

Зачапані

ИСТОРІЯ
ЭМБРІОНАЛЬНОГО РАЗВІТІЯ

SEPIOLA.

ДИССЕРТАЦІЯ ДЛЯ ПОЛУЧЕНІЯ СТЕПЕНИ МАГІСТРА ЗООЛОГІИ

ИЛ. МЕЧНИКОВА.

С. ПЕТЕРБУРГЪ.

1867.

ИСТОРИЯ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

SEPIOLA.

ИСТОРИЯ
ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

SEPIOLA.

ДИССЕРТАЦИЯ ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ СТЕПЕНИ МАГИСТРА ЗООЛОГИИ

Ил. Мечникова.

С. ПЕТЕРБУРГЪ.

1867.

Дозволено цензурою. С. Петербургъ. Февраля 28 дня 1867 г.



Типографія Куколь-Яснопольскаго.
На углу Малой Мѣщанской и Столярнаго переулка, домъ № 6/14.

СОДЕРЖАНІЕ.

	стр.
Введение	9
Періодъ первый.	
Образованіе бластодермы	17
Періодъ второй.	
Первоначальное образованіе органовъ	21
Періодъ третій.	
Дефинитивное развитіе зародыша	32
Общій обзоръ	66

ПРЕДИСЛОВІЕ.

Собирая матеріалы для Сравнительной Эмбриологии, я необходимо долженъ былъ обратить особенное вниманіе на развитіе Головоногихъ, такъ какъ эти животныя, рядомъ съ сложностью строенія, представляютъ множество интереснѣйшихъ особенностей организаціи. Существующія до сихъ поръ изслѣдованія, не смотря на ихъ несомнѣнные достоинства, не могли однако удовлетворить требованіямъ Сравнительной Истории Развитія, потому что они (изслѣдованія) ничего не говорили о первичной структурѣ зародыша и его органовъ.

Имѣя въ виду эти обстоятельства, я воспользовался случаемъ изучить исторію развитія *Sepiola Rondeletii*, яйца которой мнѣ попадались въ Неаполѣ, втеченіе трехъ мѣсяцевъ (отъ ноября прошлаго года до января этого года). Къ сожалѣнію, имѣвшагося у меня матеріала не было достаточно для того чтобы не оставить пробѣловъ въ моемъ изслѣдованіи, и только благодаря особенной прозрачности яицъ названнаго Головоногого я въ состояніи былъ добыть тѣ новые ре-

зультаты, изложенію которыхъ посвящено мое настоящее сочиненіе.

Почти излишне говорить о причинахъ, почему я при моихъ наблюденіяхъ обращалъ большее вниманіе на первоначальное образованіе органовъ, чѣмъ на ихъ дальнѣйшее развитіе. Существенное значеніе исторіи зарожденія органовъ и зародышевыхъ пластовъ для Сравнительной Эмбриологіи уже одно достаточно объясняетъ мой образъ дѣйствія.

Я долженъ съ сожалѣніемъ замѣтить, что не могъ приложить къ этому сочиненію имѣющихся у меня рисунковъ. Надѣюсь впрочемъ въ непродолжительномъ времени пополнить этотъ, вызванный внѣшними обстоятельствами пробѣлъ.

ВВЕДЕНІЕ.

О развитіи *Sepiola Rondeletii* уже существуютъ наблюденія *Ванъ-Бенедена* ¹⁾. Сдѣланныя еще въ 1838 году, впродолженіе очень короткаго времени, они однакоже никакъ не могутъ удовлетворить требованій современной науки, хотя въ свое время они по всей вѣроятности имѣли большое значеніе. *В. Бенеденъ* даетъ описаніе только немногихъ стадій развитія, изученныхъ имъ весьма поверхностно и къ тому же совершенно разрозненныхъ. Самая ранняя стадія, которую онъ описываетъ, (см. стр. 5 и фиг. II) въ дѣйствительности даже не существуетъ. Также невѣрно и изложеніе развитія органовъ у *В. Бенедена*, какъ это отчасти уже показалъ *Келликеръ*. Для примѣра приведу, что *В. Бенеденъ* за артеріальное сердце принимаетъ бугорокъ, на которомъ открываются наружу прямая кишка и чернильный мѣшокъ; потомъ,

¹⁾ Recherches sur l'Embryogénie des Sépioles, въ Mémoires de l'Académie de Bruxelles, T. XIV (1841).

что онъ считаетъ органы слуха за головной хрящъ и говорить о позднемъ появленіи слуховаго аппарата въ то время, когда этотъ органъ дифференцируется въ одинъ изъ очень раннихъ моментовъ развитія. На другія ошибки *В. Бенедена* я укажу въ специальномъ изложеніи исторіи развитія органовъ.

У *Делле Кьяйе* ¹⁾ тоже есть описаніе одной стадіи развитія *Sepiola*, но и оно совершенно поверхностно и невѣрно. Жабры напр. онъ помещаетъ на спинную часть зародыша, по бокамъ пищевода.

Въ результатѣ, свѣдѣнія о развитіи *Sepiola* оказываются крайне ограниченными, что впрочемъ не приложимо къ Головоногимъ вообще, такъ какъ о развитіи ихъ существуетъ прекрасная работа *Келликера* ²⁾. Имѣя въ виду большое значеніе этой работы, которая трактуетъ о развитіи цѣлаго класса, я остановлюсь для краткаго обзора ея.

Келликеръ изслѣдовалъ главнымъ образомъ развитіе *Sepioidae*; кромѣ того, онъ описалъ еще нѣкоторыя стадіи развитія *Loligo*, *Argonauta* и *Tremoctopus*. Будучи приверженцемъ тогда еще только что вошедшаго въ науку гистологическаго направленія, *Келликеръ* изучалъ особенно подробно происхожденіе зародышевыхъ клѣточекъ и потому прекрасно описалъ процессы дѣленія образовательнаго желтка. Остальное развитіе *Келликеръ* раздѣлилъ на два періода: во первыхъ, на начальное образованіе органовъ до дифференцированія наружнаго желточнаго пузыря, во вторыхъ, на дефинитивное развитіе зародыша до вылупленія его изъ яйца. Къ сожа-

¹⁾ Descrizione e Notomia degli Animali invetebrali etc. 1841. Табл. 29. Фиг. 4, 5. Т. I, стр. 83.

²⁾ Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich. 1844.

лѣнію, *Келликеръ* не рѣшилъ вопроса относительно строенія органовъ во время ихъ появленія, и тѣмъ оставилъ весьма важный пробѣлъ. Въ концѣ своего сочиненія *Келликеръ* суммируетъ результаты своихъ изслѣдованій. „У всѣхъ Головоногихъ“, говоритъ онъ, „въ первое время существуетъ образовавшійся вслѣдствіе частичной сегментаціи зачатокъ, занимающій небольшое пространство желтка и дѣлящійся вскорѣ на центральную часть, зародышъ, и на периферическую — наружный желточный пузырь. На центральной части образуется зародышъ, начиная при этомъ не со спинной или брюшной стороны, какъ у позвоночныхъ и членистыхъ, а съ цѣлой задней части тѣла. Прежде всего именно образуется мантия всей ея поверхностью, потомъ развитіе отъ этого мѣста распространяется периферично, одинаково во всѣ стороны, такъ что постепенно образуются жабры, воронка, голова и наконецъ ноги. Такимъ образомъ развившійся зародышъ еще не отдѣляется отъ желточного мѣшка, а располагается съ нимъ равномерно на поверхности желтка и его отдѣленіе совершается только потомъ, по мѣрѣ приближенія периферическихъ частей другъ къ другу. Вслѣдствіе этого желточный мѣшокъ распадается на наружный, свободный, и на внутренний, заключенный мѣшокъ; послѣдній образуется черезъ вѣдреніе части желтка внутрь зародыша, при чемъ его оболочкой становится внутренний слой центрального зачатка.

„Органы зародышей Головоногихъ образуются не изъ отдѣльныхъ пластовъ, (т. е. одного для растительныхъ, а другого — для животныхъ системъ), но изъ совершенно сплошнаго зачатка, посредствомъ различныхъ отдѣленій и выростаній. Даже независимо отъ особенныхъ пластовъ оказывается

невозможнымъ найти опредѣленное положеніе для различныхъ группъ органовъ, такъ какъ, при центральномъ помѣщеніи животныхъ органовъ (мантии, воронки, головы и ногъ) и при периферическомъ положеніи вегетативнаго наружнаго желточнаго мѣшка, жабры располагаются какъ разъ посреди животныхъ органовъ. Лучшимъ еще оказывается отношеніе при распредѣленіи органовъ по глубинѣ. Такимъ образомъ наружнѣ всего мы находимъ мантию, воронку и животные органы головы, т. е. глаза, органы обонянія и слуха, ноги, хрящевую капсулу головы, глоточное кольцо; внутреннѣ лежатъ сердца и главные сосудистые стволы, а еще дальше внутрь—кишечный каналъ, печень, слюнные железы и внутренний желточный мѣшокъ; впрочемъ и здѣсь указанный порядокъ нарушается жабрами, съ самаго начала лежащими на наружной поверхности.“ (loc. cit. стр. 166, 167).

Келликеру принадлежитъ заслуга порваго обстоятельнаго и цѣлостнаго описанія развитія Головоногихъ, хотя, рядомъ съ превосходными наблюденіями, у него встрѣчаются и довольно замѣтные недостатки. Такъ напр., онъ говоритъ объ отдѣленіи внутренняго слоя зачатка и о превращеніи его въ оболочку внутренняго и наружнаго желточнаго мѣшка (loc. cit., стр. 61), не сообщая притомъ никакихъ данныхъ относительно строенія и дальнѣйшаго развитія этой оболочки. А между тѣмъ, было бы весьма важно знать этотъ фактъ подробнѣе, такъ какъ онъ стоитъ совершенно изолированно и не можетъ быть сравниваемъ съ явленіями, встрѣчающимися у *Sepiola*. Многое въ сочиненіи *Келликера* не можетъ быть подвергаемо моему критикѣ, такъ какъ (за немногими исключеніями) я не имѣлъ случая изслѣдовать развитія тѣхъ родовъ, на которые *Келликеръ* обращалъ свое преимуществен-

ное вниманіе. Я долженъ поэтому ограничиться только предположеніями, которыя и будутъ сообщены мною въ надлежащемъ мѣстѣ.

Переходя теперь къ своимъ собственнымъ наблюденіямъ, я долженъ прежде всего замѣтить, что мнѣ доступно было изслѣдованіе только уже положенныхъ яицъ, вытаскиваемыхъ сѣтями изъ моря. Развитіе яицъ въ личинкѣ я не могъ прослѣдить вслѣдствіе того, что между экземплярами *Sepiola*, которые я имѣлъ, мнѣ не попалось ни одной самки.

Яйца *Sepiola* заключены, какъ извѣстно, въ особенномъ мѣшкѣ, состоящемъ изъ безцвѣтной слизи. Последняя образуетъ двѣ оболочки: во внутренней находятся яйца, тогда какъ внѣшняя, легко отдѣляющаяся оболочка не содержитъ яицъ, а только облегаетъ ихъ. (У *Ванъ Бенедена* есть рисунокъ одного мѣшка съ яйцами (loc. cit. фиг. I), сдѣланный впрочемъ довольно грубо).—Въ каждомъ мѣшкѣ находится приблизительно по пятнадцати яицъ, имѣющихъ форму весьма сходную съ формой куриного яйца и имѣющихъ 4 мм. въ длину. Мнѣ никогда не удавалось имѣть яйца тотчасъ послѣ снесенія и, слѣдовательно, — наблюдать ихъ до начала эмбриональнаго развитія. Поэтому, при описаніи яйца, я долженъ ограничиться только одними покровами его. У *Sepiola* существуетъ одна только яйцевая оболочка, и именно chorion. Она не обнаруживаетъ никакой структуры и представляется безцвѣтной, но сильно преломляющей свѣтъ. Толщина ея равняется 0,02 мм., за исключеніемъ остраго полюса, на которомъ chorion утолщается больше чѣмъ вдвое. На мѣстѣ этого утолщенія находится

микропиле. Это образование, существованіе котораго у Головоногихъ оставалось до сихъ поръ неизвѣстнымъ, находится на самой срединѣ остраго полюса яйца и представляется въ видѣ тонкаго прямого канала. Такъ наз. желточной оболочки на яйцѣ *Sepiola* не существуетъ.

Имѣя въ виду свойства яйцевой оболочки *Sepiola*, я долженъ высказаться противъ общепринятаго обозначенія оболочекъ яйца Головоногихъ вообще. *Келликеръ* и другіе натуралисты считаютъ грушевидную многослоистую оболочку яйца *Sepia* и *Loligo* за chorion, тогда какъ внутреннюю яичную оболочку они принимаютъ за желточную кожу. По моему же, внутреннюю оболочку яйца названныхъ Головоногихъ слѣдуетъ считать за chorion, а наружную, многослоистую—за капсулу, соответствующую слизистой мѣшкѣ *Sepiola*¹⁾. Основаніемъ этому мнѣнію служить чрезвычайное сходство коріона *Sepiola* съ такъ наз. желточной кожицей *Sepia* и, напротивъ, совершенное отличіе его отъ наружной оболочки *Sepia* и *Loligo*. Въ томъ же, что наружная оболочка *Sepiola* дѣйствительно соответствуетъ коріону не можетъ быть никакого сомнѣнія уже потому, что на ней находится микропиле. На остромъ полюсѣ яйца *Sepia* я нашелъ такое же утолщеніе коріона, какъ и у *Sepiola*; только вмѣсто одного микропиле я наблюдалъ у *Sepia* значительное количество мельчайшихъ канальцевъ, проходящихъ черезъ все утолщенное мѣсто оболочки.

¹⁾ *Кеферштейнъ* (Klassen und Ordnungen. Т. 3- стр. 1405) уже говоритъ о капсулѣ яйца *Sepia*, но не даетъ опредѣленія настоящей оболочки яйца.

Яйца *Sepiola* совершенно прозрачны, влѣдствіе чего одно и тоже яйцо можетъ быть наблюдаемо на различныхъ стадіяхъ развитія. Притомъ, находясь въ чистой водѣ, яйца *Sepiola* очень хорошо развиваются въ комнатѣ и потому могутъ быть прослѣжены во всѣ моменты развитія¹⁾. Пользуясь этими обстоятельствами, я нашелъ, что развитіе *Sepiola*, начиная съ самой ранней видѣнной мною стадіи (описаніе которой будетъ сообщено впереди), до вылупленія совершенно зрѣлаго зародыша изъ яйца продолжается около пяти недѣль (34 или 35 дней).

Интересно, что, по мѣрѣ развитія зародыша, измѣняется и самая оболочка яйца. Она значительно увеличивается въ объемѣ, причѣмъ стѣнки ея весьма сильно утончаются; къ тому же она измѣняетъ и форму, потому что изъ овальной она становится совершенно круглой. Чтобы дать болѣе точное понятіе объ измѣненіяхъ коріона, скажу, что при концѣ развитія онъ превращается въ шарообразный пузырь, имѣющій около десяти миллиметровъ въ поперечникѣ. Вѣроятно все, что причиной этихъ измѣненій служатъ ротационныя движенія зародыша, который при этомъ растягиваетъ оболочку и даетъ ей шарообразную форму.

Развитіе *Sepiola* я считаю наиболѣе удобнымъ раздѣлить на три періода по слѣдующему порядку. Первый періодъ, продолжающійся десять дней, обнимаетъ собою развитіе до образованія бластодермы. Во второмъ періодѣ, про-

¹⁾ Долженъ еще замѣтить, что развитіе всѣхъ яицъ, заключенныхъ въ одномъ слизистомъ мѣшкѣ, идетъ совершенно одинаково, такъ что они въ одно и то же время всегда находятся на одной и той же стадіи развитія.

должающемся обыкновенно только пять дней, совершается первое появленіе органовъ зародыша, дальнѣйшее развитіе и усовершенствованіе которыхъ происходитъ уже въ третьемъ періодѣ, занимающемъ девятнадцать или двадцать дней.

Мое раздѣленіе періодовъ отличается отъ дѣленія, принятаго *Келликеромъ*, главнымъ образомъ въ томъ отношеніи, что оно не основывается на отдѣленіи зародыша отъ желтка и на образованіи желточного мѣшка. Не подлежитъ никакому сомнѣнію, что дифференцированіе желточного мѣшка не можетъ служить характеромъ пѣлаго періода, такъ какъ у различныхъ Головоногихъ оно совершается въ самое различное время (у *Loligo* и *Sepiola* напр. желточный мѣшокъ образуется раньше всѣхъ органовъ, тогда какъ у *Sepia* онъ появляется позже ихъ). Также мало можетъ выражать собою и отдѣленіе зародыша отъ желточного мѣшка, процессъ, совершающійся чрезвычайно медленно и постепенно. Болѣе характернымъ для означенія границы втораго періода мнѣ кажется тотъ моментъ развитія, когда зародышъ представляется снабженнымъ всѣми своими органами и въ то же время носитъ на себѣ еще всѣ признаки настоящаго зародыша.

ПЕРІОДЪ ПЕРВЫЙ.

ОБРАЗОВАНІЕ БЛАСТОДЕРМЫ.

У *Sepiola*, точно также какъ и у другихъ Головоногихъ, существуетъ такъ называемая *частичная сегментация*, т. е. у нея первыя зародышевыя клѣтки происходятъ вслѣдствіе раздѣленія одного только образовательнаго желтка. — Первыхъ стадій сегментации я не наблюдалъ, потому что онѣ совершались въ промежутокъ времени между снесеніемъ яицъ и принесеніемъ ихъ ко мнѣ, въ промежутокъ, продолжавшійся по крайней мѣрѣ нѣсколько часовъ. На самой ранней изъ изслѣдованныхъ мною стадій, острый полюсъ желтка былъ уже покрытъ довольно значительнымъ количествомъ зародышевыхъ клѣточекъ. Прежде чѣмъ приступить къ подробному описанію ихъ, я долженъ остановиться на видѣнныхъ мною свойствахъ самого яйца.

Желтокъ, начиная съ самого ранняго времени, представляется овальнымъ тѣломъ, совершенно безцвѣтнымъ, но очень сильно преломляющимъ свѣтъ; выдавленный изъ оболочки

лица, желтокъ распадается на множество мелкихъ шариковъ, прикасающихся и сливающихся другъ съ другомъ. Вся масса желтка отстоитъ отъ коріона на довольно незначительный, у обоихъ полюсовъ болѣе чѣмъ по бокамъ промежутковъ, выполненный безцвѣтною жидкостью, называемой обыкновенно (хотя и неосновательно) бѣлкомъ. Передъ зачаткомъ бываютъ замѣтны два маленькіе плотоплазмическіе шарика, соотвѣтствующие „путеводнымъ пузырькамъ“ (Richtungsbläschen) Брюхоногихъ и другихъ животныхъ. Самъ зачатокъ располагается сначала неправильно, потому что онъ сосредотчивается болѣе на одной только сторонѣ, прилежащей къ острому полюсу. Клѣточки круглаго зачатка располагаются въ одинъ слой, представляя двоякаго рода формы: удлиненныя клѣточки ограничиваютъ зачатокъ съ края, тогда какъ многогранныя клѣточки наполняютъ все остальное пространство его. Зародышевыя клѣточки на описываемой стадіи имѣютъ 0,06 мм. въ длину и ширину; притомъ онѣ представляются довольно толстыми. Кромѣ совершенно безцвѣтной протоплазмы въ нихъ замѣтно бываетъ еще только круглое, также безцвѣтное ядро (преломляющее свѣтъ гораздо слабѣе, нежели протоплазма); оболочки и ядрышка онѣ не имѣютъ во все. Во многихъ клѣточкахъ, въ особенности въ периферическихъ, бываетъ видно по два ядра, что указываетъ на размноженіе. (Долженъ замѣтить, что периферическія клѣточки, отличающіяся отъ прочихъ своей удлиненной, спереди расширенной формой, соотвѣтствуютъ „сегментамъ“ Келликера.)

При дальнѣйшемъ развитіи замѣчается болѣе равномерное распредѣленіе зачатка, такъ что центръ его ложится въ самомъ концѣ остраго полюса желтка. Въ то же время совершаются и другія измѣненія. Число клѣточекъ значитель-

но увеличивается, при чемъ величина каждой изъ нихъ становится меньшею; вмѣстѣ съ тѣмъ уменьшается и ихъ толщина. Удлиненныхъ клѣточекъ, соотвѣтствующихъ сегментамъ, на второй день прослѣженной мною части перваго періода болѣе не находится: онѣ превращаются въ сходныя съ остальными полигональныя клѣточки и отличаются отъ нихъ почти только тѣмъ, что лежатъ не другъ подлѣ друга, а всегда на нѣкоторомъ разстояніи. Во время указанныхъ измѣненій зачатокъ покрываетъ около $\frac{2}{11}$ желтка.

Послѣ описанныхъ измѣненій, т. е. въ третій день перваго періода, совершается процессъ, имѣющій весьма важное значеніе во всемъ дальнѣйшемъ развитіи: я имѣю въ виду *раздѣленіе зачатка на два зачатковые пласта*. Это образованіе совершается довольно постепенно. Сначала бываетъ замѣтно только утолщеніе одноклѣточного слоя, лежащее по краямъ зачатка и приблизительно равняющееся одной трети его. Потомъ только въ утолщенномъ мѣстѣ обнаруживаются два слоя клѣточекъ (по всей вѣроятности происшедшіе черезъ поперечное раздѣленіе первоначальныхъ клѣточекъ); клѣточки верхняго слоя представляются совершенно плоскими и тонкими, тогда какъ клѣточки нижняго слоя отличаются гораздо болѣею толщиною. Форма клѣточекъ обоихъ слоевъ остается многоугольной, при чемъ, рядомъ съ трапециoidalными, лежатъ пятиугольныя и шестиугольныя клѣточки.

Въ первое время полного дифференцированія, толщина обоихъ зародышевыхъ пластовъ остается одинаковою на всемъ ихъ протяженіи, за исключеніемъ краевъ, гдѣ вообще зачатокъ весьма значительно утончается.

Дальнѣйшее развитіе втеченіе перваго періода состоитъ въ разростаніи двуслоистаго зачатка, края котораго нако-

нецъ срастаются на верхнемъ полюсѣ желтка. По мѣрѣ того какъ клѣточки зачатка обрастаютъ желтокъ, промежутки между ними становятся болѣе значительными; въ это время клѣточки наружнаго слоя начинаютъ совершать амебообразныя движенія, сопровождающіяся выдвиганіемъ и втягиваніемъ протоплазмическихъ отростковъ. Большею частью форма этихъ отростковъ бываетъ округленная, хотя въ нѣкоторыхъ случаяхъ я наблюдалъ и довольно длинныя псевдоподіи. Амебообразныя движенія прекращаются только въ концѣ перваго періода, когда размножившіяся клѣточки тѣснѣе сближаются другъ съ другомъ и тѣмъ мѣшаютъ свободнымъ измѣненіямъ формы.

На восьмой день перваго періода зачатокъ обнимаетъ собою цѣлую половину желтка, а въ концѣ десятаго дня онъ покрываетъ уже весь желтокъ. Эта неравномѣрная продолжительность разростанія можетъ быть легко объяснена различіемъ толщины зачатка въ его верхней и нижней части. Въ самомъ дѣлѣ, въ то время какъ нижняя часть зачатка, т. е. будущій зародышъ, представляетъ намъ приблизительно толщину въ 0,07 мм., верхняя часть его, превращающаяся впоследствии въ желточный пузырь, оказывается почти неизмѣримо тонкой.

Во все продолженіе перваго періода, оба зародышевые пласта остаются состоящими изъ одного только слоя клѣточекъ. Это отношеніе измѣняется только втеченіе втораго періода развитія, къ изложенію котораго мы теперь переходимъ.

ПЕРІОДЪ ВТОРОЙ.

ПЕРВОНАЧАЛЬНОЕ ОБРАЗОВАНИЕ ОРГАНОВЪ.

Въ самомъ началѣ втораго періода, клѣточки наружнаго пласта верхней части бластодермы покрываются множествомъ мельчайшихъ мерцательныхъ волосковъ, обусловливающихъ круговое движеніе цѣлаго зародыша. Въ то же время обнаруживаются измѣненія въ нижней части бластодермы, вслѣдствіе которыхъ измѣняется и общая форма зародыша. При этомъ бластодерма значительно утолщается на нижнемъ концѣ (преимущественно насчетъ внутренняго пласта) и въ той ея части, которая ограничиваетъ тѣло зародыша сверху и отдѣляетъ его отъ зачатка желточного пузыря. Немного позже появляются два новыя утолщенія бластодермы, лежащія по бокамъ тѣла, нѣсколько ниже экватора желтка, и потому невидимыя ни съ брюшной, ни со спинной стороны. Разсматривая эти утолщенія подробнѣе, оказывается, что они происходятъ почти исключительно на счетъ наружнаго пласта; ихъ контуръ бываетъ сначала замѣтенъ въ видѣ полуо-

вала, свободные концы которого теряются на поверхности зародыша. Только на второй день второго периода весь овал обрисовывается съ достаточной ясностью, образуя собою первичный зачатокъ органа зрѣнія. Рядомъ съ образованіемъ глазного овала, образуется маленькая складка наружного зародышевого пласта; она сначала бываетъ замѣтна только съ одной стороны, но потомъ переходитъ дальше и окружаетъ наконецъ весь край овала.

Утолщеніе, находящееся на нижнемъ концѣ зародыша и имѣющее также овальную форму, дифференцируется очень рано и представляетъ собою зачатокъ мантии.

Во второй день второго периода, т. е. тогда, когда глазные зачатки уже приняли овальную форму, образуется еще ротовое отверстіе. Ротъ располагается по срединѣ тѣла на брюшной сторонѣ зародыша, представляясь въ видѣ подковообразной щели, устланной со всѣхъ сторонъ наружнымъ пластомъ. Ротъ ведетъ въ небольшое мѣшкообразное углубленіе, границы котораго впрочемъ опредѣляются нѣсколько позже. Вслѣдъ затѣмъ появляются еще три новые органа: жабры, ноги и органъ слуха. Симметричные зачатки жаберъ, лежащіе на брюшной сторонѣ, непосредственно надъ рудиментарной мантией, состоятъ изъ двухъ бугорковъ, образованныхъ насчетъ обоихъ зародышевыхъ пластовъ. Сходную форму и строеніе представляютъ зачатки двухъ паръ ногъ, лежащіе, также какъ и жабры, на брюшной поверхности зародыша. Рудименты жаберъ и ногъ отличаются другъ отъ друга только положеніемъ (ноги располагаются на верхней границѣ зародыша, подъ частью, идущею на образованіе желточного пузыря) и величиной, такъ какъ зачатки ногъ представляются почти втрое большими противъ жаберныхъ

бугорковъ. Нужно замѣтить, что въ образованіи жаберныхъ и ножныхъ рудиментовъ внутренній пластъ принимаетъ гораздо большее участіе нежели наружный, который собственно играетъ роль простой оболочки.

На брюшной сторонѣ зародыша, на пространствѣ между рудиментами ногъ и жаберъ, образуются одновременно два симметрично расположенныя углубленія, устланныя верхнимъ пластомъ. Эти углубленія, имѣющія форму цилиндрическихъ не глубокихъ мѣшковъ и открывающіяся наружу довольно значительными отверстіями, представляютъ собою примитивныя зачатки слухового аппарата.

Одновременно съ появленіемъ зачатковъ ногъ, жаберъ и слуховыхъ мѣшечковъ, т. е. на третій день второго периода, совершается и прогрессивное развитіе существовавшихъ уже прежде органовъ. Весьма замѣтныя измѣненія представляютъ глазные зачатки. Лежавшіе прежде на обоихъ бокахъ зародыша, они переходятъ теперь (очевидно вслѣдствіе размноженія прилегающихъ клітчекъ) на брюшную сторону его; они сохраняютъ еще овальную форму, но почти до половины покрываются кольцеобразной складкой наружного пласта, о которой мы уже упоминали, говоря о первыхъ стадіяхъ развитія глаза. вмѣстѣ съ тѣмъ замѣчается значительное утолщеніе какъ наружного пласта, образующаго собственно глазной овалъ, такъ и непосредственно подъ нимъ лежащей части внутренняго пласта, изъ которой впослѣдствіе образуется глазной нервный узелъ.

Овальный зачатокъ мантии, ограничивающійся на брюшной сторонѣ гораздо болѣе рѣзкимъ контуромъ, чѣмъ на спинной поверхности зародыша, представляетъ на третій день второго периода мѣстное утолщеніе наружного пласта, лежа-

щее въ самомъ центрѣ овала и служащее впоследствии для выдѣленія осеріае. Кромѣ того, въ серединѣ овала образуется еще небольшое овальное возвышеніе, которое при дальнѣйшемъ развитіи превращается въ плавники.

Чтобы окончить описаніе зародыша, какъ мы его видимъ на третій день втораго періода, мнѣ остается сказать еще о зачаткѣ желточного пузыря и о нѣкоторыхъ общихъ особенностяхъ самого зародыша. Въ указанное время зародышъ представляетъ снаружи нѣсколько лирообразную форму, причемъ на срединѣ его замѣчается небольшой перехватъ, соответствующій линіи, ограничивающей зачатки ногъ снизу. Этимъ перехватомъ весь зародышъ дѣлится на двѣ части: на нижнюю — собственно зародышъ, и на верхнюю, составляющую зачатокъ желточного пузыря и вмѣщающую въ себя также рудименты ногъ. Оба пласта, составляющіе зачатокъ желточного пузыря, состоятъ изъ низкихъ, въ оптическомъ разрѣзѣ веретенообразныхъ клѣточекъ. На третій день верхній пластъ, покрытый снаружи мерцательными волосками, отдѣляется отъ нижняго пласта, плотно облегающаго желтокъ, причемъ клѣточки обоихъ пластовъ остаются въ сообщеніи посредствомъ весьма тонкихъ волоконъ, составляющихъ по видимому отростки клѣточекъ внутренняго слоя.

На боковыхъ частяхъ нижней половины зародыша замѣчается довольно значительное утолщеніе верхняго пласта, достигающее внизъ до самой мантии. Сильнѣе всего утолщается выпуклость зародыша, прилегающая къ глазнымъ рудиментамъ.

Заключенный внутри зародышевыхъ пластовъ питательный желтокъ повторяетъ въ точности формы самого зародыша, за исключеніемъ прилегающей къ мантии нижней его части, которая представляется нѣсколько заостренною.

На четвертый день втораго періода къ прежде существовавшимъ органамъ присоединяются еще зачатки воронки и заднепроходнаго бугра. Зачатокъ воронки состоитъ изъ двухъ полосъ, отклоняющихся отъ экватора примѣрно на 45° и отдѣляющихся другъ отъ друга на довольно значительное (несравненно меньшее вверху, чѣмъ внизу) разстояніе. Обѣ полосы воронки, расположенныя на брюшной поверхности между зачатками слуховыхъ органовъ и жабрами, представляютъ собою утолщеніе внутренняго зародышеваго пласта, покрытое сверху тонкимъ слоемъ верхняго пласта. Анальный, или заднепроходный бугорокъ появляется между жаберными рудиментами, представляя съ ними величайшее сходство; онъ состоитъ, какъ и много другихъ органовъ, изъ утолщеннаго отростка внутренняго пласта, покрытаго наружнымъ пластомъ.

Кромѣ новообразованія воронки и анальнаго бугра, на четвертый день замѣчается еще дальнѣйшая фаза развитія органовъ, появившихся въ первые три дня втораго періода. Мы рассмотримъ въ слѣдующихъ строкахъ каждый органъ отдѣльно.

Кишечный каналъ представляется состоящимъ изъ довольно широкаго углубленія въ видѣ кармана, выполненнаго вросшимъ въ него бугоркомъ. Бугорокъ этотъ, образовавшійся вслѣдствіе мѣстнаго утолщенія внутренняго зародышеваго пласта, покрывается тонкимъ эпителиальнымъ слоемъ, который сначала образуетъ посрединѣ продолный желобокъ, а потомъ — закрытую трубку. Чтобы лучше уяснить образованіе этой трубки, которая есть ничто иное какъ общій слюнной протокъ, стоитъ сказать только, что она образуется совершенно также, какъ нервная трубка у Позвоночныхъ. Самый

бугорокъ, внутри котораго находится слюнной протокъ, представляет собою зачатокъ *pharynx*, тогда какъ полость въ видѣ кармана играетъ роль полости рта. Другихъ частей кишечнаго канала въ указанное время еще не находится.

Слуховыя мышечки измѣняются въ томъ отношеніи, что ихъ внутренняя полость замѣтно увеличивается, тогда какъ діаметръ наружнаго отверстія, напротивъ того, уменьшается. Вслѣдствіе этого, самый органъ переходитъ изъ продолговатой формы въ болѣе округленную.

Въ развитіи *глаза* въ указанное время играетъ главную роль разростаніе кольцеобразной складки наружнаго слоя, которая доходитъ почти до самой вершины глазнаго овала. Самая складка поэтому принимаетъ уже видъ настоящей оболочки, имѣющей только посреди очень небольшое отверстіе.

Описывая измѣненія, происходящія на четвертый день втораго періода, нужно сказать еще о довольно рѣзкомъ отдѣленіи мантии отъ прочихъ частей зародыша и о вѣдреніи внутри его нижняго отростка питательнаго желтка.

Въ концѣ втораго періода, результатомъ дифференцированія органовъ является принятіе зародышемъ формы, характерной для Головоногого. Въ это время появляются нервные и сосудистые центры, дифференцируются плавники и третья пара ногъ.

Перехватъ, отдѣляющій тѣло зародыша отъ желточнаго пузыря, углубляется на пятый день втораго періода настолько, что ширина перехваченнаго мѣста составляетъ менѣе половины своей первоначальной ширины. Вслѣдствіе этого желточный пузырь обозначается какъ особый придаточный органъ, въ которомъ хранится большой запасъ питательнаго матеріала. Стѣнки пузыря начинаютъ совершать непрерывныя

движенія, состоящія въ приближеніи наружнаго пласта къ внутреннему и въ отдаленіи перваго отъ втораго. Эти движенія обусловливаются тонкими волокнами, соединяющими оба пласта, и совершенно сходными съ мускульными волокнами, найденными мною въ амніонѣ Скорпіона ¹⁾.

Ниже грушевиднаго желточнаго пузыря, т. е. къ низу отъ перехвата, выдаются по бокамъ два цилиндрическіе отростка, составляющіе собственно боковую часть зародыша, или то, что *Келликеръ* означаетъ именемъ *головныхъ лопастей*. Снаружи онѣ раздѣляются на двѣ части, изъ которыхъ въ верхней помѣщаются глаза и глазные нервные узлы, а въ нижней — хрящи и боковые отростки питательнаго желтка. За головными лопастями находится мантия и покрытая ею часть туловища; снизу мантия оканчивается двумя, довольно значительно выдающимися плавниками.

Непосредственно надъ перехватомъ прикрѣпляются зачатки ногъ, которыхъ теперь находится уже три пары: первая пара прикрѣпляется по бокамъ зародыша, тогда какъ одновременно съ ней развившаяся вторая пара (болѣе удлиненныхъ ногъ) переходитъ болѣе на брюшную сторону; на пятый день появляющаяся, третья пара ногъ уже совершенно лежитъ на брюшной сторонѣ, надъ рудиментами воронки. Въ строеніи всѣхъ трехъ паръ ногъ не замѣчается никакого различія и ни на одной изъ нихъ еще не находится присосковъ.

Въ концѣ втораго періода, обѣ половинки воронки сближаются до такой степени, что верхніе ихъ концы совершен-

¹⁾ См. мои *Embryologische Studien an Insecten*. Стр. 103.

но сходятся и мало по малу срастаются; вследствие этого наконецъ изъ двухъ длинныхъ полосъ образуется цѣльный непарный органъ, весьма напоминающій своей характерной формой воронку взрослого Головоногого.

Кишечный каналъ претерпѣваетъ въ послѣдній день второго періода довольно незначительныя измѣненія. Изъ сумкообразной формы, передняя часть его переходитъ въ лирообразную, при чемъ замѣчается довольно значительное расширение нижняго слѣпаго конца. Большее значеніе имѣютъ измѣненія въ задней части кишечнаго аппарата, т. е. въ апальномъ бугоркѣ, потому что въ немъ образуется углубленная полость, дѣлящаяся на два канала: на прямую кишку и на зачаточный чернильный мѣшокъ; какъ тотъ, такъ и другой органъ имѣютъ стѣнки, состоящія изъ наружнаго пласта.

Изъ *органовъ кровообращенія* прежде всего образуются два предсердія. Ихъ образованію предшествуетъ довольно сильное размноженіе клѣточекъ внутренняго зародышеваго пласта и группированіе ихъ въ двѣ симметрично лежащія круглыя кучки. Эти, непосредственно подъ жабрами лежащія зачатки предсердій представляются совершенно плотными органами, еще вовсе лишенными внутренней полости. (Полость эта развивается уже въ началѣ третьяго періода). На пространствахъ между зачатками предсердій замѣчается также нѣкоторое утолщеніе внутренняго пласта, но оно располагается неправильно, не принимая никакой опредѣленной формы, какъ мы это видѣли относительно предсердій.

Единственное измѣненіе, представляемое *жабрами* въ разсматриваемый нами моментъ, состоитъ въ увеличеніи объема бугорковъ, не сопровождаемое однако дальнѣйшимъ дифференцированіемъ.

Разсматривая зародышъ въ концѣ второго періода со спинной стороны, мы замѣчаемъ по бокамъ рудимента передней части кишечнаго канала очень значительное утолщеніе внутренняго зародыша пласта. Это парное утолщеніе, имѣющее приблизительно овальную форму, представляетъ первый зачатокъ *ganglion cerebrale*. Иногда бываетъ можно видѣть даже ту часть его, которая покрываетъ рудиментъ передней кишки (*Vorderdarm*). Изъ другихъ частей нервной системы въ то же время бываетъ замѣтенъ большой парный *ganglion opticum*, образующійся также на счетъ внутренняго пласта и занимающій верхнюю половину головныхъ лопастей.

Главное измѣненіе, представляемое на пятый день второго періода *глазомъ*, состоитъ въ образованіи тонкаго слоя красноватаго пигмента. Пигментъ появляется сначала въ формѣ мельчайшихъ зернышекъ, расположенныхъ по краямъ глазной выпуклости; потомъ масса его увеличивается и онъ распространяется на всей поверхности овала. Разсматривая пигментный слой при значительныхъ увеличеніяхъ, мы отличаемъ въ немъ довольно большое количество безцвѣтныхъ овальныхъ клѣточныхъ ядеръ (не содержащихъ внутри ядрышка) и общую массу протоплазмы съ множествомъ пигментныхъ зернышекъ. (Послѣднія группируются въ наибольшемъ количествѣ вокругъ клѣточныхъ ядеръ). Нужно еще прибавить, что пигментная оболочка находится на поверхности первичнаго глазнаго овала, что, слѣдовательно, складка, превратившаяся въ глазную оболочку, остается совершенно безцвѣтной.

Одновременно съ образованіемъ пигмента, между первичнымъ глазнымъ оваломъ и значительно утолщенной глазной

оболочкой появляется весьма замѣтный промежутокъ, который постепенно все болѣе и болѣе увеличивается. Это явленіе происходитъ вслѣдствіе того, что выпуклый глазной овалъ мало по малу уплощается, а впослѣдствіи даже весьма значительно углубляется. Объ этомъ мы будемъ говорить впрочемъ при изложеніи явленій третьяго эмбриональнаго періода.

Весьма интересны измѣненія, замѣчаемыя въ слуховомъ органѣ. Наружное отверстіе слуховаго мѣшечка становится весьма мало, при чемъ вся верхняя часть мешечка значительно удлиняется и превращается въ трубкообразный каналъ. Этотъ каналъ, который мы съ полнымъ правомъ можемъ принять за recessus vestibuli, составляетъ непосредственное продолженіе слуховаго мѣшечка, на внѣшнемъ краѣ (т. е. на краѣ, обращенномъ къ головнымъ лопастямъ) котораго онъ помѣщается.

Мы уже сказали, что въ концѣ втораго періода, мантия представляется въ формѣ весьма рѣзко обособленной складки, окружающей выдавшуюся наружу нижнюю часть зародыша. Теперь мы должны прибавить, что на поверхности мантии, за исключеніемъ только той части ея, на которой насажены плавники, появляются маленькіе бугорки, покрытые мелкими мерцательными волосками. При помощи этихъ двигательныхъ аппаратовъ, а также и посредствомъ мерцательнаго покрова на желточномъ пузырьѣ, зародышъ непрерывно совершаетъ свои круговыя движенія, которыя не перестаютъ до самого конца эмбриональнаго развитія.

Въ полной связи съ форменными измѣненіями зародыша находятся и измѣненія заключенной внутри его части питательнаго желтка. Въ нижней части желтокъ образуетъ выс-

тупъ, соотвѣтствующій выступу мантийной части зародыша. Кроме того, желтокъ выступаетъ еще по бокамъ, въ видѣ парнаго коническаго отростка, который входитъ въ головныя лопасти, занимая въ нихъ нижнюю часть. (Выше желточнаго отростка лежитъ оптический гангліи). Вообще, заключенный внутри зародыша желтокъ, который, мимоходомъ сказать, вовсе не облекается „внутреннимъ желточнымъ пузыремъ“ (Келликеръ), имѣетъ трилопастную форму.

Гистологическое строеніе зародыша остается во все продолженіе втораго періода почти безъ измѣненій. Наружный, или верхній зародышевый пластъ представляется состоящимъ изъ удлинненныхъ клѣточекъ, лежащихъ въ одномъ только слое и снабженныхъ овальнымъ ядромъ. Клѣточки внутренняго, или нижняго зародышеваго пласта ложатся, напротивъ, во многихъ слояхъ и отличаются отъ другихъ неправильной округленностью формъ; часто впрочемъ содержимое ихъ сливается вмѣстѣ, вслѣдствіе чего отдѣльными представляются только безцвѣтныя, слабо преломляющія свѣтъ ядра. Отсутствіе ядрышка и оболочки обще клѣточкамъ обоихъ слоевъ.

ПЕРІОДЪ ТРЕТІЙ.

ДЕФИНИТИВНОЕ РАЗВИТІЕ ЗАРОДЫША.

Новообразование органовъ втеченіе третьяго періода уходить 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 насекомыхъ.

А. Общее развитіе зародыша.

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

(зародыша) занимаетъ 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 удлиняется 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 удлинненной пары ногъ. Воронка увеличивается довольно значительно и въ тоже время ея наружные края разрастаются, такъ что весь органъ принимаетъ форму раздѣленнаго на двѣ половинки колпака. Кромѣ того, нижній конецъ воронки доходитъ 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 сужается; особенно замѣтно при этомъ удлиняется нижній, неарный 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 третьего періода — она уже далеко переходит за границы этого отношенія. Въ концѣ развитія, величина головы составляет 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 третьего 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 третьего 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 третьего періода образуется непрерывный слой рѣсничекъ.

Въ началѣ третьего 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 втеченіе втораго періода на нижнемъ 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 третьего 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 третьего 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 маду 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 срединѣ зародыша и отдѣлялъ тогда еще тѣло зародыша отъ желточного 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. Развѣтленіе отдѣльныхъ органовъ.

1. Система наружныхъ покрововъ и мускуловъ. Вся кожа есть продуктъ метаморфозы наружнаго зародышеваго пласта. Въ концѣ втораго періода, цилиндрическія клѣтки, составляющія этотъ пластъ, 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 коническіе 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 служитъ 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 клѣтки 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 эмбриональной жизни онъ находится еще снаружы, не покрываясь складкой кожи, какъ это бываетъ замѣтно впослѣдствіе.

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

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 онѣ образуются раньше прочихъ отдѣловъ скелета и притомъ лежатъ на самомъ краю головныхъ лопастей. Онѣ (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 сообщающейся 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 ганглиевъ, 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 клѣточекъ нижняго пласта. При дальнѣйшемъ развитіи, верхняя поверхность бугорка углубляется внутрь, вслѣдствіе чего образуется полусферообразная полость, открытая наружу широкимъ отверстіемъ и одѣтая верхнимъ пластомъ. Такимъ образомъ получается характерная форма присоски, какъ мы ее находимъ у взрослого животнаго. Изъ клѣточекъ 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 впоследствии принимаютъ правильную округленную форму. Надпищепроводный гангліи происходитъ изъ двухъ половинъ, соединенныхъ посрединой посредствомъ широкой полосы; только во второй половинѣ третьяго періода обѣ половины сливаются въ общую массу, образуя круглый непарный мозговой гангліи (*ganglion cerebrale*).

У *Sepiola* мнѣ было невозможно изслѣдовать развитіе

системы подщиппроводнаго ганглія, такъ какъ этому мѣ-
шала масса питательнаго желтка, находившаяся позади пе-
реднекишечнаго зачатка. Только на позднихъ стадіяхъ раз-
витія можно было увидѣть (хотя далеко не ясно), при раз-
сматриваніи зародыша въ профиль, гангліозную массу подъ
щиппроводомъ.

Совершенно удовлетворительно можно наблюдать глазные
гангліи, первая стадія развитія которыхъ мы уже описали
при изложеніи явленій втораго періода. Втеченіе третьяго
періода глазные гангліи значительно увеличиваются въ объе-
мѣ и принимаютъ нѣсколько коническую форму. Своей рас-
ширенной частью они обращаются къ основанію глазъ, съ
которыми соединяются посредствомъ многихъ коротенькихъ
волоконъ; сѣуженная же нижняя часть глазныхъ узловъ при-
мыкаетъ къ слуховымъ мѣшечкамъ. Большая часть оптиче-
скаго ганглія представляетъ въ данную эмбриологическую
эпоху клѣточное строеніе и довольно рѣзкій сѣрокоричнева-
тый цвѣтъ. Отличной отъ этого является только наружная
поверхность расширенной части ганглія, которая представ-
ляется состоящею изъ двухъ горизонтальныхъ слоевъ, совер-
шенно безцвѣтныхъ и имѣющихъ, при изслѣдованіи оптиче-
скаго разрѣза, поперечно полосатое строеніе. Только на чет-
вертый 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 сожалѣ-
нію не имѣлъ возможности изучить въ подробности гистоло-
гическое строеніе описаннаго мною образованія).

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

ganglion stellatum. Этотъ гангліиъ появляется около середины
третьяго періода въ видѣ парнаго овальнаго бугорка, распо-
ложеннаго на внутренней поверхности мантии, на экваторѣ
ея, по обѣ стороны отъ идеальной продольной оси. Звѣзд-
чатый гангліиъ образуется, подобно прочимъ частямъ нервной
системы, насчетъ внутренняго зародышеваго пласта, но онъ
покрывается снаружи верхнимъ пластомъ, превратившимся въ
данномъ мѣстѣ въ тончайшую оболочку. Вслѣдъ за образо-
ваніемъ 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 чрез-
вычайной мягкости ея составныхъ частей.

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

Овальный глазной зачатокъ, образующійся какъ выпук-
лое утолщеніе наружнаго слоя, покрывается оболочкой (про-
исходящей изъ кольцеобразной складки) нарастающей на по-
верхность овала и оставляющей въ центрѣ маленькое круг-
лое отверстіе. Послѣ этого овалъ углубляется и, вмѣсто вы-
пуклаго (какъ прежде), онъ становится вогнутымъ; поверхность
его покрывается около того же времени пигментнымъ слоемъ.

Уже въ первый день третьяго періода совершаются весь-
ма значительныя измѣненія. Глазная оболочка раздѣляется
на два слоя, между которыми, вслѣдъ за дифференцирова-
ніемъ, образуется небольшой промежутокъ. Круглое централь-
ное отверстіе при этомъ остается только на верхнемъ слой,
тогда какъ нижній слой представляется полной непрерывной

оболочкой. Я не могъ рѣшить, замыкается-ли отверстіе на нижнемъ слое кѣточками, или кѣточнымъ секретомъ; последнее мнѣ кажется болѣе вѣроятнымъ, такъ какъ отъ центра нижней оболочки выходитъ выделяемый кѣточками 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 (примѣрно въ 650 разъ), легко убѣдиться въ его гомогенности, т. е. въ отсутствіи въ немъ кѣточекъ и другихъ гистологическихъ составныхъ частей. Хрусталикъ оказывается просто затвердѣвшимъ выдѣленіемъ прилежащихъ къ нему кѣточекъ *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 известной 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 слое 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 сѣтчатой 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 кольцеобразная полоса, представляющая очевидно кольцеобразный 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 кѣточныхъ 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, соответствуютъ 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 слои и появленіе въ ней множества тонкихъ волоконцевъ, представляющихъ характерные интерферентные цвѣта. Последнее измѣненіе, совершающееся съ *corpus ciliare*, состоитъ въ его утолщеніи. Во второй половинѣ третьяго пе-

ріода, въ немъ съ особенною ясностью выступаютъ составляющія его цилиндрическія клѣточки.

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 *Гуш-ке* 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 клѣточками, а у послѣднихъ — онъ самъ происходитъ изъ измѣненныхъ клѣточекъ. Это различіе въ образованіи хрусталика совершенно соответствуетъ другимъ 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 станемъ 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. (T. 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 выводнымъ 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 внѣшнемъ краѣ. Одновременно съ описанными измѣненіями совершается дифференцированіе тонкой, отдѣвающей весь слуховой мѣшечекъ оболочки, а также и появленіе первыхъ известковыхъ отложеній внутри слуховой полости. Я не имѣлъ возможности наблюдать непосредственно развитіе оболочки, отдѣвающей 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 подѣ наружной клеточной оболочкой. Они сначала лежатъ отдѣльно другъ отъ друга, но потомъ (примерно 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 вѣшной стороны расположенный бугорокъ. Во время этихъ измѣненій совершается и дальнѣйшее развитіе трубкообразнаго отростка отъ слуховаго мѣшка. 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. Трубнообразный 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-

тренняя поверхность трубки покрывается слоемъ мерцательныхъ волосковъ, доходящимъ до обнаружившагося 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 вѣшной средой.

Во второй половинѣ послѣдняго періода эмбриональнаго развитія, отолитъ увеличивается въ объемѣ и принимаетъ приблизительно клинообразную форму: острымъ своимъ концомъ онъ обращается къ внутреннему краю, а тупымъ концомъ — къ вѣшнему краю слуховаго мѣшечка. Позже прочихъ частей (въ концѣ третьяго періода) появляются особые удлиненные пластинки, находящіяся на внутренней поверхности слуховой полости. Эти пластинки образуются изъ эпителиальной стѣнки слуховаго мѣшечка и представляются состоящими изъ четырехъ рядовъ клеточекъ, отдѣленныхъ довольно значительнымъ промежуткомъ. Сначала появляется одна только пластинка, идущая отъ нижняго утолщенія къ вѣшной 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 пересекаются 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 въ слѣдствіе мѣшкообразнаго углубленія наружнаго пласта, сходно съ тѣмъ, что извѣстно относительно первоначальнаго развитія слуховаго органа у высшихъ Позвоночныхъ.

Сходство въ развитіи внутренняго 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 *Sepiola*, совершается обособленіе *vestibulum* и *recessus labyrinthi*, s. *vestibuli* у Ужа (по наблюденіямъ *Ратке*) 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 нихъ *recessus* остается на всю жизнь ¹⁾, также какъ это было недавно доказано *Овсянниковымъ* и *Ковалевскимъ* для Головоногихъ ²⁾.

Дальше указанныхъ нами предѣловъ, сравненіе, слуховаго 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 обѣихъ органахъ оканчиваются слуховые нервы ³⁾; такое сходство будетъ однако не морфологическое, а функціональное.

В. Бенеденъ 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 помѣщаются 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 pharynx) 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 удлиненнымъ, 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 слюннаго протока на брюшную сторону pharynx. Уже на третій день третьяго періода происходитъ развѣтвленіе общаго слюннаго 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 начинаетъ образовываться *gacula* 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 облежала 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 удлинненіе 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 железы (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 наполнеія пузыря желткомъ, ротъ лежитъ на спинной сторонѣ; потомъ, по мѣрѣ вхожденія желтка внутрь тѣла, ротъ постепенно подымается вверхъ и, только послѣ полнаго 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 пищеводѣ 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 половины. 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 бываютъ 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 втораго періода. Мы видѣли, что эта кишка образуется въ видѣ небольшого углубленія въ эпителиальномъ слоѣ 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 отростка, снабженные большою внутренней полостью и довольно толстыми стѣнками, состоящими изъ цилиндрическаго эпителия. Эти новые органы, представляющіе очевидно полые отростки самой кишки, составляютъ первые зачатки печени. При дальнѣйшемъ развитіи, они становятся уже, превращаясь въ удлиненные 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 эпителия, лежащихъ въ одномъ слое и одѣтыхъ тончайшей оболочкой, въ которой можно отличить плоскія эпителиальныя клѣточки. 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 pharynx).

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 pharynx, 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 *Sepioida* 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 *Sepioida* 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 мшшокъ. 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 удлинениемъ 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 сепійнаго чернила. Къ концу эмбриональной 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 принимаетъ 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 вырастаютъ по два овальныхъ бугорка, имѣющихъ тождественное строеніе съ самимъ жабернымъ зачаткомъ. Черезъ день число бугорковъ увеличивается однимъ. При дальнейшемъ развитіи, образовавшіеся бугорки разрастаются въ видѣ плоскихъ листообразныхъ отростковъ, имѣющихъ округленное снаружи очертаніе. Вообще нужно замѣтить, что величина отростковъ прямо пропорціонально ихъ нисхожденію; вслѣдствіе этого, чѣмъ выше лежитъ отростокъ на жабрѣ, тѣмъ онъ меньше. Въ концѣ эмбриональной жизни, жабра представляетъ видъ 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 представляется совершенно плотнымъ органомъ, выполненнымъ отросткомъ внутреннего 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 взрослого 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 вслѣдствіе 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 эпителія 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 насекомыхъ.

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

Изъ сосудовъ у зародышей конца первой половины третьяго періода бываетъ замѣтна большая Аорта (*Aorta cephalica*) 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 матеріалъ 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. *Внутренний питательный желтокъ и общая полость тѣла.* Мы уже видѣли, что съ самаго начала развитія внутри зародыша находилась значительная часть питательнаго желтка. Этотъ желтокъ абсорбируется по мѣрѣ образованія и развитія органовъ и восполняется насчетъ наружнаго питательнаго желтка, находящагося въ желточномъ

¹⁾ Loc. 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 разрастаніемъ 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 вылупленія 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.

ОБЩІЙ ОБЗОРЪ.

Окончивъ описаніе процессовъ развитія *Sepiola*, 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 влѣдствіе такъ назыв. частичной сегментаціи) на два зачатковые пласта, которые обрастаютъ весь питательный желтокъ, образуя такимъ образомъ непрерывную оболочку — *бластодерму*. На нижней половинѣ этой оболочки начинается развиваться 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-

ческих 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 *Sepioida* 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 *Sepioida* 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 характерные органы *Cephalophora*, 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 Пластинчатожаберныхъ Мягкотѣлыхъ, но мы ни подъ какимъ видомъ не можемъ проводить параллели между ногой *Cephalophora* 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 говоритъ 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 *Cephalophora*, 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 лицѣ 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 Членистоногого обнаруживается болѣе и болѣе, вслѣдствіе чего разумѣется теряется всякое сходство съ развитіемъ Головоногихъ.

Я имѣю основаніе думать, что зародышевые пласты Sepiola до известной 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. стр. 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 Гензенъ 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. T. XXX (1864) стр. 180 и T. 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 пластъ...

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

Н-14979/

19819

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

НБ ОНУ імені І.І.Мечникова