

0,126

Дневникъ

Зоологическаго Отдѣленія

Императорскаго Общества Любителей Естественнаго, Антропологическаго и Этнографическаго.

Journal de la Section Zoologique

de la Société Impériale des Amis des Sciences Naturelles, d'Anthropologie et d'Ethnographie.

Подъ редакціей В. С. Елпатьевскаго.

Нов. сер. Т. III. № 3.

Е. В. РЫЛКОВА.

Развитіе плечевой мускулатуры амфибій.

Москва — Moscou
1915.

Печатано по постановленію Совета Императорскаго Общества Любителей
Естествознанія, Антропологии и Этнографіи.

Типографія Т-ва Рябушинскихъ,
Москва, Путинковскій пер., с. д.

РАЗВИТІЕ ПЛЕЧЕВОЙ МУСКУЛАТУРЫ АМФИБІЙ.

Е. В. Рылковой.

(Изъ Института сравнительной анатоміи И. Московскаго Университета).

Задавшись цѣлью изучить эмбриональное развитіе плечевой мускулатуры амфибій, я естественно прежде всего обратилась къ *Amphibia Urodela*, какъ къ формамъ наиболѣе примитивно построеннымъ. Плечевая мускулатура ихъ, какъ по числу мышцъ, такъ и по распредѣленію ихъ, очень несложна, сравнительно съ высшими формами, что очень облегчаетъ изслѣдованіе. Не только ради большей легкости изслѣдованія и простоты строенія я обратилась къ *Amphibia Urodela*, но главнымъ образомъ потому, что какъ скелеть, такъ и мускулатура плечевого пояса ихъ, являясь гомологами сложныхъ плечевыхъ поясовъ высшихъ *Quadrupeda*, вслѣдствіе примитивности своего строенія, представляютъ изъ себя первичную исходную форму. Кромѣ того, строеніе скелета плечевого пояса *Urodela* настолько просто, что лишь его изъ всѣхъ поясовъ *Quadrupeda*, хотя бы отчасти, возможно сравнить съ плечевымъ поясомъ рыбъ, что и дѣлаетъ Гегенбауръ (1865 г.), гомологизируя *Procoracoideum Urodela* съ вентральнымъ отросткомъ дуги плечевого пояса *Sturio*. Дорсальными же частями обоихъ поясовъ являются лопатки. Такимъ образомъ, скелеть плечевого пояса *Urodela* представляетъ изъ себя переходную форму отъ рыбъ къ *Quadrupeda*, хотя онъ и стоитъ по строенію много ближе къ послѣднимъ, чѣмъ къ первымъ. Съ этой точки зрѣнія и мускулатура, связанная съ нимъ, является интересной, и изученіе ея развитія можетъ дать нѣкоторыя данныя къ уясненію развитія наземной пятипалой конечности.

На основаніи всѣхъ этихъ соображеній, я и занялась прежде всего изученіемъ плечевой мускулатуры *Urodela*, предполагая, что ея развитіе, упрощенное сравнительно съ высшими *Quadrupeda*, можетъ дать болѣе ясное представленіе объ эмбриональной

и филогенетической связи въ развитіи различныхъ группъ мышцъ, такъ какъ здѣсь процессы не затемнены позднѣйшими измѣненіями, связанными съ усложненіемъ организаци. Что касается Anura, то въ настоящее время я перешла къ изученію ихъ. Хотя изслѣдованія мои еще далеко не доведены до конца, все же у меня имѣются нѣкоторыя данныя по развитію вторичной мускулатуры, подтверждающія и уясняющія мои наблюденія надъ Urodela. Кромѣ того, перейдя къ изслѣдованію Anura и изучая литературу, я нашла очень интересное для меня подтвержденіе моихъ выводовъ въ экспериментальныхъ работахъ Брауса (1906, 1907, 1909 гг.).

Объектами для изученія мнѣ служили изъ Urodela главнымъ образомъ *Siredon pisciformis* и отчасти *Triton teniatus*, матеріаль по развитію которыхъ былъ собранъ мною весной 1913 г., а для болѣе позднихъ стадій была также у меня *Salamandra maculosa*. Изъ Anura же у меня были *Rana temporaria* и *Bufo vulgaris*, собранныя весной 1914 г. Кромѣ того, я пользовалась матеріаломъ по *Necturus* для самыхъ раннихъ стадій, а изъ Anura *Pelobates fuscus*, *Rana ripiens* и *Vombinator igneus*. За предоставленіе этого матеріала я считаю своимъ долгомъ выразить здѣсь свою благодарность И. И. Шмальгаузенъ. *Siredon pisciformis* и тритоны фиксированы мною смѣсью сулемы съ пикриновой кислотой по Раблю, а *Rana tempog.* и *Bufo vulg.* фиксированы смѣсью уксусной кислоты и сулемы; также болѣею частью сулемой съ уксусной кислотой фиксированъ матеріаль по Anura, предоставленный мнѣ И. И. Шмальгаузенъ. Что касается методовъ окраски, то для Urodela я употребляла главнымъ образомъ смѣсь *Wasserblau* съ пикриновой кислотой по Блохману. Эта окраска хороша для позднихъ стадій, особенно для изученія мышцъ и степени гистологическаго ихъ развитія. Къ сожалѣнію, почему-то у Anura мнѣ не удалось получить хорошей дифференцировки при окраскѣ по Блохману; зависитъ ли это отъ разницы въ фиксаціи, или отъ особенностей объекта,—я не знаю. Я замѣняла для Anura окраску по Блохману докраской *Bleu de Lion*. Кромѣ того, на всѣхъ стадіяхъ хорошую дифференцировку даетъ гемокальцій, а на раннихъ стадіяхъ онъ часто лучше, чѣмъ окраска по Блохману, такъ какъ въ это время ткани еще слабо воспринимаютъ сложныя окраски. Для позднихъ стадій развитія мышцъ и нервовъ хорошъ также спиртовой *Kongorot*.

Толщина срѣзовъ изучаемыхъ мною серій различна. Рѣдко,

лишь на очень поздних стадияхъ, для крупныхъ объектовъ, она достигаетъ 15 μ ., большею же частью 10 μ ., а на болѣе раннихъ стадияхъ 7 μ ..

Что касается мускулатуры взрослыхъ амфибій, то она детально изучена и описана еще въ 1873 году Мах'омъ Fürbringer'омъ, работой котораго я главнымъ образомъ и пользовалась при анатомическомъ изученіи взрослыхъ животныхъ; особенно цѣнной для меня въ его трудѣ представляется гомологизація плечевыхъ мышцъ различныхъ классовъ. Основываясь на этой гомологизаціи мышцъ, я и обратилась къ Urodela, какъ къ простѣйшимъ исходнымъ формамъ, отъ которыхъ уже не трудно перейти къ болѣе сложнымъ. Всѣ рисунки, изображающіе плечевую мускулатуру Urodela, сдѣланы Fürbringer'омъ съ Salamandra maculosa. Я же, хотя разницы въ строеніи мускулатуры у различныхъ видовъ Urodela почти нѣтъ, сочла болѣе удобнымъ взять для анатомическаго описанія мускулатуру Siredon pisciformis, такъ какъ эмбриональное развитіе ея прослѣжено мною главнымъ образомъ именно у Siredon.

Какъ я уже сказала, число мышцъ плечевого пояса Urodela значительно меньше числа ихъ у высшихъ Quadrupeda, а также и расположеніе ихъ отличается простотой. Всѣ мышцы, идущія отъ свободной конечности къ туловищу, направляются главнымъ образомъ однѣ на брюшную, другія на спинную сторону туловища. Это общее правило нарушается лишь прикрѣпленіемъ *proscapulo-humeralis* къ лежащему краниально отъ свободной конечности *proscapuloideum*, а также прикрѣпленіемъ *Mm. anconeï* къ скелету пояса, позади сочлененія его съ *Humerus*. Для большей ясности при сопоставленіи взрослыхъ мышцъ съ положеніемъ ихъ эмбриональныхъ зачатковъ, я держусь при описаніи ихъ такою чисто-топографическаго порядка, причемъ я выдѣляю въ совершенно особую группу всѣ мышцы, соединяющія поясъ съ туловищемъ, тѣмъ болѣе, что и эмбриональное развитіе ихъ идетъ совершенно независимо отъ развитія мускулатуры свободной конечности. При описаніи мышцъ, идущихъ изъ конечности въ туловище, я называю мѣстомъ отхожденія, т.-е. началомъ ихъ, концы, прикрѣпленные къ *Humerus*, во-первыхъ, потому что эмбриональное развитіе ихъ начинается именно отсюда, а во-вторыхъ, потому что здѣсь у нихъ общія точки прикрѣпленія на *Processus later. и medial. Humeri*.

Первая группа мышц, начинаясь от *Humerus*, идетъ вентрально, она приводитъ конечность на брюшную сторону. Сюда относятся четыре мышцы: 1) *M-lus supracoracoideus*—начинается отъ *Processus later. Humeri*, прикрѣпляется къ наружной поверхности коракоида, не доходя до его медиальнаго края и покрывая главнымъ образомъ переднюю часть его (рис. А—sc.). 2—3) *M-li coraco-brachiales longus et brevis*—первый начинается отъ верхней части *Humerus*'а на его сгибательной сторонѣ, второй начинается отъ *Processus medial. Humeri*, оба они прикрѣпляются къ задней части наружной поверхности коракоида, причемъ *M-lus coraco-brach. brevis* покрываетъ заднюю часть *M-li supracoracoidei* (рис. А—cb). 4) *M-lus pectoralis* идетъ отъ *Process. later. Humeri* частью къ брюшной фасции, частью же къ задней части наружной поверхности коракоида (рис. А—pt).

Другая группа мышцъ идетъ отъ *Humerus* дорсально къ лопаткѣ, сюда принадлежатъ двѣ мышцы: 1) *M-lus suprascapularis*—начинается отъ *Process. later. Humeri*, прикрѣпляется къ наружной поверхности лопатки, не доходя до дорсальнаго ея края (рис. 2—ssc); 2) *M-lus latissimus dorsi* тоже начинается у *Process. later. Humeri*, частью покрываетъ *M-lus suprascapularis*; она дорсально заходитъ за край лопатки и кончается въ фасции спины (рис. В—ld).

Особо по своему положенію относительно скелета плечевого пояса стоитъ слабо развитой пучекъ *M-lus subcoracoscapularis*, расположенный съ внутренней стороны плечевого пояса между лопаткой и коракоидомъ. Также особо по своему направленію стоитъ *M-lus pcoraco-humeralis*, идущій отъ *Processus later. Humeri* впередъ въ краниальномъ направленіи и прикрѣпляющійся къ наружной поверхности *procoracoideum* (рис. А, В—phu). Какъ бы его продолженіемъ на сгибательной сторонѣ является *M-lus humero-antebrachialis*, начинающійся отъ проксимальной части плеча и оканчивающійся въ предплечьи (рис. А, В—ha). Его антагонистами-разгибателями является группа изъ четырехъ *M-li anconeï*, начинающихся отъ заднихъ краевъ составной поверхности коракоида и лопатки; они прикрѣпляются своими дистальными концами частью къ дистальному концу плечевой кости, частью же къ скелету предплечья. Кромѣ этихъ мышцъ, связывающихъ плечо съ плечевымъ поясомъ, мы находимъ еще группу мышцъ, связывающихъ плечевой поясъ съ туловищемъ. Это: 1) *M-lus cucullaris*, начинающійся частью

отъ *os occipital. later.*, частью же отъ затылочной фасции, и прикрѣпляющийся къ переднему краю основанія лопатки (рис. В—с).

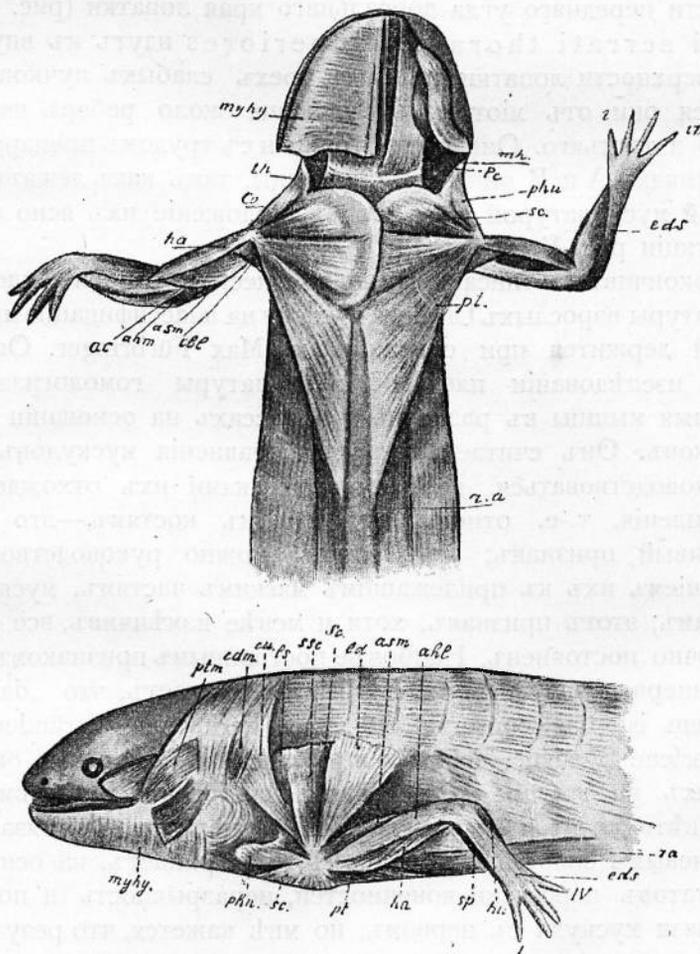


Рис. А и В. Мускулатура плечевого пояса и передней конечности *Siredon pisciformis* съ брюшной стороны (рис. А) и сбоку (рис. В).

ac.—m. anconeus coracoideus, ahl—m. anconeus humeralis lateralis, asm—m. anconeus scapularis medialis, ahm—m. anconeus humeralis medialis, cbl—m. coracobrachialis longus, cdm—m. capiti-dorso-maxillaris, Co—coracoideum, cu—m. cucullaris, eds—m. extensor digitorum sublimis, ha—m. humero-antebrahialis, hu—m. humero-ulnaris dorsalis, ld—m. latissimus dorsi, ls—m. levator scapulae, mh—m. maxillo-hyoideus, myhy—m. mylohyoideus, phu—m. procoraco-humeralis, Pe—Procoracoideum, pt—m. pectoralis, ptm—m. petro-tympano-maxillaris, ra—m. rectus abdomini, Sc—scapula, sc—m. supracoracoideus, sp—m. supinator longus, ssc—m. suprascapularis, th—m. thoracico-hyoideus, I—IV—первый—четвертый пальцы.

2) *M-lus levator scapulae* начинается отъ *os occipital. basil.*, направляется назадъ и прикрѣпляется къ внутренней поверхности передняго угла дорсальнаго края лопатки (рис. 2—1s);
 3) *M-li serrati thoracici superiores* идутъ къ внутренней поверхности лопатки въ видѣ трехъ слабыхъ пучковъ; начинаются они отъ міотомовъ туловища около реберъ перваго, втораго и третьяго. Они очень тонки и съ трудомъ препаруются; на рисункахъ А и В они не изображены, такъ какъ лежатъ подъ плечевой мускулатурой и скелетомъ; положеніе ихъ ясно на реконструкціи рис. F (стр. 107).

Покончивъ съ описаніемъ анатомическаго строенія плечевой мускулатуры взрослыхъ *Urodela*, я укажу на классификацію мышцъ, которой держится при описаніи ихъ Max Fürbringer. Онъ въ своемъ изслѣдованіи плечевой мускулатуры гомологизируетъ отдѣльныя мышцы въ различныхъ классахъ на основаніи трехъ признаковъ. Онъ считаетъ, что для сравненія мускуловъ можно руководствоваться, во-первыхъ, точками ихъ отхожденія и прикрѣпленія, т.-е. отношеніемъ ихъ къ костямъ,—это очень измѣнчивый признакъ; во-вторыхъ, можно руководствоваться отношеніемъ ихъ къ прилежащимъ мягкимъ частямъ, мускуламъ и нервамъ; этотъ признакъ, хотя и менѣе измѣнчивъ, все же недостаточно постояненъ. Наиболѣе постояннымъ признакомъ является иннервація мускуловъ. Fürbringer считаетъ, что „das Nervensystem ist das conservativste, den geringsten Veränderungen unterworfenene System“, поэтому при описаніи мускуловъ онъ дѣлитъ ихъ на группы на основаніи иннерваціи ихъ тѣми или иными вѣтвями плечевого сплетенія или нервами, не связанными съ плечевымъ сплетеніемъ. Braus (1906) отрицаетъ, на основаніи результатовъ пересадки конечностей, неразрывность и постоянство связи мускула съ нервомъ, но мнѣ кажется, что результаты его опытовъ, при которыхъ зачатокъ конечности былъ поставленъ въ ненормальныя условія, не исключаютъ существованія постоянной связи нерва съ мускуломъ при нормальныхъ условіяхъ. При опытахъ пересадки передней конечности *Vombinator* въ область задней конечности, Braus находилъ, что пересаженная конечность, развиваясь, получала нервы отъ заднихъ спинальныхъ нервовъ. Это явленіе, мнѣ кажется, указываетъ лишь на приспособленность организма, его пластичность, и способность къ функциональной замѣнѣ однѣхъ поврежденныхъ частей другими. Здѣсь, въ силу необходимости, периферическіе нервы со-

единились со спинальными задними нервными стволами; это явление аналогично восстановленію кровообращенія по коллятералямъ или функциональной замѣнѣ вѣтвей поврежденнаго нерва вѣтвями здороваго. На основаніи этихъ соображеній я думаю, что возраженіе Braus, а не опровергаетъ утвержденія Fürbringer'a, что связь съ даннымъ нервомъ при нормальныхъ условіяхъ является наиболѣе постояннымъ признакомъ для мышцъ, на основаніи чего и возможна ихъ группировка и гомологизація.

Плечевое сплетеніе Urodela состоитъ главнымъ образомъ изъ III и IV спинальныхъ нервовъ (рис. D, стр. 92); къ нимъ присоединяются незначительныя вѣтви спереди отъ II спинальнаго нерва, а сзади отъ V-го. Всѣ они образуютъ два сплетенія Plexus superior и Plexus inferior. Plexus inferior состоитъ главнымъ образомъ изъ волоконъ нервовъ II и III, и лишь отчасти въ него входятъ волокна отъ IV нерва. Верхнее же сплетеніе—Plexus superior—состоитъ главнымъ образомъ изъ нервовъ IV и V, и лишь частью въ него входятъ волокна III спинальнаго нерва. До соединенія нервовъ въ сплетенія, отъ нихъ отходятъ nervi thoracici superiores et inferiores; они, слѣдовательно, не являются смѣшанными полиметамерными, какъ нервы, идущіе отъ сплетеній. Nervi thoracici inferiores иннервируютъ грудную и брюшную туловищную мускулатуру; nervi thoracici superiores иннервируютъ мышцы плечевого пояса, соединяющія скелетъ его съ туловищемъ, т. е. M-lus levator scapulae и M-li serrati. Мышцы, идущія отъ Humerus въ вентральномъ направленіи, иннервируются всѣ вѣтвями нижняго плечевого сплетенія. M-lus supracoracoideus иннервируется n. supracoracoideus, который состоитъ изъ вѣтви II спинальнаго нерва и смѣшанной вѣтви отъ Plexus inferior (рис. D—n. sc.). M-li coraco-brachiales longus et brevis и M-lus pectoralis, иннервируются одноименными нервами (рис. D—n. cbb + cbl, n. pt.). Сюда же относится вентральная часть M-li procoraco-humeralis, которая иннервируется вѣтвью nervi supracoracoidei (рис. D—n. phu. v.), и сгибатель плеча M-lus humero-antibrachialis, а въ предплечьи мышцы, прилежащія къ локтевой кости. Другая группа мышцъ иннервируется вѣтвями верхняго плечевого сплетенія. Это мышцы, идущія отъ Process. later. Humeri въ дорсальномъ направленіи. Сюда относится дорсальная большая часть M-li procoraco-humeralis, которая иннервируется вѣтвью nervi suprascapularis (рис. D—n. phu. d.). M-li suprascapularis, latissimus dorsi и subcoracoscapularis иннервируются одноименными нервами отъ

Plexus superior (рис. D—n. ssc., n.-sbsc), такъ же, какъ и группа изъ четырехъ анконенсовъ—разгибателей плеча. Въ предплечьи же вѣтвями *Plexus superior* иннервируются мышцы лучевой стороны. Такимъ образомъ обѣ группы мышцъ, вентральная и дорсальная, иннервируются полиметамерными нервами, отходящими отъ верхняго и нижняго плечевыхъ сплетеній.

Мышцы же, связывающія плечевой поясъ съ туловищемъ, иннервируются нервами, отходящими отъ спинальныхъ нервовъ до образованія ими сплетеній, слѣдовательно, монометамерными нервами, несущими въ себѣ волокна лишь одного спинальнаго нерва, соответствующаго одному метамеру тѣла: это *nervi thoracici superiores*. На основаніи разницы въ иннерваціи, Fürbringer и выдѣляетъ въ особую группу *M-lus levator scapulae*, иннервируемый 1 и 2 nn. thorac. superior., и *M-li serrati*, иннервируемые nn. thoracici superiores отъ 3 и 4 спинальныхъ нервовъ. Совершенно особо по иннерваціи отъ всѣхъ мышцъ плечевого пояса стоитъ *M-lus cucullaris*, иннервируемый *rami accessorii nervi Vagi*, т. е. вѣтвями нерва жаберной мускулатуры.

Эти соотношенія мускуловъ и нервовъ для ясности я изобразила на схемѣ рис. С, гдѣ изображенъ поперечный разрѣзъ черезъ *Siredon pisciformis* на уровнѣ его плечевого пояса; ось конечности изображаетъ скелетъ ея (Н.), она не раздѣлена на отдѣлы на моемъ рисункѣ; вентрально отъ оси лежатъ мускулы сгибателей свободной конечности (flx), они изображены въ видѣ одного мускула, положеніе и направленіе оси котораго таково же, какъ у всей группы сгибателей. Такъ же изображены мною разгибатели, лежащіе дорсально отъ оси конечности (ext). Въ туловищѣ находится плечевой поясъ въ видѣ дуги, къ которой причлененъ скелетъ конечности; его вентральная часть представляетъ коракоидъ, а дорсальная лопатку. И къ коракоиду, и къ лопаткѣ снаружи прилежатъ по два слоя мышцъ, идущихъ къ нимъ отъ *Humerus*. Отъ туловищной мускулатуры къ внутренней поверхности плечевого пояса идутъ мускулы, иннервируемые nn. thoracici superiores, эти мускулы изображены тоже въ видѣ одного мускула, такъ какъ и направленіе, и иннервація у всѣхъ у нихъ одинакова. Дорсально отъ плечевого пояса, совершенно отдѣльно отъ другихъ мускуловъ на спинной сторонѣ туловища, нарисованъ, какъ бы онъ былъ виденъ дѣйствительно на поперечномъ разрѣзѣ, *M-lus cucullaris* (рис. С—cu). Ко всѣмъ мыш-

цамъ идутъ соответствующіе имъ нервы, которые схематизированы въ такой же степени, какъ и мускулатура.

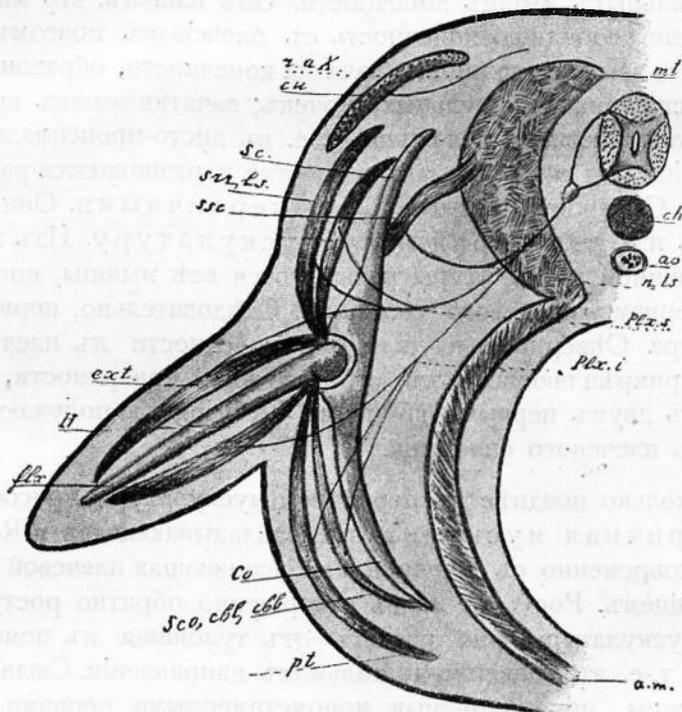


Рис. С. Схема соотношеній скелета мышц и нервовъ плечевого пояса.

am.—брюшн. м-ра, ao.—аорта, ch.—хорда, ext.—мускулы разгибатели конечности въ видѣ одного мышечнаго пучка, flx.—м-лы сгибатели конечности тоже въ видѣ одного пучка, H.—Humerus, mt.—миотомъ, n. t. s.—n. thoracici superiores въ видѣ одного нерва, Plx. i.—Plexus inferior, Plx. s.—Plexus superior (отъ нихъ отходятъ нервы, одноименные съ иннервируемыми ими мышцами), r. a. X.—ramus accessorius nervi vagi; sco, cbb, cbl—мускулы supracoracoideus и coracobrachiales longus et brevis въ видѣ одного мускула; srr, ls—мускулы serrati и levator scapulae въ видѣ одного мускула. Остальныя обозначенія, какъ для рис. А и В въ текстѣ.

Такимъ же образомъ группируетъ Fürbringer мышцы Anura и Reptilia на иннервируемыя вѣтвями Plexus'овъ, полиметамерными нервами, и иннервируемыя монометамерными нервами, отходящими отъ спинальныхъ нервовъ. Интересно, что это раздѣленіе мышцъ на указанныя группы, на основаніи ихъ иннерваціи, совпадаетъ также съ ихъ группировкой на основаніи ихъ эмбриональнаго развитія и направленія роста, какъ это нашелъ А. Н. Сѣверцовъ (1907) для Reptilia, эмбриональное развитіе плечевой мус-

кулатуры которыхъ изучено имъ детально съ самыхъ раннихъ стадій образованія мускульныхъ почекъ до окончательной дифференцировки отдѣльныхъ мышцъ конечности. Онъ нашелъ, что мышцы, соединяющія свободную конечность съ плечевымъ поясомъ, всѣ развиваются изъ мезенхимнаго зачатка конечности, образовавшагося изъ слившихся мускульныхъ почекъ; зачатки мышцъ врастаютъ изъ конечности въ туловище, т. е. въ дисто-проксимальномъ направленіи. Эти мускулы закладываются и развиваются раньше, и поэтому Сѣверцовъ называетъ ихъ первичными. Они представляютъ изъ себя первичную мускулатуру. Изъ зачатковъ первичной мускулатуры развиваются всѣ мышцы, иннервируемые нервами плечевого сплетенія. Слѣдовательно, первичная мускулатура Сѣверцова, идущая отъ конечности къ плечевому поясу и прикрѣпляющаяся къ его наружной поверхности, соответствуетъ двумъ первымъ группамъ Fürbringer'a, получающимъ нервъ отъ плечевого сплетенія.

Нѣсколько позднѣе къ первичной мускулатурѣ присоединяется вторичная мускулатура, закладывающаяся у *Reptilia* почти одновременно съ первичной и соединяющая плечевой поясъ съ туловищемъ. Ростъ ея идетъ совершенно обратнo росту первичной мускулатуры: она растетъ отъ туловища къ поясу конечности, т.-е. въ проксимо-дистальномъ направленіи. Сюда относятся мышцы, иннервируемые монометамерными нервами *p. p. thoracici superiores*, а также и *M. cucullaris*, иннервируемый *ram. accessor. p. vagi*. Слѣдовательно, вторичная мускулатура Сѣверцова тоже соответствуетъ двумъ группамъ Fürbringer'a.

Это раздѣленіе мускулатуры на первичную и вторичную является вполне естественной группировкой, такъ какъ обѣ группы отличаются не только характеромъ иннервации и различнымъ отношеніемъ къ скелету плечевого пояса, но и въ эмбриональной жизни мѣсто первичной закладки ихъ, направленіе роста и время развитія ихъ различны. То же наблюдается и у *Amphibia*, причемъ разница во времени появленія и развитія первичной и вторичной мускулатуры особенно рѣзко выражена у *Urodela*. Первичная мускулатура развивается много раньше вторичной и мѣсто ея закладки совершенно независимо отъ мѣста появленія вторичной мускулатуры, поэтому и описывать ихъ развитіе удобнѣе независимо другъ отъ друга, причемъ съ филогенетической точки зрѣнія важнымъ и интереснымъ предста-

вляется относительное время ихъ появленія и прикрѣпленія къ скелету плечевого пояса.

Нѣкоторыя соображенія мои о филогенетическомъ значеніи отдѣльныхъ группъ мышцъ и стадій ихъ развитія я изложу ниже, въ общей части, послѣ детальнаго описанія развитія плечевой мускулатуры. Такъ какъ въ развитіи вторичной мускулатуры время появленія ея и относительная степень развитія у разныхъ *Quadrupeda* интересны для выясненія ея филогенетическаго значенія и роли, то я, перейдя къ разсмотрѣнію *Amphibia Anura*, прежде всего и обратилась ко вторичной мускулатурѣ ихъ. Поэтому въ этой части мои изслѣдованія надъ *Urodela* дополнены данными по развитію *Anura*, главнымъ образомъ *Rana pipiens* и *Rana temporaria*. Первичная же мускулатура изучена мною у *Siredon pisciformis*, причемъ дополненіемъ къ отдѣльнымъ стадіямъ служили мнѣ *Salamandra maculosa*, *Triton teniatus* и *Necturus*. Насколько я видѣла, въ развитіи ихъ наблюдается полное сходство, что вполне понятно, такъ какъ у взрослыхъ *Urodela* строеніе мускулатуры совершенно одинаково; разница есть лишь въ относительной величинѣ мышцъ, м. б., въ нѣсколько иномъ расположеніи пучковъ *M-li serrati* и разныхъ точкахъ прикрѣпленія *M-li subcoracoscapularis*.

ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ.

Эмбриональное развитие плечевой мускулатуры.

Лишь Н. Braus (1907) описалъ развитие ея у Anura при пересадкѣ конечностей. Первичное образование зачатка передней конечности изучено Н. Field'омъ и Е. Burnes, причемъ оба они расходятся во взглядахъ на происхождение мезенхимы зачатка. Я на нихъ и ссылаюсь, говоря о появленіи зачатка конечностей, такъ какъ, поставивъ себѣ цѣлью изученіе плечевой мускулатуры, я изслѣдовала конечности, начиная съ болѣе позднихъ стадій, т.-е. съ того времени, когда въ первоначально не дифференцированной массѣ мезенхимы зачатка появляются нѣкоторые признаки дифференцировки. Это у Urodela происходитъ очень быстро, вслѣдъ за внѣшнимъ обособленіемъ конечности въ видѣ палочки, причемъ длина личинки въ это время равна приблизительно 12—13 мм. (фиксированной). У Anura же дифференцировка въ мезенхимѣ конечности начинается чрезвычайно поздно.

Е. Burnes (1898) считаетъ источникомъ мезенхимы конечности соматоплевру. Опыты, на основаніи которыхъ она пришла къ такому выводу, состояли въ томъ, что она выжигала вентральные отростки міотомовъ на мѣстѣ будущихъ зачатковъ конечности, и получала въ результатѣ вполне нормально развитую конечность, несмотря на то, что вентральные отростки не регенерировали. На основаніи этого, она и считаетъ, что конечность Amphibia развивается исключительно изъ соматоплевры, міотомы же даютъ вентральные отростки лишь для брюшной мускулатуры. Рисунки Burnes, изображающіе нормальное состояніе зачатка конечности, не кажутся мнѣ достаточно убѣдительными, такъ какъ на нихъ не видно рѣзкой границы между зачатками конечности и вентральнымъ отросткомъ міотома. Насколько я могла судить по изученнымъ мною поперечнымъ разрѣзамъ соотвѣтствующихъ стадій *Siredon pisciformis*, *Necturus* и *Rana temporaria*, у всѣхъ у нихъ наблюдается такой постепенный переходъ мезенхимы ко-

нечности въ вентральный отростокъ міотома, такъ что предположеніе, что нормально зачатокъ конечности развивается совершенно независимо отъ міотома, по моему мнѣнію, является маловѣроятнымъ. Что же касается опытовъ, то трудно рѣшить, была ли у клѣтокъ міотомовъ совершенно отнята возможность выселиться въ зачатокъ конечности. Съ другой стороны, легко предположить, что онѣ отдѣлились отъ міотомовъ уже раньше, оставаясь разсѣянными въ области будущей конечности, что, конечно, очень затруднило бы полное уничтоженіе ихъ при операциі.

Мнѣ эти соображенія приходятъ въ голову на основаніи интереснаго явленія—неодинаковой способности къ регенераціи на разныхъ стадіяхъ развитія переднихъ конечностей *Anura*. У нихъ полная регенерація происходитъ на самыхъ раннихъ стадіяхъ развитія, еще до замыканія перибранхіальной полости, т.-е. тогда, когда мезенхима зачатка конечности еще разсѣяна и связана съ мезенхимой туловища. На этой стадіи и производила Вугнес свои опыты, Вгаус (1906) же указываетъ, что на болѣе позднихъ стадіяхъ, которыя онъ бралъ для пересадокъ конечностей (*Combicator* 17—20 мм.), когда зачатокъ имѣетъ видъ плотной массы клѣтокъ, рѣзко отграниченной отъ окружающихъ тканей, регенерація не происходитъ. Вгаус объясняетъ это коррелятивнымъ дѣйствіемъ имѣющагося на раннихъ стадіяхъ зачатка шестой пары жаберныхъ дугъ и затылочной области. Я же думаю, что регенерація въ данномъ случаѣ не происходитъ потому, что зачатокъ такъ сильно сконцентрированъ, что при операциі весь матеріалъ для будущихъ мышцъ и скелета, заложенный въ этомъ зачаткѣ, отдѣляется сполна.

На основаніи всѣхъ этихъ соображеній, мнѣ кажется, что правильнѣе признать утвержденіе Field'a (1894 г.), что источникомъ мезенхимы зачатка конечности *Amphibia* служитъ, съ одной стороны, соматоплевра, которая даетъ зачатокъ будущаго скелета и соединительной ткани, съ другой стороны, вентральный отростокъ міотома, изъ котораго развиваются мышцы. Field изслѣдовалъ *Amblistoma punctatum*, *Rana silvatica* и *Bufo* и нашелъ, что вентральные отростки ихъ міотомовъ въ области конечности утолщены и переходятъ въ массу мезенхимы ея. Онъ находитъ даже, что у *Amblistoma* утолщеніе наружнаго края вентр. отростка міотома наблюдается для передней конечности въ шести міотомахъ. Такимъ образомъ, по мнѣнію Field'a, у *Amphibia*

Urodela даже сохранились нѣкоторые слѣды первичнаго метамернаго происхожденія конечности, по *Burnes* же не только эта первичная сегментация совершенно исчезла, но и вообще участіе міотома въ образованіи конечности замѣнено всецѣло получившей преобладающее значеніе соматоплеврой.

Когда личинка имѣетъ въ длину 8 mm., конечность *Sired. pisciformis* представляетъ изъ себя незначительное утолщеніе боковой стѣнки туловища. Измѣреніе длины, конечно, не является точнымъ указаніемъ на степень общаго развитія личинки, такъ какъ возможны довольно значительныя колебанія въ ростѣ и развитіи, тѣмъ не менѣе, величина все же приблизительно можетъ служить мѣркой для опредѣленія стадіи. На болѣе позднихъ стадіяхъ я руководствовалась числомъ пальцевъ конечности и степенью ихъ дифференцировки, что болѣе точно, чѣмъ общая длина тѣла, опредѣляетъ степень развитія конечности. На рисункѣ 1 (табл. III) изображенъ фронтальный разрѣзъ черезъ зачатокъ конечности 8 mm. личинки. Здѣсь невозможно провести рѣзкую границу между мезенхимой зачатка и мезенхимой туловища. Всѣ клѣтки зачатка совершенно однородны, ядра въ нихъ большія, овальныя; онѣ не плотно прилежатъ другъ къ другу и богаты протоплазмой, которая образуетъ отростки, соединяющіе ихъ между собою, а также съ мезенхимой туловища. Характернымъ для такихъ раннихъ стадій развитія является нахожденіе большого количества желтка въ видѣ неправильной формы интенсивно красящихся гемокальціемъ глыбокъ. Глыбки эти разсѣяны вездѣ въ туловищѣ и въ конечности (рис. 1 табл. III—vg). Эктодермъ въ области зачатка нѣсколько утолщенъ. Утолщеніе это представляетъ изъ себя слѣдствіе увеличенія размѣра эктодермальныхъ клѣтокъ, расположенныхъ въ два ряда, а не слѣдствіе увеличенія числа рядовъ ихъ. На нѣсколько болѣе поздней стадіи у личинки, 10 mm. длины, связь зачатка съ мезенхимой туловища совершенно теряется, и онъ представляетъ изъ себя овальное скопленіе плотно прилежащихъ другъ къ другу клѣтокъ. На рис. 2 табл. III изображенъ поперечный разрѣзъ черезъ зачатокъ конечности такой личинки. Границъ между клѣтками не видно, ядра крупны и въ нихъ часто наблюдаются каріокINETические фигуры, что указываетъ на интенсивный ростъ зачатка. Протоплазмы мало; вентральная мускулатура уже вполне развита (рис. 2 табл. III abm.) и красится по Блохману въ характерный для мускуловъ яркій желто-зеленый цвѣтъ. Желтка въ клѣткахъ

уже нѣтъ. Большіе, неправильной формы, куски его находятся лишь въ энтодермѣ кишки. По внѣшнему виду конечность на этой стадіи представляется въ видѣ продольно вытянутаго бугорка. Длина бугорка кажется больше дѣйствительной длины зачатка конечности, такъ какъ бугорокъ этотъ образуется не только скопленіемъ мезенхимныхъ клѣтокъ зачатка, но и хорошо развитымъ на этой стадіи пронефросомъ. Поэтому измѣреніе величины зачатка будущей конечности я дѣлала на срѣзахъ, не принимая во вниманіе внѣшній видъ его. Field считаетъ, что въ образованіи зачатка конечности участвуютъ шесть міотомовъ; у 10 мм. личинки зачатокъ конечности представляетъ изъ себя овальное утолщеніе сбоку туловища, причемъ дѣйствительная длина его лишь очень незначительно отличается отъ ширины. По моимъ измѣреніямъ на срѣзахъ длина его равна 350 μ ., а ширина въ дорсовентральномъ направленіи равна 300 μ .. Длина зачатка занимаетъ пространство, равное одному міотому; это указываетъ на очень сильную степень концентрации конечности.

Въ такомъ состояніи зачатокъ конечности остается довольно долго. Лишь у личинки 12 мм. длины наблюдается нѣкоторое слабое измѣненіе въ строеніи конечности; по внѣшнему виду она значительно развилась, сравнительно съ предыдущими стадіями; она не имѣетъ уже вида бугорка, нѣсколько вытянутаго вдоль тѣла, а представляетъ изъ себя широкой низкій конусъ, вершина котораго направлена вбокъ, нѣсколько внизъ и назадъ. На разрѣзахъ же видно, что вся конечность выполнена большимъ количествомъ недифференцированныхъ клѣтокъ съ крупными ядрами. Рѣзко отграниченный отъ мезенхимы конечности эктодермъ кажется вслѣдствіе того, что клѣтки его увеличены, утолщеннымъ, сравнительно съ остальнымъ эктодермомъ личинки. Что касается внутренней границы зачатка конечности, то она уже не такъ рѣзка, какъ на предыдущей стадіи. Здѣсь наблюдается довольно значительное отдѣленіе клѣтокъ въ дисто-проксимальномъ направленіи; отдѣляясь отъ плотной массы мезенхимы, клѣтки входятъ обратно въ туловище. Значеніе ихъ не совсѣмъ ясно для меня. Можетъ быть, онѣ представляютъ изъ себя зачатокъ скелета плечевого пояса, что, несомнѣнно, и происходитъ у Anura, у которыхъ скелетъ плечевого пояса развивается много раньше востанія плечевой мускулатуры въ туловище; а можетъ быть, здѣсь, у Urodela, это начало востанія въ туловище мышечныхъ зачатковъ. По строенію своему эти клѣтки ничѣмъ не отлича-

ются отъ остальныхъ клѣтокъ конечности. Болѣе вѣроятнымъ въ данномъ случаѣ для *Urodela* мнѣ кажется второе предположеніе, во-первыхъ, потому, что на самыхъ раннихъ стадіяхъ своего развитія выросты первичной мускулатуры заходятъ много дальше въ туловище, чѣмъ вентральная и дорсальная части скелета плечевого пояса, такъ что, повидимому, ростъ ихъ начинается раньше, чѣмъ развивается скелеть; во-вторыхъ, зачатокъ скелета съ самаго начала на стадіи прохондрального развитія представляетъ изъ себя плотное, богатое клѣтками, образованіе, выросты же первичной мускулатуры имѣютъ характеръ неплотныхъ клѣточныхъ скопленій, съ неопредѣленными границами, такъ что обратный ростъ ихъ въ туловище, вѣроятно, и начинается съ постепеннаго отдѣленія свободныхъ клѣтокъ, количество которыхъ увеличивается, и лишь позднѣе опредѣляются отдѣльными, не имѣющія опредѣленныхъ границъ, группы ихъ.

Здѣсь я сошлюсь на развитіе скелета у тритона, гдѣ ясно, что скелеть плечевого пояса развивается одновременно съ *Humerus* и слитно съ нимъ. Онъ имѣетъ видъ плотнаго скопленія клѣтокъ, представляющаго изъ себя продолженіе нѣсколько раньше развивающагося *Humerus*'а. Въ то время, какъ этотъ плотный зачатокъ скелета вростаеъ въ туловище, клѣтки первичной мускулатуры уже въ большомъ количествѣ вышли изъ конечности и окружаютъ его. Отдѣльныя группы, вслѣдствіе разбросанности клѣтокъ на этой стадіи, еще нельзя различить. Мнѣ кажется, что первыя клѣтки, отдѣляющіяся отъ общаго зачатка конечности *Sired. pisciformis*, являются мышечными клѣтками. Мнѣ не удалось наблюдать именно такой стадіи у *Sired. pisciformis* въ развитіи скелета, поэтому я лишь по аналогіи прихожу къ этому заключенію.

На слѣдующей реконструированной мною стадіи въ 13 мм. скелеть плечевого пояса уже хрящевой, причемъ надо замѣтить, что поясъ идетъ въ развитіи значительно впереди *Humerus*, что противорѣчитъ общему правилу, что въ конечности *Amphibia* сначала развивается *Humerus*. Это я дѣйствительно наблюдала, какъ я уже сказала, у тритона, а также это несомнѣнно для *Апуга*, у которыхъ разница въ развитіи *Humerus* и плечевого пояса очень значительна. Очевидно, что правило относительно прогрессивнаго развитія *Humerus* нельзя считать общимъ для всѣхъ амфибій.

У 13 мм. личинки вслѣдъ за обособленіемъ проксимальной

части *Humerus* и дуги плечевого пояса, причемъ суставъ между ними въ это время еще не образовался, начинается быстрая дифференцировка мышечныхъ зачатковъ. Съ обособленіемъ оси зачатка, изъ которой развивается скелетъ конечности, оставшаяся масса клѣтокъ распадается на два взаимно-противоположные слоя. Слои эти отдѣляются отъ оси и прилегаютъ больше къ эктодерму конечности. Часть клѣтокъ стягивается къ передней или латеральной сторонѣ конечности, другая къ задней или медиальной сторонѣ: это будущія мышцы—сгибатели и разгибатели. Такое раздѣленіе наблюдается лишь тамъ, гдѣ ось уже обособилась, т. е. на этой стадіи въ области проксимальной части *Humerus*, дистальная же часть конечности, вытянувшейся довольно сильно въ длину и имѣющей уже видъ заостренной къ концу палочки, выполнена недифференцированной массой клѣтокъ (рис. 15 табл. V, рис. 4 табл. III). Въ области плечевого сустава наблюдается то же раздѣленіе мышечныхъ зачатковъ, главнымъ образомъ на два слоя, вентральный и дорсальный, которые не являются сплошными, а въ свою очередь распадаются въ кранио-каудальномъ направленіи на переднюю и заднюю части, образуя такимъ образомъ лопасти или выросты, врастающіе изъ конечности въ туловище. Выросты эти, какъ я уже указывала выше, не имѣютъ строго определенной границы и состоятъ изъ неправильно расположенныхъ мезенхимныхъ клѣтокъ.

На реконструкціи этой стадіи, на рис. 15 (табл. V), ясно видно соотношеніе мышечныхъ зачатковъ и скелета. Скелетъ плечевого пояса состоитъ уже изъ хряща, тогда какъ проксимальная часть *Humerus*, который отстаетъ въ развитіи, еще прохондральная, дистальная же часть совсѣмъ еще не развита и теряется въ общемъ мезенхимномъ зачаткѣ конечности. Плечевой поясъ представляетъ изъ себя дугу, обращенную вершиной наружу и вбокъ; концы дуги лежатъ на вентральной и дорсальной сторонахъ туловища. Коракоидъ и лопатка узки и длинны, почти цилиндрической формы, лишь слабо сплющены снаружи внутрь. На границѣ между ними выступаетъ въ краниальномъ направленіи *Procoracoideum*, который на этой стадіи развитія по величинѣ лишь немного меньше коракоида и равенъ лопаткѣ. Что касается плечевого сплетенія, то оно здѣсь уже вполне образовалось, и отдѣльные нервы отъ него идутъ къ выростамъ первичной мускулатуры, состоящимъ изъ массы клѣтокъ, безъ какой бы то ни было гистологической дифференцировки. Отъ этого сплетенія въ

конечность входятъ, теряясь въ мезенхимѣ ея, *Nervi brachiales longi superior et inferior* (рис. 15 табл. V—nbli, nbis).

Направление и характеръ выростовъ первичной мускулатуры уже довольно рѣзко выражены. Дифференцировка мышцъ начинается въ плечевомъ суставѣ; нѣсколько позднѣе дистально отъ него мышечные зачатки распадаются на сгибатели и разгибатели плеча. Въ туловище же мышечные зачатки врастаютъ въ видѣ выростовъ, направленныхъ дорсально и вентрально, а также впередъ и назадъ, т. е. въ четырехъ взаимно перпендикулярныхъ направленихъ. Этихъ выростовъ у *Siredon pisciformis* пять. Два изъ нихъ направляются вентрально, одинъ, назовемъ его переднимъ вентральнымъ (рис. 15 табл. V—av.), лежитъ противъ коракоида, не прилегая къ нему вплотную, онъ далеко заходитъ за его вентральный край; другой выростъ растетъ косо въ вентро-каудальномъ направленіи—это задній вентральный выростъ (рис. 15 табл. V—pv), онъ развитъ слабѣе передняго, но и онъ тоже въ вентральномъ направленіи заходитъ дальше, чѣмъ дуга скелета плечевого пояса, поэтому на фронтальномъ разрѣзѣ оба эти выроста ясно видны и тогда, когда скелета уже не видно (ср. рис. 3 табл. III—av, pv).

Дорсально направляются тоже два выроста; въ дорсо-каудальномъ направленіи растетъ чрезвычайно еще слабо развитой задній дорсальный выростъ (рис. 15 табл. V—pd), впереди него, доходя до задняго края лопатки, а дорсально, заходя много дальше нея, находится передній дорсальный выростъ (рис. 15 табл. V—ad). Онъ больше другихъ выростовъ и по толщинѣ слоя клѣтокъ, образующихъ его, и по пространству, занимаемому имъ. Частью онъ загибается на вентральную сторону на уровнѣ *proso-gasoideum*. На фронтальныхъ разрѣзахъ видно, что и дорсальные выросты, подобно вентральнымъ, заходятъ дорсально дальше, чѣмъ скелетъ плечевого пояса.

Какъ я уже сказала, передній дорсальный выростъ отличается отъ другихъ большими размѣрами, но не только это характерно для него, но и неодинаковое строеніе его съ другими выростами мускулатуры. Часть этого выроста, прилежащая къ лопаткѣ, совершенно тождественна съ другими тремя выростами, т. е., какъ видно на рис. 6 табл. III, состоитъ изъ массы неправильно расположенныхъ мезенхимныхъ клѣтокъ. Часть же его, прилежащая къ *proso-gasoideum* и къ основанію лопатки, имѣетъ совершенно особое строеніе; эта часть представляетъ изъ себя

полый выростъ, стѣнки котораго образованы эпителиально расположенными клетками; полость эта ясно видна на протяженіи нѣсколькихъ 10-м. фронтальныхъ срѣзовъ. Одинъ изъ такихъ срѣзовъ изображенъ на рис. 4 III-ей табл. Разрѣзь прошелъ черезъ часть передняго дорсальнаго выроста, лежащую противъ перерѣзаннаго здѣсь поперекъ *proso-gasoideum* (рис. 4 табл. III—*phi*); подъ *proso-gasoideum* лежитъ проксимальная часть *Humerus* въ видѣ плотнаго прохондральнаго образования. На рисункѣ же 5 (табл. III—*phi*) видна часть полаго выроста, прилежащая къ основанію лопатки. Она на разрѣзѣ имѣетъ видъ мышечной почки, растущей изъ общей массы мышечнаго зачатка конечности въ туловище. Здѣсь въ области основанія лопатки, очевидно, и есть мѣсто вростанія полаго зачатка, который потомъ лишь загибается на брюшную сторону къ *proso-gasoideum*. Въ области *proso-gasoid'a* (рис. 4 табл. III—*phi*) разрѣзь черезъ полый зачатокъ не имѣетъ вида почки: полость его не переходитъ въ межклеточныя пространства мезенхимы конечности, и она со всѣхъ сторонъ окружена стѣнкой изъ клетокъ. На разрѣзѣ же, изображенномъ на рис. 5 табл. III, видно ясно, что полость мускульной почки, врастающей въ туловище, дистально переходитъ въ межклеточныя пространства мезенхимы конечности.

Теперь перейдемъ къ пятому выросту; онъ имѣетъ такое же строеніе, какъ полая часть передняго дорсальнаго выроста, хотя далеко не такъ рѣзко выраженное. Лежитъ онъ позади *Humerus*, положеніе его ясно изъ рис. 5 табл. III, гдѣ разрѣзь прошелъ черезъ оба полые выроста. Какъ видно, они являются зачатками мускуловъ антагонистовъ, такъ какъ идутъ параллельно другъ другу и параллельно *Humerus* (ср. рис. 4 табл. III) и направляются къ разнымъ поверхностямъ основанія лопатки. Часть передняго дорсальнаго выроста направляется къ наружной поверхности лопатки и *proso-gasoideum* (ср. рис. 4 и 5 табл. III). Пятый же выростъ—зачатокъ группы *M-li anconeі*, который я буду называть *anconeus communis*, такъ какъ распаденіе его на четыре мышцы происходитъ лишь на позднихъ стадіяхъ развитія, направляется къ внутренней поверхности лопатки, къ заднему ея краю около сустава.

Ни въ одномъ изъ этихъ выростовъ мускулатуры не видно и слѣда какой бы то ни было иной гистологической дифференцировки, кромѣ вышеуказанныхъ особенностей передней части передняго дорсальнаго выроста и пятаго выроста—зачатка *M. an-*

coneus communis. Здѣсь нѣтъ и слѣдовъ мышечныхъ волоконъ. При окраскѣ по Блохману вся плазма красится въ голубой цвѣтъ, тогда какъ на болѣе позднихъ стадіяхъ еще не совсѣмъ развитыя мышцы красятся въ темный сине-зеленый цвѣтъ, который и является характернымъ именно для молодыхъ мышцъ, такъ какъ онъ существенно отличается отъ цвѣта, свойственнаго взрослымъ, вполне развитымъ мышцамъ, отличающимся яркимъ желто-зеленымъ оттѣнкомъ.

Для большаго уясненія расположенія зачатковъ первичной мускулатуры, я опишу подробнѣе нѣсколько фронтальныхъ разрѣзовъ, на которые я уже ссылалась при описаніи мышечныхъ зачатковъ конечности на стадіи 13 mm., на которой сдѣлана реконструкція рис. 15 табл. V. На рисункѣ 3 т. III разрѣзь прошелъ вентральнѣе коракоида, а потому здѣсь видны лишь оба вентральные выроста (av, pv); по направленію къ свободной конечности они сливаются въ общій мезенхимный зачатокъ, въ туловищѣ же расходятся, образуя двѣ лопасти; передняя, направляющаяся краниально, доходитъ до *ramus intestinalis nervi vagi* (r. i. n. X), который у болѣе взрослога животнаго (ср. рис. 17 табл. VI) находится подъ коракоидомъ, здѣсь же коракоида нѣтъ; это указываетъ на то, что при дальнѣйшемъ развитіи и мускулатура, и скелетъ плечевого пояса сильно разрастаются въ вентральномъ направленіи, такъ что вентральная граница ихъ на этой стадіи далеко еще не достигаетъ своего окончательнаго положенія. Задняя лопасть направлена вершиной каудально и значительно слабѣе передней (pv). Ядра въ этихъ выростахъ расположены неправильно, всѣ круглы и одинаковы по строенію. Туловищная мускулатура уже вполне развита. Ядра въ ней сильно вытянуты вдоль оси волоконъ, велики и не такъ интенсивно красятся, какъ ядра зачатковъ первичной мускулатуры. Ясно видны мышечныя волокна и поперечная полосатость.

Болѣе дорсально прошедшій разрѣзь изображенъ на рис. 4 т. III. Къ поперечно перерѣзанному *procoxaeoideum* еще не прилегаютъ полая часть передняго дорсальнаго выроста, отличающаяся, какъ я уже описала, особымъ строеніемъ сравнительно съ другими мышечными зачатками (rho). Полость ясно видна, она здѣсь не сообщается съ конечностью, на основаніи чего я и считаю, что эта часть выроста не вырастаетъ отсюда, а лишь загибается сюда со спинной стороны. Здѣсь же видно, насколько *Humerus* сильно отстаютъ въ развитіи отъ плечевого пояса (H). Онъ подходитъ

къ *proscapuloideum* (Pc) въ видѣ прохондральнаго зачатка, суставъ еще не выраженъ ясно, такъ что на реконструкціи для ясности мнѣ пришлось нѣсколько схематизировать его, придавъ *Humerus* болѣе опредѣленную форму и не изобразивъ массы клѣтокъ между нимъ и скелетомъ пояса, такъ какъ реконструкція, вслѣдствіе неопредѣленности мышечныхъ зачатковъ, и такъ чрезвычайно сложна. Между *Humerus* и мышечнымъ зачаткомъ проходитъ *perivus brachialis longus inferior* (nbli), позади *Humerus* видна часть плечевого сплетенія (Plx) и сосудъ, а позади нихъ находится основаніе задняго вентрального выроста (pv). Слѣдующіе два разрѣза (рис. 5 и 6 т. III) прошли черезъ лопатку, которая въ поперечномъ сѣченіи почти кругла и лишь слегка сплющена снаружи внутрь, такъ что она имѣетъ почти цилиндрическую форму (Sc). Передняя полая часть передняго дорсальнаго выроста здѣсь разрѣзана какъ разъ по направленію ея роста, такъ какъ полость выроста сообщается съ межкѣлочными пространствами общаго зачатка конечности (рис. 5 т. III—phi); эктодермъ, одѣвающий конечность, слегка утолщенъ. Сходное же строеніе съ полой частью передняго дорсальнаго выроста имѣетъ выростъ, изъ котораго развивается *M-lus anconeus communis*, хотя полость его слабѣе выражена (рис. 5—ac) и онъ занимаетъ меньшее пространство, такъ что его можно наблюдать на меньшемъ числѣ разрѣзовъ. На рисункѣ 6 т. III разрѣзъ прошелъ черезъ заднюю часть передняго дорсальнаго выроста и черезъ задній дорсальный выростъ (ad, pd) въ области дорсальнаго конца лопатки, которая лежитъ близъ передняго выроста (Sc). Передній дорсальный выростъ, какъ и другіе выросты, направляющіеся къ скелету пояса, не подходитъ вплотную къ скелету лопатки, онъ въ этой части своей совершенно подобенъ другимъ выростамъ первичной мускулатуры, т.-е. представляетъ изъ себя скопленіе однородныхъ клѣтокъ. На этомъ разрѣзѣ, медиально отъ мышечныхъ зачатковъ, лежатъ перерѣзанные поперекъ III и IV спинальные нервы, здѣсь они еще не соединились въ сплетеніе (N III и N IV).

Такимъ образомъ на этой стадіи мы, хотя еще не находимъ развившихся мышцъ, но все же уже можемъ наблюдать главное направленіе развитія и роста ихъ, выраженное въ образованіи отдѣльныхъ группъ клѣтокъ, причемъ каждая группа представляетъ изъ себя зачатокъ мышцы или даже группы мышцъ. На слѣдующихъ стадіяхъ происходитъ дифференцировка этихъ первичныхъ зачатковъ, превращеніе ихъ въ мышцы и, наконецъ,

прикрѣпленіе этихъ мышцъ къ поясу, который сильно разрастается. Всѣ эти выросты представляютъ изъ себя зачатки первичной мускулатуры, какъ ее называетъ Сѣверцовъ, т. е. изъ нихъ развивается мускулатура, источникомъ которой служитъ мезенхима зачатка свободной конечности, причемъ ростъ мускуловъ идетъ въ направленіи отъ конечности къ туловищу, т. е. въ дисто-проксимальномъ направленіи. На слѣдующей стадіи, когда личинка достигаетъ длины въ 14 мм., прежде всего бросается въ глаза сильное прогрессивное развитіе скелета плечевого пояса (рис. 16 табл. V). Особенно увеличился коракоидъ, онъ широкъ, хотя еще не доходитъ до медіальной линіи и не встрѣчается съ коракоидомъ другой стороны. Глубокая вырѣзка отдѣляетъ его отъ *proscapuloideum* (i. co.); можетъ быть, это будущее отверстіе для *ner. suprascapuloideus*, хотя я не прослѣдила дальнейшей судьбы этой вырѣзки, сростаются ли ея верхніе края, образуя изъ нея отверстіе для нерва, или она такъ и остается вырѣзкой, отдѣляющей коракоидъ отъ *proscapuloideum*. Это предположеніе мнѣ кажется правдоподобнымъ, такъ какъ такимъ образомъ черезъ сростаніе краевъ вырѣзки образуются отверстія для нервовъ въ тазовомъ поясѣ.

Лопатка тоже увеличилась въ длину, но все еще очень узка; по поперечному разрѣзу, на которомъ она имѣетъ почти форму круга, видно, что форма ея цилиндрическая. На реконструкціи ея форма неясна, потому что реконструкція эта сдѣлана по фронтальнымъ разрѣзамъ, на которыхъ лопатка рѣжется поперекъ, слѣдовательно, реконструируется сильно въ ракурсѣ, что очень трудно передать на рисункѣ (рис. 16—Sc).

Что касается *Proscapuloideum*, то его относительная величина нѣсколько меньше, такъ какъ другія части скелета пояса выросли больше, чѣмъ онъ, но абсолютно и онъ сильно выросъ сравнительно съ предыдущей стадіей (Pc). Хрящъ вездѣ въ плечевомъ поясѣ вполне развитъ. *Humerus* тоже уже состоитъ изъ хряща, хотя значительно болѣе молодого, чѣмъ хрящъ плечевого пояса. Дистальный конецъ его переходитъ въ прохондральный зачатокъ *Radius* и *Ulna*, а проксимальный вполне развитъ; на немъ образовалась суставная головка и *Processus lateralis Humeri* (PL). Между *Humerus* и плечевымъ поясомъ образовался суставъ, это дало конечности возможность движенія; она на этой стадіи лишь немного по внѣшней формѣ своей отличается отъ палочкообразной конечности предыдущей стадіи; она

лишь нѣсколько длиннѣе и потому относительно тоньше; т.-е. имѣетъ еще болѣе цилиндрическую форму, хотя тоже заострена на концѣ. Въ развитіи мышцъ интересно на этой стадіи развитие *M-lus procoraco-humeralis* изъ полой передней части передняго дорсальнаго выроста и начало гистологической дифференцировки мышцъ. Часть передняго дорсальнаго выроста, отличающаяся особымъ строеніемъ, прилежащая къ *procoracoideum*, теряетъ связь съ этимъ выростомъ и прирастаетъ своимъ проксимальнымъ концомъ къ *procoracoideum*; сильно развившись гистологически, она уже не имѣетъ вида зачатка или почки, вросшающей въ туловище, какъ на предыдущей стадіи, а является здѣсь уже молодымъ мышечнымъ пучкомъ. Это первый мускулъ плечевого пояса, онъ хорошо развитъ и рѣзко обособленъ отъ остальныхъ зачатковъ, отличаясь отъ нихъ гистологическимъ развитіемъ. Онъ идетъ отъ *Processus later. Humeri* къ *procoracoideum*. Точки его прикрѣпленія вполне опредѣляютъ его: это *M-lus procoraco-humeralis* (рис. 7-й табл. III—*phu*). Вторымъ по развитіи мускуломъ является развившійся изъ пятаго выроста первичной мускулатуры, тоже отличающійся по своему строенію, *M-lus anconeus communis*, изъ котораго лишь много позднѣе развиваются четыре *anconeus*. *M-lus anconeus communis* по положенію своему представляетъ изъ себя антагониста *M-li procoraco-humeralis* (ср. рис. 8 т. III). Это видно уже изъ расположенія ихъ зачатковъ, какъ мы видѣли на предыдущей стадіи (ср. рис. 5 т. III—*ac, phu*). *M-lus procoraco-humeralis*, какъ видно изъ точекъ его прикрѣпленія, сообщаетъ конечности движеніе впередъ вдоль тѣла; *M-lus* же *ancon communis* двигаетъ конечность назадъ вдоль тѣла; такимъ образомъ оба эти первые мускулы сообщаютъ конечности первое движеніе вдоль тѣла взадъ и впередъ, т. е. въ краниокаудальномъ направленіи. Оба мускула не только вслѣдствіе ранняго ихъ обособленія отъ остальныхъ зачатковъ, но и вслѣдствіе прогрессивнаго гистологическаго развитія, являются первыми мускулами плечевого пояса, сообщающими конечности способность къ первому элементарному движенію. Что касается ихъ гистологическаго развитія, то мышечныхъ волоконъ здѣсь еще нѣтъ, но строеніе ихъ уже ясно волокнистое вслѣдствіе того, что клѣтки, образующія эти мышцы, очень вытянуты вдоль оси мышцы, ядра ихъ сильно увеличены и тоже вытянуты. Такое расположеніе клѣтокъ въ *M-lus procoraco-humeralis* наблюдается на протяженіи всей мышцы, въ *m-lus* же *ancon. commun.* лишь въ его про-

ксимальной части, т. к. дистально онъ переходитъ въ общую массу мезенхимнаго зачатка разгибателей конечности.

Въ другихъ выростахъ первичной мускулатуры гистологическая дифференцировка еще не началась, кромѣ передняго вентрального выроста, въ которомъ наблюдается увеличеніе ядеръ, удлиненіе ихъ формы и расположеніе ихъ вдоль отъ будущей мышцы. Эти измѣненія происходятъ въ проксимальномъ концѣ зачатка, но выражены слабѣе, чѣмъ въ *m. anson. commun.* и особенно *m. psoasico-humeral.* Это начало образованія мышечныхъ волоконъ, наблюдающееся въ трехъ пунктахъ, отмѣчено мною на реконструкціи штриховкой (рис. 16 табл. V).

Вслѣдствіе сильнаго прогрессивнаго развитія коракоида, передній вентральный выростъ, который, кромѣ двухъ первыхъ наиболѣе развившихся мускуловъ, является наиболѣе развитымъ изъ первичныхъ выростовъ, уже не заходитъ за вентр. край скелета, какъ на предыдущей стадіи. Этого еще не наблюдается на дорсальной сторонѣ, гдѣ передній дорсальный выростъ, теперь утратившій свою часть, прилежащую къ *psoasicoideum*, далеко заходитъ за границы лопатки. Очевидно, что не только въ скелетѣ вентральная часть развивается быстрѣе дорсальной, но и вентральные мышечные зачатки, можетъ быть, въ связи съ ускореніемъ развитія скелета коррелятивно развиваются быстрѣе дорсальныхъ зачатковъ.

Для уясненія всего выше сказаннаго, я, какъ и для предыдущей стадіи, опишу рядъ фронтальныхъ разрѣзовъ изъ той серіи, по которой сдѣлана описанная реконструкція. На рисункѣ 7 табл. III разрѣзъ прошелъ въ области *psoasicoideum*, который рѣзко отграниченъ отъ окружающихъ тканей и имѣетъ опредѣленные контуры; какъ длина его, такъ и толщина очень значительны (Pc), къ его верхнему концу прикрѣпляется *M-lus psoasico-humeralis*, въ которомъ уже ясно видны мышечныя волокна (*ph*). Подъ *psoasicoideum* лежитъ продольно разрѣзанный *Humerus*, хрящъ котораго значительно моложе хряща *psoasicoideum*. Развитие плечевого сустава закончено, и проксимальный конецъ *Humerus* уже имѣетъ суставную головку. Этотъ рисунокъ приблизительно соответствуетъ рисунку 5 предыдущей стадіи, только здѣсь разрѣзъ прошелъ нѣсколько дорсальнѣе, чѣмъ на рисункѣ 5-омъ. На рисункѣ 8 табл. III на разрѣзѣ виденъ *M-lus anconeus communis*, прикрѣпляющійся къ заднему краю внутренней поверхности лопатки. Лопатка, какъ я уже сказала,

имѣетъ цилиндрическую форму, т. к. поперечный разрѣзъ ея почти круглый (Sc). Какъ видно на рисункѣ, и *M-lus anconeus communis* отличается уже волокнистымъ строеніемъ (ac). Въ дистальномъ концѣ конечности можно видѣть раздѣленіе мезенхимнаго зачатка мышцъ на зачатки сгибателей и разгибателей (flx, ext). Между ними плотное скопленіе клѣтокъ представляетъ изъ себя прохондральный зачатокъ *Ulnae*.

Такимъ образомъ на этой стадіи дифференцировка въ конечности пошла значительно дальше, чѣмъ на предыдущей. До локтя скелетъ и главныя группы мышцъ уже развиты; *Humerus* весь хрящевой, съ двухъ сторонъ къ нему прилегають зачатки мускуловъ. Ниже локтя выдѣлился лишь прохондральный скелетъ предплечья съ еще слабо выраженными зачатками мускуловъ сгибателей и разгибателей, дистальный же конецъ конечности выполненъ совершенно однородными еще клѣтками.

На рисункѣ 9 табл. III разрѣзъ прошелъ черезъ лопатку и дорсальные выросты первичной мускулатуры. Такъ какъ здѣсь перерѣзано поперекъ плечевое сплетеніе и сосудъ (Plx), то очевидно, что лопатка (Sc) здѣсь перерѣзана у своего основанія, потому что именно у основанія ея близъ соединенія ея съ *Humerus* входятъ въ свободную конечность нервы и сосуды. Передній дорсальный выростъ развитъ сильнѣе задняго, который состоитъ лишь изъ одного слоя клѣтокъ (ad, pd).

Далѣе на нѣсколько болѣе поздней стадіи, съ двумя едва намѣченными не рѣзко выраженными пальцами, мы видѣли почти вполне развитую плечевую мускулатуру. Реконструкція (рис. 17 табл. VI) такой личинки сдѣлана мною по сагитальнымъ разрѣзамъ. Скелетъ у нея уже почти вполне развитъ. Лопатка въ дорсальномъ направленіи доходитъ до *Proepiphros*, контуръ котораго нанесенъ на реконструкціи. Основаніе лопатки значительно шире вершины ея. Величина ея не только абсолютно, но и относительно *proscopicoideum* сильно возросла. *Proscopicoideum*, на предыдущей реконструкціи представлявшій изъ себя выростъ у основанія лопатки, по величинѣ почти равный коракоиду, теперь чрезвычайно уменьшился и является лишь не рѣзко выступающимъ выростомъ на границѣ сильно разросшихся коракоида и лопатки. Форма *Humerus* вполне опредѣлилась не только въ проксимальной части, но и въ дистальной. Что касается *Radius Ulnae*, то и они здѣсь уже хрящевые, но я реконструировала лишь ихъ общіе контуры, также какъ и *carpus*, *metacarpus* и фаланги,

прохондральный скелетъ которыхъ уже выдѣлился изъ общей массы мезенхимы дистальнаго конца конечности. Детальное же изученіе ихъ развитія, не являясь необходимымъ для изучаемаго мною вопроса, потребовало бы большого труда. Поэтому на моей реконструкціи лишь обозначены границы скелета свободной конечности дистально отъ Humerus, также какъ и границы зачатковъ мускулатуры; ихъ—два слоя, будущіе сгибатели и разгибатели. Это относится также и къ слѣдующей реконструкціи рис. 18 табл. VII, гдѣ тоже намѣчены лишь общія границы скелета и слоевъ мышцъ.

Гистологическая дифференцировка мышечныхъ зачатковъ началась во всѣхъ выростахъ первичной мускулатуры; разница лишь въ степени этой дифференцировки. Въ опередившихъ въ развитіи остальныхъ мышцы *M-lus procoraco-humeralis* и *M-lus anconeus complanis* на этой стадіи развились уже настоящія мышечныя волокна, хотя относительная величина этихъ мышцъ и значеніе ихъ сильно упали. Это относительное уменьшеніе [*M. procoraco-humeralis* произошло въ связи съ упадкомъ *procoracoideum* (рис. 17 табл. VI—Pc, рhu). *Anconeus* тоже на этой стадіи лишь незначительно сильнѣе развитъ, чѣмъ догоняющій его въ развитіи антагонистъ его, сгибатель предплечья *M-lus humero-antibrachialis* (ha). Передній дорсальный выростъ на этой стадіи представляетъ собою вполне развившійся мускулъ; это *M-lus suprascapularis*, идущій отъ *Processus lateralis Humeri* и наружной поверхности лопатки, гдѣ онъ и прикрѣпляется (ssc). Слѣдовательно, передній дорсальный выростъ, изображенный на реконструкціи на рис. 15 табл. V, является зачаткомъ двухъ мышцъ—*M-lus procoraco-humeralis*, который очень рано отдѣляется и опережаетъ въ развитіи другія мышцы, и *m-lus suprascapularis*. Клетки, входящія въ составъ этого послѣдняго, всѣ вытянуты въ волокна, ядра ихъ длинны и расположены по направлению его длинной оси. Тѣ же явленія наблюдаются въ заднемъ дорсальномъ выростѣ, но лишь въ его проксимальномъ концѣ, дистальный же его конецъ, прикрѣпляющійся къ *Humerus*, гистологически еще не измѣненъ и состоитъ изъ мезенхимныхъ клѣтокъ, съ круглыми ядрами (рис. 17 табл. VI—ld). Это *m-lus latissimus dorsi*, идущій у взрослога животнаго отъ *Processus lateralis Humeri* къ фасціи спины. Такимъ образомъ задній дорсальный выростъ является зачаткомъ лишь одного мускула, а не группы ихъ, какъ передній. То же самое можно сказать о заднемъ вентральномъ выростѣ: изъ него развиваются только одинъ *M-lus*

pectoralis (pt.). Слѣдовательно, оба эти выроста съ развитіемъ не распадаются больше на отдѣльныя мышцы, а, лишь измѣняясь гистологически, даютъ каждый одинъ мускуль. На этой стадіи и въ вентральномъ заднемъ зачаткѣ гистологическое развитіе не полное, развитъ тоже лишь проксимальный конецъ мускула, но по размѣрамъ своимъ этотъ выростъ больше дорсального. Здѣсь сказывается общее ускореніе въ развитіи вентральной стороны, на что я уже указывала при описаніи предыдущей стадіи.

Наиболѣе значительныя измѣненія наблюдаемъ мы въ переднемъ вентральномъ выростѣ. Онъ распался на три части. Средняя, наибольшая и гистологически наиболѣе развитая, начинаясь отъ *Processus lateralis Humeri*, покрываетъ коракоидъ (рис. 17 табл. VI sc.). Это *M-lus suprascoracoideus*. Это уже вполне развитой мускуль, но онъ еще не всѣмъ своимъ проксимальнымъ краемъ прикрѣпленъ къ коракоиду, также какъ и *M-lus suprascapularis*, который тоже еще не всѣмъ своимъ краемъ прикрѣпленъ къ лопаткѣ. Кзади отъ *M-lus suprascoracoideus* находится скопленіе клѣтокъ. Это задняя часть передняго вентрального выроста; здѣсь клѣтки неправильны, съ круглыми ядрами, и нѣтъ слѣда какой бы то ни было гистологической дифференцировки. По положенію этого зачатка можно заключить, что это будущіе *M-li coraco-brachiales longus et brevis* (cbl—cbb). Впереди *M-lus suprascoracoideus* находится также скопленіе клѣтокъ, примыкающее къ *M-lus proscoraco-humeralis*. Эта часть передняго вентрального выроста, находясь почти противъ *proscoracoideum*, съ ростомъ его въ краниальномъ направленіи (ср. рис. 18 т. VII—Pe) присоединяется къ *M. proscoraco-humeralis*, и онъ-то и является зачаткомъ той наименьшей части *M-li proscoraco-humeralis*, которая иннервируется, какъ и всѣ дериваты вентральныхъ выростовъ, отъ *Plexus inferior* вѣтвью *nervi suprascoracoidei* (рис. 17 табл. VI—phu. v.). Такимъ образомъ описанный мною до сихъ поръ *M-lus proscoraco-humeralis* не вполне гомологиченъ одноименному мускулу взрослому животнаго, а равенъ лишь его дорсальной большей части, иннервируемой нервомъ верхняго плечевого сплетенія (вѣтвью *suprascapularis*). Лишь такимъ двойственнымъ происхожденіемъ этого мускула частью отъ дорсального, частью же отъ вентрального выростовъ первичной мускулатуры и можно объяснить его смѣшанную иннервацию отъ обоихъ сплетеній. Вентральная часть его присоединяется лишь позднѣе къ уже вполне развитой дорсальной части. Она отдѣляется отъ передняго вентрального вы-

роста и увлекаетъ за собой вѣтвь *nervi suprascoracoidei*, иннервирующаго среднюю порцію этого выроста. Я думаю, что именно суженіе и ростъ впередъ *proscoracoidei* повело къ сліянію этихъ двухъ бывшихъ самостоятельными частей *M-li proscoraco-humeralis*.

Итакъ передній вентральный выростъ есть зачатокъ цѣлой группы мышцъ. Изъ него развиваются: вентральная часть *M-li proscoraco-humeralis*, *M-lus suprascoracoideus* и *M-li coraco-brachiales longus et brevis*. Слѣдовательно, оба передніе выроста, дорсальный и вентральный, претерпѣваютъ гораздо большія измѣненія въ теченіе развитія, чѣмъ задніе выросты. И здѣсь вентральный выростъ больше дорсальнаго, и дифференцировка его сильнѣе. Такимъ образомъ по интенсивности хода развитія и степени дифференцировки, передніе выросты идутъ впереди заднихъ и соответствующіе вентральные впереди дорсальныхъ. Таковъ общій ходъ развитія мышцъ плечевого пояса. Ростъ ихъ происходитъ, очевидно, въ ихъ исходномъ пунктѣ, т.-е. въ концахъ ихъ прикрѣпленія къ *Humerus*, т. к. гистологическая дифференцировка начинается въ проксимальныхъ концахъ, а дистальные еще долго остаются не дифференцированными, состоящими изъ массы мезенхимныхъ клѣтокъ (ср. рис. 17 табл. VI—pt, ld).

Къ этой реконструкціи я прилагаю лишь одинъ рисунокъ сагиттальнаго разрѣза въ проксимальной части *Humerus* (рис. 10 табл. III) для сравненія степени развитія мышцъ и для опредѣленія ихъ расположенія относительно головки *Humerus* (H). Хрящевой *Humerus* разрѣзанъ на уровнѣ суставной головки его, направо отъ него видна надхрящница коракоида въ видѣ массы клѣтокъ, срѣзанныхъ съ суставной поверхности коракоида (Co); къ нему подходятъ волокна *M-li suprascoracoidei* (sc), сверху и снизу отъ котораго находятся массы вытянутыхъ клѣтокъ: это зачатки вентральной части *M. proscor. humer.* (phu. v.) и *M-li coraco-brach. longus et brevis* (cbl+cbb). Подъ *Humerus* идутъ съ дорсальной на вертикальную сторону нервы и сосуды, которые здѣсь перерѣзаны поперекъ. Надъ *Humerus* лежитъ дорсальная часть *M-li proscor.-humeral.* съ развитыми уже мышечными волокнами. Лопатки на разрѣзѣ не видно, только часть *M-li suprascapul.* попала на разрѣзъ слѣва отъ *Humerus* (ssc). Ниже этого мускула виденъ проксимальный конецъ *M-li latissimi dorsi* (ld), а вправо и внизъ отъ *Humerus* и коракоида лежитъ проксимальная часть *M-li pectoralis* (pt), къ которому подходитъ *nervus pectoralis* (n. pt.). На этой стадіи, какъ мы видимъ, къ двумъ первымъ му-

скуламъ, движущимъ конечность въ краніо-каудальномъ направленіи, присоединяются два уже вполне развитые мускула, движущіе конечность въ дорсо-вентральномъ направленіи; это *M-lus supracoracoideus* и *M-lus suprascapularis*. На рис. 10 ясно, что оба эти вновь развившіеся мускула расположены подъ прямымъ угломъ къ направленію *M-lus procoraco-humeralis*; то же видно и на реконструкціи (рис. 17 табл. VI).

Задніе же усложняющіе первичныя движенія конечности вырастаютъ развиваются въ *M-lus latissimus dorsi* и *M-lus pectoralis*. Они сообщаютъ конечности движенія подъ нѣкоторымъ угломъ къ первоначальнымъ двумъ взаимно перпендикулярнымъ направленіямъ. Оба эти выроста, являясь, такъ сказать, позднѣйшимъ дополненіемъ къ первичнымъ выростамъ, отстаютъ отъ нихъ въ развитіи. Еще болѣе отстаетъ въ развитіи часть передняго вентральнаго выроста, развивающаяся въ *M-li coraco-brach. longus et brevis*, т. к. эти мышцы, не будучи необходимыми для первоначальныхъ элементарныхъ движеній, лишь усложняютъ ихъ и придаютъ имъ, м. б., большую точность и разнообразіе.

Описаніемъ мускулатуры двухпалой личинки я и закончу описаніе развитія первичной мускулатуры. На реконструкціи рис. 18 табл. VII изображена конечность двухпалой личинки *Siredon pisciformis*. Скелетъ плечевого пояса мало отличается отъ предыдущей стадіи. Только *procoracoideum* сталъ уже, чѣмъ былъ, и поэтому онъ снова рѣзко выдается на границѣ лопатки и коракоида, хотя здѣсь онъ уже ближе къ послѣднему, чѣмъ къ лопаткѣ; это въ зависимости отъ сильнаго роста коракоида, который теперь сталъ самой крупной частью скелета плечевого пояса. Скелеты предплечья, *carpus* и фалангъ не реконструированы мною детально, но, какъ и на предыдущей стадіи, реконструированы лишь общіе контуры ихъ. Отдѣльныя мышцы здѣсь уже вполне обособились и образовали мышечные пучки, прикрѣпленные къ различнымъ частямъ скелета плечевого пояса, границы котораго теперь заходятъ дальше, чѣмъ границы мышцъ, прикрѣпленныхъ къ нему, т. е. соотношенія величинъ скелета и мышцъ стали обратными, сравнительно съ ранними стадіями. Во всѣхъ мышцахъ на всемъ протяженіи ихъ длины развиты мышечныя волокна, такъ что зачатковъ уже нѣтъ; всѣ онѣ превратились въ молодыя мышцы, которыя отличаются отъ много раньше нихъ развившихся туловищныхъ и жаберныхъ мышцъ лишь большимъ количествомъ ядеръ, нѣсколько болѣе интенсивной окраской и

синеватымъ оттѣнкомъ ея при окраскѣ по Блохману вслѣдствіе большаго количества протоплазмы между фибриллами.

M-li pectoralis и *latissimus dorsi* значительно расширились и приняли вѣрообразную форму, характерную для нихъ во взросломъ состояніи (ср. рис. 18 табл. VII, рис. въ текстѣ А и В); *M-lus latissimus dorsi* частью покрываетъ *M-lus suprascapularis*, какъ и во взросломъ состояніи, но *M-lus pectoralis* еще не распался на двѣ порціи: на переднюю, покрывающую заднюю часть *M-lus suprascoracoideus*, и на заднюю, направляющуюся каудально и оканчивающуюся въ брюшной фасціи. Онъ весь лежитъ свободно, не покрывая *M-lus suprascoracoideus*, даже не прилегая къ коракоиду. Такое сильное отклоненіе *M. pectoralis* въ каудальномъ направленіи, можетъ быть, отчасти зависить отъ того, въ какомъ положеніи была зафиксирована конечность. *M-li suprascoracoideus* и *suprascapularis* на всемъ протяженіи ихъ проксимальныхъ краевъ прикрѣплены къ плечевому поясу, тогда какъ на предыдущей стадіи процессъ прикрѣпленія ихъ дошелъ лишь до половины ихъ проксимальнаго края ср. рис. 17 и 18 табл. VI и VII—ssc., sc.).

Procoracoideum расположенъ относительно лопатки вентральнѣе и рѣзче обособленъ отъ основанія лопатки и коракоида. Мезенхимныхъ зачатковъ впереди и позади *M. suprascoracoidei* уже нѣтъ. На основаніи выше изложенныхъ соображеній, я считаю, что передній зачатокъ вошелъ въ составъ *M. procoracohumeralis* (*phu*); онъ представляетъ изъ себя вентральную, меньшую его часть, иннервируемую вѣтвью *n. suprascoracoidei*. Задній же зачатокъ, раздѣлившись еще на двѣ части, развился въ *M-li coracobrachiales brevis et longus* (*cbl, cbb*).

На этой же стадіи къ переднему краю основанія лопатки прикрѣпляется *M-lus cucullaris*, а къ переднему дорсальному углу ея съ внутренней стороны подходит *M-lus levator scapulae*.

Дальнѣйшее развитіе первичной мускулатуры плечевого пояса состоитъ лишь въ ростѣ отдѣльныхъ мускуловъ и скелета, а также въ уменьшеніи въ нихъ свободной протоплазмы и ядеръ. На описанной стадіи всѣ мышцы плечевого пояса отдѣлены другъ отъ друга и расположены совершенно какъ у взрослого животнаго, поэтому дальнѣйшія стадіи развитія не представляютъ никакого интереса. У 30 mm. четырехпалой личинки *Salamandra macul.*, реконструированной мною, всѣ соотношенія мышцъ и нервовъ совершенно тождественны съ тѣмъ, что мы находимъ у взрослыхъ *Urodela*, и поэтому я не помѣщаю этой рекон-

струкции, т. к. описанные мною выше рис. А и В достаточно иллюстрируют соотношение мышц плечевого пояса у взрослого животного.

Развитие всѣхъ этихъ мускуловъ я описывала вмѣстѣ потому, что происхожденіе ихъ изъ мезенхимнаго зачатка свободной конечности, время закладки ихъ, а также и ростъ ихъ въ дисто-проксимальномъ направленіи являются для нихъ общими признаками и отличаютъ ихъ рѣзко отъ остальныхъ мышцъ, которыя позднѣе развиваются, берутъ начало изъ совсѣмъ иныхъ источниковъ и растутъ въ проксимо-дистальномъ направленіи. На основаніи этихъ признаковъ описанныя мышцы и соединены мною въ группу *первичной мускулатуры*.

Что касается остальныхъ мускуловъ — *M-lus cucullaris*, *M-li serrati* и *M. levator scapulae*, то они по своимъ признакамъ соотвѣтствуютъ вторичной мускулатурѣ Сѣверцова. Въ составъ вторичной мускулатуры входятъ мышцы, соединяющія туловище со скелетомъ плечевого пояса; таковыми и являются названныя мышцы. Такъ какъ *M-li serrati* прикрѣпляются къ внутренней поверхности лопатки, слѣдовательно, покрыты скелетомъ и первичной мускулатурой, я сочла болѣе нагляднымъ реконструировать всю вторичную мускулатуру отдѣльно отъ первичной вмѣстѣ со скелетомъ пояса (рис. D, стр. 92). Реконструкция плечевого сплетенія, изображенная на рис. D, сдѣлана по сагиттальнымъ разрѣзамъ *Salamandra maculosa* 25 mm. длины. Наиболѣе развитъ изъ мускуловъ вторичной мускулатуры *M-lus cucullaris* (cu), который начинается отъ затылочной фасціи (*) и прикрѣпляется къ переднему краю основанія лопатки. Онъ почти цѣликомъ покрываетъ *M-lus levator scapulae*, который поэтому на рисункѣ и обозначенъ пунктиромъ (lsc). На этой поздней стадіи *M-lus levator scapulae* тоже прикрѣпленъ уже къ лопаткѣ. Изнутри же къ лопаткѣ подходят тонкіе слабыя пучки *M-li serrati*, начинающіеся послѣдовательно отъ 1, 2 и 3-го реберъ, которые состоятъ изъ хряща. Время первичной закладки всѣхъ этихъ мускуловъ различно для всѣхъ нихъ и не совпадаетъ со временемъ появленія первичной мускулатуры. Раньше другихъ развивается *M-lus cucullaris*; онъ отдѣляется въ видѣ тонкаго плоскаго пучка отъ жаберной мускулатуры, которая развивается чрезвычайно рано, долго остается свободнымъ, не прикрѣпляясь къ скелету пояса. Я впервые нашла его прикрѣпленнымъ къ скелету, т.-е. занявшимъ

свое положение, характерное для взрослого животного, у личинки съ двумя обособившимися пальцами (рис. 18 табл. VII).

Въ связи съ тѣмъ, что жаберная мускулатура гистологически развивается очень рано, и *M-lus cucullaris*, тоже еще да-

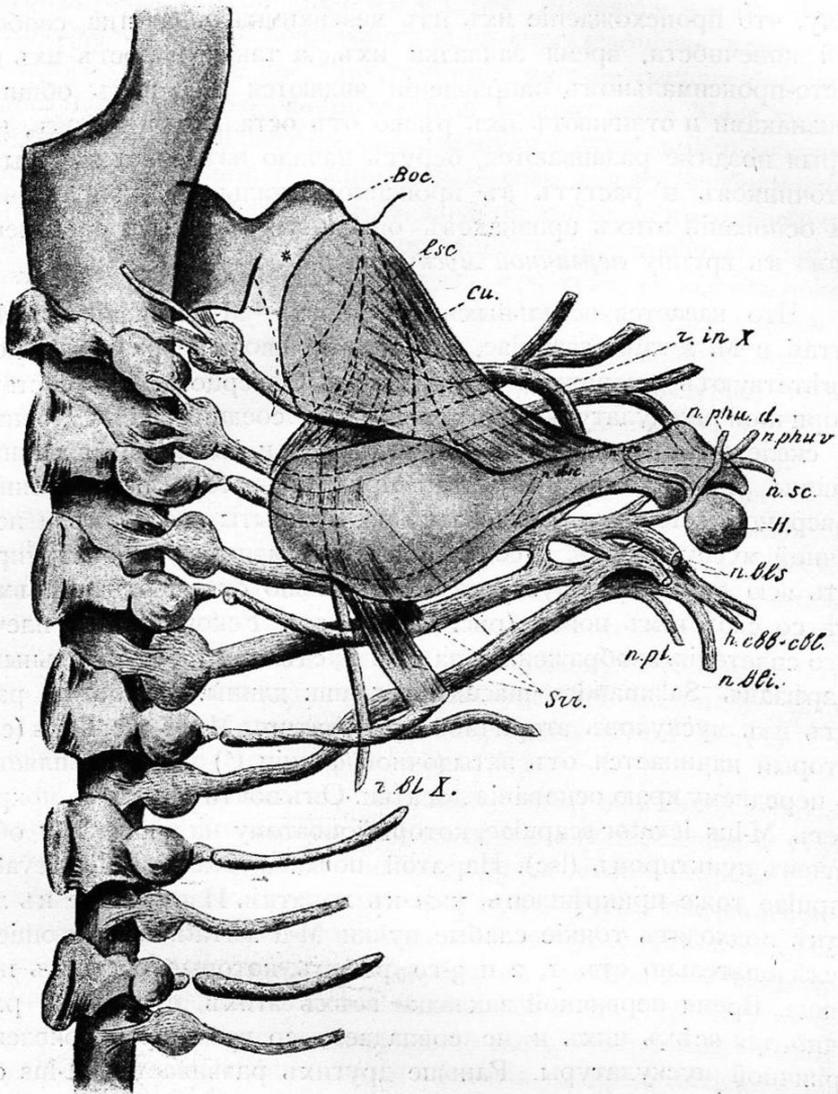


Рис. D. Реконструкция плечевого сплетения и вторичной мускулатуры *Salamandra maculosa* (по сагитальнымъ разрѣзамъ).
Обозначенія тѣ же, что на таблицахъ.

леко не достигнувъ своей точки прикрѣпленія на лопаткѣ, имѣеть уже гистологическое строеніе, свойственное молодымъ мышцамъ, даже тогда, когда въ зачаткѣ первичной мускулатуры еще нѣтъ никакой дифференцировки клѣтокъ. Это строеніе *M-lus cucullaris* видно на рис. 11 табл. IV на сагитальномъ разрѣзѣ черезъ личинку 12,5 мм. длины (си). Какъ извѣстно, на этой стадіи появляются лишь первыя меземхимныя клѣтки, выходящія изъ зачатка конечности въ туловище, что же касается *M-lus cucullaris*, то онъ уже состоитъ изъ мышечныхъ волоконъ. Лишь его позднее присоединеніе къ скелету пояса и проксимо-дистальное направленіе роста (отъ жаберной мускулатуры къ конечности) являются признаками, на основаніи которыхъ его можно присоединить къ вторичной мускулатурѣ; время же появленія его, даже болѣе раннее, чѣмъ появленіе выростовъ первичной мускулатуры, является слѣдствіемъ его происхожденія отъ жаберной мускулатуры.

Изъ остальныхъ мышцъ вторичной мускулатуры раньше всѣхъ развивается *M-lus levator scapulae*. Мнѣ удалось прослѣдить его развитіе съ самаго начала его отдѣленія отъ міотомовъ, изъ которыхъ онъ развивается. Мышцы туловища не только дорсальные, но и вентральныя, развивающіяся изъ вентральныхъ отростковъ міотомовъ, уже у 10 мм. зародыша представляютъ изъ себя гистологически вполне развитыя мышцы, красящіяся по Блохману въ характерный для взрослыхъ мышцъ желто-зеленый цвѣтъ. Потому мнѣ кажется понятнымъ способъ образованія *M-lus levator scapulae*. Измѣненія въ первомъ и второмъ туловищныхъ міотомахъ, предшествующія отдѣленію отъ нихъ *M-lus levator scapulae*, начинаются много позднѣе отдѣленія *M-lus cucullaris* отъ жаберной мускулатуры и приблизительно въ то время, когда первичная мускулатура уже вросла въ туловище и распалась на пять выростовъ. Рисунокъ 12 табл. IV сдѣланъ съ фронтального разрѣза черезъ 14 мм. личинку *Siredon piscif.* при болшемъ увеличеніи, чѣмъ другіе рисунки, описанные мною раньше. Масса мышцъ справа—это мышцы перваго и втораго міотомовъ; ядра въ нихъ не часты, волокна ясно видны, продольная и поперечная исчерченность ясны при вращеніи микрометрическаго винта. Таково строеніе всей массы міотомовъ, перерѣзанныхъ вдоль, но на ихъ наружныхъ краяхъ, и только въ первомъ и второмъ міотомахъ, наблюдается интересное измѣненіе въ ихъ строеніи. Число ядеръ увеличилось, хотя они стали мельче, вѣроятно, потому что происходило энергичное дѣленіе ихъ; мышечныхъ воло-

конъ нѣтъ, зато недифференцированной протоплазмы такъ много, что этотъ участокъ міотома представляетъ изъ себя не часть мышцы, а скорѣе имѣетъ видъ скопленія сильно вытянутыхъ богатыхъ протоплазмой клѣтокъ, и волокна, которыя, отдѣляясь отсюда, направляются назадъ къ плечевому поясу, состоятъ именно изъ такихъ сильно вытянутыхъ клѣтокъ съ небольшими, интенсивно красящимися ядрами, но не представляютъ изъ себя настоящихъ мышечныхъ волоконъ, какъ въ остальныхъ частяхъ міотомовъ. Интересно, что эти измѣненные части міотомовъ красятся по Блохману въ сине-зеленый цвѣтъ, какъ эмбриональныя мышцы первичной мускулатуры. Эти то вытянутыя клѣтки, отдѣляющіяся отъ міотомовъ и идущія назадъ къ плечевому поясу, и представляютъ изъ себя зачатки *M-lus levator scapulae* (рис. 12 табл. IV, sc). Онѣ довольно быстро достигаютъ скелета плечевого пояса и почти одновременно съ *M-lus cucullaris* прикрѣпляются къ нему.

Какъ я уже сказала, въ другихъ міотомахъ, позади перваго и втораго міотомовъ, на этой стадіи подобныхъ измѣненій не наблюдается, и мнѣ не удалось уловить начало отдѣленія отъ нихъ волоконъ *M-li serrati*, которые, я увѣрена, развиваются такимъ же образомъ, какъ *M-lus levator scapulae*, изъ краевъ міотомовъ близъ 1, 2, 3 реберъ, къ которымъ и прикрѣплены ихъ проксимальные концы у взрослога животнаго. Такой способъ отдѣленія мускуловъ отъ совершенно развитога міотома черезъ возвратъ части его къ эмбриональному состоянію, стоитъ въ связи съ раннимъ гистологическимъ развитіемъ міотомовъ, съ одной стороны, и съ позднимъ отъ нихъ отдѣленіемъ мускуловъ, съ другой стороны. *Musculi* же *serrati* еще позднѣе отдѣляются отъ міотомовъ, и поэтому, вѣроятно, развитіе ихъ начинается тѣмъ же процессомъ. Конечно, одно позднее появленіе мышць не можетъ говорить за тотъ или иной способъ ихъ развитія, но развитіе совершенно сходныхъ по направленію, функціямъ и происхожденію мышць, съ разницей лишь во времени отдѣленія ихъ отъ первоисточника, конечно, идетъ совершенно сходно и для развивающихся раньше, и для отставшихъ въ развитіи мышць, тѣмъ болѣе, что, какъ я говорю, особенности развитія ранѣе появляющагося *Musculus levator scapulae* связаны именно съ его позднимъ отдѣленіемъ отъ туловищной мускулатуры; слѣдовательно, у отставшихъ мышць ходъ развитія будетъ тотъ же, лишь его черты, связанныя съ позднимъ отдѣленіемъ мышць отъ туловищъ и мускулатуры, будутъ, можетъ быть, рѣзче выражены.

Прослѣдить начало процесса отдѣленія *M-li serrati* отъ міотомовъ трудно потому, что и у взрослога животнаго *M. serrati* очень слабо развиты, настолько слабо, что ихъ трудно препаровать, а въ эмбриональномъ развитіи они отдѣляются, вѣроятно, въ видѣ нѣсколькихъ вытянутыхъ клѣтокъ, потому что даже у четырехпалаго зародыша, у котораго *M. levator scapulae* вполне развитъ и представляетъ изъ себя довольно сильный мускулъ, прикрѣпленный уже къ скелету пояса, *Musculi serrati* представляютъ изъ себя тонкія мышечныя волокна, не соединенныя въ пучки и еще не достигшія внутренней поверхности лопатки. Ихъ на этой стадіи нельзя даже назвать мышцами, а они являются именно отдѣльными мышечными волокнами, направляющимися отъ міотомовъ къ лопаткѣ (рис. 13 табл. IV). По гистологическому строенію они вполне сходны съ *M-lus levator scapulae* и другими, еще молодыми мышцами плечевого пояса. Это раннее гистологическое развитіе ихъ зависитъ отъ того, что конечность съ самаго начала своего появленія представляетъ изъ себя, вслѣдствіе свободнаго образа жизни личинки, постоянно функционирующий органъ. *M-lus serratus anticus* идетъ косо въ краніо-каудальномъ направленіи къ лопаткѣ (рис. 13 табл. IV—srr. a.), *M-li serrati postici* идутъ косо въ каудо-краніальномъ (рис. 14 т. IV—srr. p.) направленіи, причѣмъ *M-lus serratus anticus* направляется къ вершинѣ лопатки, а *postici* ближе къ ея основанію; это ясно потому, что на уровнѣ *M-lus serrat. antic.* лопатка уже свободна отъ покрывающаго ее *M-lus suprascapularis*, который, какъ мы видѣли (ср. рис. 17—18 т. VI, VII), не доходитъ до ея вершины. Эти соотношенія видны на рисункахъ 13 и 14 т. IV. На 13 рис.—болѣе дорсально лежащій срѣзь, потому что здѣсь на всемъ его протяженіи видимъ *M-lus levator scapulae* (lsc.), позади него лежатъ волокна *M-li serrati antici* (srr. a), а вправо жаберная мускулатура и *M-lus cucullaris* (cu). Черезъ срѣзь вентральнѣе виденъ *M-lus serratus posterior* (srr. p). Его волокна направляются къ лопаткѣ, которая здѣсь уже покрыта *M-lus suprascapularis* (ssc). И этотъ разрѣзь прошелъ черезъ *M-lus cucullaris* (cu). При сравненіи рисунковъ 12, 13 и 14 бросается въ глаза совершенно одинаковое отношеніе мускуловъ вторичной мускулатуры къ міотомамъ, такъ что нѣтъ сомнѣнія, что это совершенно гомодинамичныя образованія.

Совершенно сходно по мѣсту отхожденія отъ міотомовъ развивается вторичная мускулатура у *Anuga*. Но въ ея развитіи бросается въ глаза, во-первыхъ, существенное различіе въ строе-

ній зачатковъ, а во-вторыхъ относительная разница во времени ихъ появленія, сравнительно съ развитіемъ конечности. Зачатки вторичной мускулатуры, которая у *Anura* гораздо сложнѣе и состоитъ изъ большаго числа мышцъ, чѣмъ у *Urodela*, отдѣляются тоже отъ середины наружныхъ краевъ міотомовъ въ видѣ группъ мезенхимныхъ клѣтокъ. Отдѣленіе этихъ клѣтокъ больше всего замѣтно въ заднихъ частяхъ міотомовъ и на ихъ границахъ, тамъ, гдѣ позднѣе развиваются ребра; здѣсь-то, т.-е. на границахъ міотомовъ, и концентрируется матеріалъ для будущей вторичной мускулатуры въ видѣ массы слабо вытянутыхъ клѣтокъ. Такая группа у *Rana* образуется на границѣ 1 и 2 міотомовъ и, начиная съ середины третьяго, до передней части четвертаго. Такъ какъ эти группы лежатъ каждая близъ двухъ міотомовъ, то я думаю, что въ нихъ и входятъ клѣтки отъ обоихъ, что подтверждается иннервацией развивающихся зачатковъ мышцъ. Появляются оба зачатка въ краниокаудальномъ направленіи, т.-е. сначала передній зачатокъ отъ 2 и 3 міотомовъ. Какъ извѣстно, первый міотомъ и его нервъ у *Anura* редуцированы, такимъ образомъ самымъ переднимъ міотомомъ является 2-й, отъ него то прежде всего и отдѣляются клѣтки зачатка вторичной мускулатуры. Вслѣдъ за первымъ зачаткомъ отдѣляется второй, причѣмъ у *Rana temporaria* они появляются почти одновременно, хотя передній сильнѣе развитъ, а у *Rana ripiens* промежутокъ между появленіемъ ихъ очень великъ. У 21 мм. головастика передній зачатокъ уже распался на два, и въ одномъ изъ нихъ ясно волокнистое строеніе, а задняго зачатка вторичной мускулатуры еще нѣтъ. Соотношеніе міотомовъ и зачатковъ вторичной мускулатуры видно на реконструкціи на рис. Е (стр. 97) 23 мм. головастика *R. temporaria*. Здѣсь передній зачатокъ уже распался на двѣ части; передняя часть—будущіе *M-li levatores scapulae inf. et superior*—состоитъ изъ молодыхъ мышечныхъ волоконъ; она еще не прикрѣплена къ затылочной области черепа (*Isc. II*). Задняя же часть передняго зачатка—это будущій *M-lus rhomboideus anterior (rha. III)*. Очевидно, что въ переднемъ зачаткѣ матеріалъ распадается на клѣтки, происшедшія отъ 2-го міотома, и на клѣтки 3-го міотома, т. к. *M-li levatores scapulae*, развивающіеся изъ передней части передняго зачатка, иннервируются *n.n. thoracici superiores II*, а *M-lus rhomboideus anterior* развивающійся изъ задней части передняго выроста, иннервируется *n. thoracicus superior III*.

Позади передняго зачатка вторичной мускулатуры отъ всего 3-го міотома и на границѣ его съ четвертымъ отдѣляется второй зачатокъ, состоящій изъ еще совершенно недифференцированной массы клѣтокъ. Онъ занимаетъ большое пространство, — это будущіе *M-lus rhomboideus posterior* и *M-li serrati* (р III, IV). Я не могла точно прослѣдить, отдѣляется ли отъ 4-го міотома

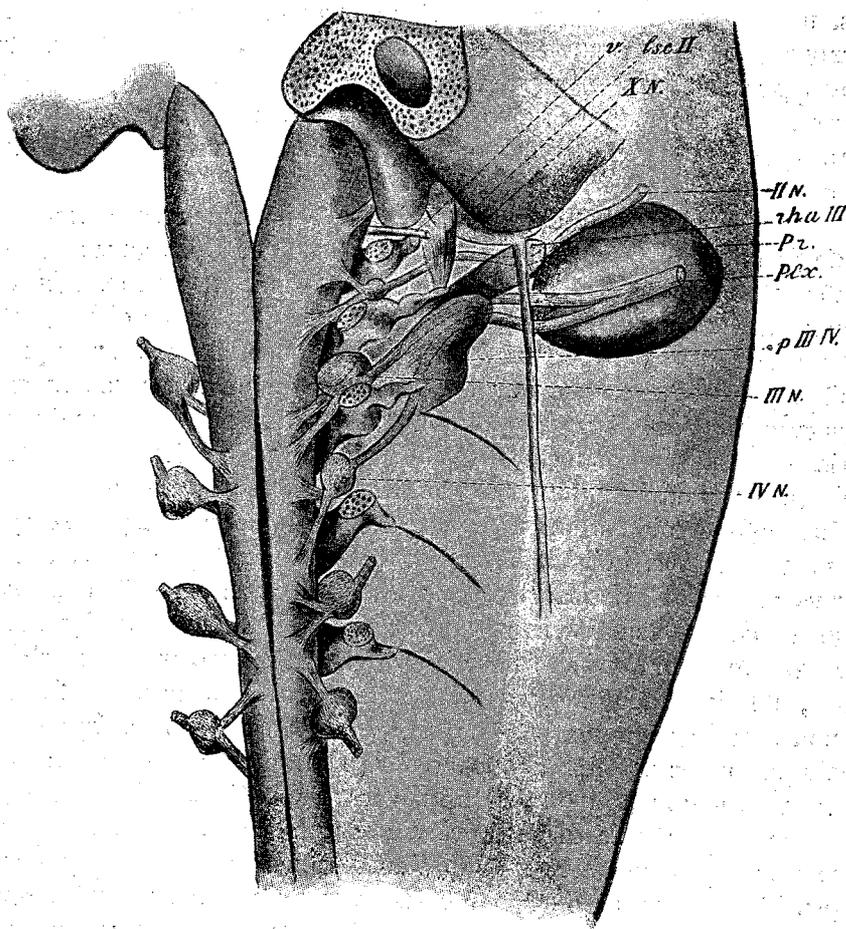


Рис. Е. Реконструкция нервовъ и зачатковъ вторичной мускулатуры *Rana temporaria* 23 мм. (по фронтальнымъ разрѣзамъ).

Isc II—передняя часть передняго зачатка вторичной м-ры, зачатокъ *M-li levatores scapulae*, иннервируемыхъ н.п. *thoracici superiores II*; rha III—задняя часть передняго зачатка втор. м-ры, зачатокъ *M-li rhomboid. anter.*, иннервируемаго н. *thoracicus anterior III*; р. III, IV—задній зачатокъ вторичной м-ры.

Остальныя обозначенія, какъ на таблицахъ.

позднѣ зачатокъ *M-li serrati magni inferioris*, иннервируемый п. *thoracicus super. IV*, или онъ представляетъ изъ себя заднюю часть второго зачатка (р. III, IV). Я склоняюсь ко второму предположенію, т. к. мнѣ не удалось найти на болѣе позднихъ стадіяхъ слѣдовъ отдѣленія клѣтокъ отъ IV міотома, хотя, можетъ быть, онѣ отдѣляются на еще болѣе позднихъ стадіяхъ, чѣмъ тѣ, на которыхъ я искала ихъ. Сравнивая часть второго зачатка, отходящую отъ границы 3 и 4 міотомовъ, съ переднимъ зачаткомъ, я думаю, что и тутъ въ зачатокъ входятъ клѣтки отъ четвертаго міотома, подобно тому, какъ въ зачатокъ, отходящій отъ границы 2 и 3 міотомовъ, входятъ клѣтки обоихъ этихъ міотомовъ.

Что касается *M-lus cucullaris*, то онъ представляетъ изъ себя мышечный пучокъ, отдѣлившійся отъ мускулатуры заднихъ жаберныхъ дугъ. Его направленіе, положеніе и иннервація совершенно совпадаютъ съ положеніемъ *M-li petro-hyoidei posteriogres*, которые у взрослыхъ животныхъ начинаются на вентральной поверхности *cristae paroticae* и прикрѣпляются нѣсколькими пучками къ *processi thyreoides* подъязычной кости. *M-lus* же *cucullaris*, начинаясь тамъ же, но позади *M-lus petro-hyoid.*, направляется назадъ и прикрѣпляется къ основанію лопатки. Иннервируется *M-lus petro-hyoideus* вѣтвями X нерва — *ramus pharyngo-laryngeus* и вѣтвью г. *intestinalis*, а *cucullaris* иннервируется г. *accessorius n. vagi*. У головастиковъ, когда у нихъ жаберный аппаратъ еще вполне развитъ и функционируетъ, *M-lus petro-hyoideus* направляется отъ *cristae paroticae* вентрально къ жабернымъ дугамъ, а *M-lus cucullaris*, который представляетъ изъ себя лишь пучокъ этого жабернаго мускула, встрѣчая на своемъ пути *pro-periphros*, оканчивается свободно до той поры, пока не разовьется лопатка, къ которой онъ и прикрѣпляется. Онъ имѣетъ гистологическое строеніе мышцы, т. к. представляетъ изъ себя часть уже давно развившейся и функционирующей жаберной мускулатуры. Такъ какъ прикрѣпленіе *M-lus cucullaris* къ лопаткѣ происходитъ на довольно позднихъ стадіяхъ развитія, то и отдѣленіе отъ него *M-lus interscapularis* происходитъ, вѣроятно, много позднѣе. На изученныхъ мною стадіяхъ мнѣ не удалось найти слѣдовъ отдѣленія этого мускула.

Второй особенностью вторичной мускулатуры *Anura* сравнительно съ *Urodela* является относительно раннее появленіе ея зачатковъ, сравнительно съ развитіемъ свободной конечности.

Реконструкція (рис. Е), которую я описала, сдѣлана по фронтальнымъ разрѣзамъ черезъ головастика 23 мм. длины. Оба зачатка вторичной мускулатуры имѣются уже налицо. Хотя задній зачатокъ состоитъ еще изъ неправильно разбросанныхъ мезенхимныхъ клѣтокъ, передній распался уже на двѣ части и зачатокъ *M-lus levator scapulae inf.* и *sup.* имѣетъ волокнистое строеніе, свойственное молодымъ мышцамъ. Такимъ образомъ степень развитія вторичной мускулатуры здѣсь гораздо выше, чѣмъ на стадіи 13,5 мм. у *Urodela* (ср. рис. 12 т. IV), у которыхъ на этой стадіи только появляются первые слѣды отдѣленія отъ 1 и 2 міотомовъ волоконъ для будущаго *M-lus levator scapulae*. Что же касается свободной конечности, то у *R. tempor.* 23 мм. конечность представляетъ изъ себя бугорокъ, незначительно вдающийся въ перибранхіальную полость, никакихъ слѣдовъ дифференцировки его не видно, также какъ нѣтъ и вращанія мезенхимныхъ зачатковъ въ дисто-проксим. направленіи. У *Siredon* же 13,5 мм. развитіе свободной конечности находится на стадіи средней между изображенными на рис. 15 (13 мм.) и рис. 16 (14 мм.), т.е. у него развились уже главные выросты первичной мускулатуры и скелетъ плечевого пояса и проксимальной части *Humerus*. Изъ этого сравненія видно, что относительная разница въ развитіи первичной и вторичной мускулатуры *Urodela* и *Anura* настолько велика, что у вторыхъ на раннихъ стадіяхъ вторичная мускулатура даже какъ-будто идетъ впереди первичной. Это объясняется, конечно, тѣмъ, что передняя конечность *Anura* развивается въ замкнутомъ пространствѣ перибранхіальной полости и потому развитіе ея сильно замедленно; этимъ же объясняется мезенхимный характеръ зачатковъ вторичной мускулатуры *Anura* и сравнительно позднее превращеніе мезенхимы ихъ въ мышечныя волокна.

Несмотря на указанныя различія, которыя объясняются разницей условій развитія и бѣльшей сложностью организаціи *Anura*, вторичная мускулатура ихъ по происхожденію, мѣсту появленія зачатковъ, по направленію роста и краніо-каудальному направленію послѣдовательнаго развитія, совершенно тождественна съ вторичной мускулатурой *Urodela*, а также *Reptilia* (Сѣверцовъ 1907). Такимъ образомъ, понятіе вторичной мускулатуры есть общее для всѣхъ классовъ *Quadrupeda*, но въ него нужно ввести поправку, выдѣливъ особо *M-lus cucullaris*. На основаніи развитія вторичной мускулатуры изъ двухъ источниковъ,

туловищныхъ міотомовъ и жаберной мускулатуры, и на основаніи иннерваціи ея частью вѣтвями спинальныхъ нервовъ (nn. thoracici superiores), частью же г. accessor. nervi vagi, слѣдуетъ, что соединеніе этихъ мышцъ въ одну общую группу вторичной мускулатуры вслѣдствіе одинаковаго направленія ихъ роста и поздняго присоединенія ихъ къ скелету, являясь совершенно правильнымъ съ эмбриологической точки зрѣнія, не представляетъ изъ себя естественной группировки съ точки зрѣнія происхожденія этихъ мышцъ. Поэтому *M-lus cucullaris*, развивающійся много раньше другихъ мышцъ вторичной мускулатуры изъ совершенно особаго источника и иннервируемый жабернымъ нервомъ n. vagus, только условно можно соединять въ одну группу съ остальными мышцами вторичной мускулатуры.

Интересно, что правильность группировки на вторичную и первичную мускулатуру подтверждается вполнѣ опытами пересадки конечностей. Braus (1907) нашелъ, что при пересадкѣ конечности на очень раннихъ стадіяхъ однѣ мышцы развиваются въ пересаженной конечности, другія же на мѣстѣ операци, хотя тамъ конечности и нѣтъ. При сравненіи указанныхъ имъ мышцъ ясно, что именно вторичная мускулатура, отдѣляющаяся отъ туловища и лишь на позднихъ стадіяхъ присоединяющаяся къ скелету пояса, развивается на мѣстѣ операци. Первичная же мускулатура развивается въ пересаженной конечности, т. к. зачатокъ ея находится всецѣло въ мезенхимѣ зачатка конечности. Отсюда она и вростаетъ въ туловище, куда пересадили конечность; большей частью Braus пересаживалъ въ область заднихъ конечностей. Что касается *M-lus cucullaris* и *interscapularis*, то въ другой работѣ (1906) Braus описываетъ, что при пересадкѣ развиваются два *M-li cucullaris*: одинъ на своемъ мѣстѣ, другой въ пересаженной конечности, *M-lus interscapularis* также развивается въ видѣ двухъ мускуловъ, причемъ величина ихъ обратно пропорціональна величинѣ *M-lus cucullaris*. *M-lus cucullaris* развивающійся нормально на своемъ мѣстѣ, имѣетъ почти нормальный видъ. *Musculus* же *interscapularis*, отдѣляющійся здѣсь отъ него, очень слабо развитъ. Въ пересаженной конечности соотношеніе величинъ ихъ обратно. Этотъ фактъ прежде всего доказываетъ раннее, сравнительно съ другими мышцами вторичной мускулатуры, присоединеніе *M-lus cucullaris* къ плечевому поясу, а главное, онъ доказываетъ совершенно очевидно происхожденіе *M-lus cucullaris* и *M-lus interscapularis* изъ одного

Нервы, иннервирующие мышцы конечности.	Мышцы Amphibia Urodela.	Amphibia Urodela.	Reptilia (по Съверцову).					
Plexus superior.	n-vi brachiales longi superiores.	M-li anconei	5 пятый.	Выросты: Р задний. М средний. А Передний.	Humerus.	Дорсальная м-ра.	Первичная мускулатура.	
	n. latissimus dorsi.	M-lus latissimus dorsi	рд задний.					Плечевой поясъ.
	n. suprascapularis.	M-lus suprascapularis	ad передний.					
	ramus nervi suprascapularis	Дорсальн. часть m-li procoraco-humeralis						
Plexus inferior.	ramus nervi supracoracoidei.	Вентральн. часть m-li procoraco-humeralis	ав передний.	Слои: VM'' средний. VM''' наружный. VM' внутренний.	Плечевой поясъ.	Вентральная м-ра.		
	n. supracoracoideus. n. coraco-brachialis brevis. n. coraco-brachialis longus.	M-lus supracoracoideus M-lus coraco-brachialis brevis M-lus coraco-brachialis longus	рв задний.					Humerus.
	n. pectoralis.	M-lus pectoralis						
	n. brachialis longus inferior.	M-lus humero-antebrachialis						
ram. accessor. nervi vagi.	M-lus cucullaris	Мышечн. волокна: Передняя (отъ жаб. м-ры). Средняя (отъ 1—2 мют.). Задняя (отъ 2—5 мют.).	Выросты: Передний (отъ жаб. м-ры). Средний (отъ 2—4 мют.). Задний (отъ 5—9 мют.).	Муск. Передний отъ лучекъ жаб. м-ры. Выросты: Средний (первый) отъ 2—3 мют.). Задний (второй) отъ 3—4 мют.).	Вторичная мускулатура	Апура.		
nn. thoracici superiores.	M-lus levator scapulae							
	M-li serrati							

общаго зачатка, который при операциі раздѣляется на двѣ части: проксимальная остается на мѣстѣ, а дистальная пересаживается вмѣстѣ съ зачаткомъ конечности. Такъ какъ *M-lus interscapularis* отдѣляется отъ дистальнаго конца *M-li cucullaris*, то очевидно, что изъ дистальной, т.-е. пересаженной части зачатка, онъ и разовьется, достигнувъ почти нормальной величины, изъ проксимальной же части, которая представляетъ изъ себя собственно *M-lus cucullaris*, разовьется почти нормально *M. cucullaris*. Результаты опытовъ Braus'a тѣмъ болѣе цѣнны, что эксперименты эти дѣлались совершенно не съ цѣлью изученія соотношеній первичной и вторичной мускулатуры конечности, а для выясненія условій развитія скелета плечевого пояса, а въ связи съ нимъ и другихъ частей пояса; такимъ образомъ лишь попутно Braus изслѣдовалъ развитіе въ пересаженныхъ конечностяхъ мышцъ, не раздѣляя ихъ на первичныя и вторичныя. Это экспериментальное подтвержденіе выводовъ, сдѣланныхъ на основаніи чисто морфологическаго метода изслѣдованія эмбриональнаго развитія и анатомическаго строенія, представляется мнѣ очень цѣннымъ, потому я и сочла нужнымъ сдѣлать это отступленіе для изложенія результатовъ опытовъ Braus'a.

На этомъ я покончу съ описательной частью и ниже постараюсь выяснитъ значеніе этихъ группъ мышцъ и ихъ филогенетическія соотношенія. Для уясненія описаннаго развитія и группировки мышцъ я привожу таблицу мускуловъ, распредѣленныхъ по группамъ, причемъ видно, что группировка на основаніи эмбриональнаго развитія на первичную и вторичную мускулатуру совпадаетъ съ группировкой по иннервациі.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ.

Изъ развитія отдѣльныхъ мускуловъ видно, что ихъ источники, время появленія, способъ развитія, даже строеніе зачатковъ различны. Разборъ особенностей зачатковъ мускуловъ я, какъ и въ описательной части работы, начну съ первичной мускулатуры.

Первичная мускулатура конечности амфибій развивается изъ общаго мезенхимнаго зачатка. Способъ образованія этого зачатка указываетъ на чрезвычайно сильное упрощеніе развитія конечности на раннихъ стадіяхъ, такъ какъ здѣсь не только нѣтъ мускульныхъ почекъ, въ чемъ согласны и Burnes и Field, но даже не наблюдалось яснаго отдѣленія клѣтокъ мезодерма отъ миотомовъ, на основаніи чего Burnes считаетъ, что миотомы совсѣмъ не принимаютъ участія въ развитіи мускулатуры конечности и что въ образованіи зачатка ея участвуетъ лишь соматоплевра. Field же, находя утолщенными у *Siredon pisciformis* наружные края вентральныхъ отростковъ въ шести миотомахъ на уровнѣ конечности, считаетъ, что эти шесть миотомовъ даютъ матеріалъ для мышцъ ея; такимъ образомъ Field находитъ у *Urodela* слабые слѣды метамернаго происхожденія мускулатуры конечности, которое такъ ясно выражено у рыбъ, съ одной стороны, и у *Reptilia*, съ другой. Слѣды метамеріи очень рано совершенно исчезаютъ и настолько неясны, что въ ихъ существованіи является даже сомнѣніе. Эта потеря метамернаго характера и упрощеніе развитія конечности сказывается также на развитіи плечевого сплетенія. Хотя у *Urodela* въ него входятъ четыре нерва, но оно образуется чрезвычайно рано, сравнительно съ конечностью; какъ я указывала, уже у 13 мм. личинки съ конусообразной конечностью оно вполне развито (ср. рис. 15 табл. V), причемъ, хотя специально этимъ вопросомъ я не занималась, мнѣ не удалось найти въ сплетеніи во время развитія большаго, чѣмъ у взрослаго, числа спинальныхъ нервовъ, какъ это описано Сѣверцовымъ у *Reptilia*. У нихъ первоначально въ конечность

вслѣдъ за мускульными почками входитъ большое число вѣтвей спинальныхъ нервовъ — X, изъ нихъ передніе до V-го теряютъ во время развитія свою первоначальную связь съ конечностью, и сплетеніе образуется V—X спинальными нервами. Эта болѣе ранняя у Amphibia, чѣмъ у Reptilia, потеря метамернаго строенія, стоитъ въ связи со свободнымъ образомъ жизни личинки Urodela. Всѣ процессы на самыхъ раннихъ стадіяхъ закладки общаго зачатка конечности являются у Urodela какъ бы сильно сокращенными, ускоренными, сравнительно съ процессами развитія зачатковъ у Lacertilia, которыя развиваются въ яйцѣ. Вслѣдъ за образованіемъ мезенхимнаго зачатка начинается обратный ростъ мезенхимы его въ дисто-проксимальномъ направленіи. Это процессъ, гомологичный, съ одной стороны, обратному росту мускульныхъ почекъ, отдѣлившись отъ міотомовъ и вошедшихъ въ плавники рыбъ (Rabl '93, Mollier '93), а съ другой стороны, гомологичный вращанію первичной мускулатуры Reptilia въ туловище, какъ это описываетъ Сѣверцовъ. Это вращаніе первичной мускулатуры подтверждается опытами Braus'a, который, пересаживая зачатокъ конечности, пересаживалъ съ нимъ цѣликомъ всю первичную мускулатуру, которая, какъ и при нормальныхъ условіяхъ, развивалась на новомъ мѣстѣ, вращая изъ зачатка въ туловище.

Первичное метамерное строеніе мускулатуры, конечно, здѣсь совершенно утрачено, и растушіе въ дисто-проксимальномъ направленіи зачатки мышцъ полиметамерны, какъ и всѣ нервы, ихъ иннервирующіе, выходящіе изъ плечевого сплетенія, гдѣ произошло смѣшеніе нервныхъ волоконъ II—V нервовъ. Начало смѣшенія этихъ первоначально связанныхъ каждый съ однимъ міотомомъ зачатковъ мышцъ наблюдается уже у Selachia. На это указываетъ Mollier ('93), описывая появленіе анастомозовъ между мышечными почками, вошедшими въ плавникъ Selachia; поэтому онъ считаетъ растушія обратно въ туловище мышцы утратившими чисто монометамерный характеръ и появившіеся между ними анастомозы считаетъ началомъ слиянія мышечныхъ почекъ въ общій зачатокъ, что и наблюдается въ конечности вышестоящихъ животныхъ, у Crossopterygia, Teleostei и Quadrupeda.

Въ плавникахъ рыбъ мышцы, гомологичныя первичной мускулатурѣ, вращаются въ туловище въ двухъ противоположныхъ направленіяхъ. Эти два направленія совпадаютъ съ вентральной и дорсальной плоскостями плавника. Съ поворотомъ конечности

эти первично дорсальная и вентральная плоскости оказываются повернутыми на некоторый уголъ, такъ что вентральная плоскость становится передней, т.-е. обращенной къ головѣ, а дорсальная задней, т.-е. обращенной къ хвосту. У *Urodela* вращаніе мускулатуры происходитъ не въ двухъ направленіяхъ, а въ нѣсколькихъ. Пять выростовъ мускулатуры, вращающіе въ туловище, расположены такъ, что они вращаютъ со всѣхъ сторонъ оси конечности, а съ превращеніемъ въ мускулы они сообщаютъ ей движенія въ различныхъ направленіяхъ, а не только въ дорсо-вентральномъ. Эти выросты мускулатуры вполне гомологичны выростамъ первичной мускулатуры *Reptilia*, описаннымъ Сѣверцовымъ. И у *Reptilia* наблюдается пять выростовъ первичной мускулатуры, но по своему значенію, т.-е. по тому, что изъ нихъ развивается, они не вполне совпадаютъ съ шестью выростами первичной мускулатуры *Urodela*. У *Ascalobotes fascicularis* Сѣверцовъ описываетъ три дорсальные выроста, лежащіе послѣдовательно одинъ за другимъ въ краніо-каудальномъ направленіи, и два вентральные, лежащіе одинъ снаружи отъ другого, т.-е. представляющіе изъ себя два слоя. Оба вентральные слоя по тѣмъ мышцамъ, которыя развиваются изъ нихъ, вполне гомологичны вентральнымъ выростамъ *Urodela*. Также и задній дорсальный выростъ соответствуетъ заднему дорсальному выросту *Urodela*: изъ обоихъ развиваются *M-li latissimi dorsi*. Передній же дорсальный выростъ амфибій гомологиченъ переднему и среднему дорсальнымъ выростамъ *Reptilia*. Задняя часть передняго дорсальнаго выроста *Urodela* гомологична среднему дорсальному выросту *Reptilia*, т. к. изъ обоихъ развиваются мышцы, идущія отъ *Humerus* къ наружной поверхности лопатки и иннервируемыя нервами отъ *Plexus superior*. У *Reptilia* это *M-lus dorsalis scapulae* съ *nervus dorsalis scapulae*, у *Urodela* это *M-lus suprascapularis* съ *n. suprascapularis*. У *Reptilia* вмѣстѣ съ *n. dorsalis scapulae* отходитъ, сначала уступая ему, а затѣмъ превосходя его въ развитіи, *n. deltoideus claviculae*, иннервирующій *M-lus deltoideus claviculae*. Этотъ мускуль гомологиченъ задней части *M-lus procoraco-humeralis* *Urodela*, иннервируемой вѣтвью *nervi suprascapularis*. Оба они начинаются отъ *Processus lateralis humeri* и прикрѣпляются *M-lus procoraco-humeralis* къ *procoracoideum*, а *M-lus deltoideus claviculae* прикрѣпляется къ *clavicula*, которая развилась, какъ покровная кость на *procoracoideum*. Развивается же *M-lus procoraco-humeralis* изъ передней полой части передняго

дорсального выроста, а *M-lus deltoideus claviculae* развивается из переднего дорсального выроста; слѣдовательно, передній дорсальный выростъ *Reptilia* гомологиченъ лишь прилежащей къ *procoracoideum* части переднего дорсального выроста *Urodela*. Весь же передній дорсальный выростъ *Urodela* заключаетъ въ себѣ зачатки мышцъ, развивающихся у *Reptilia* изъ переднего и среднего выростовъ. У *Urodela* зачатокъ *M-lus procoraco-humeralis* очень рано теряетъ связь съ переднимъ дорсальнымъ выростомъ, такъ что можно сказать, это появленіе сразу двухъ отдѣльныхъ выростовъ у *Reptilia* на мѣстѣ одного у *Amphibia* представляетъ изъ себя слѣдствіе сокращенія эмбриональнаго развитія. Такимъ образомъ четыре выроста первичной мускулатуры *Urodela* гомологичны пяти выростамъ *Reptilia*, такъ что пятый выростъ *Urodela*, будущій *M-lus anconeus communis*, является характернымъ лишь для нихъ. Это отсутствіе его у *Reptilia* объясняется тѣми же причинами, какъ и раздѣленіе на два переднего дорсального зачатка, т.-е. выпаденіемъ раннихъ стадій развитія. По мѣрѣ развитія мускулатуры *M-lus anconeus communis* у *Urodela* теряетъ свое значеніе и всецѣло лежитъ въ области плеча, очень мало выходя въ дисто-проксимальномъ направленіи за границы свободной конечности. На болѣе же раннихъ стадіяхъ, являясь однимъ изъ первыхъ дѣйствующихъ мускуловъ, онъ рано и далеко вращается въ туловище, чтобы прикрѣпиться къ плечевому поясу, и поэтому является столь значительнымъ и самостоятельнымъ, что зачатокъ его можно считать за отдѣльный выростъ первичной мускулатуры. У *Reptilia*, вслѣдствіе того, что онѣ развиваются въ яйцѣ, нѣтъ нужды въ свободныхъ движеніяхъ конечности съ самаго начала развитія, поэтому всѣ мышцы развиваются равномерно, и въ развитіи *M-lus anconeus* выпала стадія его преобладающаго значенія надъ остальными мускулами, также какъ нѣтъ преобладанія въ началѣ развитія *M-lus deltoideus claviculae*, гомолога *M-lus procoraco-humeralis*. Поэтому *M-lus anconeus* развивается одновременно со сгибателями конечности *Reptilia*, оставаясь всецѣло въ области плеча, т.-е. его положеніе и относительная величина съ самаго начала развитія соответствуетъ нѣсколько болѣе позднимъ стадіямъ его развитія у *Urodela*. Всѣ эти соотношенія выростовъ первичной мускулатуры представлены схематично на рисункѣ F въ текстѣ (стр. 107), гдѣ изображены пять выростовъ первичной мускулатуры *Urodela*, пунктиромъ же обведены выросты первичной му-

скулатуры Reptilia по Сѣверцову, причемъ видно, насколько они соответвуютъ другъ другу.

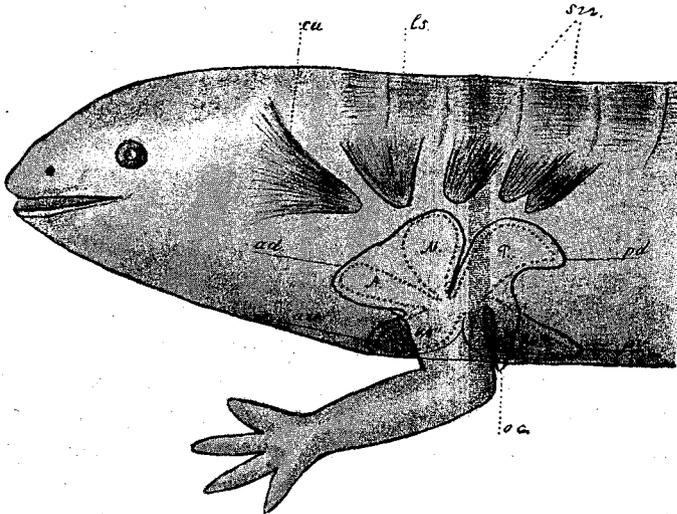


Рис. F. Схема зачатковъ первичной и вторичной мускулатуры Amphibia Urodela и Reptilia.

Непрерывной линіей обведены выросты первичной мускулатуры Urodela, пунктиромъ — выросты Reptilia по Сѣверцову. Вторичная мускулатура такая же и для Reptilia, такъ какъ разница въ ихъ закладкѣ лишь въ сдвигеніи ея у Reptilia дальше назадъ.

Обозначенія: *cu*—закладка *m. cucullaris*, *ls*—зачатокъ *m. levator scapulae* отъ 1-го и 2-го міотомовъ у Urodela (отъ 2—4-го у Reptilia), *sr*—зачатки *m. serrati* у Urodela отъ 3—5 міотомовъ (отъ 5—9 у Reptilia), *ac*—зачатокъ мускула *anconeus communis* Urodela, *ad*—передній дорсальный выростъ первичной мускулатуры, *pd*—задній дорсальный выростъ, *av*—передній вентральный, *rv*—задній вентральный выростъ. *A*—передній, *M*—средній, *P*—задніе дорсальные выросты первичной мускулатуры Reptilia, *VM''*—средній, *VM'''*—наружный слой вентральной первичной мускулатуры Reptilia.

Изъ мышечныхъ зачатковъ, врастающихъ въ туловище, какъ мы видѣли, не всѣ имѣютъ одинаковое значеніе. Передняя часть передняго дорсальнаго выроста, будущій *M-lus pectoraco-humeralis*, отличается особымъ строеніемъ. На разрѣзѣ онъ имѣетъ видъ мускульной почки, растущей въ туловище, т.-е. имѣетъ полость, окруженную стѣнкой изъ клѣтокъ зачатка (рис. 4, 5, табл. III). Такое же, но менѣе рѣзко выраженное строеніе имѣетъ пятый выростъ-зачатокъ *M-lus anconeus*, развивающійся въ дѣйствующій мускуль одновременно съ *M-lus pectoraco-humeralis* раньше всѣхъ остальныхъ мышцъ плечевого пояса (рис. 5, табл. III). Оба они явля-

ются антагонистами, особенно на ранних стадиях, когда плечевой пояс далекъ отъ конечности; оба они лежатъ параллельно другъ другу и прикрѣпляются къ разнымъ поверхностямъ пояса (ср. рис. 7—8, т. III). Съ развитіемъ конечности и мускуловъ, направленныхъ вентрально и дорсально, они теряютъ свое преобладающее значеніе, а съ раздѣленіемъ *M-lus anconeus communis* на группу изъ четырехъ мускуловъ онъ лишь отчасти остается антагонистомъ *M-lus procoraco-humeralis*, постольку, поскольку точки прикрѣпленія происшедшихъ изъ него мышцъ остаются на *Humerus*. Тѣ же *M-li anconeii*, которые имѣютъ точки прикрѣпленія на предплечьи, по дѣйствию, производимому ими, являются антагонистами *M-lus humero-antebrachialis*, на этой стадіи по развитію своему равнаго *M-li anconeii* (ср. рис. 17 табл. IV), такъ что *M-lus anconeus*, распадаясь на четыре мускула, представляетъ изъ себя разгибатель не только плеча, но и предплечья.

Эти два первые мускула, *procoraco-humeralis* и *anconeus*, теряютъ свое значеніе въ зависимости отъ усложненія движеній конечности, развитія другихъ мышцъ и вслѣдствіе измѣненія въ строеніи скелета. У личинки, реконструированной на рис. 17 т. VI, *M-lus anconeus* уже не представляетъ изъ себя далеко входящей въ туловище мускуль, такъ какъ скелетъ пояса ближе къ *Humerus*, у котораго развилась суставная головка и оба бугорка для прикрѣпленія мышцъ; кромѣ того суставная часть пояса, къ которой и прикрѣпляются *M-li anconeii*, относительно сильно уменьшилась, такъ какъ и лопатка, а особенно коракоидъ, даже относительно зачатковъ мышцъ, сильно разрослись (ср. рис. 16—17, т. V, VI); *procoracoideum* уменьшился и потерялъ свое значеніе. Возможно, что это болѣе старая часть плечевого пояса, чѣмъ коракоидъ, онъ гомологиченъ вентральному отдѣлу плечевого пояса рыбъ. Это древнее происхожденіе сказывается и въ онтогенезѣ, гдѣ онъ появляется рано, сначала равенъ коракоиду, и къ нему прикрѣпляется раньше всѣхъ развивающійся и наиболѣе сильный на этой стадіи *M-lus procoraco-humeralis*. Позднѣе вытѣсняемый коракоидомъ, *procoracoideum* постепенно теряетъ свое значеніе, тогда какъ коракоидъ разрастается, и главная масса мышцъ, направляющихся вентрально, прикрѣпляется къ нему. Съ относительнымъ уменьшеніемъ *procoracoideum* теряетъ свое значеніе и *M-lus procoraco-humeralis*, хотя процессъ филогенетически, вѣроятно, шелъ обратно, т.-е. съ уменьшеніемъ, вслѣдствіе ослабленія дѣятельности, мускула падаетъ также значеніе скелетной опоры

его. Съ поворотомъ прежде лежавшаго горизонтально плавника на нѣкоторый уголъ, первичная вентральная часть плечевого пояса должна была повернуться впередъ и расти въ краниальномъ направленіи; таково именно положеніе вентрального отдѣла пояса рыбъ и положеніе *proscoracoideum*.

Вентральная же и дорсальная плоскости конечности плавниковаго типа тоже оказались повернутыми на нѣкоторый уголъ такъ, что вентральная плоскость повернулась впередъ, а дорсальная назадъ. Слѣдовательно, *proscoracoideum* гомологиченъ вентральному отростку плечевого пояса рыбъ, а сгибательная поверхность плеча гомологична вентральной поверхности плавника, противоположная же разгибательная поверхность соотвѣтствуетъ дорсальной поверхности плавника. Какъ въ плавникѣ зачатокъ мускулатуры распадается на два слоя, дорсальный и вентральный, такъ и въ пятипалой конечности сначала на уровнѣ *Humerus* зачатокъ мускулатуры распадается на два слоя, на зачатокъ сгибателей и зачатокъ разгибателей, но эти слои лежатъ уже впереди и позади оси конечности—*Humerus*.

Изъ вышеизложеннаго видно, что *M-lus proscoraco-humeralis* и *M-lus anconeus*, кромѣ особаго строенія ихъ полыхъ зачатковъ, отличаются отъ другихъ мышцъ раннимъ и сильнымъ развитіемъ. Кромѣ того, принимая во вниманіе поворотъ основанія конечности, происшедшій при переходѣ отъ воднаго типа къ наземному, мы видимъ, что положеніе этихъ мускуловъ и направленіе роста ихъ соотвѣтствуетъ положенію дорсальныхъ и вентральныхъ мышцъ повернувашагося плавника, тѣмъ болѣе, что и прикрѣпляется *M-lus proscoraco-humeralis* къ *proscoracoideum*, филогенетически болѣе старой части пояса, чѣмъ коракоидъ, гомологичной вентральному отдѣлу дуги плечевого пояса рыбъ. Поэтому я думаю, что именно *M-lus proscoraco-humeralis* и *M-lus anconeus communis* и являются—первый первичнымъ вентральнымъ, второй первичнымъ дорсальнымъ мускулами, т.е. представляютъ изъ себя остатки дорсальной и вентральной мускулатуры плавника. Эти два мускула *proscoraco-humeralis* и *anconeus communis* сообщаютъ конечности движеніе спереди назадъ въ краніо-каудальномъ направленіи.

Съ усложненіемъ движеній конечности преобладающее значеніе получаютъ мускулы, направленные вентрально и дорсально. Они прикрѣпляются къ разросшимся коррелятивно съ ними вентральной и дорсальной частямъ скелета плечевого пояса. Если

дѣйствительно M-II p̄rocoгaco-humeralis и anconeus communis являются не только онтогенетически, но и филогенетически наиболѣе старыми мышцами плавника, гомологичными первичнымъ вентральнымъ и дорсальнымъ мышцамъ его, то дорсально и вентрально направляющіяся плечевыя мышцы Urodela, а слѣдовательно, и высшихъ Quadrupeda, соотвѣтствуютъ по своему положенію мышцамъ, расположеннымъ у propterygial'наго и metapterygial'наго краевъ плавника. Они сообщаютъ конечности способность къ движеніямъ въ направленіи перпендикулярномъ къ первоначальному краніо-каудальному: они приводятъ и отводятъ конечность въ дорсо-вентральномъ направленіи.

Такимъ образомъ, считая M-II p̄rocoгaco-humeralis и anconeus communis гомологичными вентральнымъ и дорсальнымъ мышцамъ плавника, мы можемъ называть ихъ *первично-вентральными* и *первично-дорсальными* мышцами, а остальные мышцы, гомологичныя пучкамъ мышцъ на pro- и metapterygial'ныхъ краяхъ плавника, направленныя у Quadrupeda вентрально и дорсально, можно назвать *вторичными вентральными* и *дорсальными мышцами*, такъ какъ они заняли это положеніе лишь вслѣдствіе поворота конечности и лишь тогда достигли большого развитія.

Это преобладающее значеніе мускулатуры, развившейся на pro- и metapterygial'ныхъ краяхъ плавника, и упадокъ его первично-дорсальной и вентральной мускулатуры, мнѣ кажется, стоитъ въ связи съ суженіемъ основанія конечности и связаннымъ съ этимъ разнообразіемъ и сложностью движеній. Начало этого процесса развитія вторичной дорсальной и вентральной мускулатуры мы наблюдаемъ у Ceratodus forsteri, а также у Polypterus, у котораго рѣзко выражена перегруппировка мышечныхъ пучковъ изъ вентральнаго и дорсальнаго положенія въ pro- и metapterygial'ное. Конечность же Polypterus является наиболѣе близкой изъ всѣхъ плавниковъ по строенію и положенію къ пятипалой конечности Quadrupeda.

У Ceratodus чрезвычайно сконцентрированный, потерявшій слѣды метамернаго происхожденія, плавникъ повернуть и прижать къ туловищу такъ, что его дорсальная и вентральная поверхности обращены первая латерально кнаружи, а вторая медиально внутрь. Поверхностный мускулъ его, по Давыдову (84), идетъ вдоль его наружной передней поверхности. Проксимальный конецъ этого мускула у основанія конечности раздѣляется на два пучка, направляющіеся на дорсальную и вентральную стороны, тогда какъ часть волоконъ сохраняетъ свое направленіе вдоль оси

конечности и идетъ отъ основного члена оси (Zwischenstück) къ поясу вдоль тѣла. Эти соотношенія мышечныхъ пучковъ очень сходны съ расположеніемъ мышцъ плечевой мускулатуры *Urodela*, тѣмъ болѣе, что наружная передняя плоскость плавника *Ceratodus Forsteri*, какъ и сгибательная сторона конечности *Urodela*, гомологична вентральной поверхности горизонтально лежащихъ плавниковъ. Волокна поверхностнаго мускула *Ceratodus*, сохранившіе свое первоначальное направленіе вдоль оси конечности, идутъ впередъ, и положеніе ихъ аналогично положенію *M. lus proscapulo-humeralis*; мышечные же пучки, точки прикрѣпленія которыхъ передвинулись на дорсальную и вентральную стороны тѣла, по положенію аналогичны вторично-дорсальнымъ и вентральнымъ мускуламъ первичной мускулатуры *Urodela*.

Сравнивая конечность *Urodela* съ плавникомъ *Ceratodus*, я отнюдь не связываю ихъ генетически и не гомологизирую ихъ мышцъ, а лишь хочу указать на аналогичность распредѣленія мышечныхъ пучковъ въ конечности, въ которой, какъ и въ конечности *Urodela*, произошла сильная концентрація и рѣзкій поворотъ сравнительно съ простымъ горизонтально лежащимъ плавникомъ *Selachia*.

У *Polypterus* на дорсальной и вентральной поверхностяхъ повернутаго на нѣкоторый уголъ плавника мускулатура сравнительно слабо развита и мало дифференцирована, на краяхъ же его, про- и *metapterygial'*номъ, наблюдается сильная дифференцировка мышечныхъ пучковъ, которые, имѣя различныя точки прикрѣпленія, сообщаютъ конечности способность къ различнымъ сложнымъ движеніямъ въ дорсо-вентральномъ направленіи, а также способность къ пронации и супинаціи. Роль этихъ вторичныхъ вентральныхъ и дорсальныхъ мышцъ, развившихся на про- и *metapterygial'*ныхъ краяхъ плавника, значительно больше, чѣмъ роль первичныхъ дорсальныхъ и вентральныхъ менѣе дифференцированныхъ и развитыхъ мускуловъ. Здѣсь собственно о плечевой мускулатурѣ трудно говорить, такъ какъ дифференцировка мышечныхъ пучковъ идетъ главнымъ образомъ въ области свободной конечности, но я думаю, что этотъ процессъ преобладающаго развитія вторично-вентральнаго и вторично-дорсальнаго краевъ аналогиченъ процессу раздѣленія на два пучка проксимальнаго конца поверхностной мышцы плавника *Ceratodus*, съ одной стороны, и развитію вторично—вентральной и вторично—дорсальной мускулатуры *Urodela*, съ другой стороны. Эти процессы являются необходи-

мымъ слѣдствіемъ концентраціи конечности и перехода ея отъ воднаго типа къ наземному.

Съ дальнѣйшимъ усложненіемъ движеній конечности *Urodela* вторичная вентральная и дорсальная мускулатура распадается на отдѣльные пучки, которые, направляясь подъ различными углами къ первоначальнымъ двумъ взаимно-перпендикулярнымъ направленьямъ, и придаютъ конечности способность къ все болѣе и болѣе сложнымъ движеніямъ, такъ что у *Urodela*, хотя распаденье зачатковъ мускулатуры на отдѣльныя мышцы сравнительно еще незначительно, мы находимъ мышцы, которыя при сокращеніи сообщаютъ конечности движенія не только въ двухъ перпендикулярныхъ направленьяхъ. У нихъ кромѣ *M-lus proscapulo-humeralis* и *M-lus anconeus communis*, движущихъ конечность въ краніо-каудальномъ направленіи, *M-lus suprascapuloideus* и *M-lus suprascapularis*, движущихъ конечность въ дорсо-вентральномъ направленіи, изъ заднихъ дорсальнаго и вентральнаго выростовъ первичной мускулатуры развиваются и *M-li latissimus dorsi* и *pectoralis*, направляющіеся каудально подъ острымъ угломъ къ мускуламъ, развивающимся изъ переднихъ выростовъ. Эти движенія усложняются еще тѣмъ, что выросты первичной мускулатуры въ свою очередь распадаются на отдѣльныя мышцы. У *Urodela* этотъ процессъ распаденья происходитъ лишь въ переднемъ вентральномъ выростѣ, который, какъ мы видѣли на реконструкціи (рис. 17 табл. VI), распадается на три части; изъ остальныхъ же выростовъ развивается по одному мускулу. Это указываетъ на еще слабое развитіе плечевой мускулатуры у *Urodela* сравнительно съ высшими *Quadripeda*, а слѣдовательно, и на очень примитивный характеръ ихъ конечностей.

Для уясненія поворота конечности и отношеній первично-дорсальной и первично-вентральной мускулатуры къ мускулатурѣ горизонтальнаго плавника, изображены мною на рис. G въ текстѣ три схемы, на которыхъ видно направленіе поворота конечности и легко сравнить первично—вентральную и дорсальную мускулатуру пятипалой конечности съ мускулатурой примитивнаго горизонтальнаго плавника (рис. G въ текстѣ, стр. 113).

Переходя ко вторичной мускулатурѣ амфибій, я прежде всего выдѣлю изъ группы вторичныхъ мышцъ *M-lus cicularis*, который является вторичнымъ лишь съ эмбриологической точки зрѣнія, но не съ филогенетической, такъ какъ онъ вполне раз-

вить уже у рыбъ. Не только это существованіе его у низшихъ позвоночныхъ, но иннервация его *n. vagus* и происхождение отъ жаберной мускулатуры выдѣляетъ его изъ группы вторичной мускулатуры. Въ эмбриональномъ развитіи, какъ мы видѣли, онъ отдѣляется, какъ у *Urodela*, такъ и у *Anura*, въ видѣ мышечнаго пучка отъ рано развивающейся жаберной мускулатуры. Такимъ образомъ по происхожденію своему онъ совершенно не связанъ съ осевой метамерной мускулатурой и съ этой точки зрѣнія онъ даже менѣе близокъ къ остальнымъ вторичнымъ мускулатурамъ, чѣмъ первичная мускулатура, которая тоже, какъ и вторичная, происходитъ отъ міотомовъ, хотя и отдѣляется отъ нихъ у амфибій несравненно раньше, чѣмъ вторичная. Прикрѣпленіе *M. lus cucullaris* къ скелету плечевого пояса является новымъ его признакомъ, приобрѣтеннымъ позднѣе;

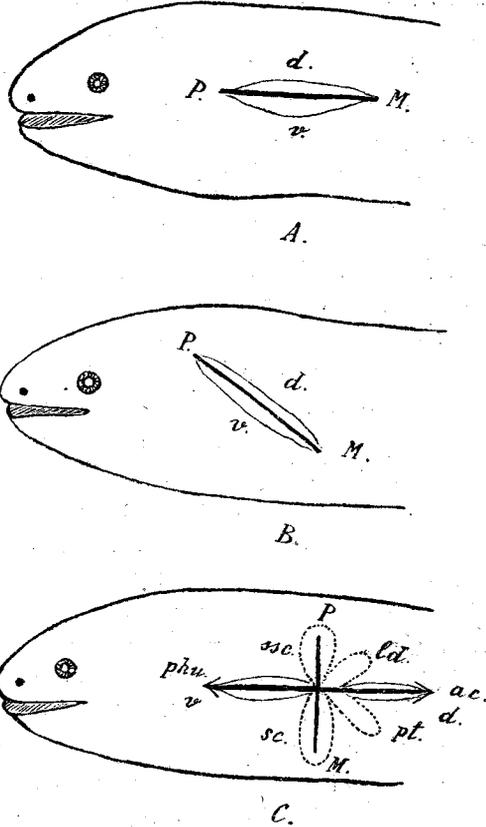


Рис. G. Схематическое изображеніе поворота зачатковъ мускулатуры въ связи съ поворотомъ и концентраціей конечности при переходѣ отъ воднаго образа жизни къ наземному.

A—горизонтально лежащій плавникъ, B—плавникъ, повернувшійся на нѣкоторый уголъ. C—пятипалая конечность. Контуръ первичной дорсальной и вентральной мускулатуры изображены непрерывной линіей, вторично же развивавшаяся дорсальная и вентральная мускулатуры изображены пунктиромъ.

P—propterygia'ный край плавника, m—metapterygia'ный край, d—дорсальная поверхность плавника и зачатокъ первично-дорсальной мускулатуры, v—вентральная поверхность и зачатокъ вентр. мускулатуры, phi и ac—первично-дорсальный и вентр. мускулы *Procoraco-humeralis* и *anconeus communis*, ssc и ld—вторично-дорсальные мускулы *suprascapularis* и *latissimus dorsi*, sc и pt—вторично-вентральные мускулы *suprascoracoideus* и *pectoralis*.

это и выражается въ онтогенезѣ тѣмъ, что прикрѣпленіе это происходитъ поздно, вмѣстѣ съ прикрѣпленіемъ *M-lus levator scapulae*, который филогенетически, какъ и *M-li serrati*, представляетъ изъ себя дѣйствительно вторичный мускуль, т.-е. мускуль, вошедшій позднѣе другихъ въ составъ плечевой мускулатуры.

M-lus levator scapulae *Urodela* сравнительно поздно отдѣляется отъ уже вполне развившихся перваго и втораго міотомовъ туловища; еще позднѣе отдѣляюся отъ слѣдующихъ міотомовъ пучки *M-li serrati*. Начало и направление роста, иннервация п.п. *thoracici superiores* и прикрѣпленіе къ внутренней поверхности лопатки совершенно тождественны для всѣхъ вторичныхъ мускуловъ. На основаніи этого на рисункѣ С въ текстѣ я и изобразила ихъ всѣ въ видѣ одного мускульнаго пучка, положеніе котораго соотвѣтствуетъ вообще положенію вторичной мускулатуры, которую можно считать таковой и съ филогенетической точки зрѣнія. Отношеніе вторичной мускулатуры къ плечевому поясу схематично также изображено мною на рисункѣ F въ текстѣ. *M-lus levator scapulae* является наиболѣе старымъ изъ всѣхъ вторичныхъ мышцъ: онъ раньше закладывается и значительно раньше прикрѣпляется къ скелету, а у взрослога животнаго онъ представляетъ изъ себя довольно сильный мускуль. Что же касается *M-li serrati*, которые много позднѣе отдѣляются отъ туловищной мускулатуры, и очень поздно прикрѣпляются къ лопаткѣ, то они остаются и у взрослога очень слабыми мало развитыми мышечными пучками; но это зачаточное ихъ состояніе не представляетъ изъ себя явленія регресса, а указываетъ лишь на то, что эти мышцы слишкомъ еще недавно отдѣлились отъ туловищныхъ міотомовъ и вошли въ составъ плечевой мускулатуры. Они представляютъ изъ себя, такъ сказать, мышцы будущаго, что и подтверждается тѣмъ, что у высшихъ *Quadrupeda* гомологичные имъ *M-li serrati* достигаютъ значительнаго развитія и принимаютъ большее участіе въ движеніяхъ конечности. У *Urodela* же *M-li serrati* такъ слабы, что врядъ ли могутъ играть большую роль.

Эта группа вторичныхъ мускуловъ, являясь наиболѣе молодой, позднѣе присоединившейся къ сложной плечевой мускулатурѣ, связываетъ поясъ конечности, прежде бывшій неподвижнымъ, съ туловищемъ и даетъ ему возможность движеній между поясомъ и туловищемъ, тогда какъ первоначально при помощи одной первичной мускулатуры движенія были возможны

лишь между осью свободной конечности и поясомъ. Съ переходомъ скелета плечевого пояса изъ неподвижнаго въ подвижное состояніе конечность дѣлается болѣе свободной въ своихъ движеніяхъ и независимой отъ общаго положенія туловища. Вторичная мускулатура является особенно интересной, какъ я указывала, именно у *Urodela* потому, что у нихъ мы видимъ начало процесса присоединенія туловищной мускулатуры къ первичной плечевой, такъ какъ здѣсь, съ одной стороны, вслѣдствіе слабаго еще развитія этихъ мышцъ и простоты ихъ, нѣтъ необходимости въ ускоренномъ развитіи и выпаденіи начальныхъ стадій его, а, съ другой стороны, условія жизни свободной личинки не вызываютъ измѣненій въ ходѣ развитія, какъ это наблюдается у не свободныхъ эмбрионовъ. Особенно, какъ я уже сказала, характерны въ этомъ отношеніи *M-li seggati*, время появленія и прикрѣпленія которыхъ указываетъ на ихъ недавнее происхожденіе; и у взрослыхъ они имѣютъ видъ молодыхъ, еще слабо развитыхъ мускуловъ. Съ ускореніемъ хода эмбриональнаго развитія у высшихъ *Quadrupeda*, даже, уже у *Amphibia*, эти мускулы, относительно раньше закладываясь, успѣваютъ достигнуть большого развитія и сложности у взрослога животнаго.

У *Amphibia* вторичная мускулатура закладывается и развивается относительно раньше, чѣмъ у *Urodela*. Оба зачатка ея уже образовались и передній сильно развился и морфологически, и гистологически, въ то время какъ зачатокъ конечности еще совершенно не дифференцированъ и очень слабо развитъ. Это явленіе не противорѣчитъ высказанному мною положенію, что вторичную мускулатуру дѣйствительно можно считать таковой съ филогенетической точки зрѣнія. У головастика передняя конечность развивается въ замкнутой перибранхіальной полости, поэтому лишь самыя раннія стадіи появленія клѣтокъ зачатка должны быть сходны съ соотвѣтствующими стадіями *Urodela*. Условія ихъ развитія одинаковы, разница можетъ быть лишь вслѣдствіе общаго усложненія организаци *Amphibia*. Послѣ же замыканія перибранхіальной полости конечность оказывается защищенной со всѣхъ сторонъ отъ вліянія внѣшней среды и начинаетъ функционировать лишь по выходѣ изъ полости; такимъ образомъ для нея создаются условія совершенно сходныя съ условіями развитія зародыша, заключеннаго въ оболочку. Это конечно вызываетъ общее замедленіе развитія на раннихъ стадіяхъ и сообщаетъ болѣе равномерное развитіе отдѣльнымъ частямъ зачатка отно-

сительно другъ друга, такъ здѣсь нѣтъ необходимости, въ зависимости отъ ранней дѣятельности органа, въ ускоренномъ развитіи нѣкоторыхъ необходимыхъ для этого частей.

Способъ отдѣленія отъ міотомовъ зачатковъ вторичной мускулатуры *Anura* больше сходенъ съ образованіемъ ея зачатковъ у *Reptilia* чѣмъ у *Urodela*. Какъ мы уже видѣли, выросты вторичной мускулатуры *Anura* появляются въ видѣ массы мезенхимныхъ клѣтокъ, отдѣлившись отъ міотомовъ; то же наблюдается и у *Reptilia*. Объясняется ли такой характеръ зачатковъ у *Anura* болѣе раннимъ отдѣленіемъ ихъ отъ еще не настолько развитыхъ міотомовъ, какъ у *Urodela*, или это объясняется неподвижностью конечности и общимъ замедленіемъ хода ея развитія, сказать трудно. Вѣроятно, обѣ эти причины, какъ у *Anura*, такъ и у *Reptilia*, играютъ извѣстную роль. Что касается направленія развитія вторичной мускулатуры, то и здѣсь, какъ у *Urodela* и *Reptilia* (Сѣверцовъ), развитіе идетъ въ краніо-каудальномъ направленіи: прежде появляется передній зачатокъ вторичной мускулатуры отъ 2-го и границы 2-го и 3-го міотомовъ, позднѣе, а у *Rana ripiens* значительно позднѣе, появляется второй зачатокъ. Передній зачатокъ быстро раздѣляется на два; изъ нихъ въ переднемъ, въ зачаткѣ *M-li levatores scapulae*, рано появляются мышечныя волокна, тогда какъ въ это время задній выростъ еще состоитъ изъ мезенхимныхъ клѣтокъ не такъ плотно прилежащихъ другъ къ другу, какъ мезенхимныя клѣтки задней части передняго зачатка. Изъ этихъ соотношеній степени развитія и гистологической дифференцировки, а также отчасти и времени появленія зачатковъ, ясно, что и у *Anura* развитіе вторичной мускулатуры идетъ въ краніо-каудальномъ направленіи.

Эта разница въ степени развитія и отчасти во времени закладки *M-lus levator scapulae* и *M-li serrati* указываетъ на то, что присоединеніе къ плечевой мускулатурѣ мышцъ, отдѣлившись отъ міотомовъ, шло постепенно: мышцы, отдѣлившіяся отъ переднихъ міотомовъ, старше и раньше развились, чѣмъ мышцы заднихъ міотомовъ. Это положеніе подтверждается особенно тѣмъ, что съ прогрессивнымъ развитіемъ конечности и плечевой мускулатуры все большее число міотомовъ получаетъ связь съ плечевымъ поясомъ, а съ развитіемъ шеи и вслѣдствіе этого со сдвиганіемъ конечности назадъ вторичныя мускулы развиваются изъ все болѣе каудально лежащихъ міотомовъ, тогда какъ передніе міотомы теряютъ связь съ пле-

чевымъ поясомъ. Это мы находимъ у *Lacertilia*. По Сѣверцову, зачатокъ *M-lus levator scapulae* отдѣляется отъ 2, 3, 4 міотомовъ, а зачатокъ *M-li serrati* отъ 5, 6, 7, 8, 9 міотомовъ. Слѣдовательно, здѣсь, вслѣдствіе общаго сдвигація конечности назадъ, число присоединившихся къ плечевому поясу міотомовъ увеличилось вдвое. У *Lacertilia* это сдвиганіе выражено и въ закладкѣ первичной мускулатуры и особенно въ образованіи плечевого сплетенія, которое образуется не изъ II—V спинальныхъ нервовъ, какъ у *Urodela*, а изъ V—X, причемъ въ теченіе эмбриональнаго развитія и передніе нервы входятъ въ сплетеніе и лишь вторично теряютъ съ нимъ связь. Вообще у *Reptilia*, даже уже у *Anura*, нѣтъ столь рѣзкаго зачаточнаго характера въ развитіи вторичной мускулатуры, и филогенетическое значеніе ея поэтому уже не такъ ясно, какъ у *Urodela*. У взрослыхъ у нихъ вторичная мускулатура сильно развита и въ этомъ отношеніи не отстаетъ отъ первичной мускулатуры, съ которой сходна и по первичному строенію мезенхимныхъ зачатковъ. Все это указываетъ, что у выше стоящихъ *Quadripeda* вторичная мускулатура уже больше вошла въ составъ плечевой мускулатуры и не находится только въ началѣ этого процесса присоединенія, какъ у *Urodela*.

При описаніи эмбриональнаго развитія плечевой мускулатуры и особенно при сравненіи *Amphibia* съ *Reptilia*, часто приходится говорить объ ускореніи и замедленіи въ развитіи, причемъ какъ ускореніе, такъ и замедленіе или задержка нѣкоторыхъ стадій наблюдается въ одномъ и томъ же классѣ. Какъ у *Amphibia*, такъ и у *Reptilia* мы сталкиваемся съ обоими этими явленіями. Вслѣдствіе этого ходъ развитія представляется запутаннымъ и какъ бы противорѣчивымъ, поэтому я считаю нужнымъ нѣсколько опредѣленнѣе выяснить причины и значеніе этой разницы въ темпѣ эмбриональнаго развитія животнаго.

Сѣверцовъ въ своихъ „Этюдахъ по исторіи эволюціи“ (12) детально разбираетъ причины и способы, какъ ускоренія или прогрессивнаго развитія, такъ и регресса. Съ точки зрѣнія разобранныхъ имъ явленій филэмбриогенеза и ценогенеза я и рассматриваю процессы эмбриональнаго развитія мускулатуры *Amphibia* и *Reptilia*; приложеніе къ нимъ этихъ взглядовъ, мнѣ кажется, даетъ возможность уяснить кажущіяся сяпротиворѣчія въ развитіи. Прежде всего нужно выяснить, каковы причины неравномѣрности темпа эмбриональнаго развитія, которое то является замедленнымъ,

то ускореннымъ или упрощеннымъ настолько, что нѣкоторыя стадіи развитія выпадаютъ.

Свободный образъ жизни личинки Urodela неизбежно требуетъ очень ранняго развитія органовъ движенія, слѣдовательно, и мускулатуры конечностей, поэтому онъ является факторомъ, ускоряющимъ процессъ развитія на раннихъ стадіяхъ. Слабая же сравнительно дифференцировка мускулатуры, ея примитивный характеръ, и вслѣдствіе этого менѣе сложный путь развитія и меньшее число стадій этого развитія, даютъ возможность филогенетически болѣе раннимъ стадіямъ сохраняться, такъ какъ нѣтъ необходимости пройти длинный рядъ измѣненій въ сравнительно короткій промежутокъ времени эмбриональнаго развитія. Тѣмъ болѣе, что нѣкоторыя раннія стадіи имѣютъ важное функциональное значеніе въ зависимости отъ свободного образа жизни личинки. Такимъ образомъ мы видѣли, что на ходъ развитія Urodela вліяютъ два противоположные фактора, *ускоряющій* и *замедляющій* или *задерживающій* нѣкоторыя нужныя стадіи.

Съ усложненіемъ мускулатуры, съ ея болѣею дифференцировкой, является необходимость въ сокращеніи числа эмбриональныхъ стадій, причемъ нѣкоторыя стадіи, не необходимыя эмбриону, выпадаютъ. Это сокращеніе или упрощеніе нужно, чтобы къ окончанію эмбриональнаго періода жизни животнаго мускулатура успѣла достигнуть своего полнаго развитія. Такимъ образомъ общее усложненіе организациі является упрощающимъ факторомъ въ общемъ ходѣ развитія. Этимъ объясняются многія явленія выпаденія стадій у Reptilia сравнительно съ Amphibia. Если бы эмбрионы Reptilia, какъ и личинки Urodela, вели свободный образъ жизни, то, съ одной стороны, можно было бы ожидать сохраненія раннихъ стадій, какъ у Urodela, слѣдовательно, нѣкоторой задержки на раннихъ стадіяхъ, съ другой стороны, наоборотъ, большого ускоренія развитія, въ зависимости отъ того, на какой стадіи развитія начинала бы функционировать ихъ конечность, на ранней, какъ у Urodela, или достигнувъ строенія взрослой конечности. А такъ какъ Reptilia развиваются въ защищенныхъ оболочкахъ яйцахъ или въ тѣлѣ матери, то онѣ не нуждаются въ раннемъ развитіи органовъ движенія. Это ихъ позднее сообщеніе съ внешней средой и является замедляющимъ факторомъ въ развитіи Reptilia. Совершенно также дѣйствуетъ на ходъ развитія передней конечности Anura ея положеніе внутри

замкнутой перибранхіальной полости, вследствие чего тоже наблюдается очень сильное замедление ее развития.

Таким образом и у Reptilia мы находим два действую- щие въ противоположныхъ направленіяхъ процесса. *Замедленіе* развития, вследствие защищенности эмбриона, съ одной стороны, и *упрощеніе* путемъ утраты нѣкоторыхъ стадій, вследствие необходимости пройти болѣе сложный путь развития, съ другой сто- роны.

Особенности развития, появляющіяся вторично подъ влія- ніемъ условій развития зародыша представляютъ изъ себя явленія ценогенеза. Вліяніе условій развития сказывается не только въ появленіи ценогенезовъ, но также иногда и въ сохраненіи палингенетическихъ признаковъ, если они при данныхъ усло- віяхъ почему-либо нужны развивающемуся организму. Къ раз- ряду этихъ явленій сохраненія стадій, имѣющихъ палингенетиче- ское значеніе, относится раннее появленіе и сильное развитіе первично-дорсального и первично-вентрального мускуловъ, pro- coraco-humeralis и anconeus communis у Urodela. Сохраненіе и сильное развитіе этихъ мускуловъ является результатомъ сво- боднаго образа жизни личинки, конечность которой съ самыхъ первыхъ стадій своего развития принимаетъ дѣятельное участіе въ движеніи. Выпаденіе *именно этой* стадіи у Reptilia возможно вследствие полной неподвижности зародыша, въ это время за- ключеннаго еще въ оболочку. Это явленіе, обусловленное усло- віями развития зародыша, представляетъ изъ себя типичный це- ногенезъ. Самый же *фактъ исчезновенія* стадій имѣетъ филогене- тическое значеніе, т. к. зависитъ отъ общаго усложненія му- скулатуры взрослого животнаго, въ зависимости отъ чего и наблюдается сокращеніе въ развитіи раннихъ стадій даже путемъ полнаго выпаденія нѣкоторыхъ изъ нихъ, тогда какъ въ концѣ эмбриогенеза происходитъ подставка новыхъ стадій, связанныхъ съ общимъ усложненіемъ организма.

Пользуясь методомъ символическаго выраженія хода эмбрио- нальнаго и филогенетическаго развития, къ которому прибѣгаетъ Сѣверцовъ въ своихъ „Этюдахъ“, я попыталась выразить соот- ношеніе и ходъ развитія первичной и вторичной мускулатуры Amphibia и Reptilia.

Обозначая буквой *a* стадіи эмбриональнаго развитія первич- ной мускулатуры, я для Amphibia прибавляю къ *a* индексъ ^а для Reptilia индексъ ^г, а цифрами обозначаю, какая это стадія

одинаково и для Amphibia. и для Reptilia. Мускулатура взрослого животного обозначается буквой *A* съ индексами *a* и *r* для Amphibia и Reptilia.

Я беру при сравненіи этихъ двухъ классовъ слѣдующія главные стадии въ ихъ эмбриональной и филогенетической послѣдовательности: a^{a1} , a^{r1} — рѣзко выраженный метамерный характеръ зачатка мускулатуры конечности, мускульныя почки; a^{a2} , a^{r2} — слившійся общій зачатокъ первичной мускулатуры, утратившій метамерный характеръ; a^{a3} , a^{r3} — вростаніе зачатковъ мускулатуры въ туловище, причеъ зачатокъ musculi procoraco-humeralis не отдѣленъ отъ передняго дорсальнаго выроста; a^{a4} , a^{r4} — отдѣленіе зачатка musculi procoraco-humeralis; a^{a5} , a^{r5} — преобладающее значеніе Musc. procor.-humer. и ancon. commun.; a^{a6} , a^{r6} — Musc. procor.-humeralis и anconeus communis теряютъ свое преобладающее значеніе; a^{a7} , a^{r7} — начало дальнѣйшей дифференцировки выростовъ первичной мускулатуры, распаденіе на отдѣльные мускулы передняго вентральнаго выроста; a^{a8} , a^{r8} — распаденіе передняго дорсальнаго выроста. Ни у Reptilia, ни у Amphibia задніе выросты не распадаются больше и развиваются каждый въ одинъ мускулъ.

Развитіе первичной мускулатуры выразится при помощи этихъ обозначеній слѣдующимъ образомъ:

Urodela: — a^{a2} — a^{a3} — a^{a4} — a^{a5} — a^{a6} — a^{a7} ... періодъ роста... A^{a7}

Reptilia: a^{r1} — a^{r2} — — a^{r3} — — a^{r6} — a^{r7} — a^{r8} ... пер. „ ... A^{r8}

Выпаденіе a^{a1} стадій метамерной закладки конечности у Urodela представляетъ изъ себя явленіе чисто ценогенетическое, вслѣдствіе сильнаго ускоренія развитія раннихъ стадій свободно живущей личинки; у Reptilia эта стадія, имѣющая сама по себѣ филогенетическое значеніе, сохранилась тоже вслѣдствіе условій развитія. Выпаденіе же стадій a^{r3} и a^{r5} , имѣющихъ большое филогенетическое значеніе и сохранившихся у Amphibia Urodela, какъ вслѣдствіе меньшей сложности мускулатуры ихъ, такъ и вслѣдствіе условій развитія личинки, представляетъ изъ себя явленіе, вызванное усложненіемъ мускулатуры взрослого животного, а слѣдовательно, и надставкой новыхъ стадій въ эмбриогенезѣ. Въ данномъ случаѣ a^{r8} является такой подставкой, т. к. у Urodela этой стадіи нѣтъ. Къ подобной же формулѣ можно свести и вторичную мускулатуру, обозначая стадіи ея развитія буквой *b*, а взрослое состояніе ея буквой *B* съ индексами *a* и *r* для Amphibia и Reptilia, а цифрами обозначая общія стадіи развитія:

b^{a1} , b^{r1} — наружные края миотомовъ недифференцированы, имѣютъ мезенхимный характеръ, зачатки, изъ нихъ развивающіеся имѣютъ видъ мезенхимныхъ выростовъ; b^{a2} , b^{r2} — миотомы вполне развиты, и зачатки, отъ нихъ отходящіе, имѣютъ видъ волоконъ; b^{a3} , b^{r3} — прикрепленіе вторичной мускулатуры къ скелету плечевого пояса; b^{a4} , b^{r4} — вторичные мускулы въ видѣ слабо-развитыхъ пучковъ; b^{a5} , b^{r5} — вторичные мускулы въ видѣ вполне развитыхъ сильныхъ пучковъ. Развитие вторичной мускулатуры выразится слѣдующимъ образомъ:

для Urodela: — b^{a2} — b^{a3} — b^{a4} — ... періодъ роста ... B^{a4}
 для Reptilia: b^{r1} — — b^{r2} — b^{r4} — b^{r5} ... пер. „ ... B^{r5} .

Вслѣдствіе ускоренія развитія и болѣе ранняго появленія зачатковъ вторичной мускулатуры у Reptilia, зачатки эти отходятъ отъ болѣе молодыхъ миотомовъ, и этимъ обуславливается ихъ мезенхимный характеръ. Появленіе зачатковъ здѣсь раньше потому, что путь развитія, какъ и въ развитіи первичной мускулатуры, больше, такъ какъ вторичная мускулатура Reptilia развита гораздо сильнѣе, чѣмъ у Amphibia, такъ что мы и здѣсь находимъ въ концѣ эмбриогенеза новыя стадіи b^{r5} сравнительно съ Amphibia. Вторичная мускулатура Reptilia относительно первичной мускулатуры появляется раньше вторичной мускулатуры Amphibia: это наглядный примѣръ сдвиганія признаковъ, появившихся въ концѣ филогенетическаго развитія, на болѣе раннія стадіи. У Amphibia b^{a2} — первичная закладка зачатковъ вторичной мускулатуры — происходитъ на стадіи a^{a5} , у Reptilia же b^{r1} происходитъ на стадіи a^{r4} , т. е. произошелъ сдвигъ стадіи къ началу развитія. Эти формулы, конечно, нѣсколько схематично выражаютъ соотношенія развитія первичной и вторичной мускулатуры Amphibia и Reptilia, но мнѣ кажется, что онѣ значительно облегчаютъ пониманіе законовъ этого развитія.

Въ заключеніе работы я считаю своимъ долгомъ выразить глубокую благодарность моему учителю, профессору А. Н. Сѣверцову, за предоставленіе мнѣ мѣста въ лабораторіи Инст. Сравн. Анатоміи Московскаго Университета и за руководство въ работѣ. А также приношу мою благодарность приватъ-доценту И. И. Шмальгаузену за помощь въ работѣ и предоставленіе мнѣ матеріала по амфибіямъ.

DÉVELOPPEMENT DE LA MUSCULATURE PECTORALE CHEZ LES AMPHIBIENS.

(Résumé)

par *Hélène Rylkova*.

(Du laboratoire de l'Inst. d'Anat. comp. de l'Université de Moscou).

La musculature pectorale des amphibiens, surtout de l'urodela, comparée à celle des animaux supérieurs, a une structure très simple, conformément à la structure primitive du squelette de la ceinture pectorale. Gegenbaur (1865) homologise le procoracoideum de l'urodela avec la partie ventrale de la ceinture pectorale du sturio et regarde aussi comme homologues leurs parties dorsales — les scapulae. La ceinture pectorale de l'urodela présente donc une forme transitoire entre celle des poissons et celle des quadrupèdes, quoiqu'elle se rapproche beaucoup plus de celle-ci. Pour cette raison, la musculature de l'urodela présente de l'intérêt, et l'étude de son développement peut nous fournir des données expliquant le développement des muscles chez les animaux supérieurs et aussi l'origine des membres pentadactyles. Ces considérations m'ont amenée à m'occuper surtout de l'urodela, et de ne compléter mes recherches sur la musculature secondaire que par des données sur le développement de l'anura.

Max Fürbringer a décrit en 1873 la musculature de la ceinture pectorale au point de vue anatomique. Il divise les muscles en groupes, en se basant sur leur innervation. Les muscles de la ceinture pectorale chez l'urodela sont innervés en partie par les nerfs du plexus brachialis, en partie par les nn. thoracici superiores. Les premiers de ces nerfs sont polymétamères, les seconds monométamères. Les muscles innervés par les nerfs du plexus brachialis vont du membre libre au squelette de la ceinture, ceux qui ont la direction ventrale étant innervés par les nerfs du plexus inferior: ce sont les mm. supracoracoideus (fig. A et B dans le texte p. 65, —

sc), pectoralis (pt), coraco-brachiales longus et brevis (cbl) et humero-antebrachialis (ha); les muscles qui se dirigent vers le dos sont innervés par les nerfs venant du plexus superior, savoir: les mm. suprascapularis (ssc), latissimus dorsi (ld) et anconeï (ac, asm, ahl). Seul le m. procoraco-humeralis, qui relie l'humerus au procoracoïdeum, est innervé par les nerfs du plexus superior, ainsi que par ceux du plexus inferior. Les muscles de la ceinture pectorale reliant la ceinture au tronc sont innervés par les nerfs monométamères thoraci superiores: ce sont les mm. levator scapulae (ls) et serrati (fig. D dans le texte, srr), tandis que le m. cucullanus est innervé par le ramus, acces. n. vagi (cu).

Ce groupement de Fürbringer, basé sur l'innervation, coïncide avec celui de Sewertzoff, qui se base sur le développement embryonal. Sewertzoff a trouvé que chez les reptiles, les muscles innervés par les nerfs polimétamères du plexus brachialis se développent de l'ébauche du membre et vont s'implanter dans le tronc dans la direction disto-proximale sous forme d'excroissances mésenchymateuses. Sewertzoff réunit ces muscles en un groupe, celui de la *musculature primaire*. Plus tard, à la musculature pectorale viennent se joindre des muscles qui partent du tronc vers les membres et sont innervés par les nn. thorac. superiores et le ramus access. n. vagi. C'est la *musculature secondaire*.

En examinant les amphibiens, j'ai trouvé chez eux la même différence dans le développement et la direction de la croissance de la musculature primaire et de la secondaire. Chez l'urodela la musculature primaire se développe beaucoup plus tôt que la secondaire, c'est pourquoi il m'a semblé plus opportun de les étudier et aussi de les décrire séparément.

Musculature primaire de l'urodela. Mon but étant d'étudier la musculature pectorale, j'ai commencé mes observations sur les larves de l'urodela à une époque où l'ébauche du membre s'était déjà clairement accentuée. Chez les larves de Siredon de 8 mm., l'ébauche du membre l'aspect d'un tubercule (fig. 1, pl. III) rempli de cellules mésenchymateuses contenant des grains de vitellus et jointes au mésenchyme du tronc par des prolongements. Le mésenchyme de l'ébauche du membre d'une larve de 10 mm. (fig. 2, pl. III) n'est plus lié au mésenchyme du tronc et présente une masse compacte remplissant le tubercule allongé—le futur membre. Chez une larve de 12 mm., des cellules du mésenchyme isolées se sont implantées dans le tronc; c'est déjà, probablement, une séparation de cellules des futures excroissances

de la musculature primaire. Quand les larves ont atteint 13 mm (fig. 15, pl. V), 5 excroissances viennent, en partant du membre, s'implanter dans le tronc; deux d'entre elles prennent la direction ventrale (av, pv), deux autres, la dorsale (ad, pd), et [la cinquième a pénétré dans le tronc en arrière de l'humérus (ac). Toutes ces excroissances ont un aspect mésenchymateux (fig. 3, av, pv, fig. 5 pd, fig. 6 ad, pd, pl. III). Seules la partie antérieure de l'excroissance dorsale et la cinquième excroissance, celle qui se trouve en arrière de l'humérus, sont creuses et présentent dans une coupe longitudinale l'aspect de bourgeons musculaires (fig. 4 phu et fig. 5 phu, ae, pl. III). Bientôt nous voyons que de l'excroissance dorsale antérieure (fig. 15 ad, pl. V) se sépare sa partie antérieure creuse, adjacente au procoracoïdeum (Pc). Elle se développe très rapidement, en formant le jeune m. procoraco-humeralis (fig. 7 phu pl. III). De la cinquième excroissance se développe en même temps le m. anconeus (fig. 8 ac, pl. III). Ces deux muscles sont disposés parallèlement du côté du fléchisseur et de l'extenseur de l'humérus; ils sont antagonistes l'un de l'autre et permettent au membre le mouvement dans le sens cranio-caudal. Sur fig. 16 pl. V est reconstruit le membre d'une larve de 14 mm., chez laquelle ces deux muscles (phu, ac) sont parfaitement développés. Dans cette phase du développement, on n'observe pas de changements notables dans les autres excroissances (comp. fig. 9, fig. 6 pl. III); l'apparition de fibres du futur m. supracoracoïdeus (fig. 6 av, pl. III) ne se fait remarquer que dans l'excroissance ventrale antérieure. Le procoracoïdeum est, comme dans la phase précédente (comp. fig. 15 Pc, pl. V), relativement très grand.

A mesure que le membre se développe, les excroissances acquièrent la structure histologique des muscles, et les phases de ce processus se suivent ainsi: après que les mm. procoraco-humeralis et anconeus se sont développés, on observe des traces de différenciation dans l'excroissance antérieure ventrale (av), puis dans l'excroissance antérieure dorsale (ad), ensuite dans la postérieure ventrale (pv), enfin dans la postérieure dorsale (pd). Le développement s'effectue donc plus rapidement du côté ventral que du dorsal et plus rapidement dans les excroissances antérieures que dans les postérieures.

Quand le membre possède déjà deux doigts faiblement accentués (fig. 17, pl. VI), le m. procoraco-humeralis perd, grâce au développement d'autres muscles et au rapetissement relatif du proco-

racoideum (comp. fig. 16 c, fig. 17 Pc, pl. V, VI), son rôle prépondérant (fig. 17 phu, d) et son antagoniste, le m. anconeus communis, le perd de même. Dans cette phase du développement s'est déjà formé le m. suprascapularis (ssc) de la partie postérieure de l'excroissance antérieure dorsale; l'excroissance dorsale postérieure a servi à former le m. latissimus dorsi (ld) et l'excroissance postérieure ventrale, le m. pectoralis (pt). Ces deux derniers muscles ne se sont pas encore complètement développés, des fibres musculaires n'ayant encore paru que dans leurs parties proximales.

L'excroissance ventrale antérieure s'est divisée en trois parties, dont la moyenne a servi au développement complet du m. supracoracoideus (sc), la postérieure, qui dans la suite s'est encore divisée en deux, a donné naissance aux mm. coraco-brachialis longus et brevis (fig. 17 cbb + cbl, pl. VI, fig. 18 cbl, cbb, pl. VII), l'antérieure (fig. 17 phu, pl. VI), qui se joint plus tard au m. procoraco-humeralis (phu, d), finit par en faire partie et en forme la section innervée par un rameau du n. supracoracoideus (plexus inferior). La disposition des muscles dans cette phase du développement se voit sur la coupe sagittale fig. 10, pl. III.

Chez les larves qui ont deux doigts différenciés, les muscles sont développés et pareils à ceux de l'animal adulte (comp. fig. 18 ac, pl. VII, avec fig. A et B dans le texte).

Musculature secondaire. Elle se développe chez l'urodela beaucoup plus tard que la primaire. On en voit la disposition dans la reproduction fig. D dans le texte (p. 92, srr, cu, lsc). Le m. cucularis, innervé par le ram. access. du n. vag., se sépare de très bonne heure de la musculature branchiale (fig. 11, pl. IV, coupe sagittale d'une larve de *Sired. piscif* de 12,5 mm.), mais ne se joint à la ceinture pectorale qu'en même temps que le reste des muscles secondaires qui se séparent des bords des myotomes. Chez une larve d'urodela de 14 mm. c'est le m. levator scapulae qui se sépare d'abord. Il part du 1-er et du 2-e myotome sous forme de fibrilles musculaires contenant des nuclei et du protoplasma en plus grande quantités (fig. 12 lsc, pl. IV). Après qu'il s'est déjà joint à la scapula, des fibrilles se séparent des myotomes dans la région de la première, seconde et troisième côte. Elles se dirigent vers la scapula. Ce sont les futurs mm. serrati (fig. 13 srr. a, fig. 14 srr. p. pl. IV), aussi très faiblement développés chez les individus adultes.

Chez l'anura la musculature secondaire a la même origine que chez l'urodela, mais s'en distingue par deux traits particuliers. En

premier lieu, ses ébauches présentent un amas de cellules mésenchymateuses non-différenciées qui se séparent des myotomes sous forme de deux ébauches. L'ébauche antérieure consiste de cellules qui se sont séparées du 2-e et en partie du 3-me myotome, la postérieure est formée de cellules venant du 3-me et, en partie, du 4-me myotome. L'ébauche antérieure se divise en deux, formant l'ébauche des mm. levatores scapulae superior et inferior, innervés par les nn. thoracici super II, et l'ébauche du m. rhomboideus anterior, innervé par le n. thorac. sup. III. De cette excroissance postérieure se développent tous les autres muscles de la musculature secondaire de l'anura innervés par les nn. thoracici superiores III et IV. Avant tout le reste, se développe au point de vue histologique la partie antérieure de l'ébauche antérieure (fig. E dans le texte, p. 97, lsc I); le développement ultérieur va, comme chez l'urodela, dans la direction cranio-caudale (fig. E rha III, p. III—IV).

L'autre particularité dans le développement de la musculature secondaire de l'anura, est qu'elle se développe beaucoup plus tôt que les membres libres et que la musculature primaire. Ce fait s'explique par la circonstance que le membre antérieur de l'anura se développe dans l'espace entièrement clos de la cavité péribranchiale, ce qui fait que son développement est fortement ralenti.

Le m. cucullaris se détache aussi chez l'anura de la musculature branchiale, prenant naissance dans une ébauche commune avec le m. petro-hyoideus. D'après Braus (1907), de la partie distale du m. cucullaris se sépare à une époque plus avancée le m. interscapularis. Le développement embryonal ainsi que la structure anatomique nous montrent que les membres des amphibiens sont très fortement concentrés et que les phases premières de l'implantation du bourgeon musculaire dans l'ébauche du membre qu'on observe chez les reptiles, font défaut chez les amphibiens, grâce à l'existence libre des larves et au développement accéléré des membres qui en est la suite.

La musculature primaire de l'urodela est homologue à la musculature des nageoires des poissons, et sa croissance dans la direction disto-proximale est homologue à l'implantation inverse des bourgeons musculaires dans le tronc chez les séléciens et aussi à l'implantation des ébauches mixtes chez les théléostiens et les crossoptérygiens. Ses excroissances sont, d'un autre côté, homologues à celles de la musculature primaire des reptiles (v. fig. F, p. 107), l'excroissance dorsale antérieure (ad) de l'urodela étant homologue

à l'excroissance antérieure et à celle du milieu des reptiles (A, M) vu que le m. procoraco-humeralis (comp. fig. 5, 7 t. I), qui se développe de sa partie antérieure creuse, est homologué au m. deltoideus clavicularae, lequel se développe chez les reptiles de l'excroissance dorsale antérieure (A). Nous donnons une comparaison des excroissances des reptiles et des amphibiens par le schéma sur fig. F dans le texte (p. 107), où les excroissances de l'urodela sont indiquées par une ligne continue, celles des amphibiens par une ligne pointillée (comp. table p. 101).

Le développement très considérable des mm. humeralis et anconeus chez l'urodela dès les premières périodes, est la conséquence de la mobilité du membre. Ces muscles sont les restes de la musculature dorsale et ventrale d'un membre du type d'une nageoire horizontale (fig. G, p. 113, A), qui, avec la concentration du membre et son rapprochement du type terrestre, s'est tournée de manière que la surface ventrale en est devenue la face antérieure, et la dorsale, la face postérieure (fig. G, p. 113, B). Il s'ensuit que le m. procoraco-humeralis est le reste d'une musculature *primaire ventrale*, et le m. anconeus celui d'une musculature *primaire dorsale*. A mesure que les mouvements se compliquent de plus en plus, et que l'animal passe à une existence terrestre, on voit se développer les muscles *secondaires ventraux et secondaires dorsaux* (fig. G, p. 113, C), qui chez l'urodela proviennent des excroissances tant ventrales que dorsales, et ce sont les excroissances antérieures (ssc, sc) imprimant aux membres le mouvement dans la direction dorso-ventrale, c'est-à-dire perpendiculaire à son ancienne direction cranio-caudale, qui se développent les premières, les muscles qui compliquent les mouvements encore davantage (ld, pt) ne se développant que dans la suite.

A mesure que la structure de la musculature se complique, l'importance des mm. procoraco-humeralis et anconeus diminue, et le rôle prépondérant passe à la musculature secondaire ventrale et la dorsale, à celle donc qui s'est développée sur les bords pro-et métaptérogiaux (P-M). Tous les muscles de la musculature primaire imprimant le mouvement au membre dans l'articulation de l'épaule, c'est-à-dire ils joignent le membre libre à sa ceinture. Plus tard vient s'y joindre la musculature secondaire, qui rend mobile la ceinture elle-même, puisqu'elle lie la ceinture pectorale au tronc; ce qui augmente de beaucoup la mobilité du membre, c'est l'arc de la musculature branchiale du m. cucullaris,

existant déjà chez les poissons, qui vient se joindre avant les autres. Ensuite, très tard chez l'urodela, s'ajoutent sous forme de faibles fascicules musculaires les mm. levator scapulae et serrati, qui se sont séparés des myotomes. C'est là, à proprement parler, la musculature secondaire, qui semble n'avoir paru et avoir fait partie de la musculature pectorale que récemment et, pour cette raison, s'accroît chez l'urodela à des périodes avancées et est encore faiblement développée même chez les animaux adultes. Le développement de la musculature secondaire ainsi que sa jonction à la ceinture pectorale prend dans l'embryogenèse aussi bien que dans la palingénèse la direction cranio-caudale. A mesure que chez l'anura et chez les reptiles l'organisation se complique, les ébauches de la musculature secondaire apparaissent relativement plus tôt. Leur développement suit une marche plus compliquée, et chez les adultes la musculature secondaire prend un caractère plus compliqué et a un développement plus considérable.

Объяснение таблицъ.

Таблица III.

Рис. 1. Фронтальный разръзъ черезъ зачатокъ конечности личинки *Siredon pisciformis* 8 мм.

Рис. 2. Поперечный разръзъ черезъ зачатокъ конечности личинки *Siredon piscif.* 10 мм.

Рис. 3, 4, 5, 6. Четыре фронтальныхъ разръза черезъ переднюю конечность (реконструированную на рис. 15 табл.) *Siredon pisc.* 13 мм.

Рис. 7, 8, 9. Три фронтальные разръза черезъ конечность *Siredon pisc.* 14 мм (реконструкция—рис. 16 табл. V).

Рис. 10. Сагитальный разръзъ черезъ основание свободной конечности съ намѣченными двумя пальцами (реконстр.—рис. 17 табл. VI).

Таблица IV.

Рис. 11. Сагитальный разръзъ черезъ 12,5 мм. личинку *Siredon piscif.*

Рис. 12, 13, 14. Фронтальные разръзы черезъ *Siredon piscif.* съ 4-мя дифференцированными пальцами передней конечности.

Таблица V.

Рис. 15. Реконструкция передней конечности личинки *Siredon piscif.* 13 мм. (по фронт. разръзамъ).

Рис. 16. Реконструкция передней конечности личинки *Siredon pisciformis* 14 мм. (по фронт. разръзамъ).

Таблица VI.

Рис. 17. Реконструкция передней конечности *Siredon piscif.* съ двумя не вполне дифференцированными пальцами (по сагитальнымъ разръзамъ).

Таблица VII.

Рис. 18. Реконструкция передней конечности *Siredon piscif.* съ двумя дифференцированными пальцами (по сагитальнымъ разръзамъ).

Объяснение къ рисункамъ.

* —край *M-lus cicularis*, переходящій въ фасцію.

ab. m—брюшная мускулатура.

ac—*M-lus aponeus communis*.

ad—передній дорсальный выростъ.

av—передній вентральный выростъ.

bm—жаберная мускулатура.

Вос—*os basioccipitale*.

- cbb—M-lus coraco-brachialis brevis.
 cbl+cbb—общий зачатокъ мускуловъ coraco-brachialis brevis et longus.
 cbl—M-lus coraco-brachialis longus.
 Co—Coracoideum.
 cu—M-lus cucullaris.
 ec—ектодермъ.
 ext зачатокъ разгибателей конечности.
 flx—зачатокъ сгибателей.
 H—Humerus.
 ha—M-lus humero-antebrachialis.
 i. co—incisura coracoidea.
 ld—M-lus latissimus dorsi.
 lsc—M-lus levator scapulae.
 mt. 1—первый миотомъ.
 mt. 2—второй миотомъ.
 n. bli—n. brachialis longus inferior.
 n. bls—n. brachialis longus superior.
 n. cbb+cbl—nervi coraco-brachiales brevis et longus.
 n. phu (d)—n. procoraco-humeralis—вѣтвь n. suprascapularis.
 n. phu (v)—n. procoraco-humeralis—вѣтвь n. supracoracoideus.
 n. pt—n. pectoralis.
 n. sbsc—n. subscapularis.
 n. sc—n. supracoideus.
 n. ssc—n. suprascapularis.
 Pc—Procoracoideum.
 pd—задній дорсальный выростъ.
 phu—M-lus procoraco-humeralis.
 phu (d)—дорсальная часть M-li procoraco-humeralis.
 phu (v)—вентральная часть M-li procor.-humer.
 PL—Processus lateralis Humeri.
 Plx—Plexus brachialis.
 Pr—Pronephros.
 pt—M-lus pectoralis.
 pv—задній вентральный выростъ
 r. in. X—ramus intestinalis nervi Vagi.
 r. lt. X—ramus lateralis nervi Vagi.
 Sc—Scapula.
 sco—M-lus supracoracoideus.
 srr—M-li serrati.
 srr. a—M-lus serratus anterior.
 srr. p— " " posterior.
 ssc—M-lus suprascapularis.
 v—кровеносный сосудъ.
 vg—желточные зерна.
 II N, III N, IV N—II, III, IV спинальные нервы.
 N X—Nervus Vagus.

Списокъ цитированной литературы.

- '00) Braus, H. „Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse“ — Jenaische Denkschr. Bd. IV.
- '04) — „Einige Ergebnisse der Transplantation von Organanlagen bei Bombinator Larven“.—Verhandl. d. anat. Gesellschaft.
- '06) — „Die Entwicklung der Form der Extremitäten und der Extremitäten-skelette“.—Handbuch d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, her. v. O. Hertwig. Bd. III. Teil 2.
- '06) — „Vordere Extremität und Operculum bei Bombinatorlarven“. — Morph. Jahrb. Bd. 35.
- '07) — „Ueber Frühanlagen der Schultermuskeln bei Amphibien und ihre allgemeine Bedeutung“.—Verh. d. anat. Gesellsch.
- '09) — „Gliedmassepfropfung und Grundfragen der Skelettbildung“.—Morph. Jahrb. Bd. 39.
- '75—'78) Brown's Klassen und Ordnungen der Amphibien in Wort und Bild von C. Hoffman.
- '98) Byrner, E. „Experimental Studies on the development of limb muscles in Amphibia“.—Journ. of Morph. Vol. XIV.
- '95) Corning, H. „Ueber die ventralen Urwirbelknospen in der Brustflosse der Teleostier“.—Morph. Jahrb. Bd. 22.
- '84) v. Davidoff, M. „Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmassen der Fische“. III. Theil (Ceratodus).—Morph. Jahrb. Bd. 9.
- '87) Emery, C. „Ueber die Beziehungen des Cheiropterygium zum Ichtyopterygium“.—Zool. Anz. X. Jahrg.
- '94) Field, H. „Die Vornierenkapsel, ventrale Musculatur und Extremitätenanlagen bei den Amphibien“.—Anat. Anz. Bd. 9.
- '73) Fürbringer, M. „Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln“. I—Jenaisch. Zeitschr. Bd. VII.
- '74) — „Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln“. II — Jenaische Zeitschr. Bd. VIII.
- '76) — „Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln“. III — Morph. Jahrb. Bd. 1.
- '65) Gegenbaur, C. „Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere“. Heft. II. (Schultergürtel und Brustflosse).
- '88) Jordan, P. „Die Entwicklung der vorderen Extremität der Anuren—Batrachier“. Inaug. Dissert. Leipzig.
- '96) Klaatsch, H. „Die Brustflosse der Crossopterygier“. Ein Beitrag zur Anwendung der Archipterygiumtheorie auf die Gliedmassen der Landtiere—Festschr. z. 70. Geburtstag von Carl Gegenbaur.
- '92) Maurer, F. „Die Entwicklung des Bindegewebes bei Siredon pisciformis und die Herkunft des Bindegewebes in Muskeln“.—Morph. Jahrb. Bd. 18.
- '06) — „Die Entwicklung des Muskelsystems und der elektrischen Organe“.—Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbelt. her. v. O. Hertwig. Bd. III. Theil 1.
- '97) Meissner „Neue Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Schultergürtels der Acipenseriden“.—Zool. Anz. Bd. 32.

'93) Mollier, S. „Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere“. I. „Das Ichtyopterygium“.—Anat. Hefte. I. Abt. H. 8.

'95) — „Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere“. II. „Das Cheiropterygium“. Anat. Hefte. I. Abt. H. 16.

'97) — „Die Entwicklung der paarigen Flossen des Stöhres“.—Anat. Hefte. I. Abt. H. 24.

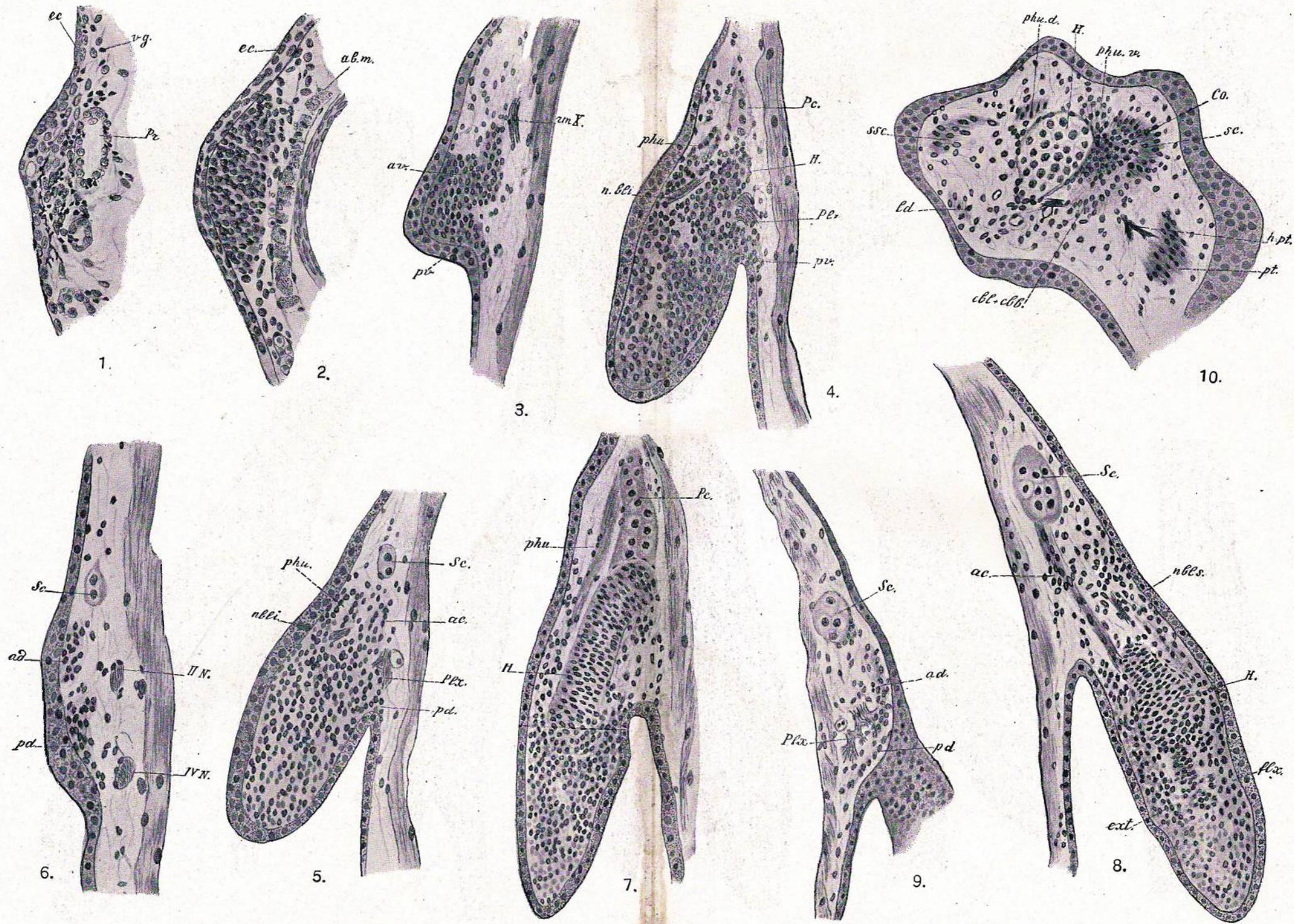
'93) Rabl, C. „Theorie des Mesoderms“ II. Morph. Jahrb. Bd. 19.

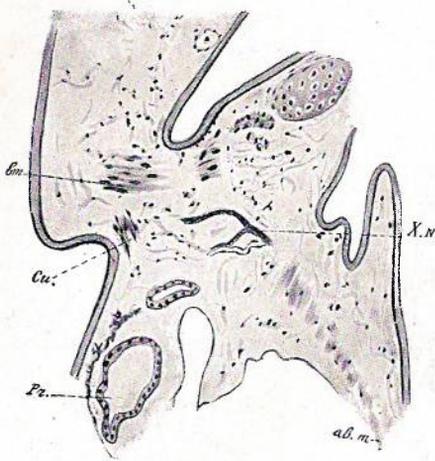
'10) — „Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten“.—(Urodel).

'04) Sewertzoff, A. „Die Entwicklung des pentadactylen Extremitäten der Wirbeltiere“.—Anat. Anz. Bd. 65.

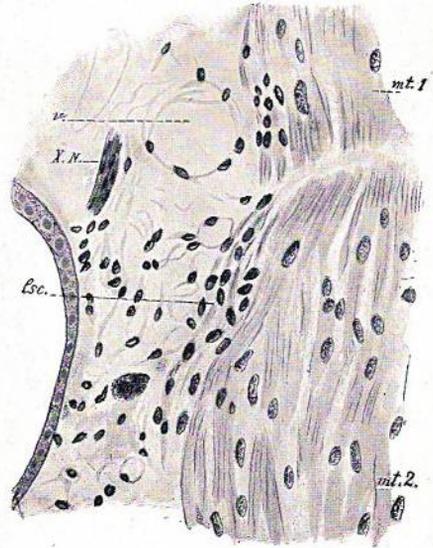
'08) — „Studien über die Entwicklung der Muskeln, Nerven und des Skelettes der Extremitäten der niederen Tetrapoda“. Beiträge zu einer Theorie der pentadactylen Extremität der Wirbeltiere.—Moscou.

'12) С ъ в е р ц о в ъ, А. „Этюды по теории эволюции“.—Москва.

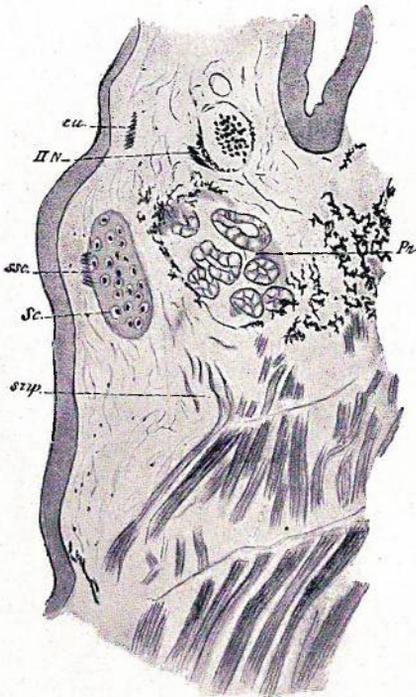




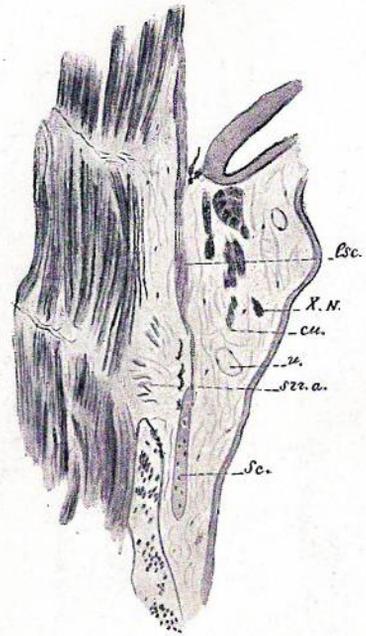
11.



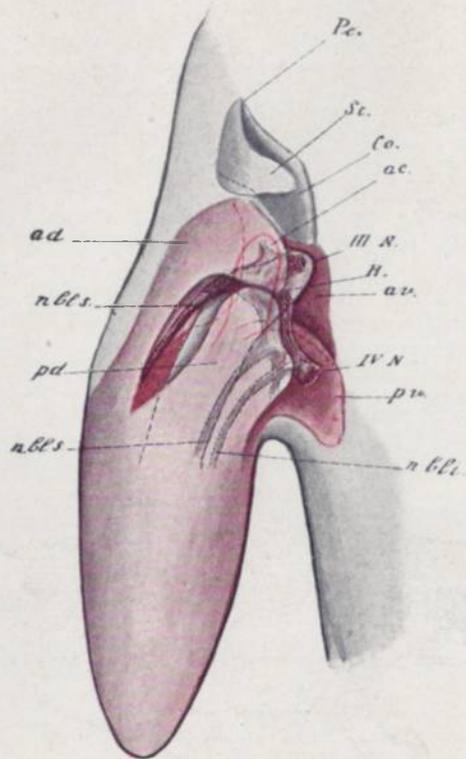
12.



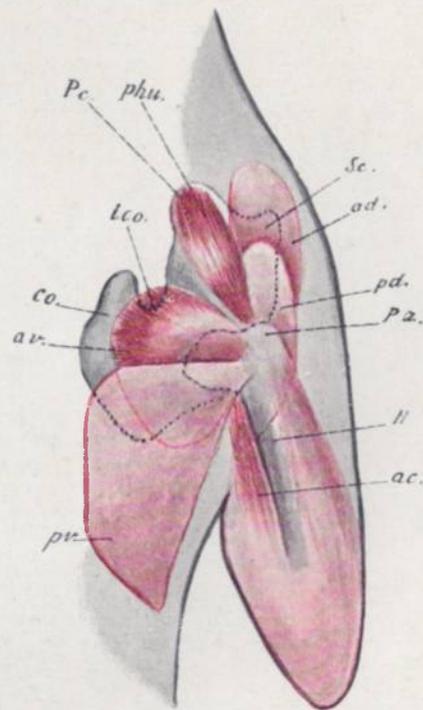
14.



13.



15



16

