ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ. ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ
XX, № 6, 1967

К. А. ДЖИВАНЯН

К СРАВНИТЕЛЬНОМУ ЭМБРИОГЕНЕЗУ СКЕЛЕТА ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ ПТИЦ

Эмбриогенезу скелета задних конечностей птиц посвящено сравнительно небольшое количество исследований [5, 10, 13, 18]. Морфологических работ, посвященных вопросу сравнения эмбрионального развития скелета задних конечностей птиц с различными условиями обитания и с разным типом размножения, в доступной нам литературе мы не встретили.

В задачу нашего исследования входило сравнительное изучение эмбриогенеза конечностей птиц разных типов размножения. В качестве объекта исследования были взяты передние и задние конечности у выводковых (кур, уток) и у птенцовых (голубь) птиц. В данном сообщении рассматриваются вопросы развития скелета задних конечностей.

Изучение ранних этапов развития скелета задних конечностей птиц даст возможность судить о некоторых общих, присущих всему организму, особенностях эмбрионального развития у разных групп птиц. Степень развития задних конечностей к моменту вылупления сама по себе может говорить о специфических особенностях развития этих групп птиц с различным способом обитания, у кур (сухопутный образ жизни), у уток (водоплавание) и у голубя (воздушный образ жизни).

Материал и методика работы. Наше исследование мы вели на датированных по суткам эмбрионах кур (породы Русская белая), пекинских уток и голубей. Было изучено 160 экземпляров, с пятого дня инкубации до момента вылупления. Материал фиксировался в 12% растворе формалина и заливался в парафин (до 10 дня инкубации) и в целлоидин. Серийные срезы окрашивались гематоксилинэозином, пикрофуксином по Ван-Гизону, ализарином. По серийным срезам с помощью рисовального аппарата проводилась графическая реконструкция эмбрионального скелета задних конечностей на разных стадиях инкубации кур, уток и голубей.

Для суждения о темпах роста, путем измерения толщины манжетки и диафиза костей, выведен индекс толщины костной манжетки бедренной и большеберцовой костей у трех изучаемых видов птиц, на разных стадиях инкубации.

Собственные исследования. На самой ранней, изученной нами, стадии—7 сутки инкубации у уток и 5 сутки 11 часов инкубации у кур—задние конечности находились на стадии лопатовидного выроста на боковой поверхности туловища с расширенным и округлым концом. На дистальном краю заметны три соответствующие II, III, IV пальцам выступа.

На этой стадии в задних конечностях у утки развиты прохондральные скелетные закладки следующих элементов: бедренная кость, удлиненно-овальной формы, дистально от нее расположены той же формы Tibia на преаксиальной стороне и Fibula на постаксиальной стороне. Fibula длиннее Tibia, а по ширине они на этой стадии особенно не отличаются.

Для данной стадии развития задних конечностей птиц характерно расположение двух элементов зейгоподия. Они лежат параллельно друг к другу, т. е. занимают то же положение, что и во взрослом организме. Tarsus заложен общей мезенхимной пластинкой. На его дистальном краю заметны три выступа, соответствующих II, III, IV пальцевым лучам. IV пальцевый луч длиннее, выступы II, III пальцев менее заметны. На постаксиальной стороне заложен V палец в виде густой мезенхимной массы.

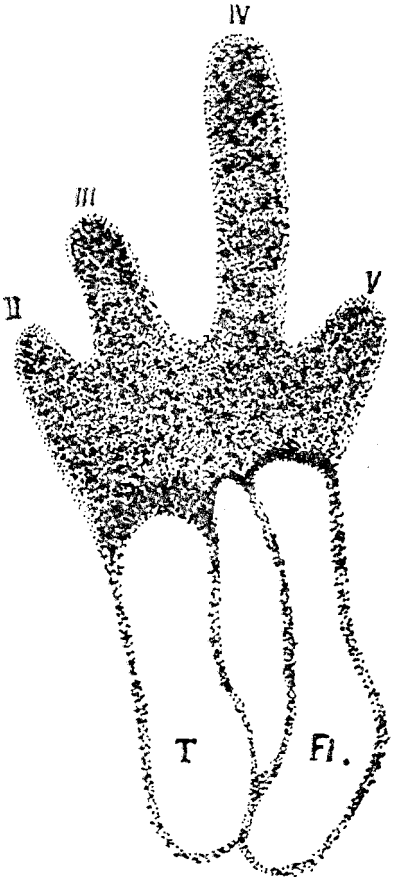

Рис. 1. Зародыш курицы 5 суток 11 часов инкубации. Правая задняя конечность с дорзальной поверхности. Графическая реконструкция скелета (30 срезов 10 μ).

Таким образом, выявляется одна из основных тенденций в развитии конечностей, установленная А. Н. Северцовым [7] для развития передних и задних конечностей рептилий—постаксиально-преаксиальное направление в развитии. Такая рекапитуляция рептильного признака у птиц была описана для передних [2, 17, 9] и задних конечностей [18].

На этой стадии в процессе закладки скелетных частей задних конечностей утки выявляется и второе правило, установленное А. Н. Северцовым для развития конечностей рептилий—проксимо-дистальное направление в развитии с «перепрыгиванием» базиподия. Дистальные элементы закладываются позже проксимальных. Это видно по степени гистологической дифференцировки элементов: пальцевые лучи представлены сгущением мезенхимы, тогда, как элементы стилоподия и зейгоподия уже представлены прохондрием. Закладка элементов базиподия еще не намечается.

У кур на стадии 5 суток 11 часов инкубации закладка Fibula длиннее Tibia. Характерно то, что дистальный конец Fibula более или менее резко разграничен от мезенхимной пластинки tarsus-а и представлен предхрящом в отличие от дистального конца Tibia, который представлен сгущением мезенхимы и от tarsus-а не разграничен (рис. 1). Хотя этот конец Fibula

ничем не разграничен от остальной части элемента, ориентировка ядер клеток прохондрия в этом участке говорит о возникновении самостоятельного центра охрящевания.

От общей мезенхимной пластинки, в которой еще не обособлены элементы базиподия, отходят 4 мезенхимных выступа, соответствующих II, III, IV, V пальцам. IV пальцевой луч длиннее остальных и по гистологическому развитию опережает остальные. Ядра клеток в центре закладки ориентированы поперек длинной оси закладки. Остальные пальцы представлены мезенхимой.

Следующие, более сходные по морфологическому состоянию, стадии для всех трех видов, соответствуют 6 суткам 11 часам инкубации у кур, 8 суткам инкубации у уток и 5 суткам 12 часам инкубации у голубя.

На этой стадии у уток закладки элементов стилоподия и зейгоподия содержат хрящевые стержни. Дистальный конец Tibia без определенной границы переходит в окружающую мезенхимную ткань. На оси Fibula на этой стадии уже имеется удлиненно-овальной формы кальканеус (рис. 2). На его поверхности имеется выступ, соответствующий, по-видимому, centrale fibulare. Эти элементы представлены сгущением мезенхимы, но ядра клеток ориентированы в определенном направлении, что дает основание различать на срезах границы этих элементов.

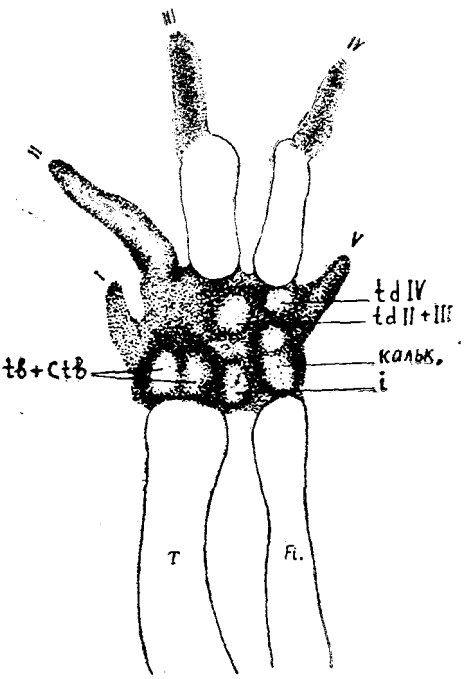

Рис. 2. Зародыш утки 8 суток инкубации. Правая задняя конечность с дорзальной поверхности. Графическая реконструкция скелета (55 срезов 10 μ).

На оси Tibia намечается прохондральный элемент, соответствующий tibiale+centrale tibiale. Судя по возникновению отдельных двух центров охрящевения, можно полагать, что на более ранней стадии tibiale и centrale tibiale закладываются отдельно. Начинается срастание intermedium с tibiale+centrale tibiale. Intermedium представлен сгущением мезенхимы.

Среди элементов метаподия по гистологической дифференцировке и анатомическому формированию преобладают metatarsalia III и IV пальцев. На их дистальных концах начинается отчленение первых фаланг. В дистальном ряду базиподия на этой стадии намечается два элемента, представляющих tarsalia distalia II+III и IV.

Аналогичная стадия развития конечностей у кур наблюдается на 6 сутки 12 часов инкубации. Здесь важно отметить, что закладка Tibia на этой стадии уже отличается большей мощностью по сравнению с

Fibula. В отличие от уток в эмбриогенезе задних конечностей у кур самостоятельного закладывания tarsale distale IV не наблюдается. В дистальном ряду базиподия у кур имеется общий прохондральный элемент tarsalia distalia II+III+IV. Кальканеус морфологически не отличается от аналогичного элемента у уток. На этой стадии у кур удается наметить связь этого элемента с дистальным концом Fibula. Только складка с вентральной поверхности разделяет эти два элемента, а с дорзальной поверхности между ними нет никакой границы.

На оси Tibia дистально расположена общая протохондральная закладка tibiale + centrale tibiale + intermedium.

С постаксиальной стороны tarsus-a на этой стадии сохранился V палец, дистальный конец которого уже редуцирует. Появились первые фаланги II, III, IV пальцев.

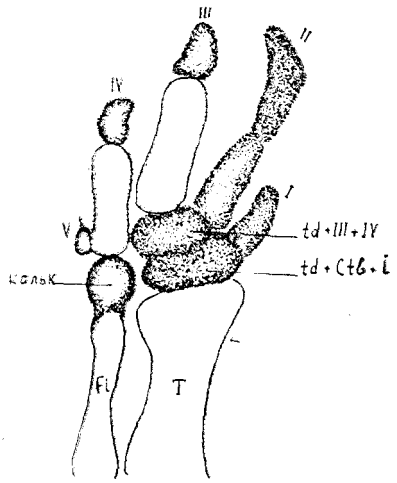

Рис. 3. Зародыш голубя 5 суток 12 часов инкубации. Левая задняя конечность с дорзальной поверхности. Графическая реконструкция скелета (67 срезов 10 μ).

Аналогичная стадия в эмбриогенезе задних конечностей у голубя наблюдается на 5 сутки 12 часов инкубации (рис. 3). Здесь также продолжает действовать постаксиально-преаксиальное направление в развитии: кальканеус, который разделен от Fibula лишь несколькими слоями плотно расположенных мезенхимных клеток, по степени развития хрящевой ткани опережает tibiale + centrale tibiale + intermedium, представляющих на этой стадии Astrogalus. Последний обнаруживается в виде сгущения мезенхимы. По появлению первых фаланг постаксиальная сторона также опережает преаксиальную. На дистальном конце III и IV пальцев появились первые фаланги, находящиеся на стадии прохондрия. I и II пальцевые лучи представлены сгущением мезенхимы. Наряду с этим редуцирующие элементы начинают расти медленее. Разница в толщине между Tibia и Fibula очень велика, V палец находится в прохондральной стадии, его дистальный конец начинает редуцировать.

Следующая стадия формирования скелета соответствует 9 суткам инкубации у курицы и 6 суткам 12 часам инкубации у голубя.

Задние конечности на этой стадии начинают приобретать характерные черты птичьих конечностей. Увеличивается длина плюсны, на дистальном краю конечностей обнаруживаются пальцы в виде свободных выступов. Существенные изменения обнаруживаются и в скелете.

Элементы стилоподия и зейгоподия у утки представлены молодым эмбриональным хрящом. Началась редукция дистального конца Fibula. В проксимальном ряду базиподия имеется два элемента: Astrogalus —

результат слияния tibiale, centrale tibiale, intermedium и кальканеус. Каких-либо следов прежней самостоятельности составных частей этих элементов не обнаруживается. В дистальном ряду базиподия у утки на этой стадии образовался общий прохондральный элемент tarsalia distalia II+III+IV в результате слияния tarsalia distalia IV и II+III. От metatarsalia III и IV отчленились две фаланги. Первые из них прохондральные, а вторые представлены сгущением мезенхимы. Metatarsalia I и II имеют одну фалангу. На этой стадии еще сохранился V палец. Он прохондральный.

На этой стадии задние конечности кур очень сходны с задними конечностями уток (рис. 4). У кур довольно редуцирована дистальная часть Fibula. На месте редукции сохраняется волокнистый материал, который связывает кальканеус с дистальным концом Fibula.

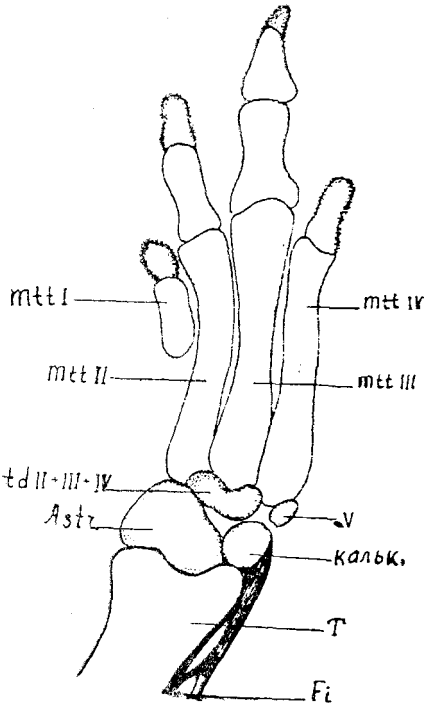

Рис. 4. Зародыш курицы 7 суток 11 часов инкубации. Правая задняя конечность с дорзальной поверхности. Графическая реконструкция скелета (74 среза 10 μ).

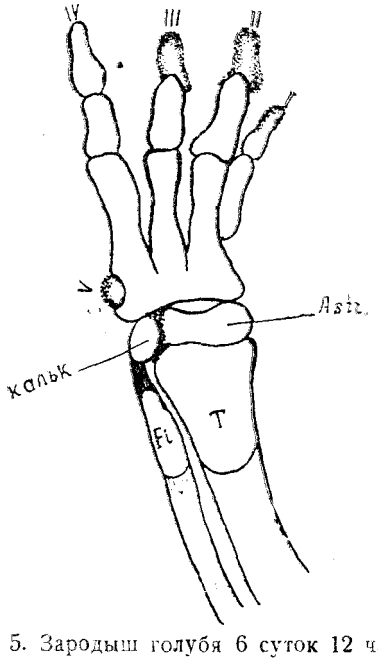

Рис. 5. Зародыш голубя 6 суток 12 часов инкубации. Правая задняя конечность с вентральной поверхности. Графическая реконструкция скелета (57 срезов 10 μ).

Морфологическая картина задней конечности голубя на этой стадии свидетельствует об интенсивном развитии процессов формирования скелета, характерным для ранних стадий развития эмбриона голубя. Редукция дистальной части Fibula началась. Как и у курицы на месте редукции сохранилась связка, соединяющая дистальный конец Fibula с кальканеус. На этой стадии последний уже начал сливаться с Astrogalus. На поверхности образующейся вследствие этого слияния так называемого

Astrogal-а сохранилась граница между ранее самостоятельными элементами *(рис. 5)*.

Вторая важная особенность описанной стадии развития задних конечностей голубя является началом процесса срастания tarsalia distalia II+III+IV с проксимальными концами metatarsalia II, III, IV. Образуются первые две фаланги этих пальцев. Первый палец свободен и несет одну фалангу. Прохондральный V палец еще сохраняется.

Важные изменения в морфологической картине задних конечностей происходят на следующей стадии, соответствующей 8 суткам инкубации у курицы, 10 суткам у утки и 7 суткам у голубя. Для трех видов общим признаком этой стадии является исчезновение закладки V пальца. Вероятно, он полностью редуцируется или сливается с дистальными элементами базиподия. На этой стадии у кур и голубей уже завершено слияние tarsalia distalia II+III+IV с проксимальными концами элементов метаподия. Кроме того, у этих видов на данной стадии образовался так называемый Astrogal (Sog. Astrogal), как результат слияния элементов проксимального ряда базиподия. Начался также процесс срастания Sog. Astrogal-а с дистальными концами большеберцовой кости. Связка, связывающая конец Fibula с кальканеус, у кур и голубей на этой стадии уже не отмечается.

Эмбриогенетический процесс скелета задних конечностей уток на этой стадии отстает от аналогичного процесса у кур и голубей. Элементы базиподия (tarsalia distalia II+III+IV, Astrogalus и кальканеус) здесь еще сохраняют свою самостоятельность. Волокнистая связка соединяет конец Fibula с кальканеус. Мы ограничим описание эмбриогенеза скелета задних конечностей кур, уток и голубей только этими ранними стадиями.

Прежде чем перейти к обсуждению результатов сравнительного изучения эмбриогенеза задних конечностей, остановимся на вопросе об образовании одного из проксимальных элементов базиподия, кальканеуса, недостаточно освещенном в литературе. В литературе имеется мнение, что кальканеус образуется лишь одной fibulare (иногда + centrale fibulare). Как уже было отмечено, нами была обнаружена тесная связь кальканеуса с Fibula. Во всех изученных нами случаях эти два элемента на ранних стадиях разделяются друг от друга лишь несколькими слоями плотно расположенных мезенхимных клеток. Нами наблюдался также случай, где имелась связь этих двух элементов с дорзальной стороны (на 6 сутки 11 часов инкубации у кур). После редукции дистальной части малоберцовой кости на более поздних стадиях сохраняется связка, образованная волокнистой тканью, которая связывает конец малоберцовой кости с кальканеус.

Кроме того, в литературе имеются данные экспериментов [11, 12] с добавлением мезенхимного материала к развивающейся почке задней конечности цыпленка. В результате этих опытов повторилась морфологическая картина предплюсневого отдела, свойственная скелету конечности археоптерикса, когда дистальный конец малой берцовой кости

формируется более полно, образуя хорошо развитые наружные кости предплюсны, которые отсутствуют у современной птицы, но имеются у их ископаемых предков.

Данные наших наблюдений, а также и имеющиеся в литературе сведения экспериментальных работ позволяют предположить, что в состав кальканеуса, вероятно, входит и дистальный отчленившийся конец зачатка малой берцовой кости.

Подводя итоги сравнительного изучения эмбриогенеза скелета задних конечностей, важно отметить различия в количестве элементов tarsus-a и в сроках органогенеза у изученных трех видов птиц. Вследствие длительности эмбриогенеза у утки становится возможным появление самостоятельной закладки tarsale distale IV, который на ранних стадиях в силу преобладания в развитии постаксиальной стороны, раньше других отчленяется от базального конца IV пальцевого луча. Закладка такого элемента в эмбриогенезе задних конечностей кур и голубей, как уже было отмечено, не обнаруживается.

Для облегчения сравнительного описания процессов органогенеза и гистогенеза развитие основных элементов скелета задних конечностей кур, уток и голубей нами объединяется в таблице.

Таблица

Сравнительные сроки органогенеза и гистогенеза задних конечностей эмбрионов кур, уток и голубей

Процесс	Возраст эмбриона в днях		
	курица	утка	голубь
Органогенез			
Образование прохондральной бедренной и берцовых костей	5,5	7	5
Образование проксимальных элементов базиподия	6,5	8	5,5
Образование дистальных элементов базиподия	6,5	8	5,5
Образование общей дистальной пластинки базиподия	6,5	9	5,5
Образование общей проксимальной пластинки базиподия	8	13	6,5
Редукция V пальца	8	10	7
Срастание проксимальных элементов базиподия с большеберцовой костью	9	13	8
Срастание дистальных элементов базиподия с плюсной	8	13	6,5
Начало образования пяточно-плюсневой кости	16	17	постэмб.
Образование интертарзального сочленения	9	15	8
Гистогенез			
Образование хряща бедренной и берцовых костей	6,5	8	5,5
Образование хряща кальканеуса	6,5	8	5,5
Образование хряща метаподиальных элементов	7	8	6,5
Перихондральное окостенение бедренной и большеберцовой костей	8	10	7
Перихондральное окостенение метатарзальных элементов	8	10	7,5
Резорбция диафизарного хряща бедренной и берцовых костей	10	12	9
Начало эндохондрального окостенения	16	19	постэмб.

При рассмотрении данных таблицы видно, что голубь и курица по степени органогенеза и гистогенеза опережают утку. В первой половине эмбриогенеза голубь на один день опережает курицу и еще больше утку. Так, на 6 сутки 12 часов инкубации у голубя начинается образование общей проксимальной пластинки базиподия, т. е. срастание кальканеуса с Astrogalus. У курицы аналогичный процесс наблюдается на 8 сутки инкубации, а у утки лишь на 13 сутки. На 8 сутки инкубации у голубя задняя конечность приобретает форму дефинитивного состояния, завершается слияние элементов базиподия с Tibia и metatarsalia, образуется интертарзальное сочленение. У курицы такое состояние морфогенеза наблюдается на 9 сутки, а у утки на 14 сутки.

Различна также судьба V пальца. Он закладывается на 7 сутки инкубации у утки, на 5 сутки 12 часов инкубации у курицы, на 5 сутки у голубя. Рекапитуляция одного из рептильных признаков, наблюдаемая нами на ранних стадиях эмбриогенеза передних и задних конечностей птиц, постаксиально-преаксиальное направление в развитии, на более поздних стадиях перестает действовать и V палец, постепенно редуцируясь, исчезает на 10 сутки инкубации у уток, на 7 сутки у голубя, на 8 сутки у курицы. На более ранних сроках инкубации у голубя начинается отставание в развитии редуцирующих элементов, например, более рано по величине начинает преобладать большеберцовая кость по сравнению с малоберцовой.

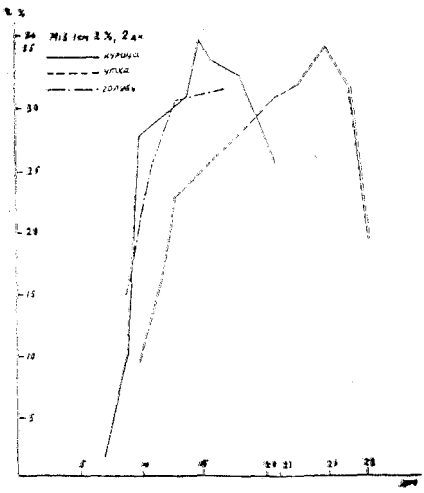

Рис. 6. Рост манжетки бедренной кости у кур, уток и голубей.

Учитывая, что указанные различия могут вытекать из различий в темпах роста, нами выведен индекс толщины манжетки отдельных костей скелета задних конечностей в различные сроки инкубации.

Как видно на рис. 6, интенсивность в развитии у голубя, отмеченная нами при изучении процессов органогенеза и гистогенеза, становится более наглядной при сравнении индексов толщины манжетки в эти сроки эмбриогенеза у трех изученных нами птиц.

Сравнивая моменты появления периостальной костной манжетки у изученных птиц, нетрудно заметить, что точка, соответствующая индексу толщины манжетки бедренной кости у голубя, находится несравненно выше, чем у утки.

Такую интенсивность дифференцировок в первой половине эмбриогенеза у птенцовых по сравнению с выводковыми птицами наблюдал Д. Н. Гофман [2] у воробья. Автор связывает это с усилением обменных

реакций, обеспечиваемых большим относительным содержанием энергетического вещества в яйцах птенцовых.

Восходящая линия кривой соответствует дальнейшему росту костной манжетки. Эта линия характерна у кур и голубей более отвесным положением по сравнению с утками, что говорит о более интенсивном течении процессов роста и дифференцировки костной ткани. Этот процесс усиленного образования грубоволокнистых костных балок продолжается у кур до 15 суток инкубации, у уток до 25, а у голубей продолжается до конца инкубации. Далее, следует процесс дифференцировки костной ткани, которой соответствует нисходящая линия кривой. Толщина манжетки прогрессивно уменьшается вследствие разрушения эндохондральных костных балок и компактизации костного вещества. Процесс компактизации костного вещества у уток начинается на более поздних стадиях инкубации (25 сутки), чем у кур (15 сутки), но протекает более интенсивно, нисходящая линия кривой спускается несколько ниже по сравнению с курами.

Аналогичные закономерности обнаруживаются и при анализе данных индекса толщины манжетки других костей. Таким образом, очевидна разница в степени дифференцировки костной ткани между изученными тремя видами птиц к моменту вылупления.

Ереванский государственный университет,
кафедра зоологии и
Ереванский зооветеринарный институт,
кафедра гистологии

Поступило 16.IX 1965 г.

Կ. Ս. ՋԻՎԱՆՅԱՆ

ԹՌՉՈՒՆՆԵՐԻ ԵՏԵՎԻ ՎԵՐՋՈՒՅԹՆԵՐԻ ԿՄԱԽՔԻ ՀԱՄԵՄԱՏԱԿԱՆ ԷՄԲՐԻՈԳԵՆԵԶԻ ՎԵՐԱԲԵՐՅԱԼ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Սովորական հյուսվածաբանական մշակման և կմախքի գրաֆիկական ռեկոնստրուկցիայի մեթոդներով կատարվել է բազմացման տարբեր տիպեր ունեցող թռչունների եռակի վերջույթների կմախքի համեմատական-սաղմնաբանական ուսումնասիրություն։

Սաղմնային զարգացման վաղ շրջաններում թռչունների առջևի ու եռևի զույգ վերջույթներում հանդես է գալիս սողունների վերջույթների կմախքի էմբրիոգենեզին հատուկ հատկանիշների ռեկապիտուլյացիա։ Մասնավորապես այդ արտահայտվում է վերջույթների կմախքի տարբեր էլեմենտների զարգացման հաջորդականության մեջ։ Ուսումնասիրված երեք տեսակի թռչունների մոտ էլ (հավեր, բադեր, աղավնիներ) վերջույթների կմախքի զարգացումն ընթանում է պրոքսիմո-դիստալ ուղղությամբ։

Հավերի, բադերի, աղավնիների վերջույթների կմախքի սաղմնային զարգացման պրոցեսի համեմատական ուսումնասիրությունը պարզում է, որ նշված թռչունների մոտ բազիպոդիումում սաղմնագրվող էլեմենտների թիվը, ինչպես նաև օրգանոգենեզի և հիստոգենեզի արագությունը տարբեր է։

Անատոմիական, հյուսվածաբանական դիֆերենցման աստիճանով սաղմնային զարգացման առաջին կեսում բադերը և հավերը ետ են մնում ագավնիներից։

Բադերի մոտ, ինկուբացիայի ավելի երկարատևության շնորհիվ, հնարավոր է դառնում ռեդուկցման ենթակա էլեմենտների ավելի երկարատև պահպանումը էմբրիոգենեզում։ Իրենց ինքնուրույնությունը ավելի երկարատև են պահպանում բազիպոդիումի էլեմենտները։

Հավերի և ագավնիների մոտ, բադերի համեմատությամբ, ավելի շուտ է անհետանում հինգերորդ մատը, սաղմնային զարգացման ավելի վաղ շրջաններում է իր զարգացման աստիճանով ետ մնում մեծ ոլորից փոքր ոլորը։ Ագավնիների մոտ, հավերի և բադերի համեմատությամբ, ինկուբացիայի ավելի վաղ շրջաններում են բազիպոդիումի էլեմենտները ձուլվում կմախքի հարևան բաժինների հետ։ Անատոմիական և հյուսվածաբանական պրոցեսների ավելի ինտենսիվ ընթացքը, որը դիտվում է ագավնիների սաղմնային զարգացման ընթացքում, կարելի է դիտել որպես զարգացման պրոցեսում առավել տնտեսավարության արտահայտություն, որը բնորոշ է բնական թռչունների զարգացման համար։ Հյուսվածքների դիֆերենցման պրոցեսների ընթացքի վրա կարևոր ազդեցություն է թողնում նաև թռչունների ապրելակերպը։

ЛИТЕРАТУРА

1. Вольф Э. Изв. АН СССР (сер. биол.), 3, 1959.
2. Гофман Д. Н., Ротт Н. Н. Бюлл. МОИП (отд. биол.), т. XVI. вып. 1, 1961.
3. Гофман Д. Н. Бюлл. МОИП (отд. биол.), т. X, вып. 1, 1955.
4. Гененбаур К. Основания сравнительной анатомии, СПб.—М., 1867.
5. Мензбир М. А. Ученые записки Московского ун-та, 1855, вып. 5.
6. Мензбир М. А. Зоология. М., 1897.
7. Северцов А. Н. Очерки по истории развития мускулов, нервов и скелета конечностей низших, т. II, Изд-во АН СССР, 1950.
8. Шмальгаузен И. И. Развитие конечностей амфибий и их значение в вопросе о происхождении конечностей наземных позвоночных. М., 1915.
9. Шмальгаузен И. И., Степанова Ю. Я. Труды II съезда зоологов, анатомов и гистологов СССР, 4—10 мая 1925, М., 1927.
10. Gegenbaur C. Arch. fur Anat., Phys. und wissenschaftl. Med. yahrb. 1863.
11. Hampe A. Arch. anat, microsc. et morphol. exptl. 48, 3—4, 1959.
12. Hampe A. I. Embryol. and Exptl. morphol. 1958, 6, 2.
13. Holmgren. Umskow, 19 haft, 1954.
14. Lillie F. R. *Development of the chyck. New-York, 1952.*
15. Schmalhausen I. Raut. Arch. f, Entwickl. Mech. Bd. H. 198, 1926.
16. Schmalhausen I., Stepanova I. Rauł Arch. f. Entwicki. Mech. Bd. H. 4, 1926.
17. Schestakowa G. S. Бюлл. МОИП, нов. сер., т. XXXVI, вып. 12, 1927.
18. Siegelbauer F. Zeitschr. fur wissensch. Zoologie. Bd. 97, 2, 1911.
19. Steiner H. Acta Zool. 1922.
20. Wolff E. Bull. Soc. Zool. France, 83, 13, 1959.