

ПЕРІОДЪ ТРЕТІЙ.

ДЕФИНИТИВНОЕ РАЗВИТІЕ ЗАРОДЫША.

Новообразование органовъ втеченіе третьяго періода уходитъ совершенно на задній планъ, такъ какъ въ это время совершается главнымъ образомъ дифференцированіе прежде появившихся частей. Дифференцированіе это становится до того сложнымъ, что изложеніе его процессовъ мы находимъ нужнымъ раздѣлить на двѣ части (какъ это уже было сдѣлано и *Келликеромъ*): на описаніе общаго развитія зародыша и на описаніе развитія отдѣльныхъ органовъ. Такое раздѣленіе оказывается вообще наиболѣе удобнымъ, вслѣдствіе чего оно было принято нами и при изложеніи развитія насѣкомыхъ.

А. Общее развитіе зародыша.

Въ началѣ третьяго періода зародышъ равняется по величинѣ желточному пузырю, при чемъ главную массу его

(зародыша) занимает головная часть, т. е. такъ назыв. головныя лопасти; на долю задней, мантийной части приходится не болѣе трети общей массы зародышеваго тѣла. Число ногъ остается прежнимъ, хотя форма ихъ представляетъ уже замѣтныя измѣненія. Вторая пара удлинняется болѣе остальныхъ и покрывается на своемъ наружномъ краѣ рядомъ маленькихъ присосковъ. Первая и третья пары остаются круглыми и на послѣдней изъ нихъ появляется по одному недоразвитому еще присоску. Головныя лопасти становятся болѣе закругленными, при чемъ наружный край ихъ приходится на одной линіи съ краемъ удлиненной пары ногъ. Воронка увеличивается довольно значительно и въ тоже время ея наружныя края разрастаются, такъ что весь органъ принимаетъ форму раздѣленнаго на двѣ половинки колпака. Кромѣ того, нижній конецъ воронки доходить до верхняго края туловища зародыша (т. е. до части его, покрытой мантией) и соединяется въ этомъ мѣстѣ посредствомъ небольшой складки, распространяющейся и на его спинную сторону.

Наружный желточный мѣшокъ сохраняетъ свою грушевидную форму, тогда какъ внутри зародыша заключенная часть питательнаго желтка нѣсколько сдувается; особенно замѣтно при этомъ удлиняется нижній, непарный отростокъ желтка, входящій въ туловище зародыша.

Втеченіе слѣдующихъ дней третьяго періода замѣчается постепенное увеличеніе туловища, вслѣдствіе чего совершенно нарушается то неправильное отношеніе между различными частями тѣла зародыша, которое составляло очень характерную особенность раннихъ стадій развитія. На пятый день, длина туловища (т. е. покрытой мантией части тѣла) равняется уже половинѣ длины цѣлаго зародышеваго тѣла,

а на десятый день третьяго періода—она уже далеко переходит за границы этого отношенія. Въ концѣ развитія, величина головы составляетъ не болѣе одной трети величины всего тѣла зародыша.

Относительно ширины различныхъ частей тѣла зародыша можно сказать почти тоже, что было сказано о ихъ длинѣ. Впродолженіе третьяго періода замѣтно сглаживается непропорціональность въ относительной ширинѣ головы и туловища, такъ что, около середины періода, ширина обѣихъ частей представляется почти одинаковою и только въ концѣ эмбриональнаго развитія она становится большею для туловища.

По мѣрѣ увеличенія зародыша, умножается число частей его, покрытыхъ мерцательнымъ эпителиемъ. Уже въ первые дни третьяго періода на кожѣ головы появляются маленькіе бугорки, одѣтые слоемъ мерцательныхъ волосковъ. Такіе же бугорки замѣчаются потомъ на глазахъ и на нижней поверхности ногъ. Только на поверхности воронки никогда не бываетъ мерцательныхъ рѣсничекъ. Вся мантия остается покрытою мерцательными бугорками, исключая нижняго края ея, на которомъ въ началѣ третьяго періода образуется непрерывный слой рѣсничекъ.

Въ началѣ третьяго періода мантия представляется еще въ видѣ очень неглубокой чашечки, высота которой не составляетъ даже и половины длины ея. Потомъ только чашкообразная мантия становится все глубже и глубже, причемъ верхній край ея заходитъ далѣе края жаберъ (которые втеченіе всего предыдущаго времени находились внѣ мантии). Въ результатѣ, мантия превращается въ довольно высокій цилиндрическій мѣшокъ, вмѣщающій внутри себя почти цѣ-

лое туловище. Еще в течение второго періода на нижнем концѣ мантии обособился парный *плавникъ*. Этотъ органъ, развившійся исключительно насчетъ верхняго зародышеваго пласта, представляется въ видѣ плоской полукруглой пластинки, которая только въ концѣ эмбриональнаго развитія переходитъ изъ конечнаго положенія въ боковое (характерное для взрослого животнаго).

Соединившись съ туловищемъ посредствомъ описанной нами выше складки, *воронка* совершенно теряетъ слѣды своего парнаго происхожденія и на ней уже невозможно бываетъ увидѣть срединный шовъ. Разсматривая, около середины третьяго періода, воронку въ профиль, мы находимъ ее уже вполне сформированной, такой же кзади расширяющейся трубкой, какой она представляется намъ у взрослого животнаго.

Головныя лопасти принимаютъ мало по малу совершенно округленную форму, при чемъ конечно вполне измѣняется прежнее оригинальное отношеніе длины къ ширинѣ, вслѣдствіе котораго вся лопасть имѣла видъ длиннаго, выдававшегося наружу отростка.

Въ началѣ второй половины третьяго періода дифференцируется еще одна пара ногъ въ формѣ маленькихъ коническихъ отростковъ на спинной сторонѣ головы зародыша. Последняя же пара ногъ появляется только въ самомъ концѣ эмбриональной жизни, т. е. почти въ моментъ вылупленія зародыша изъ яйца. *Ванъ-Бенеденъ* оказывается слѣдовательно совершенно неправъ, утверждая, будто бы всѣ пять паръ ногъ появляются почти одновременно и въ сравнительно довольно раннюю эпоху развитія (ср. *В. Бенеденъ* l. cit., стр. 7 и фиг. IX). Чтобы не возвращаться во вто-

рой разъ къ тому же предмету, я повторю здѣсь порядокъ послѣдовательнаго образованія ногъ. Прежде всего появляются одновременно двѣ пары: вторая (длинная) и третья (считая съ брюшной стороны); затѣмъ дифференцируется первая пара, потомъ (это уже совершается въ теченіе третьяго періода) четвертая и, наконецъ, пятая пара.

Описавши главные моменты общаго морфологическаго развитія зародыша, я долженъ упомянуть еще объ измѣненіяхъ, претерпѣваемыхъ питательнымъ желткомъ, заключеннымъ внутри желточного пузыря. По мѣрѣ развитія и увеличенія зародыша, желтокъ переходитъ мало по малу изъ желточного мѣшка внутрь, т. е. въ полость тѣла зародыша. Въ послѣдніе дни эмбриональнаго развитія, остатокъ желтка, заключеннаго въ желточномъ пузырьѣ, представляется въ видѣ маленькой бородавки, сидящей на головѣ между основаніемъ ногъ и сообщаемой съ внутреннимъ желткомъ посредствомъ тонкой полоски. Желтокъ входитъ внутрь тѣла черезъ маленькое отверстіе, лежащее нѣсколько ниже рта и направленное на брюшную сторону. Это отверстіе происходитъ вслѣдствіе постепеннаго суженія того перехвата, который во второмъ періодѣ развитія находился на серединѣ зародыша и отдѣлялъ тогда еще тѣло зародыша отъ желточнаго пузыря. Передъ самымъ выходомъ зрѣлой личинки изъ яйца послѣдній остатокъ наружнаго желтка входитъ внутрь тѣла и присоединяется къ общей массѣ внутренняго питательнаго желтка.

По вылупленіи изъ яйца, личинки жили только два дня, при чемъ въ нихъ нельзя было найти никакой замѣтной перемѣны.

Въ заключеніе этого отдѣла, я долженъ упомянуть

еще объ одной сторонѣ отношенія зародыша къ желточному пузырю. Еще въ первой половинѣ третьяго періода, желточный пузырь отклоняется отъ своего прежняго вертикальнаго положенія, образуя уголь, обращенный къ брюшной сторонѣ зародыша. Этотъ уголь увеличивается до конца третьей четверти третьяго періода, по окончаніи которой весь желточный пузырь превращается въ маленькій бугорокъ, располагающійся между ногами зародыша.

В. Развѣтіе отдѣльныхъ органовъ.

1. Система наружныхъ покрововъ и мускуловъ. Вся кожа есть продуктъ метаморфозы наружнаго зародышеваго пласта. Въ концѣ втораго періода, цилиндрическія клѣтки, составляющія этотъ пласть, размножаются и даютъ начало двумъ слоямъ плоскихъ клѣточекъ. Верхній слой образуетъ epidermis съ бугорками, на которыхъ насажены мерцательные волоски. Нижній слой еще долго не представляетъ измѣненій и только во второй четверти третьяго періода идетъ на образованіе хроматофоръ и cutis. Начало образованія хроматофоръ обнаруживается легкимъ окрашиваніемъ протоплазмы клѣточекъ, лежащихъ подъ epidermis; при этомъ ядра ихъ выступаютъ весьма рѣзко, въ видѣ круглыхъ безцвѣтныхъ пузырьковъ, не содержащихъ внутри себя ядрышка. Вскорѣ впрочемъ ядро исчезаетъ, при чемъ вся клѣточка довольно сильно сжимается и вмѣстѣ съ тѣмъ становится болѣе темно окрашенной. Около половины третьяго періода хроматофоры начинаютъ сокращаться, вслѣдствіе образованія вокругъ нихъ мускульнаго слоя (происхожденіе котораго мнѣ, къ сожалѣнію, не удалось прослѣдить); сна-

чала этотъ слой имѣть видъ шарообразной оболочки съ довольно толстыми стѣнками, но потомъ отъ него по всѣмъ направленіямъ отходятъ конические отростки, отчего вся хроматофора получаетъ фигуру звѣзды съ темнымъ пятномъ въ центрѣ. Хроматофоры лежатъ собственно въ слое cutis, который состоитъ изъ тончайшихъ волоконъ и очевиднымъ образомъ происходитъ изъ нижняго слоя наружнаго пласта. Прежде всего хроматофоры появляются на мантии, потомъ (въ третьей четверти третьяго періода) онѣ образуются на кожѣ головы и, наконецъ, на задней поверхности ногъ.

Въ концѣ эмбриональнаго развитія замѣчается одно измѣненіе въ epidermis. Оно состоитъ въ томъ, что мерцательные волоски перестаютъ покрывать собою эпидермоидальные бугорки и остаются только на поверхности небольшихъ плоскихъ частей кожи, имѣющихъ видъ овальныхъ или многоугольныхъ полей.

На внутренней поверхности мантии, происшедшей, какъ мы знаемъ, вслѣдствіе образованія складки на нижней части зародыша, находится также продолженіе epidermis, т. е. тончайшая оболочка, состоящая изъ одного слоя эпителиальныхъ клѣточекъ. На верхней, т. е. на ближайшей къ наружному краю части этой оболочки, находятся бугорки, покрытые мерцательными волосками, служащими очевидно для привлеченія воды въ полость мантии.

Отъ всей кожи отличается только та часть ея, которая служить для выдѣленія os seriae; она (т. е. часть кожи) имѣетъ видъ неширокой полосы, тянущейся съ нижняго конца мантии на ея спинную поверхность и состоящей изъ двухъ рядовъ прямоугольныхъ клѣточекъ, похожихъ на неизмѣненные клѣточки наружнаго зачаточнаго пласта. Въ

началѣ третьяго періода, между обоими рядами этихъ клѣточекъ начинаютъ отлагаться мельчайшія, сильно преломляющія свѣтъ зернышки, количество которыхъ все болѣе и болѣе увеличиваетъ. Изъ такихъ зернышекъ образуется наконецъ цѣлая полоса, которая и представляетъ собою зачатокъ спинной раковины. Замѣчательно, что, несмотря на такое раннее появленіе, зачатокъ *os seriae* развивается чрезвычайно медленно: до самаго конца эмбріональной жизни онъ находится еще снаружи, не покрываясь складкой кожи, какъ это бываетъ замѣтно впоследствии.

Мышцы образуются изъ внутренняго зародышеваго пласта. Во время ихъ развитія, масса клѣточекъ нижняго пласта становится довольно сильно преломляющею свѣтъ, причемъ отдѣльныя клѣточки вытягиваются въ веретенообразныя мышечныя волокна. Яснѣе всего замѣтно образованіе мышечныхъ мантии, расположенныхъ въ два слоя. Кроме того, развитіе мышечныхъ можетъ быть еще наблюдаемо въ воронкѣ и въ находящихся съ нею въ связи большихъ боковыхъ мышцахъ.

2. *Хрящевой скелетъ.* Хотя самые хрящи дифференцируются только втеченіе третьяго періода, тѣмъ не менѣе зачатки ихъ (или, по крайней мѣрѣ, нѣкоторыхъ изъ нихъ) образуются гораздо раньше, т. е. еще во второмъ періодѣ. Хрящи развиваются изъ наружнаго зародышеваго пласта, представляющаго въ мѣстахъ образованія скелетныхъ частей очень значительныя утолщенія. Удобнѣе всего слѣдить за развитіемъ глазныхъ частей головнаго хряща, такъ какъ онъ образуется раньше прочихъ отдѣловъ скелета и притомъ лежитъ на самомъ краю головныхъ лопастей. Онъ (глазныя части хряща) располагаются непосредственно подъ

глазами, въ видѣ полукруглыхъ возвышеній, и образуютъ собою нижнюю выпуклость головныхъ лопастей (т. е. собственно то, что *Келликеръ* означаетъ названіемъ „передняя головная лопасть“). Въ оптическомъ разрѣзѣ, зачатокъ глазнаго хряща представляетъ форму полулуны, непосредственно сообщаемой на обоихъ концахъ съ кожнымъ слоемъ головы. Въ первой четверти третьяго періода, отъ хрящеваго зачатка отдѣляется тонкій наружный слой, составляющій собственно кожу; вмѣстѣ съ тѣмъ самый хрящъ принимаетъ крупозернистое сложеніе и мало по малу переходитъ въ свою дефинитивную форму. При дальнѣйшемъ развитіи глазъ и глазныхъ гангліевъ, оптический разрѣзъ глазнаго хряща принимаетъ сходство съ формой охотничьяго рога, при чемъ расширенной своей частью онъ прилегаетъ къ нижнему краю глазнаго яблока, служа ему подпоркой. Въ это же самое время (т. е. около середины третьяго періода) становится возможнымъ отличать и внутренній боковой край хряща, упирающійся въ основаніе первой пары ногъ и соединяющійся внизу съ мозговой частью головнаго хряща.

При разсматриваніи въ профиль зародышей *Sepiola* изъ второй половины третьяго періода мы замѣчаемъ весьма значительно утолщенный хрящъ, лежащій позади слуховаго мѣшечка и имѣющій форму выпукловогнутой чашки. Этотъ хрящъ, составляющій собственно ушную часть головнаго хряща, соединяется съ мозговой его частью, имѣющей видъ весьма тонкой, одѣвающей мозгъ капсулы.

Другихъ хрящей зародыши *Sepiola* не имѣютъ вовсе; у нихъ даже нѣтъ хряща воронки, который, по описанію *Келликера*, есть одинъ изъ весьма рано появляющихся органовъ у *Sepia*.

3. *Ножныя присоски.* Говоря о развитіи ногъ, мы уже упомянули о вырастающихъ на нихъ присоскахъ. Теперь намъ остается сказать еще нѣсколько словъ объ образованіи этихъ органовъ.

Присоски вырастаютъ на внутренней (т. е. обращенной къ отверстию рта) поверхности ногъ въ видѣ маленькихъ коническихъ бугорковъ. Снаружи они покрываются верхнимъ зародышевымъ пластомъ, а внутри состоятъ изъ сплошной массы кѣлочекъ нижняго пласта. При дальнѣйшемъ развитіи, верхняя поверхность бугорка углубляется внутрь, вслѣдствіе чего образуется полушарообразная полость, открытая наружу широкимъ отверстіемъ и одѣтая верхнимъ пластомъ. Такимъ образомъ получается характерная форма присоска, какъ мы ее находимъ у взрослого животнаго. Изъ кѣлочекъ внутренняго пласта въ присоскѣ образуются, также какъ и въ остальномъ тѣлѣ, мускулы, а изъ наружнаго пласта — кожа.

4. *Нервная система.* Всѣ части нервной системы, развитіе которыхъ доступно наблюденію, образуются изъ внутренняго зародышеваго пласта, какъ это уже было мной выше упомянуто относительно мозга и глазнаго ганглія. Оба названные органа представляются сначала какъ утолщенія внутренняго пласта, которыя только впослѣдствіе принимаютъ правильную округленную форму. Надщипроводный ганглій происходитъ изъ двухъ половинокъ, соединенныхъ посредникъ посредствомъ широкой полосы; только во второй половинѣ третьяго періода обѣ половины сливаются въ общую массу, образуя круглый непарный мозговой ганглій (*ganglion cerebrale*).

У *Sepiola* мнѣ было невозможно изслѣдовать развитіе

системы подпищепроводнаго ганглія, такъ какъ этому мѣшала масса питательнаго желтка, находившаяся позади переднекишечнаго зачатка. Только на позднихъ стадіяхъ развитія можно было увидѣть (хотя далеко не ясно), при разсматриваніи зародыша въ профиль, гангліозную массу подъ пищепроводомъ.

Совершенно удовлетворительно можно наблюдать глазные гангліи, первыя стадіи развитія которыхъ мы уже описали при изложеніи явленій втораго періода. Втеченіе третьяго періода глазные гангліи значительно увеличиваются въ объемѣ и принимаютъ нѣсколько коническую форму. Своей расширенной частью они обращаются къ основанію глазъ, съ которыми соединяются посредствомъ многихъ коротенькихъ волоконъ; суженная же нижняя часть глазныхъ узловъ примыкаетъ къ слуховымъ мѣшечкамъ. Большая часть оптическаго ганглія представляетъ въ данную эмбриологическую эпоху клѣточное строеніе и довольно рѣзкій сѣрокоричневатый цвѣтъ. Отличной отъ этого является только наружная поверхность расширенной части ганглія, которая представляется состоящею изъ двухъ горизонтальныхъ слоевъ, совершенно безцвѣтныхъ и имѣющихъ, при изслѣдованіи оптическаго разрѣза, поперечно полосатое строеніе. Только на четвертый день третьяго періода обнаруживается съ достаточной ясностью то измѣненіе наружной части ганглія, о которомъ мы только что говорили и которое очевидно играетъ роль, сходную съ ролью сѣтчатой оболочки глаза. (Я къ сожалѣнію не имѣлъ возможности изучить въ подробности гистологическое строеніе описаннаго мною образованія).

Къ числу частей нервной системы, образованіе которыхъ могло быть сколько нибудь изучено, принадлежитъ еще

ganglion stellatum. Этот ганглий появляется около середины третьего періода въ видѣ парнаго овальнаго бугорка, расположеннаго на внутренней поверхности мантии, на экваторѣ ея, по обѣ стороны отъ идеальной продольной оси. Звѣздчатый ганглий образуется, подобно прочимъ частямъ нервной системы, насчетъ внутреннего зародышеваго пласта, но онъ покрывается снаружи верхнимъ пластомъ, превратившимся въ данномъ мѣстѣ въ тончайшую оболочку. Вслѣдъ за образованіемъ самого ганглія, отъ него во всѣ стороны отходятъ тонкіе нервные стволы, теряющіеся въ различныхъ частяхъ мантии.

Гистологическое строеніе зародышевой нервной системы не могло быть изучаемо, вслѣдствіе непрозрачности и чрезвычайной мягкости ея составныхъ частей.

5. *Органъ зрѣнія.* Прежде чѣмъ идти дальше, мы должны вкратцѣ повторить то, что было нами сказано относительно развитія глаза въ продолженіе втораго періода.

Овальный глазной зачатокъ, образующійся какъ выпуклое утолщеніе наружнаго слоя, покрывается оболочкой (происходящей изъ кольцеобразной складки) нарастающей на поверхность овала и оставляющей въ центрѣ маленькое круглое отверстіе. Послѣ этого овалъ углубляется и, вмѣсто выпуклаго (какъ прежде), онъ становится вогнутымъ; поверхность его покрывается около того же времени пигментнымъ слоемъ.

Уже въ первый день третьяго періода совершаются весьма значительныя измѣненія. Глазная оболочка раздѣляется на два слоя, между которыми, вслѣдъ за дифференцированіемъ, образуется небольшой промежутокъ. Круглое центральное отверстіе при этомъ остается только на верхнемъ слоѣ, тогда какъ нижній слой представляется полной непрерывной

оболочкой. Я не могъ рѣшить, замыкается-ли отверстіе на нижнемъ слоѣ клѣточками, или клѣточнымъ секретомъ; послѣднее мнѣ кажется болѣе вѣроятнымъ, такъ какъ отъ центра нижней оболочки выходитъ выделяемый клѣточками зачатокъ хрусталика. Только что названный органъ имѣетъ сначала форму тоненькой палочки, висящей внизъ и входящей въ вогнутую полость глазнаго овала; сверху зачатокъ хрусталика прикрѣпляется къ нижнему слою глазной оболочки, составляющему зачаточный *corpus ciliare* или, какъ называетъ его Гензель, *corpus epitheliale lentis*. Изслѣдуя зачатокъ хрусталика съ помощью сильныхъ увеличеній (приблизно въ 650 разъ), легко убѣдиться въ его гомогенности, т. е. въ отсутствіи въ немъ клѣточекъ и другихъ гистологическихъ составныхъ частей. Хрусталикъ оказывается просто затвердѣвшимъ выдѣленіемъ прилежающихъ къ нему клѣточекъ *corpus ciliare*.

Во время описанныхъ измѣненій углубленіе первичнаго глазнаго овала весьма значительно увеличивается, при чемъ и количество пигмента на его вогнутой поверхности становится большимъ противъ прежняго. Въ оптическомъ разрѣзѣ, глазной овалъ, представляющій собственно зачатокъ сѣтчатой оболочки, имѣетъ изогнутую форму и напоминаетъ до извѣстной степени форму боба или почки.

При дальнѣйшемъ развитіи, замѣчается болѣе подробное дифференцированіе прежде образовавшихся частей. Зачатокъ сѣтчатой и пигментной оболочекъ углубляется на четвертый день третьяго періода до такой степени, что высота углубленія оказывается равной радіусу отверстія вогнутой полости; вслѣдствіе этого самыя оболочки представляютъ теперь видъ вогнутыхъ чашкообразныхъ полушарій.

По мѣрѣ развитія, глазной зачатокъ превращается изъ овальнаго тѣла въ совершенно круглое, принимая форму, свойственную глазу развитаго животнаго.

На четвертый день третьяго періода замѣчается расширение центральнаго отверстія въ верхнемъ слоеѣ глазной оболочки, который въ то же время распадается на два болѣе тонкихъ слоя: на наружный—хрящевую оболочку, и на внутренний—*tunica argentea*; послѣдняя изъ называемыхъ оболочекъ распространяется вглубь и окружаетъ собою зачатокъ слѣпчатой оболочки снизу. Рядомъ съ описанными измѣненіями совершается увеличеніе хрусталика, который изъ цилиндрической формы переходитъ въ булавовидную, при чемъ свободный висячій конецъ его представляется утолщеннымъ. На слѣдующей стадіи образуется *iris*, т. е. пигментное кольцо, окружающее центральное отверстіе наружной оболочки. Кромѣ того, пигментъ покрываетъ еще внутреннюю поверхность *corpus ciliare*, на которой выдѣляется тонкій слой гомогеннаго секрета.

Въ первой половинѣ третьяго періода, изъ наружной глазной оболочки обособляется еще кольцообразная полоса, представляющая очевидно кольцообразный хрящъ глаза. Въ то же время хрусталикъ принимаетъ овальную форму, продолжая находиться въ непосредственномъ соединеніи съ *corpus ciliare*; въ строеніи его замѣчается только то измѣненіе, что внутренность его становится мелкозернистою, хотя въ немъ, какъ и прежде, невозможно бываетъ найти кѣлочныхъ элементовъ. Вскорѣ затѣмъ хрусталикъ становится шарообразнымъ, при чемъ верхушка его переходитъ за границы *corpus ciliare*; съ послѣднимъ хрусталикъ сообщается только своей боковой частью. Дальнѣйшихъ измѣненій втеченіе

эмбриональной жизни (и даже в течение первых двух дней по выходе из яйца) хрусталикъ не представляет вовсе.

Одновременно съ измѣненіями преломляющаго тѣла, совершается и развитіе нѣкоторыхъ другихъ частей глаза, окончательное для эмбриональной жизни зародыша. Полушарообразный выпукловокнутый зачатокъ сѣтчатой оболочки дѣлится на два слоя, которые, по всей вѣроятности, соотвѣтствуютъ двумъ главнымъ отдѣламъ ретины Головоногихъ (*Stratum epitheliale* и *stratum conjunctivum Гензена*). Сначала нижній слой представляется тончайшимъ, но потомъ онъ утолщается и становится даже болѣе толстымъ чѣмъ верхній слой. (Такое же отношеніе существуетъ и въ сѣтчатой оболочкѣ взрослыхъ Головоногихъ). Пигментная оболочка окрашивается, при концѣ эмбриональнаго развитія, весьма темно; къ тому же она входитъ въ непосредственное соединеніе съ пигментнымъ *corpus ciliare* и даже съ *iris*; вслѣдствіе такого соединенія, общая пигментная оболочка получаетъ форму кувшина съ суженной шейкой и съ довольно значительнымъ отверстіемъ. Замѣчательно, что пигментный слой глаза у зародышей *Sepiola* лежитъ не между двумя слоями ретины, а надъ ними.

Около конца эмбриональной жизни, наружное отверстіе глаза прикрывается нарастающей кожей, образующей слѣдовательно родъ роговой оболочки. — Въ то же время замѣчается распаденіе серебристой оболочки на внутренній и наружный слой и появленіе въ ней множества тонкихъ волоконъ, представляющихъ характерные интерферентные цвѣта. Последнее измѣненіе, совершающееся съ *corpus ciliare*, состоитъ въ его утолщеніи. Во второй половинѣ третьяго пе-

ріода, въ немъ съ особливою ясностію выступають составляющія его цилиндрическія кліточки.

При выходѣ изъ яйца, глаза зародыша *Sepiola* находятся на послѣдней изъ описанныхъ нами стадій развитія.

Если мы станемъ сравнивать развитіе глаза, такъ какъ мы его изложили, съ тѣмъ, что обыкновенно говорится о немъ въ общихъ сочиненіяхъ, то съ перваго же взгляда найдемъ весьма важныя различія. По высказанному впервые *Келликеромъ* ¹⁾ мнѣнію, хрусталикъ образуется на днѣ глазнаго углубленія, также точно, какъ это было найдено *Гушке* для Позвоночныхъ. Это мнѣніе считается фактомъ и повторяется *В. Карусомъ* ²⁾, *Кеферштейномъ* ³⁾ и самимъ *Келликеромъ* ⁴⁾. Оно полагаетъ необходимымъ углубленіе наружной кожи, въ то время, какъ въ дѣйствительности такого углубленія не бываетъ вовсе. *Келликеръ* очевидно увлекся желаніемъ провести между глазомъ Головоногихъ и Позвоночныхъ гомологію, которая не можетъ быть доказана. Съ генетической точки зрѣнія, хрусталикъ Головоногихъ и Позвоночныхъ есть вещь совершенно различная, потому что у первыхъ онъ выдѣляется кліточками, а у послѣднихъ—онъ самъ происходитъ изъ измѣненныхъ кліточекъ. Это различіе въ образованіи хрусталика совершенно соотвѣтствуетъ остальнымъ различіямъ въ развитіи глазъ у обоихъ отдѣловъ жи-

¹⁾ Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. стр. 99.

²⁾ Icones Zootomicae. Табл. XXIII, фиг. 2.

³⁾ Bronn's Klassen und Ordnungen. Т. III. стр. 1412.

⁴⁾ Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1861. стр. 276.

вотнаго царства. — Мы не стануть возражать, что отличіе результатовъ моихъ наблюденій надъ глазами *Sepiola* отъ изслѣдованій *Келликера* надъ тѣмъ же органомъ у *Sepia* и *Loligo* можетъ быть объяснено родовымъ различіемъ самихъ животныхъ, такъ какъ совершенно невозможно предположить существенную разницу въ развитіи одного и того же органа у весьма близкихъ животныхъ.

Гензенъ, изслѣдовавшій подробно строеніе глаза Головоногихъ и, между прочимъ, связь хрусталика съ *corpus ciliare*, совершенно отказывается отъ сравненія его съ глазомъ Позвоночныхъ и приходитъ къ невозможности согласить свои анатомическіе результаты съ эмбриологическими изслѣдованіями *Келликера* ¹⁾. Гораздо болѣе совпадаютъ результаты моихъ наблюденій съ открытіями *Гензена*, такъ какъ они совершенно подтверждаютъ и объясняютъ органическое соединеніе хрусталика съ *corpus ciliare*.

Мои изслѣдованія, легко примиримыя со многими взглядами *Гензена*, совершенно опровергаютъ его гипотезу о развитіи глаза у Головоногихъ. „Я думаю“ говоритъ *Гензенъ* ²⁾, „что глазъ Головоногихъ развивается по типу органовъ обонянія и слуха Позвоночныхъ, т. е. какъ простое ямкообразное углубленіе“. Мы уже видѣли, что это несправедливо, такъ какъ въ зачаткѣ глаза *Sepiola* существуетъ углубленіе вторичное, распространяющееся только на зачатокъ сѣтчатой оболочки.

Нѣсколько словъ, которыя *В. Бенеденъ* посвящаетъ опи-

¹⁾ *Hensen*. Ueber das Auge einiger Cephalopoden, вѣ *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. 1865. (Т. XV). стр. 179.

²⁾ *Loc. cit.* стр. 183.

санію глаза зародышей *Sepiola* ¹⁾, до того неопредѣленны и само изслѣдованіе до такой степени грубо и поверхностно, что на немъ невозможно останавливаться въ теперешнее время.

6. *Органъ слуха*. — При изложеніи явленій втораго періода, мы уже описали первичное углубленіе слуховаго органа и превращеніе его въ круглый мѣшечекъ, снабженный выводящимъ открытымъ каналомъ. Втеченіе третьяго періода совершается дальнѣйшее развитіе слуховаго органа и измѣненіе его топографическаго положенія. Результатомъ этого является приближеніе обоихъ слуховыхъ мѣшечковъ другъ къ другу и соприкасаніе ихъ краями, обращенными внутрь тѣла.

На первый день третьяго періода слуховой мѣшечекъ представляетъ пирамидальную форму, при чемъ однакоже его края остаются закругленными. На толстыхъ стѣнкахъ мѣшечка обнаруживаются ясно составляющія ихъ цилиндрическія клѣточки, снабженныя овальнымъ ядромъ. Такое же строеніе представляетъ впрочемъ и тонкая трубка, составляющая продолженіе слуховаго мѣшечка и лежащая на его вѣтвннемъ краѣ. Одновременно съ описанными измѣненіями совершается дифференцированіе тонкой, одѣвающей весь слуховой мѣшечекъ оболочки, а также и появленіе первыхъ известковыхъ отложеній внутри слуховой полости. Я не имѣлъ возможности наблюдать непосредственно развитіе оболочки, одѣвающей мѣшечекъ, и потому высказываю только какъ предположеніе, что эта оболочка, представляющая клѣточное

¹⁾ Loc. cit. стр. 7.

строение, есть продукт внутреннего пласта. Первые известковые крупинки отлагаются на самом верхнем концѣ слуховой полости, непосредственно подъ наружной клеточной оболочкой. Они сначала лежатъ отдѣльно другъ отъ друга, но потомъ (примѣрно на третій день третьяго періода) сливаются въ одну общую массу, довольно сильно преломляющую свѣтъ.

Вскорѣ послѣ описанныхъ измѣненій, во внутренности слуховой полости образуются два утолщенія стѣнки, между тѣмъ, какъ вообще большая часть слуховой оболочки весьма замѣтно утончается. Верхнее изъ образовавшихся утолщеній располагается надъ самымъ отолитомъ, тогда какъ другое утолщеніе ложится на противоположномъ краѣ слуховаго мѣшечка. При дальнѣйшемъ развитіи, оба утолщенные бугорка увеличиваются въ объемѣ и потомъ къ нимъ присоединяется еще третій, на внутренней поверхности внѣшней стороны располагающійся бугорокъ. Во время этихъ измѣненій совершается и дальнѣйшее развитіе трубкообразнаго отростка отъ слуховаго мѣшечка. Этотъ отростокъ все болѣе и болѣе изгибается, вслѣдствіе чего его прямое сообщеніе съ полостью слуховаго мѣшечка совершенно теряется изъ виду. Впрочемъ и наружное отверстіе трубкообразнаго отростка перестаетъ быть замѣтнымъ, и это очевидно совпадаетъ съ отдѣленіемъ отростка отъ кожи, съ которой онъ прежде находился въ непосредственномъ сообщеніи. Трубкообразный отростокъ, или *recessus vestibuli* ложится на самой поверхности слуховаго мѣшечка (на поверхности обращенной къ брюшной сторонѣ зародыша), изгибаясь на немъ въ видѣ полукруга. Въ послѣдней половинѣ третьяго періода, основаніе отростка представляетъ довольно значительное расширеніе, при чемъ вся вну-

тренная поверхность трубки покрывается слоем мерцательных волосков, доходящим до обнаруживающегося между тѣмъ наружнаго ея отверстія. Последнее имѣетъ видъ небольшой круглой дырочки, лежащей на верхнемъ, свободномъ концѣ трубки и не находящейся ни въ какомъ сообщеніи съ внѣшней средой.

Во второй половинѣ послѣдняго періода эмбриональнаго развитія, отолитъ увеличивается въ объемъ и принимаетъ приблизительно клинообразную форму: острымъ своимъ концомъ онъ обращается къ внутреннему краю, а тупымъ концомъ — къ внѣшнему краю слуховаго мѣшечка. Позже прочихъ частей (въ концѣ третьяго періода) появляются особые удлинненные пластинки, находящіяся на внутренней поверхности слуховой полости. Эти пластинки образуются изъ эпителиальной стѣнки слуховаго мѣшечка и представляются состоящими изъ четырехъ рядовъ клѣточекъ, отдѣленныхъ довольно значительнымъ промежуткомъ. Сначала появляется одна только пластинка, идущая отъ нижняго утолщенія къ внѣшней сторонѣ мѣшечка; затѣмъ дифференцируются еще двѣ пластинки: одна изъ нихъ проходитъ почти параллельно продольной оси зародыша, прикасаясь къ боковому утолщенію стѣнки мѣшечка, а другая направляется въ горизонтальномъ направленіи и идетъ отъ боковаго утолщенія къ внутренней сторонѣ слуховаго органа. Всѣ три пластинки пересѣкаются другъ съ другомъ почти подъ прямымъ угломъ.

Не лишнимъ считаю замѣтить, что мерцательные волоски находятся только въ трубкообразномъ отросткѣ и совсѣмъ отсутствуютъ во внутренней полости слуховаго мѣшечка.

Келликеръ видѣлъ только позднѣйшія стадіи развитія органа слуха у *Loligo*, *Sepia* и *Argonauta* ¹⁾. Онъ впервые описалъ лежащій на слуховомъ мѣшечкѣ трубкообразный каналъ, но не рѣшилъ вопроса о его происхожденіи и о его сообщеніи съ слуховой полостью. Несмотря на неполноту своихъ наблюденій, *Келликеръ* высказываетъ однакоже категорически, что слуховые органы появляются въ видѣ плотныхъ тѣлъ и только впоследствии снабжаются полостью ²⁾. Все это совершенно несправедливо, потому что органы слуха образуются вслѣдствіе мѣшкообразнаго углубленія наружнаго пласта, сходно съ тѣмъ, что извѣстно относительно первоначальнаго развитія слуховаго органа у высшихъ Позвоночныхъ.

Сходство въ развитіи внутреннего уха у Позвоночныхъ и Головоногихъ не ограничивается одной только первой стадіей. Образование закрытаго мѣшечка и трубкообразнаго отростка представляетъ также много общаго у обѣихъ названныхъ группъ. Сходно съ тѣмъ, какъ мы описали для *Sepioida*, совершается обособленіе *vestibulum* и *recessus labyrinthi*, s. *vestibuli* у Ужа (по наблюденіямъ *Рамке*) и у Цыпленка (по изслѣдованіямъ *Рейсснера*). Исторія развитія позволяетъ намъ провести параллель между *vestibulum* уха Позвоночныхъ и собственно слуховымъ мѣшечкомъ Головоногихъ; а также, — параллель между *recessus vestibuli* и трубкообразнымъ отросткомъ. Въ послѣднемъ отношеніи, для сравненія лучше всего подходятъ змѣи и ящерицы, потому

¹⁾ *Koelliker*. Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. стр. 103.

²⁾ *Koelliker*. loc. cit. стр. 163.

что у них *recessus* остается на всю жизнь ¹⁾, также какъ это было недавно доказано *Овсянниковымъ* и *Ковалевскимъ* для Головоногихъ ²⁾.

Дальше указанныхъ нами предѣловъ, сравненіе, слухового органа Позвоночныхъ и Головоногихъ не можетъ быть проведено. Можно, правда, указать на сходство описанныхъ выше пластинокъ въ слуховомъ мѣшечкѣ *Sepiola* съ *cristae acusticae*, такъ какъ въ обоихъ органахъ оканчиваются слуховые нервы ³⁾; такое сходство будетъ однако не морфологическое, а функціональное.

В. Бенедикъ ⁴⁾ тоже упоминаетъ объ органѣ слуха *Sepiola*, но онъ принимаетъ за него отолитъ, а настоящій слуховой мѣшечекъ считаетъ за головной хрящъ (!).

7. Органъ обонянія. Въ то время, какъ у взрослыхъ индивидуумовъ *Sepiola* обонятельныя ямки обнаруживаются съ большою ясностью, мы ихъ совершенно не находимъ у зародышей. Въмѣсто нихъ, у зародышей изъ второй половины третьяго періода, позади глазъ, на брюшной сторонѣ (въ томъ мѣстѣ, слѣдовательно, гдѣ у взрослого животнаго помещаются органы обонянія) находится съ каждой стороны по одному утолщенію кожи, покрытому на всей поверхности мерцательными волосками. Это утолщеніе, имѣющее круглый контуръ, служить по всей вѣроятности, мѣстомъ образованія обонятельной ямки въ послѣэмбриональное время. Я осно-

¹⁾ См. *Rathke*. *Entwicklungsgeschichte der Natter*. 1839.

²⁾ Этотъ фактъ я знаю изъ частныхъ рукъ. Работа *Овсянникова* и *Ковалевскаго* скоро выйдетъ въ свѣтъ.

³⁾ Относительно Головоногихъ это найдено *Ковалевскимъ* и *Овсянниковымъ*.

⁴⁾ *Loc. cit.* стр. 10.

ываю свое предположеніе на сходствѣ (не тождествѣ) въ относительномъ положеніи органа обонянія и упомянутого круглаго утолщенія кожи.

8. *Органы пищеваренія.* Изъ всего пищеварительнаго аппарата втеченіе втораго періода совершалось развитіе самой передней части кишечнаго канала (полости рта и рhагунх) и самой задней части его, расположенной на анальномъ бугоркѣ. Дальнѣйшее развитіе кишечнаго канала и принадлежащихъ къ нему органовъ (слюнныхъ железъ и печени) совершается во все продолженіе третьяго періода. Къ сожалѣнію, я долженъ замѣтить, что средняя часть кишечнаго аппарата представляется во все время развитія до того прозрачною, что мнѣ было рѣшительно невозможно слѣдить за ея образованіемъ. Для установленія опредѣленнаго порядка, я буду сначала описывать всѣ процессы развитія передней части кишечнаго канала, а потомъ уже перейду къ остальнымъ его отдѣламъ.

Въ первый день третьяго періода, на нижнемъ концѣ зачатка передняго кишечнаго аппарата, образуется круглый придатокъ, состоящій изъ выступа эпителиальной оболочки полости рта. Этотъ придатокъ принимаетъ форму круглой чашки и открывается наружу довольно широкимъ отверстіемъ. На третій день послѣ своего появленія, круглый придатокъ становится болѣе удлинненнымъ, при чемъ открытымъ своимъ концомъ направляется внизъ параллельно оси тѣла. При дальнѣйшемъ развитіи, придатокъ превращается въ длинную трубку, представляющую зачатокъ пищевода. (Къ сожалѣнію, я не могъ прослѣдить всѣхъ стадій развитія пищевода и заключаю о немъ только по сравненію главнѣйшихъ фразъ).

Рядомъ съ описанными явленіями совершается дальнѣйшее развитіе pharynx и прилегающихъ къ нему частей. Зачатокъ pharynx, лежащій въ полости рта, превращается въ цилиндрическую массу съ рѣзко очерченными круглыми краями; при этомъ замѣчается переходъ отверстія общаго слюнаго протока на брюшную сторону pharynx. Уже на третій день третьяго періода происходитъ развѣтвленіе общаго слюнаго протока на двѣ расходящіяся вѣтви, которыя, дойдя до боковыхъ краевъ переднекишечнаго зачатка, оканчиваются слѣпыми концами. Послѣднія развиваются потомъ въ слюнные железы

По мѣрѣ развитія отъ бугра, образующаго зачатокъ pharynx, отдѣляются двѣ верхнія массы, выдѣляющія хитиновые челюсти. Кромѣ того, на брюшной поверхности pharynx дифференцируется языкъ, на которомъ во второй половинѣ третьяго періода начинается образовываться *radula* съ характерными для *Sepiola Rondeletii* крючкообразными зубчиками. Клеточки, выдѣляющія челюсти и зубчики, принадлежатъ эпителиальнымъ слоямъ, происходящимъ изъ той части наружнаго зародышнаго пласта, которая въ первое время развитія облегалa бугорокъ зачатка pharynx. Одновременно съ упомянутыми измѣненіями pharynx (подробности въ описаніи должны были быть выкинуты, такъ какъ безъ рисунковъ онѣ были бы едва ли понятны) совершается удлиненіе стѣнокъ ротовой полости и превращеніе ихъ наружнаго края въ круглую губу, ограниченную мелкими зубцами. Въ массѣ pharynx замѣчается еще въ третьей четверти третьяго періода образованіе маленькой парной железки (можетъ быть ядовитой), снабженной довольно длиннымъ протокомъ и открывающейся наружу около вершины язычной массы.

Положеніе рта находится въ зависимости отъ желточного пузыря. Сначала, т. е. во время наибольшаго наполненія пузыря желткомъ, ротъ лежитъ на спинной сторонѣ; потомъ, по мѣрѣ вхожденія желтка внутрь тѣла, ротъ постепенно подымается вверхъ и, только послѣ полного исчезновенія желточного пузыря, онъ принимаетъ свое дефинитивное положеніе, т. е. ложится въ центрѣ верхней поверхности головы.

Изъ полости рта идетъ направляющійся внизъ пищеводъ; дойдя приблизительно до той высоты, на которой начинается *ganglion stellatum*, онъ становится до того прозраченъ, что совершенно теряется изъ виду. Несмотря однако на прозрачность и неясность, въ самомъ пищеводе можно съ несомнѣнною вѣрностью отличить внутреннюю полость и окружающія ея стѣнки. Позади пищевода (т. е. дальше отъ спинной поверхности) проходитъ общій слюнной протокъ, снабженный очень явственной эпителиальной оболочкой; достигнувъ $\frac{1}{5}$ высоты мантии, протокъ дѣлится на двѣ трубки, которыя свертываются въ общую массу, имѣющую грушевидную форму и дѣлящуюся посреди на двѣ половинны. Въ этой массѣ, представляющей собою парную слюнную железу, можно отличить отдѣльные завитки одной не развѣтвляющейся трубки.

Желудокъ и слѣпая кишка обнаруживаются только во второй половинѣ третьяго періода, и то весьма неясно; они бывають замѣтны при боковомъ положеніи зародыша, при чемъ можно бываетъ прослѣдить непосредственный переходъ слѣпой кишки въ заднюю. И желудокъ, и слѣпая кишка представляются въ формѣ закругленныхъ мѣшковъ, имѣющихъ весьма тонкія стѣнки.

О первыхъ моментахъ развитія задней кишки нами было

уже говорено при изложеніи явленій второго періода. Мы видѣли, что эта кишка образуется въ видѣ небольшого углубленія въ эпителиальномъ слѣѣ анальнаго бугорка; мы сказали также, что первичное углубленіе раздѣляется на двѣ вѣтви: изъ нихъ нижняя составляетъ собственно заднюю кишку, тогда какъ верхняя, о которой будетъ рѣчь впереди, переходитъ въ чернильный мѣшокъ. Задняя кишка удлиняется, распространяясь въ прямомъ направленіи и представляясь въ видѣ неширокой трубки съ довольно толстыми, состоящими изъ цилиндрическихъ клѣточекъ стѣнками. Во второй половинѣ третьяго періода замѣчается, какъ уже было сказано, соединеніе задней кишки съ слѣпымъ отросткомъ, на которомъ еще совершенно невозможно бываетъ отличить спиральныхъ завитковъ, свойственныхъ взрослому животному.

Разсматривая съ брюшной стороны зародыши *Sepiola* въ началѣ третьяго періода развитія, мы замѣчаемъ по бокамъ внутренняго конца задней кишки два симметрично лежащіе грушевидные отростки, снабженные большой внутренней полостью и довольно толстыми стѣнками, состоящими изъ цилиндрическаго эпителія. Эти новые органы, представляющіе очевидно полые отростки самой кишки, составляютъ первые зачатки печени. При дальнѣйшемъ развитіи, они становятся уже, превращаясь въ удлиненныя и довольно тонкія трубки; достигнувъ боковыхъ краевъ туловищной части зародыша, рудиментарныя печени помѣщаются здѣсь между мускульнымъ слоемъ и питательнымъ желткомъ. Въ послѣдніе дни эмбриональной жизни двойная печень значительно увеличивается: въ вышину она доходитъ до самаго основанія головы; внизу, ширина печени, занимающей боковыя части туло-

вища, становится гораздо большею, чѣмъ вверху. Вся поверхность печени покрывается небольшими отростками, сходными по составу съ первичнымъ печеночнымъ зачаткомъ. Самыя нижнія части послѣдняго превращаются въ тоже время въ желчные протоки, соединяющіеся въ одинъ общій каналъ (замѣтный еще на самыхъ раннихъ стадіяхъ развитія печени). При сильныхъ увеличеніяхъ (въ 650 разъ), части печени представляются состоящими изъ клѣточекъ цилиндрическаго эпителія, лежащихъ въ одномъ слое и одѣтыхъ тончайшей оболочкой, въ которой можно отличить плоскія эпителиальныя клѣтки. Въ цилиндрическихъ клѣточкахъ ясно выступаетъ овальное ядро съ маленькимъ ядрышкомъ. (Такое же строеніе, какъ у эмбриональной печени, мы встрѣчаемъ и въ остальныхъ частяхъ зародышеваго кишечнаго канала, за исключеніемъ только рhагунх).

Во второй половинѣ третьяго періода на свободномъ концѣ анальнаго бугорка образуются два листообразные отростки, представляющіе то, что обыкновенно означаетъ названіемъ „анальная лопасть“ (Anallappen).

Тѣ части пищеварительнаго аппарата, образованіе которыхъ мы прослѣдили, суть несомнѣнные продукты наружнаго зародышеваго пласта, исключая только рhагунх, главная масса котораго составляетъ бугорокъ внутренняго пласта. Очень можетъ быть, что внутренній пласть принимаетъ также участіе въ образованіи мускульной оболочки всего кишечнаго канала; этого, впрочемъ, я не могъ наблюдать, такъ какъ у зародышей главнымъ образомъ развита эпителиальная оболочка пищеварительнаго аппарата.

Хотя я вполне раздѣляю мнѣніе *Келликера* объ отсутствіи связи между кишечнымъ каналомъ и желточнымъ пузыремъ, но я никакъ не могу согласиться съ нимъ относительно развитія пищеварительнаго аппарата изъ сплошныхъ цѣльныхъ клѣточныхъ массъ, въ которыхъ только вторично появляются полости ¹⁾. Различіе мнѣній въ этомъ случаѣ никакъ не можетъ быть объяснено различіемъ изслѣдованныхъ животныхъ (*Келликеръ* изслѣдовалъ *Sepia* и *Loligo*), такъ какъ сходство между *Sepiola* и другими Декаподами слишкомъ велико, чтобы у нихъ могло существовать совершенно различное развитіе органовъ. Гораздо вѣрнѣе предположить, что, при препарированіи кишечнаго аппарата у зародышей (какъ это дѣлалъ *Келликеръ*), нѣжная часть его разбухаетъ и измѣняется до того, что она совершенно выполняетъ собою и безъ того небольшую полость.

В. Бенеденъ описываетъ у *Sepiola* сообщеніе желточнаго пузыря съ пищеводомъ ²⁾; но онъ также неправъ въ этомъ отношеніи, какъ и во многихъ другихъ. Да и какъ можетъ онъ правильно смотрѣть на отношенія кишечнаго аппарата, когда онъ наиболѣе явственную часть его — переднекишечный зачатокъ, принимаетъ за глоточное нервное кольцо? ³⁾ Единственно объ образованіи слюнныхъ железъ *В. Бенеденъ* сообщаетъ вѣрныя наблюденія, такъ какъ онъ говоритъ о ихъ развитіи изъ двухъ слѣпыхъ отростковъ ⁴⁾.

9. *Чернильный мѣшокъ*. Этотъ органъ можно разсматривать, основываясь на наблюденіяхъ, сообщенныхъ во вто-

¹⁾ *Келликеръ*, loc. cit. стр. 93 и 169.

²⁾ *В. Бенеденъ*, loc. cit. стр. 8.

³⁾ Loc. cit. стр. 8.

⁴⁾ Loc. cit. стр. 10.

ромъ періодѣ, какъ боковой отростокъ заднекишечнаго углубленія. Первичный чернильный отростокъ представляетъ на всемъ своемъ протяженіи одинакую толщину; онъ имѣетъ видъ удлиненнаго слѣпаго канала, окруженнаго оболочкой изъ цилиндрическихъ клѣточекъ и распространяющагося надъ задней кишкой. Слѣпой конецъ чернильнаго отростка образуетъ изгибъ, который увеличивается вмѣстѣ съ удлиненіемъ самого канала. Во второй половинѣ третьяго періода, на заднемъ концѣ чернильнаго отростка замѣчается колбообразное утолщеніе, внутри котораго проходитъ спиральная перегородка, (о которой упоминаетъ уже *Келликеръ*) впоследствии исчезающая. Около этого же времени, по краямъ перегородки начинается выдѣленіе зернышекъ сѣйнаго чернила. Къ концу эмбріональной жизни, колбообразное утолщеніе превращается въ настоящій круглый чернильный мѣшокъ, при чемъ замѣчается значительное утонченіе клѣточныхъ стѣнокъ и весьма сильное выдѣленіе чернила; даже самый чернильный протокъ, открывающійся въ прямую кишку, образуетъ родъ пузырька, въ которомъ накапливается чернило передъ выливаніемъ наружу. Только у вылупившихся зародышей чернило начинаетъ выливаться изъ мѣшка, при чемъ оно весьма часто входитъ въ полость кишечнаго канала.

Свѣдѣнія, существовавшія до сихъ поръ о развитіи чернильнаго мѣшка, весьма скудны. *Келликеръ* вовсе не наблюдалъ его образованія, а *В. Бенеденъ* высказываетъ несправедливое мнѣніе, будто чернильный мѣшокъ непосредственно сообщается съ печенью ¹⁾. *Делле Кьяйе* ²⁾ доходитъ даже

¹⁾ Loc. cit. стр. 10.

²⁾ Loc. cit. табл. 29, фиг. 5.

до того, что принимает жабы вмѣстѣ съ анальнымъ бугоркомъ за трилопастной чернильный мѣшокъ! (Замѣчу здѣсь, что у зародышей *Sepiola* до самого вылупленія чернильный мѣшокъ остается круглымъ, не принимая формы, характерной для развитаго животнаго).

10. *Органы дыханія и кровообращенія.* А. На третій день третьяго періода на спинной и на брюшной поверхности жаберъ вырастаетъ по два овальныхъ бугорка, имѣющихъ тождественное строеніе съ самимъ жабернымъ зачаткомъ. Черезъ день число бугорковъ увеличивается однимъ. При дальнѣйшемъ развитіи, образовавшіеся бугорки разрастаются въ видѣ плоскихъ листообразныхъ отростковъ, имѣющихъ округленное снаружи очертаніе. Вообще нужно замѣтить, что величина отростковъ прямо пропорціонально ихъ нисхожденію; вѣдствие этого, чѣмъ выше лежитъ отростокъ на жабрѣ, тѣмъ онъ меньше. Въ концѣ эмбриональной жизни, жабра представляетъ видѣ пирамидальнаго деревца, бока котораго состоятъ изъ листообразныхъ (еще впрочемъ не развѣтвленныхъ) отростковъ; ось деревца изображается спирально проходящимъ стволомъ жаберной артеріи. Сначала (какъ мы уже видѣли во второмъ періодѣ) жаберный рудиментъ представляетъ совершенно плотнымъ органомъ, выполненнымъ отросткомъ внутренняго пласта; потомъ только, внутри его образуются лакуны, составляющія первые зачатки сосудовъ. Передъ вылупленіемъ зародыша изъ яйца, сосуды уже представляются ограниченными тончайшими эпителиальными стѣнками; въ это время они имѣютъ сходство съ жаберными сосудами взрослаго животнаго, потому что между ними отличается 1) жаберная вена, лежащая на брюшной сторонѣ, 2) жаберная артерія, расположенная на спинной сторонѣ и 3) полукруглые соединяющіе стволы.

Какъ видно изъ сказаннаго, мои наблюденія подтверждаютъ мнѣніе *Келликера* ¹⁾ о развитіи жаберъ, въ противоположность невѣрнымъ показаніямъ *В. Бенедена* ²⁾, который полагаетъ, будто жабра образуется вълѣдствіе изгибанія сосуда.

В. Въ первый день третьяго періода внутри предсердій замѣчается довольно большая полость; въ это время замѣчаются и первыя, еще весьма слабыя и рѣдкія сокращенія. Предсердія представляютъ уже теперь свою дефинитивную круглую форму; стѣнки ихъ оказываются состоящими изъ двухъ слоевъ клѣточекъ: изъ наружнаго слоя — плоскаго эпителия ³⁾ и изъ внутренняго слоя большихъ круглыхъ клѣточекъ. Между предсердіями, въ началѣ третьяго періода замѣчается неправильная масса клѣточекъ внутренняго пласта, которая, по всей вѣроятности, превращается въ артеріальное сердце. Я не имѣю права высказать положительное мнѣніе объ образованіи послѣдняго, такъ какъ я не наблюдалъ этого процесса съ достаточной ясностью. Во всякомъ случаѣ несомнѣнно, что въ концѣ первой четверти третьяго періода, артеріальное сердце представляется въ видѣ полого органа съ очень тонкими стѣнками и имѣетъ видъ почки или боба, обращеннаго выпуклой поверхностью внизъ. Около предсердій находится тонкая оболочка, состоящая изъ одного слоя клѣточекъ и играющая роль *pericardium*. Образованіе этой оболочки совершается вѣроятно на счетъ наружнаго пласта.

¹⁾ Loc. cit. стр. 89.

²⁾ Loc. cit. стр. 9.

³⁾ Я думаю, что наружный слой обуславливаетъ сокращенія, такъ какъ онъ имѣетъ очень большое сходство съ зачаточнымъ мышечнымъ слоемъ кишечнаго канала зародышей наѣкомыхъ.

Нужно замѣтить, что, въ первое время своего появленія, центральные органы кровообращенія лежатъ внѣ полости ман-ти; только спустя короткое время они входятъ въ нее.

Изъ сосудовъ у зародышей конца первой половины третьяго періода бываетъ замѣтна большая Аорта (*Aorta serphalica*) и нѣкоторыя ея вѣтви; изъ послѣднихъ преимущественно развита артерія глазныхъ гангліевъ. Стѣнки артерій, въ тѣхъ случаяхъ когда онѣ бываютъ замѣтны, состоятъ изъ одного слоя плоскихъ клѣточекъ. Большихъ венъ и почечныхъ венозныхъ отростковъ я не находилъ даже у вылупившихся зародышей.

Сосуды образуются внутри клѣточной массы внутренняго зародышеваго пласта, который потомъ доставляетъ матеріаль для сосудистыхъ стѣнокъ. Образованіе полости сосудовъ легче всего наблюдать въ зачаткахъ ногъ зародышей изъ первой четверти третьяго періода; въ это время замѣчается только узкій каналъ, лежащій близко къ центру ноги и окруженный сплошной массой эмбриональныхъ клѣточекъ.

Сообщенныя наблюденія подтверждаютъ предположеніе *Келликера*, ¹⁾ будто центральные органы кровообращенія появляются въ видѣ сплошныхъ массъ.

11. *Внутренній питательный желтокъ и общая полость тѣла.* Мы уже видѣли, что съ самаго начала развитія внутри зародыша находилась значительная часть питательнаго желтка. Этотъ желтокъ поглощается по мѣрѣ образованія и развитія органовъ и восполняется насчетъ наружнаго питательнаго желтка, находящагося въ желточномъ

¹⁾ Lec. cit. Стр. 168.

пузырь. Въ началѣ третьяго періода, контуры внутренняго питательнаго желтка представляютъ еще большое сходство съ формой его, описанной нами во второмъ періодѣ. Отъ питательнаго желтка идутъ три отростка: два изъ нихъ расходятся въ головныя лопасти, а третій, парный, направляется внизъ, въ туловищную часть зародыша. На третій день третьяго періода непарный отростокъ желтка раздѣляется на двѣ симметричныя половины, объемъ которыхъ увеличивается весьма значительно. Вмѣстѣ съ тѣмъ происходитъ суженіе остальной части внутренняго желтка, вызванное сильнымъ разростаніемъ головной части зародыша. Въ концѣ первой половины третьяго періода, рядомъ съ значительнымъ выростаніемъ туловища, совершается и соответственное увеличеніе заключенной въ немъ массы желтка, раздѣленной въ поперечномъ направленіи на два отдѣла. Въ такомъ видѣ находится мантийная часть желтка до самаго вылуцленія зародыша и даже дальше. При входѣ въ голову зародыша, питательный желтокъ превращается въ тонкій удлиненный цилиндръ, идущій до самаго наружнаго желтка. Этотъ цилиндръ исчезаетъ въ одно время съ наружнымъ желткомъ (онъ соответствуетъ вмѣстѣ „головной“ и „шейной“ части желтка Сепии). Тѣхъ вторичныхъ частей, которыя *Келликеръ*¹⁾ отличаетъ во внутреннемъ желткѣ Сепии, у *Sepiola* не существуетъ. У послѣдняго изъ названныхъ животныхъ не существуетъ и внутренняго желточного мѣшка, описаннаго *Келликеромъ* для другихъ Головоногихъ. Внутренній питательный желтокъ не находится, какъ мы

¹⁾ Loc. cit. Стр. 90.

видѣли, ни въ какой непосредственной связи съ кишечнымъ аппаратомъ. У *Sepiola* внутренній желтокъ лежитъ въ полости тѣла, которая находится подъ обоими зародышевыми пластами. Сначала внутренній желтокъ выполняетъ собою всю полость тѣла, но потомъ онъ мало по малу сосредоточивается только въ наиболѣе вмѣстительной части ея; иногда онъ слѣдуетъ и за нѣкоторыми ходами полости, именно въ головныхъ лопастяхъ, гдѣ онъ образуетъ боковые отростки.

О развитіи половыхъ органовъ у зародышей *Sepiola* не было рѣчи, потому что ихъ совершенно не бываетъ, даже и въ зачаточномъ состояніи.

ОВЩІЙ ОБЗОРЪ.

Окончивъ описаніе процессовъ развитія *Seriola*, я нахожу нужнымъ представить сжатый очеркъ наиболѣе характерныхъ явленій. Это дастъ намъ возможность сдѣлать сравнительный обзоръ исторіи развитія Головоногихъ.

Одинъ изъ самыхъ главныхъ процессовъ состоитъ въ распаденіи зачатка (происшедшаго вслѣдствіе такъ назыв. частичной сегментациі) на два зачатковые пласта, которые обрастаютъ весь питательный желтокъ, образуя такимъ образомъ непрерывную оболочку — *бластодерму*. На нижней половинѣ этой оболочки начинается тѣло зародыша, тогда какъ верхняя ея половина превращается въ желточный пузырь. Изъ органовъ прежде всего появляются зачатки глазъ и мантии, вскорѣ затѣмъ — зачатокъ передней части кишечнаго канала. Потомъ образуются рудименты органовъ слуха, жаберъ и двухъ паръ ногъ; далѣе идетъ, въ послѣдовательномъ порядкѣ, появленіе воронки, анальнаго бугорка, центральной нервной системы и центральныхъ органовъ кровообращенія.

При образованіи органовъ, зародышевые пласты играютъ слѣдующую роль. Изъ *наружнаго* пласта развивается кожа, (т. е. покровъ всего тѣла, мантии, жаберъ, воронки и пр.), хрящи, всѣ органы чувствъ, вся изслѣдованная часть пищеварительнаго канала (исключая внутренности *pharynx*), слюнные железы, печень и чернильный мѣшокъ. Изъ *внутренняго* пласта образуются мускулы, всѣ части нервной системы, основная масса *pharynx* и сосудистая система. Если мы припомнимъ самые способы развитія органовъ, то найдемъ, что почти всѣ части, составляющія продукты наружнаго пласта, (за исключеніемъ, разумѣется, наружныхъ покрововъ и хрящей) образуются посредствомъ углубленій, при чемъ, конечно, полость углубленнаго органа находится въ сообщеніи съ внѣшней средой. Совершенно иной способъ развитія представляютъ намъ органы, происшедшіе изъ внутренняго пласта. Эти органы во всѣхъ случаяхъ образуются въ видѣ различно сгруппированныхъ плотныхъ утолщеній, въ которыхъ только впослѣдствіе появляются полости (конечно въ тѣхъ только органахъ, гдѣ таковыя существуютъ).

Имѣя въ виду различные способы образованія органовъ изъ обоихъ зародышевыхъ пластовъ у *Sepiola*, я нахожу наиболѣе подходящимъ означить наружный пластъ терминомъ *эпителиальнаго*, а внутренний пластъ—именемъ *паренхиматознаго пласта*. Эти термины не должны имѣть претензіи на абсолютное значеніе (такъ какъ изъ внутренняго пласта образуется эпителиальная оболочка сосудистой системы), но, во всякомъ случаѣ, они удовлетворительно выражаютъ главнѣйшія характерныя особенности обоихъ пластовъ; притомъ, они соотвѣтствуютъ также и гистологическому строенію, потому что наружный пластъ состоитъ изъ узкихъ цилиндри-

ческихъ клѣточекъ, тогда какъ въ составъ внутренняго пласта входитъ сплошная масса, образованная многими слоями неправильно расположенныхъ круглыхъ клѣточекъ.

Къ сожалѣнію, не существуетъ достаточныхъ данныхъ для сравненія развитія *Sepiola* съ эмбриологіей другихъ Головоногихъ; то, что можно было бы объ этомъ сказать, относится только къ весьма немногимъ явленіямъ. Такъ, уже было упомянуто *Келликеромъ*, что *Loligo* и *Sepiola* отличаются отъ *Sepia* главнымъ образомъ раннимъ дифференцированіемъ желточного пузыря.

Исторія развитія Моллюсковъ даетъ намъ чрезвычайно мало фактовъ, по которымъ можно бы было судить о ихъ эмбриологическомъ сродствѣ съ Головоногими. *Лейкартъ* когда то высказалъ ¹⁾ въ видѣ предположенія, что у нѣкоторыхъ Крылоногихъ (и именно у *Clio*) развитіе на первыхъ стадіяхъ можетъ быть очень сходно съ развитіемъ Головоногихъ. Это предположеніе однако не подтвердилось позднѣйшими изслѣдованіями *Гегенбаура* ²⁾ и *Крона* ³⁾ надъ развитіемъ Крылоногихъ изъ семействъ *Clioidea*, *Cimbaliacea* и *Hyaleacea*. Теперь несомнѣнно извѣстно, что главнѣйшіе моменты развитія Крылоногихъ совершенно совпадаютъ съ развитіемъ другихъ *Cephalophora* и, въ особенности, съ развитіемъ *Heteropoda* и *Opisthobranchiata*. Особенно важно

¹⁾ Ueber die Morphologie der wirbellosen Thiere. 1848. стр. 154.

²⁾ Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. 1855.

³⁾ Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pteropoden und Heteropoden. 1860.

при этомъ обратить вниманіе на то обстоятельство, что наиболѣе характерныя органы *Cephalopoda*, т. е. нога и головныя лопасти, у всѣхъ отдѣловъ развиваются совершенно сходно, несмотря на огромныя различія дальнѣйшихъ измѣненій. Мы съ полнымъ правомъ можемъ сравнивать ногу Брюхоногихъ съ ногой *Heteropoda* и *Pteropoda* и даже съ ногой Пластничатожаберныхъ Мягкотѣлыхъ, но мы ни подѣ какимъ видомъ не можемъ проводить параллели между ногой *Cephalopoda* и воронкой *Cephalopoda*. Въ то время какъ нога во всѣхъ случаяхъ образуется въ видѣ маленькаго непарнаго бугорка, воронка развивается изъ двухъ срастающихся другъ съ другомъ, длинныхъ пластинокъ. Исторія развитія не подтверждаетъ слѣдовательно общераспространеннаго мнѣнія о морфологическомъ отношеніи Головоногихъ къ остальнымъ Моллюскамъ; еще менѣе говорить она въ пользу положенія *Геккеля* ¹⁾, будто Головоногіе произошли непосредственно изъ Крылоногихъ. Становясь на филогенетическую точку зрѣнія, необходимо принять, что предки Головоногихъ, составлявшіе переходъ отъ *Cephalopoda*, уже совершенно вымерли.

Хотя мы не можемъ указать на типическія гомологіи въ развитіи Головоногихъ и другихъ Моллюсковъ, тѣмъ не менѣе нельзя не замѣтить извѣстной степени общаго сходства эмбриональных процессовъ у *Sepioida* и у нѣкоторыхъ другихъ животныхъ. Между ракообразными есть нѣкоторыя, въ развитіи которыхъ повторяется одна изъ главнѣйшихъ

¹⁾ *Generelle Morphologie*. Т. II. стр. CXV.

особенностей эмбриологии Головоногихъ, — именно, начало развитія съ нижней части тѣла. Подобный способъ образованія зародыша общъ всѣмъ Decapoda и встрѣчается, кромѣ того, у Nebalia. Въ яйцѣ только что названнаго Ракообразнаго (о развитіи котораго я буду говорить подробно въ сочиненіи объ общей эмбриологии Ракообразныхъ) совершается частичная сегментация, клѣточные продукты которой облекаютъ собою весь питательный желтокъ. Потомъ на нижнемъ полюсѣ образуется утолщеніе, превращающееся въ зачатокъ abdomen и postabdomen. Въ этомъ зачаткѣ, имѣющемъ округленную форму, дифференцируются прежде всего самые первые органы: кишечный каналъ и сердце. Эти органы растутъ по направленію снизу вверхъ, обнимая собою нижнюю часть питательнаго желтка, тогда какъ верхняя его часть представляется въ видѣ желточного пузыря. При дальнѣйшемъ развитіи, типъ Членистоногаго обнаруживается болѣе и болѣе, вслѣдствіе чего разумѣется теряется всякое сходство съ развитіемъ Головоногихъ.

Я имѣю основаніе думать, что зародышевые пласты *Sepiola* до извѣстной степени соотвѣтствуютъ двумъ пластамъ, найденнымъ мною у Скорпіона ¹⁾. Въ пользу этого говорить преимущественно гистологическое строеніе пластовъ, которое у обоихъ названныхъ животныхъ представляетъ чрезвычайное сходство. Въ первое время развитія, нога *Sepiola* и нога Скорпіона до того сходны, что между ними невозможно найти ни одного существеннаго различія. Конечно, изъ этого не слѣдуетъ заключать еще, чтобы и дальнѣйшія пре-

¹⁾ Embryologische Studien an Insecten. crp. 99.

вращенія пластовъ у обоихъ представителей двухъ большихъ отдѣловъ животныхъ были одинаковы. Въ различіи превращенія первоначально сходныхъ пластовъ и заключаются главные особенности Типовъ.

Невольно рождается вопросъ: нѣтъ-ли между зародышевыми пластами *Sepiola* какого нибудь опредѣленнаго сходства съ пластами Позвоночныхъ? Этотъ вопросъ конечно не можетъ быть окончательно рѣшонъ въ настоящее время, такъ какъ въ наукѣ не существуетъ еще вполне удовлетворительныхъ данныхъ относительно зародышевыхъ пластовъ у Позвоночныхъ. Во всякомъ случаѣ можно положительно утверждать, что образованіе нервной системы у *Sepiola* и у Позвоночныхъ представляетъ самыя существенныя различія, не позволяющія проводить прямой параллели между развитіемъ названныхъ животныхъ. Впрочемъ нужно замѣтить, что, абстрагируясь отъ развитія нервной системы, есть нѣкоторое сходство въ судьбѣ пластовъ у *Sepiola* и у Позвоночныхъ. Также какъ мы видѣли у *Sepiola*, кожа и органы чувствъ Позвоночныхъ развиваются изъ наружнаго, или такъ наз. роговаго (эпителиальнаго) пласта. Параллельно образованію внутренняго скелета *Sepiola* и у Позвоночныхъ образуется спинная струна (*chorda dorsalis*) изъ наружнаго пласта, какъ это доказалъ Генсенъ относительно Цыпленка ¹⁾. Остается, слѣдовательно, только кишечный каналъ съ его прибавками. У *Sepiola* главная часть его образуется изъ

¹⁾ См. *Hensen* въ *Virchow's Archiv für pathologische Anatomie etc.* Т. XXX (1864) стр. 180 и Т. XXXI (1864) прим. къ стр. 57.

эпителиального пласта, тогда какъ у большинства Позвоночныхъ онъ есть продуктъ особаго, такъ наз. кишечножелезистаго пласта. Несмотря на это, мы однако знаемъ, что у всѣхъ Позвоночныхъ передняя и задняя зародышевыя кишки образуются изъ роговаго пласта, а у *Amphioxus*, по изслѣдованіямъ Ковалевскаго ¹⁾, даже весь кишечный каналъ есть ничто иное какъ вогнутый въ полость тѣла верхній пласть...

Мы не будемъ останавливаться дольше на сравнительномъ обзорѣ процессовъ развитія, такъ какъ подробнѣе объ этомъ мы намѣрены поговорить впоследствии.

¹⁾ Исторія развитія *Amphioxus lanceolatus*. 1865. стр. 4.

ВЕРСИТЕТ

1914

ниги 2, V, 1

226

Меленко, А.