дистальных концов при развитии в ином направлении. У кавказской же с четвертой стадии только продолжается рост в ростро-латеральном направлении, приводящий к образованию крыльев.

Я склонен думать, что четвертая стадия и является как бы исходной, обладающей палингенетическим для саламандр призна-

ком. Далее у *S. caucasica* последующий процесс развития прогрессивен, а у *S. maculata* и *S. atra* регрессивен. Если толковать подобную картину с точки зрения «биогенетического закона» (гниотезы), то пужно допустить для исходной формы некоторое среднее состояние, более близкое к *S. caucasica*, чем к остальным видам, из которого произошли оба типа аппарата. Различия в строении данных лучей объясняются, мне кажется, корреляциями. У *S. maculata* широкие *keratohyalia*, при чем под языком, по моим наблюдениям, они перекрещиваются, левая даже прикрывает правую, та же картина по Тагарани у *S. atra*. У кавказской такого перекрытия не бывает, у нее *keratohyalia* относительно уже и более параллельны. Кроме того, следует вообще отметить склонность к вариациям передних концов *keratohyalia*, что особенно бросается в глаза при рассматривании *processi keratohyoidei*.

Развитие в последовательных стадиях *radii posteriores* у саламандр не вполне известно, если не считать кратких указаний на самостоятельную закладку их у *S. maculata* (Каллиус) и *S. atra* (Тагарани). Повидимому, у последних видов закладка лучей происходит, как у кавказской саламандры, и лучи являются образованиями гомологичными, унаследованными от общего предка. Момент их возникновения в филогенезе, если не считаться с сомнительным указанием Паркер, пока открыт. В онтогенезе они закладываются до того момента, когда волокна *m. abdominohyoidei* достигают уровня лучей. Язык формируется одновременно с их закладкой. Меня только удивило неизображение их (Дрюпер) на сравнительно поздних стадиях у пятнистой саламандры, на которых у кавказской они уже несомненно заложены.

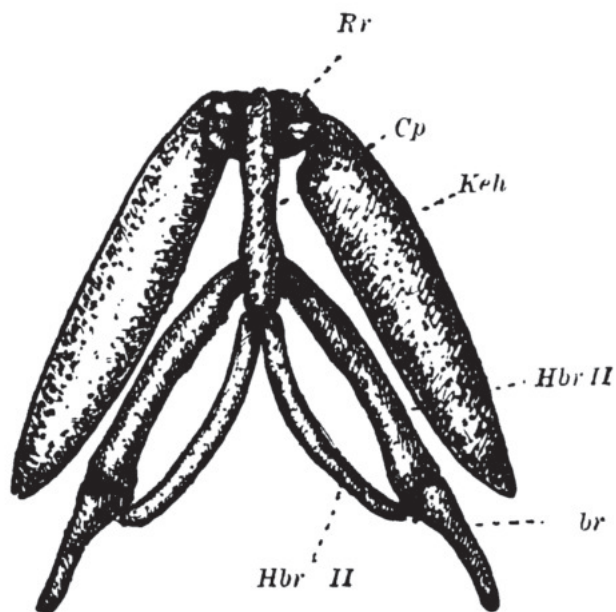


Рис. 4 а. Подязычный аппарат *Triton taeniatus* во время метаморфоза (а).

4а—Cp — Copula; Keh — keratohyale; Hh — hypohyale; Rr — radius; Hbr I — hypobranchiale I; Kebr I — keratobranchiale I; Hbr II—hypobranchiale II.

У тритонов, по данным Drüner, *hurohualia* не обособляются, и единственная пара лучей у большинства видов закладывается не из них. По наблюдениям же, как Тагарапи, так и моим личным, на цельных препаратах личинок, а также и на срезах — *hurohualia* оказываются ясно обособленными. При этом передняя часть аппарата у некоторых исследованных мною экземпляров *Tr. taeniatum* входит в уже обособленную складку дна — будущий язык. В дальнейшем *hurohualia* тритона принимают более дорзальное положение, выходя из связи с *keratohualia*, и подвергаются редукции.

Впереди *hurohualia* у самой вершины копулы, может быть, частью за счет распада первых, закладываются единственные лучи взрослого тритона в непосредственной близости с *hurohualia*. Оба луча у основания с дорзальной стороны соединяются хрящевым лептовидным сводом над *sorula*, закладывающимся одновременно с лучами.

Интересным моментом следует считать то, что у тритона, хотя и кратковременно, но все же, как видно, существует в онтогенезе стадия копулы с двумя парами лучей.

Это я сначала констатировал макроскопически (рис. 4), а затем нашел соответствующую стадию и на срезах.

~~Мускулатура подъязычного аппарата.~~

~~Мускулатура подъязычного аппарата по Drüner делится на две части: гипобранхиальную (спинальную) и собственно висцеральную (спинальную). К первой группе, группе дериватов туловищной мускулатуры, относятся: 1) *m. geniohyoideus medialis*, 2) *m. genioglossus*, 3) *m. sternohyoideus*, 4) *m. abdomino-hyoideus* (*pubosterno-omo-hyoideo-glossus*), 5) *m. basiradialis*, 6) *m. hyoglossus* и *m. interradialis*.~~

Ко второй: 1) *m. Cephalo-dorso-mandibularis*, 2) *m. geniohyoideus lateralis* (*interhyoideus*), 3) *m. inter ossa quadrata*, 4) *m. quadratopectoralis*, 5) *m. kerato-hyoideus internus* и пр. Так выражена мускулатура взрослых форм.

Помеченные разрядкой мускулы имеются и у личинок и проходят через метаморфоз.

Кроме того, из личиночных мускулов второй группы редуцируются: 1) *m. interbranchialis*, 2) *m. keratohyoideus externus*, 3) *m. keratomandibularis*, 4) *m. keratohypobranchialis*, 5) *m. keratobranchialis*, 6) *m. interbranchialis* 4-ой дуги, 7) *m.m. levatores* жаберных дуг.

Я не входил в подробное исследование всей личиночной мускулатуры у кавказской саламандры и ограничился проверкой данных Дрүйера для *S. maculata* и добавить существенного ничего бы не мог. Для нашей цели важно, что вновь, во время метаморфоза, развивается немного мышц: *m. hyoglossus*, *m. basiradialis* и *m. interradialis*. Изменения в мускулатуре во время метаморфоза и после него для меня имеют особенное значение, и я на них остановлюсь подробнее.

По удалении покровов с шейной и межчелюстной области наблюдаем у кавказской саламандры поверхностный слой мышц. При этом бросается в глаза большой апоневроз, доходящий до линии, связывающей концы нижней челюсти. В апоневрозе заканчиваются поперечные волокна *m-i intermandibularis* (*im*). Впереди апоневроза заметна обособленная группа волокон, идущих поперечно от медиальных частей обеих ветвей нижней челюсти. Это группа *m. submentalis*. Она по Walteг'у обособлена у *S. atra*, но ее нет у *S. maculata*. У последней апоневроз идет дальше вперед. Кроме того, у *S. maculata* легко различить два ряда волокон *m-i intermandibularis*, идущих в апоневроз впереди и частью с боков, чего не наблюдается у кавказской.

Эта двойственность, мне кажется, стоит в связи с прикреплением к ним и к апоневрозу переднего конца *m-i interhyoidei*.

M. submentalis у кавказской саламандры прикрывает мандибулярные концы *m. geniohyoidei medialis*, *m. intermandibularis*, нерезко отделяемый от *m. interossa quadrata*, сходен у всех саламандр. Однако между данными Дрүйера о нем и моими наблюдениями для *Sal. maculata* есть небольшое различие. По моему мнению, он лежит более назад, чем это изображает Дрүйер. Если принять эту поправку, то сходство у обеих саламандр будет самое большое. Размеры апоневроза, подверженные индивидуальным колебаниям, в общем достигают большей величины у кавказской саламандры, чем у остальных.

M. interhyoideus интересен в своей передней части. У *Sal. maculata* и правый и левый входят в значительную развитую фасцию, соединяющую обе половины *m. intermandibularis*. У кавказской фасция слабо развита и волокна прикрепляются сухожилиями к волокнам *m. intermandibularis*. В остальном мышцы очень схожи.

M. sphincter colli у кавказской имеет более поперечное положение, чем у пятнистой, т.-е. приближается к личиночному состоянию. Он интересен способом своего изменения при метаморфозе.

К описанию Drüner о *m. keratohyoideus inter-nus*, неправильно прочими авторами обозначавшимся, как *m. k-h. externus*, исчезающем, на самом деле, при метаморфозе, я прибавить ничего не могу.

Перейду к гипобранхиальной спинальной мускулатуре:

M. genio-hyoideus medius рис. 6, идущий в виде парных мышц от середины *mandibulae* к *ostriquetrum*, имеет у *Sal. maculata* некоторые индивидуальные отклонения в прикреплении своих волокон к тиреоидной капсуле. У кавказской — в связи с более вентральным положением тиреоидной железы, лежащей между *m. genio-hyoideus* и *m. abdomino-hyoideus*, я не замечал обособленной мышечной порции, так как капсула здесь прикреплена к середине дорзальной стороны первой мышцы. На срезах у личинок кавказской саламандры конца метаморфоза, в области *thyreoidea* видно, что от стержня *ossis triquetri* с дорзальной его стороны отходит вдоль рожков косточки — особая мышца. Вначале она парная, но, скоро разделяясь, отсылает боковые пучки к правому и левому *m. abdomino-hyoideus*. Эту мышцу можно обозначить, как *triquetro-abdominis*. Дифференцируется она в течение метаморфоза. У личинок я ее не обнаружил.

M. sternohyoideus (Sth. рис. 6, Drüner) оказывается сложной мышцей. Спереди она начинается тремя порциями: одной непостоянной и тремя постоянными: *a*) от передней вершины *cornulae*, *b*) от медиальной части *cornu posterius*, *c*) от *ostriquetri*, *d*) непостоянно — от *capsula thyreoidea*.

На исследованных мною *S. maculata* последняя порция встречалась различно развитою. У кавказской ее я вовсе не находил. Порция *c* отходит от каудальной дугообразной стороны *ossis*

triquetri и не сливается с *m. genio-hyoideus*. Порция *b* идет от медиальной части первой жаберной дуги. Порцию же *a* для *S. caucasica* я отрицаю. Ни макроскопически, ни микроскопически она не различима.

M. abdomino-hyoideus (Abh рис. 6) у обеих саламандр проходит вентральнее второй и дорзальнее первой жаберной дуги, т.-е. между ними, и идет в виде двух овальных, в разрезе, тяжей параллельно *corulae*, касаясь ее боковых стенок. Передний конец этой мышцы по *Drüner* оканчивается у *S. maculata* сухожилием, находящимся дорзальнее вершины *corulae*. Оно прикрывает ее также и в области обеих пар лучей. Однако для кавказской саламандры я могу отметить иной конец, *m. i. abdomino-hyoidei*, а на уровне основания *radii posteriores*. От этого же места вперед над *corula* идут, пересекая путь описываемой мышцы, *m. m. basiradiales*. Сухожилие переходит в дистальную часть *m. genio-glossi*. Проверив на *S. maculata*, я полагаю, что в действительности у нее не заходит конец указанной мышцы так далеко вперед, как это указывает *Drüner*. В *m. abdomino-hyoideus* можно выделить глубинную и более поверхностную порции. Последняя особенно выделяется назад от второй жаберной дуги.

M. genio-glossus интересен уже у *Salamandra maculata* весьма изменчивым расположением своих дистальных прикреплений. У кавказской саламандры он относительно слабее выражен при отхождении от подбородка, от которого отходит по сторонам симфиза *mandibulae*. Отсюда его волокна направляются в свободное от языка дно рта, под языком и в самый язык в области его соединения с дном рта. От *S. maculata* *m. genio-glossus* отличается более дорзальным направлением сразу же от места прикрепления. Вероятно, поэтому он у нее и прикрыт *m. m. genio-hyoidei mediales*, почему и не бросается в глаза.

M. hyoglossus имеет то же отхождение у кавказской саламандры, как у пятнистой, т.-е. от вершины копулы в язык. При чем вначале от этой вершины волокна идут медиально, но далее перекрещиваются и доходят назад до места отхождения *radii anteriores*. Без улавливаемой границы этот мускул переходит в *m. basiradialis*.

В языке волокна этих мышц переплетаются с волокнами *m. genio-glossus*. У *Triton taeniatatus* указанного перекрестка нет.

Мышца развит слабо идет веерообразно от вершины копулы в язык. *M. m. basiradiales* кавказской саламандры направлены от передней части *corulae* к *radii posteriores*. Последние своими концами лежат в области подвижного языка, т.-е. очень дорзально, и волокна мощным веером идут к их концам и к их середине.

Таким образом общее направление *m. m. basiradiales* можно охарактеризовать так, что они идут с вентро-ростральной стороны к дорзо-каудальной. Таким положением они образуют сзади ложе для передней части *m. abdomino-hyoideus*. Часть волокон перекидывается через концы *radii posteriores*, огибает их и охватывает с вентральной стороны. У *Sal. maculata* эти мышцы менее дифференцированы, чем у *Sal. caucasica*. У *Triton taeniatus* их положение не вполне сходно с таковым саламандры, так как их начало лежит с боков вершины копулы.

Обособленного мускула *interradialis* указать у саламандры нельзя. У тритонов он развит тоже очень слабо, лежа впереди *m. basiradiales*.

Язык и подъязычный аппарат.

Форма языка у обоих описываемых видов саламандры очень сходна. Это — массивный, сильно прикрепленный к *corula* и ее лучам железисто-мышечный язык. Свободными остаются боковые края и задняя часть. Последняя более заметна у пятнистой. Спереди свободная кайма незначительна. У тритона (у трех упомянутых выше видов) задняя часть еще более свободна, а передняя даже не имеет свободной каймы. У *Sal. maculata* вершина копулы и лучи занимают не более трети языка, у кавказской передние лучи доходят до половины языка и, как уже было описано, имеют совершенно иную форму и направление. У *Triton (taeniatus, vittatus)* единственная пара также доходит до половины языка.

Интересно соотношение мышц в самом языке. Прежде всего *m. abdomino-hyoideus*. Как мною уже было указано, для кавказской саламандры эта мышца идет под копулой и заканчивается у вторых лучей переходом в *aponeurosis lingualis* без прикрепления к хрящам. А от апоневроза идет уже *m. genioglossus* вперед. Точно такое отношение мы наблюдаем и у пятнистой саламандры.

У тритонов *m. abdomino-hyoideus* прикрепляется не к апоневрозу, а к хрящевому своду лучей *corulae*. При исследовании на срезах *Triton taeniatulus* я не мог констатировать того пучка волокон *m. abdomino-hyoidei*, который, согласно Drüner'у, должен проходить под дугою к вершине *corulae*. Однако у *Triton vittatus* на целом препарате он как будто бы немного заметен. Из сказанного выше видно, что хрящевая дуга у тритонов как бы заменяет собою функционально сухожильную перепонку (*aponeurosis lingualis*) саламандр, лежащую у основания *radii posteriores*. Поэтому, если гомологизировать единственные лучи тритона со второй парой лучей саламандр, то происхождение дуги, мне кажется, можно объяснить охрящеванием апоневроза и прикреплением его концов к основаниям лучей (задних). При этом, конечно, была нарушена и связь обеих описанных мышц. Тот факт, что крайние волокна *m. i abdomino-hyoidei* у саламандр и у тритонов примыкают дугообразно к основанию лучей, еще более подтверждает правильность моего предположения.

Указанные факты также заставляют единственные лучи тритонов считать гомологичными второй паре лучей саламандр, исходя уже от данных топографических.

Еще несколько слов относительно отсутствия *os triquetrum* у тритонов. Эта косточка у саламандр подвержена значительным индивидуальным вариациям. Ее стержень с возрастом уменьшается до бугорка, и поэтому можно думать, что она является рудиментарным образованием. Без нее существуют все тритоны, имея здесь лишь слабое *inscriptio*. Причину еще продолжающегося существования ее у некоторых форм, я полагаю, нужно искать в мускульных соотношениях. У саламандр и многих других форм она служит для прикрепления мышц, но при этом движение ее все же возможно, вероятно, как скольжение вперед и назад. На одной из стадий у тритона мне повезло найти процесс окостенения *cartilago triangulare*. Но это было как исключение. Я, однако, смотрю на него, как на указание, что тритоны утратили в своей эволюции эту косточку. Сравнение расположения мышц этой области у взрослых тритонов и саламандр, а также и у личинок, позволяет мне высказать вероятное объяснение отсутствия *os triquetrum* у тритонов.

В суждении об этом вопросе следует иметь в виду, во-первых, личиночные отношения копулярного стержня и его рогов к мышцам,

во-вторых, изменения, наступающие во время метаморфоза, и, в-третьих, коррелятивные отношения у взрослых. Производя сравнение по этим трем пунктам, констатируем известные различия у саламандры и тритона. У личинок саламандры *m-i genio-hyoidei mediales* прикрепляются к дистальным концам латеральных поверхностей рогов *cartilago triangulare*, занимая значительную площадь прикрепления.

M. sterno-hyoideus у них прикрепляются совершенно обособленно от *m. genio-hyoideus*, именно, к медиальным поверхностям рожков. Так что на срезах в поперечной плоскости можно наблюдать самостоятельные прикрепления обеих мышц. У личинок тритона *m. genio-hyoideus* имеет меньшую площадь прикрепления на латеральных поверхностях рожков, а *m. sterno-hyoideus* начинается тотчас вентральнее его, и часть волокон у них даже срастается.

Во время метаморфоза у саламандр указанные соотношения не меняются. У тритонов же наступает редукция *cartilago triangulare*. Начинается она с

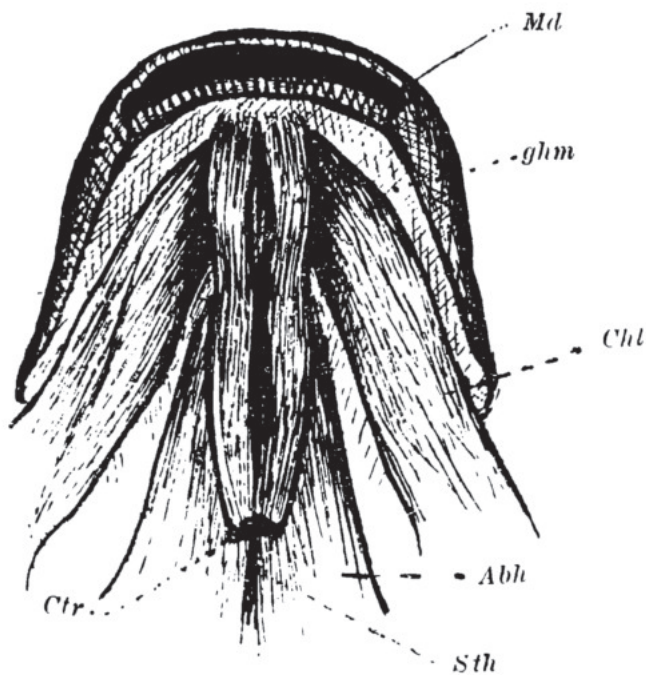


Рис. 5. Передняя жаберно-подъязычная мускулатура личинки 40 mm *Triton cristatus*. Md.—mandibula; ghm—*m. genio-hyoideus medialis*; Chl—*m. kerato-hyoideus externus*. Ctr.—*cartilago triangulare*. Abh—*m. abdomino-hyoideus*.

концов рожков, так что наблюдаем стадию, где есть только стержень, но рожков нет. В это время гоидные концы обеих *m-i genio-hyoidei med.* сближаются и теряют свой *punctum fixum* на *cartilago triangulare* и вполне сливаются с волокнами *m-i sterno-hyoidei*, образуя таким образом *m. sterno-genio-hyoideus* старых авторов. Сравнение положения *m-i sterno-hyoidei* саламандры и тритона говорит нам о том, что у последних они более сближены по медиальной линии.

Кажется обычно странным, каким образом такой жаберный элемент, как *ostriquetrum* может у взрослых форм занимать очень поверх-

ostriquetrum может у взрослых форм занимать очень поверх-

ностное, я бы сказал, «эпистернальное» положение. Однако онтогенеза ясно указывает, как оно создано.

У личинок копула и ее задний конец *cartilago triangulare* образуют совместно с *m. abdomino-hyoideus*, *genio-hyoideus*, жаберными дугами и покрывающим слоем эпителия спинную стенку жаберной полости. Брюшная стенка образована кожей, поперечными мышцами (*m. inter ossa quadrata*) и внутренним слоем однослойного эпителия. Таким образом жаберная полость выстлана с обеих сторон однослойным эпителием. Исчезновение этой полости происходит благодаря сближению описанных стенок жаберной полости и слиянию эпителиальных слоев. В результате этого метаморфозного процесса, протекающего параллельно редукции копулы и окостенению *cartilago triangulare*, последний элемент оказывается уже придвинутым к каждому покрову.

Соотношения, наблюдаемые на целых препаратах личинок, можно видеть на прилагаемых здесь рисунках (рис. 5 и 6).

M. m. genio-hyoidei mediales (ghm рис. 5) лежат вентральнее соседних мышц, выдаваясь над ними.

В течении же метаморфоза, благодаря редукции *styli corporales* они ложатся дорзальнее, не выступая над ними. *Cartilago triangulare* (Ctr) тоже, как описано, редуцируется, несмотря на то, что эти мышцы были частью к нему прикреплены. У взрослых видим иные отношения. У них *m. m. sterno-hyoidei* настолько незаметно переходят в *m. m. genio-hyoidei mediales*, что можно было бы весь комплекс обозначить, как *sterno-genoideus* старых авторов, т.-е. при редукции *cartilago triangulare* произошло слияние мышц. Если обратить внимание на части этого комплекса, идущие к грудице, к *m. rectus profundus* и к сердечной сумке, то окажется, что они направляются назад, довольно резко уклоняясь к дорзальной стороне. В этом уклоне и можно видеть различие между саламандрой и тритоном. Первые имеют более вентральное положение указанных мышц.

При косом положении мышц присутствие косточки *ostriquetrum* могло бы только вызвать давление на сердечную область.

Сравнивая указанные мышцы личинок тритона с личинками кавказской саламандры одного и того же размера, находим заметное различие. Оно заключается в том, что *M. abdomino-hyoideus* (Abh) и *sterno-hyoideus* (Sth) у кавказской

саламандры вплетают многочисленные волокна в *cartilago triangulare*. Такова же (Drüner) картина (рис. 2 табл. 25 и рис. 9 табл. 26, часть I, 1. с.) у *S. maculata*. К этому же типу прикрепления стоит гораздо ближе и *Siredon*.

У личинки же тритона (*Tr. cristatus*) мы находим относительно менее выраженное прикрепление указанных мышц.

В течении метаморфоза часть волокон *m. genio-hyoidei mediales* у тритонов прикрепляются к сердечной сумке.

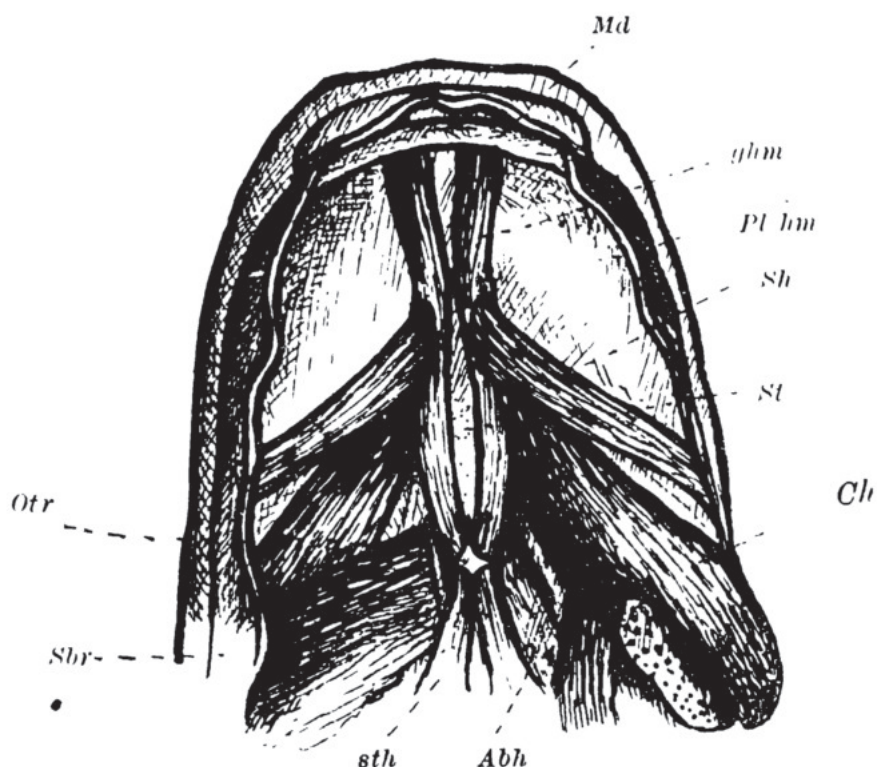


Рис. 6. Подъязычно-жаберная мускулатура личинки *Salomandra caucasica* 40 мм. Md—mandibula; otr—*cartilago triangulare*; sth—*m. sterno-hyoideus*; Abh—*m. abdomino-hyoideus*; Sbr—*m. interbranchialis*; Sh.—*m. interhyoideus*; Plhm—*Plica hyomandibularis*; st—*stylus copulae*. Chl—*M. kerato-hyoideus ex.* ghm—*m. genio-hyoideus medialis*.

Боковые же волокна его входят в *m. abdomino-hyoideus*. Таким образом эта мышца теряет даже свое специфическое положение по отношению к названию, так как нет границы между нею и *m. sterno-hyoideus*. Тесная связь *m. abdomino-hyoideus* и *m. sterno-hyoideus* при слитии волокон с *m. genio-hyoideus* на *cartilago triangulare* у личинки и приводят к взрослому состоянию тритонов. Прикрепление же к сердечной сумке ввиду этого является позднейшим приобретением, которое произошло после выпадения *c. triangulare*, т.е. после соединения волокон указанных мышц. К сожалению, пока последний момент в развитии мною не найден.

Из широко поставленных мною вопросов в этом предварительном выпуске, как видно, только намечается ответ на некоторые из них. Более полное освещение вопросов может быть сделано после обработки большего материала, что производится мною и моими сотрудниками.

Пока можно считать более или менее выясненным отношение подъязычных аппаратов в роде *Salamandra*. Но уже сравнение саламандр с тритонами вызывает большие трудности. Однако надеюсь, что вопросы, касающиеся развития сходных образований родственных форм, прольют свет при детальном изучении и на соотношения более отдаленных групп.

В ы в о д ы.

1) Скелет подъязычного аппарата *Salamandra caucasica* построен по плану скелета *S. maculata* и *S. atra*, имеющих морфологическое тождество.

2) Отличительным признаком скелета кавказской саламандры по сравнению с другими видами является форма обеих пар ростральных копулярных лучей и форма задних концов (дистальных) вторых жаберных дуг, заканчивающихся лентовидным хрящом, а также островок окостенения в копуле.

3) Первая пара лучей имеет форму крыльев, продолжающихся дальше вперед, чем keratohyalia. Вторая пара лучей имеет одинаковое направление и функцию с таковым пятнистой и черной саламандр.

4) Обе пары лучей кавказской саламандры гомологичны таковым же лучам других саламандр.

5) Первая пара лучей происходит из hyrohyalia личинок. Вторая закладывается самостоятельно.

6) Расхождение морфологических признаков в онтогенезе саламандр замечается в конце метаморфоза и исходит из общей для всех трех видов стадий.

7) Os triquetrum (os thyreoideum) образуется из развилка хрящевой corulae у всех саламандр. Она, таким образом, относится к жаберному аппарату. И у кавказской саламандры она подвержена значительным вариациям в форме.

8) Наличие os triquetrum у саламандр и отсутствие ее у тритонов объясняется, вероятно, направлением подъязычной

мускулатуры. У кавказской саламандры можно выделить для нее особую мышцу *m. triquetro-abdominis*.

9) Сравнительное изучение развития саламандр и тритонов позволяет выяснить гомологию копулярных лучевых элементов.

10) У личинок тритона (*Tr. taenialis* и *Tr. cristatus*) всегда находятся различные *hurohual*'ные элементы.

11) И в онтогенезе тритонов встречается стадия копули с двумя парами лучей. Первая пара — редуцирующиеся *hurohualia*; вторая пара — элементы, самостоятельно заложившиеся.

12) Единственная пара лучей тритона соответствует второй паре лучей (*radii posteriores*) саламандр.

13) Дорзальный свод над *corula* между лучами у тритонов закладывается одновременно с лучами. Судя по отношению к *m. abdomino-hyoideus*, он соответствует язычному апоневрозу саламандр.

Указатель литературы.

1. Duge. Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens.
 2. Rusconi. Histoire naturelle, développement et métamorphose de la salamandre terrestre. Paris. 1854.
 3. Albrecht. Beitrag zur Morphologie des musculus omo-hyoideus.
 4. Parker. W. On the structure and Development of the skull in the Urodelaous Amphibia. 1876.
 5. Fischer. Anatomische Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg. 1864.
 6. Wiedersheim. Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. 1875. Genui.
 7. Wiedersheim. Das Kopfskelet der Urodelen. 1877. Leipzig.
 8. Walter. Das Wiscerskelet der Amphibien und Reptilien. «Jenaische Zeits. 1887.
 9. Kallius. Beiträge zur Entwicklung der Zunge. «Anat. Heft». Bd. XVI. H. 3 u. 4. 1901.
 10. Drüner. Zungenbein, Kiembogen und Kehlkopfmuskulatur der Urodelen «Zoologische Jahrbücher». 1913 u. 1907.
 11. Drüner. Zungenbein. u. s. w. 1909.
-

Morphologie des Hyoid-Apparatus bei den Amphibien. (*Salamandra caucasica* und Triton.)

S. N. Bogoljubsky

(Aus dem Institut für Vergleichende Anatomie, Moskau.)

Erster Theil.

Die Grundaufgabe in dieser Arbeit war die Erforschung des Auseinandergehens verschiedener Eigenschaften in der Ontogenese nahe verwandter Tierformen. Zum ersten Versuche dieses weiten Themas sind die Hyoid-Apparate dreier Arten von *Salamandra* benutzt worden. Ich habe nur die Apparate von der *Salamandra caucasica* erforscht und ihre Entwicklung mit bekannten literarischen Werken von Drüner, Tarapani und anderen verglichen. Vom Vergleiche innerhalb dieser Art bin ich zum Vergleiche der Geschlechtsformen, wie, z. B., der *Salamandra* und Triton, übergegangen. Folgende Ergebnisse können festgestellt werden:

1) Das Skelett des Hyoid-Apparates der *Salamandra caucasica* ist gleich dem Type des Skeletts von der *Salamandra maculata* und *S. atra* gebaut.

2) Der Hauptunterschied zwischen den letzten Arten, welche gleichen morphologischen Bau besitzen, ist in der Form beider rostralen Auswüchse enthalten und in der Form des distalen Endes des zweiten Branchialbogens, welcher ein bandförmiges Ende besitzt.

3) Das erste Paar der Strahlen (Radien) hat die Form von Flügeln, welche sich nach vorn vom *hypohyalia* fortsetzen. Das zweite Paar der Radien ist mehr gekrümmt und verlängert.

4) Beide Radienpaare der *Sal. caucasica* sind homologisch denen von *Sal. maculata* und *Sal. atra*.

5) Das erste Radienpaar entwickelt sich aus dem *hypohyalia*. Das zweite Paar besitzt eine selbstständige Anlage; folglich sind sie nicht homodynamisch.

6) Das Auseinandergehen der morphologischen Eigenschaften in der Ontogenese bei den Salamandraarten geschieht nur am Ende der Metamorphose und folgt aus einer Stadien, die in allen drei Arten anwesend ist.

7) Die Muskulatur der Hyoid-Apparate der *Sal. caucasica* hat dieselbe Lage wie bei den *Sal. maculata*. Nur muss man bei ihr einen

besonderen Muskel notieren, der sich vom *os triquetrum* zum *m. abdomino-hyoideus* erstreckt. Diesen kann man als *musculus triquetro-abdominis* bezeichnen.

8) Die Anwesenheit des *os triquetrum* bei allen Salamandraarten und dessen Reduction bei Tritonen kann man durch die Richtung der erwachsenen Hyoid-Apparatusmusculatur, auch aber durch die Verhältnisse bei Larven, erklären.

9) Der Vergleich des Hyoid-Apparates der *Salamandra* mit dem der Tritonen erlaubt uns das Homologisiren des einzigen Radienpaares der Tritonen mit dem zweiten Radienpaare der *Salamandra*.

10) Die *hypohyalia* des *Triton* findet man gewöhnlich bei Larven als selbstständige Elemente, die während der Metamorphose eingebüsst werden.

11) Ihre Reduction beginnt noch ihrem Ausgange aus den Verbindungen der *keratohyalia* zur Zeit, wo die Tritonenradien schon angelegt werden. Auf solche Weise entdecken wir bei den Tritonen die *copula* mit zwei Paar Radien. Dasselbe finden wir im erwachsenen Zustande bei *Salamandra*.

12) Der «*arcus*» über der *copula* bei Tritonen findet ihren Anfang selbstständig und zu gleicher Zeit mit den Radien.

Wahrscheinlich kann man das mit den *aponeurosis lingualis* der *Salamandra* vergleichen.
