



*Съединяю
вотъ въ libro*

А. Я. Шимкевичъ

КУРСЪ

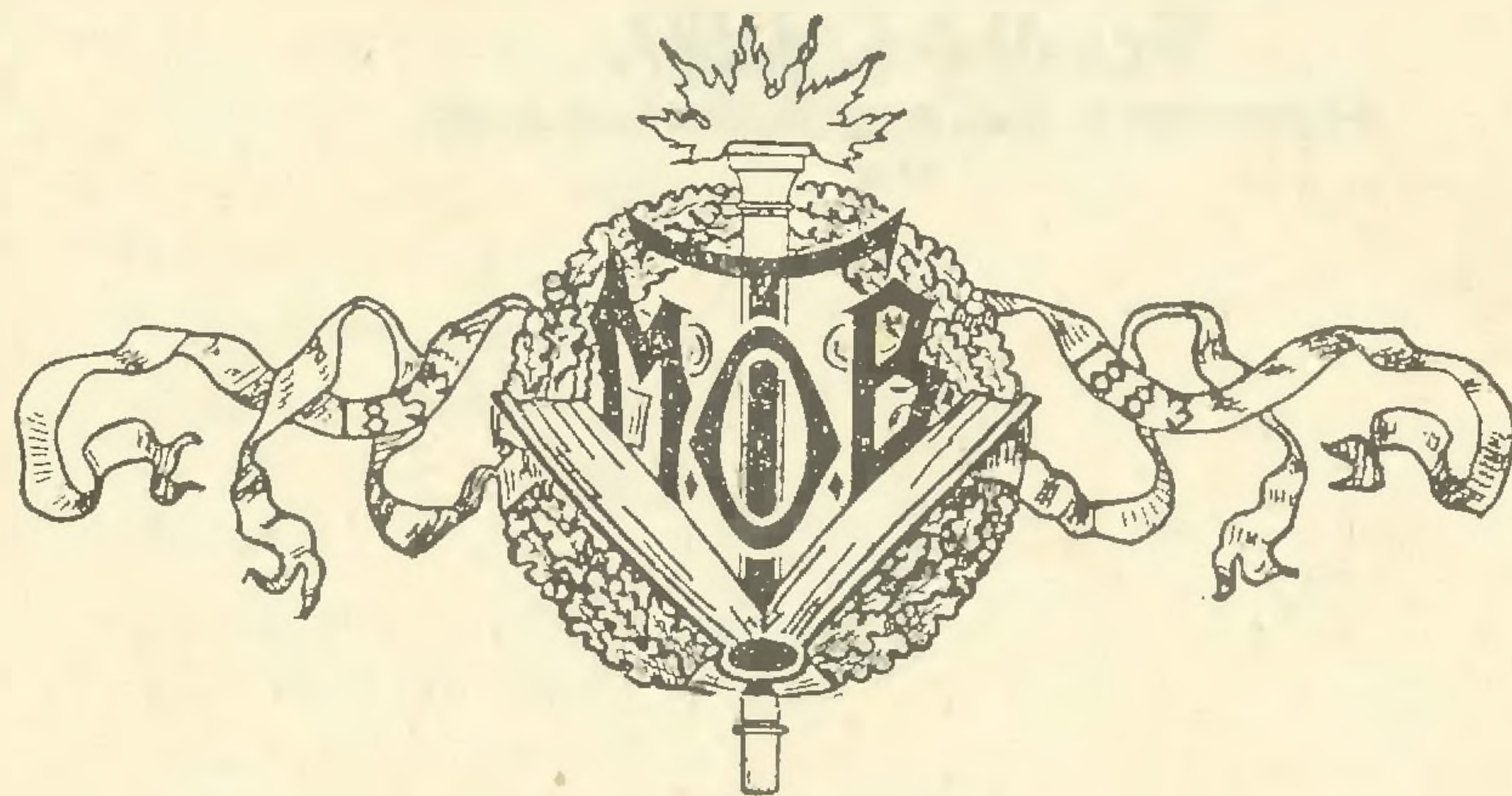
СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ

ПОЗВОНОЧНЫХЪ ЖИВОТНЫХЪ

В. ШИМКЕВИЧА

Профессора Императорскаго С.-Петербургскаго университета

Съ 600 рисунками въ текстѣ



Второе, значительно дополненное издание



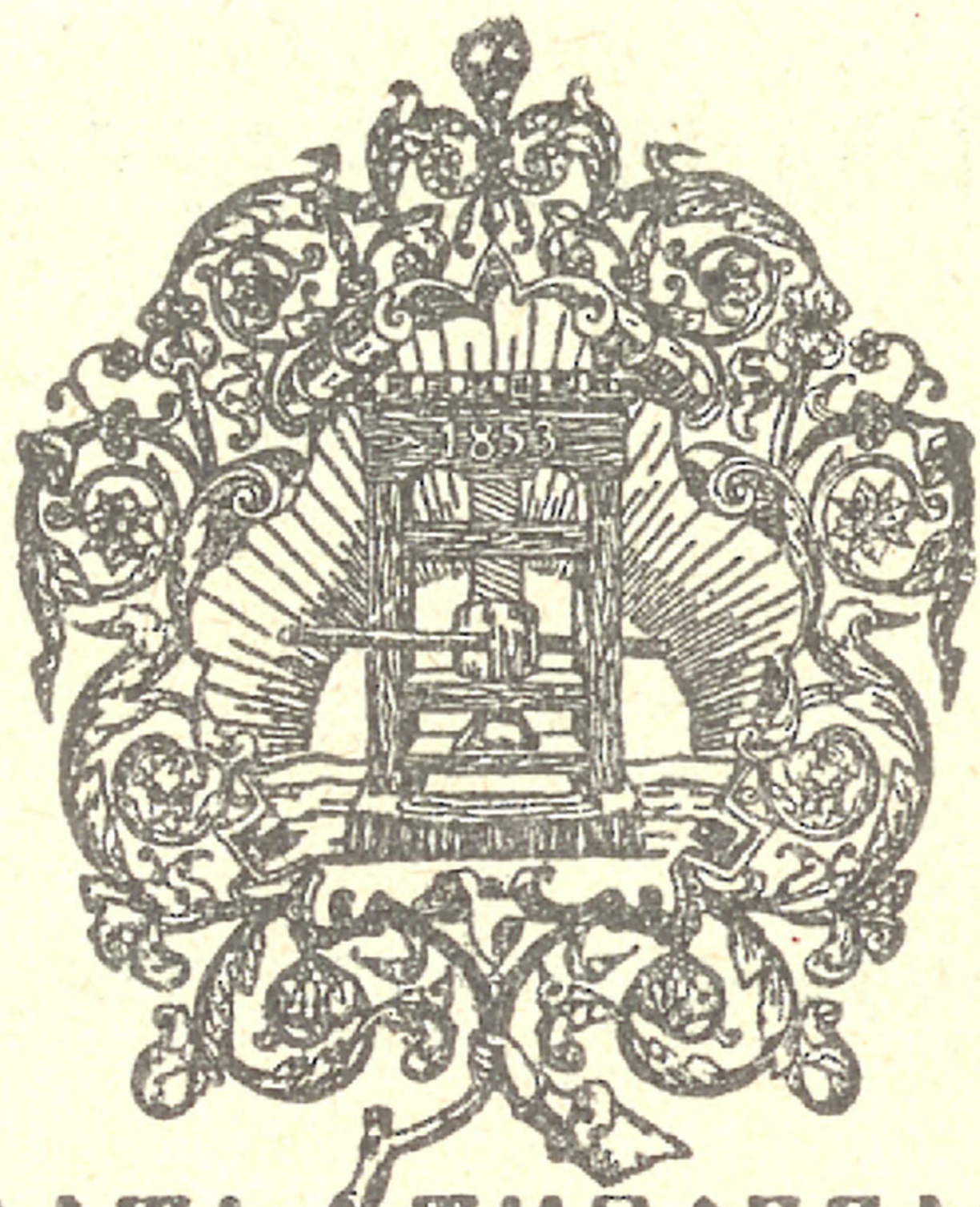
ИЗДАНИЕ

Т-ВА М. О. ВОЛЬ

С.-Петербургъ || Мс

Гослин. Дв., 18 и Невскій, 13 || Бульв. Мостъ

1912



ПЕЧАТЬ ТИПОГРАФІИ
Г-на М. О. БОЛЬФЪ
С-Петербургъ. Вас. Остр. 16 линия Соб. Дома.
1912



19453

л. 20/16

60,00

СОДЕРЖАНИЕ.

	СТРАН.
Предисловіе къ первому изданію	I—III
Предисловіе ко второму изданію	VIII
I. Характеристика хордовых (Chordata).	1— 5
II. Безчерепныя (Acrania).	5— 26
III. Классификація позвоночныхъ (Vertebrata s. Craniota)	26— 36
IV. Начальныя стадіи развитія и метаморфозъ позвоночныхъ (Vertebrata s. Craniota)	36— 60
V. Кожный покровъ и наружный скелетъ позвоночныхъ	60— 98
VI. Мускулатура и внутренній скелетъ позвоночныхъ.	98—240
A. Дифференцировка мезодермы	99—103
B. Мышечная система	103—105
C. Электрическіе органы.	105—108
D. Развiтiе и строенiе черепа	108—159
E. Позвончикъ и его придатки	159—185
F. Грудина	185—189
G. Надгрудинникъ	189—191
H. Конечности и вхъ пояса	191—240
VII. Нервная система позвоночныхъ.	240—294
A. Развiтiе центральной нервной системы.	240—245
B. Головной мозгъ.	245—274
C. Спинной мозгъ	274
D. Мозговые оболочки	274—276
E. Периферическая нервная система	276—293
F. Симпатическая система	293— 294
VIII. Органы чувствъ	295—354
A. Общій очеркъ	295—297
B. Органы кожного чувства	297—302
C. Органы вкуса.	302—303
D. Органъ обонянiя	303—315
E. Органъ зрѣнiя	315—336
F. Органъ слуха.	336—354
IX. Органы дыханія и пищеваренія.	354—486
A. Общій очеркъ и развитіе.	354—361
B. Ротовая полость	361—363

	СТРАН.
С. Зубы	363—390
Д. Язык	391—395
Е. Железы ротовой полости	395—398
Ф. Жаберная часть кишечника	398—416
Г. Производная эпителия жаберной части кишечника	416—423
Н. Воздухоносные придатки кишечника	423—460
І. Кишечный каналъ	460—486
Х. Органы кровообращения	486 - 530
XI. Лимфатическая система	530—536
XII. Полость гѣла	536 539
XIII. Мочеполовые органы	539—615
А. Общій очеркъ и развитіе	539—562
В. Мочеполовая система Anamnia	562—586
С. Мочеполовая система Amniota	586—615
XIV. Взаимоотношенія родителей и потомства	615—634
Указатель	I—VIII
Index	IX—XVII

ЗАМѢЧЕННЫЯ ОПЕЧАТКИ И ПРОПУСКИ.

	Напечатано	Надо
стр. 35 строка 13 снизу	Tocodontia	Toxodontia
» 77 » 11 сверху	и въ молодости	, а въ молодости даже и на
» 79 » 2 снизу (въ объясн. рис. 97)	плеча	третьемъ и предплечья
стр. 108 строка 5 сверху	Развитіе черепа	Развитіе и строеніе черепа.
» 112 » 6 снизу	трабекулъ;	трабекулъ; <i>f. bc</i> —отверстіе, отдѣ- ляющее слуховую капсулу;
» 184 » 4 снизу	или 4	или 4—5
» 218 » 3—4 сверху	<i>scapulae</i>	<i>scapulae</i>
» 300 » 5 сверху	линіи органа	боковой линіи.
» 352 » 11 сверху	отдѣляющая его	отдѣляющая <i>antitragus</i> .
» 428 » 8 снизу	У <i>Erythrinus</i>	У <i>Erythrinus</i> , <i>Lebiasina</i> и <i>Macrodon</i>
» 433 » 6 сверху	пары выступовъ	пары выступовъ (у черепахъ даже боковыхъ; Hochstetter, 1908)
» 436 » 1 сверху	<i>Erythrinus</i>	<i>Erythrinus</i> и др.
» 506 » 6 сверху	По Келликеру	По Келликоту

ПРЕДИСЛОВІЕ КЪ ПЕРВОМУ ИЗДАНІЮ

При составленіи настоящаго курса я имѣлъ въ виду дать учащимся краткое, но по возможности полное пособіе при сравнительно-анатомическомъ изученіи позвоночныхъ животныхъ.

Признавая, что загроможденіе учебниковъ второстепенными подробностями не только подчасъ составляетъ излишній балластъ, но и чрезвычайно затрудняетъ изученіе, такъ какъ начинающій далеко не всегда въ состояніи отличить главное отъ второстепеннаго, я старался избѣгать этого загроможденія и выдвинуть главнѣйшія черты на первый планъ. Съ этой послѣдней цѣлью болѣе подробному фактическому описанію отдѣльныхъ системъ или частей системъ я предпосылаю краткій анатомо-эмбриологическій очеркъ, въ которомъ даю самое общее представленіе о данной системѣ или ея части, а равно пытаюсь установить теоретическую точку зрѣнія на изложенныя фактическія данныя. Вслѣдствіе этого иногда мнѣ приходится въ болѣе подробномъ очеркѣ кое-что повторять изъ того, что сказано въ общемъ, но повтореніе касается лишь главнѣйшихъ чертъ, о которыхъ напомнить лишній разъ даже полезно.

Съ другой стороны, имѣя въ виду, что болѣе подробное изученіе одной какой-либо системы органовъ можетъ имѣть большее дидактическое значеніе, я нѣсколько подробнѣе останавливаюсь на остеологін, тѣмъ болѣе, что ознакомленіе съ этимъ отдѣломъ сравнительной анатоміи всего легче можетъ быть поставлено на практическую почву изученія скелетовъ въ натурѣ.

Думая, что теоретическое освѣщеніе не только помогаетъ изученію, но одно только и даетъ смыслъ и значеніе изучаемымъ фактамъ, я не избѣгалъ нигдѣ изложенія этой стороны дѣла и считаю за лучшее привести хотя-бы не вполне достаточныя теоретическія соображенія, нежели не приводить никакихъ.

Поэтому я позволилъ себѣ развить нѣсколько отступающій отъ общепринятаго взглядъ на соотношеніе выдѣлительной системы и абдоминальныхъ поръ позвоночныхъ съ выдѣлительными органами кишечножаберныхъ и сегментальными органами червей (стр. 554), изложилъ нѣкоторыя субъективныя предположенія на значеніе половыхъ протоковъ позвоночныхъ (стр. 551), на возникновеніе жаберныхъ щелей (стр. 401—403) на взаимоотношеніе парныхъ и непарныхъ глазъ (стр. 323—327), на происхожденіе ротовой полости (стр. 359), и др.

Что касается до приѣма изложенія, то передо мной были два пути. Одинъ путь осуществляется въ учебникахъ Гегенбаура и Видерстейма, которые при описаніи иногда весьма детально расчленяютъ системы органовъ и даютъ описаніе того или другаго органа у всѣхъ группъ позвоночныхъ въ восходящемъ

порядкѣ. При такомъ приѣмѣ генетическая преемственность и послѣдовательное осложненіе органа выступаютъ съ наибольшей ясностью, но зато совершенно теряется анатомическая фізіономія отдѣльныхъ группъ. Послѣдняя цѣль прекрасно достигается при томъ пути, которому слѣдовали Гексли и въ новѣйшее время Паркеръ и Гасвелль, дающіе въ сущности анатомическое описаніе отдѣльныхъ группъ. При этомъ приѣмѣ совершенно ступшевывается первая изъ указанныхъ цѣлей, и вмѣсто учебника сравнительной анатоміи получается учебникъ зоологіи на сравнительно-анатомической подкладкѣ. Конечно, можно возразить, что характеристика группъ не составляетъ задачи сравнительной анатоміи. Разсуждая теоретически, съ этимъ можно только согласиться, но на практикѣ приходится считаться съ тѣмъ фактомъ, что нерѣдко при университетскомъ преподаваніи ознакомленіе съ позвоночными главнымъ образомъ сводится только къ сравнительно-анатомическому ознакомленію съ ними, какъ наиболее важному и богатому по своимъ выводамъ. Поэтому мнѣ кажется, что русскій учебникъ сравнительной анатоміи не можетъ волюнѣ игнорировать вторую изъ указанныхъ цѣлей, а именно дать учащемуся и нѣкоторое представленіе объ анатомической фізіономіи отдѣльныхъ группъ, тѣмъ болѣе, что при слишкомъ дробномъ дѣленіи системъ органовъ въ описаніи детали иногда заслоняютъ собой цѣлое.

Въ виду изложеннаго я избралъ средній путь, а именно, давая болѣе подробное сравнительное описаніе отдѣльныхъ системъ и ихъ частей, я старался не слишкомъ ихъ расчленять. Такъ, напримѣръ, я описываю всѣ части кожного покрова по отдѣльнымъ классамъ, висцеральный скелетъ черепа вмѣстѣ съ краниальнымъ, ребра вмѣстѣ съ позвоночникомъ, внутреннее ухо вмѣстѣ съ среднимъ и наружнымъ и т. д.

Зубы млекопитающихъ я описываю по отрядамъ и гораздо подробнѣе, чѣмъ это принято въ сравнительной анатоміи, ибо въ этомъ классѣ даже на основаніи одной зубной системы можно дать характеристику отряда. Затѣмъ, я совершенно выдѣлилъ описаніе безчерепныхъ. Я думаю, что предварительное ознакомленіе съ этой группой можетъ отчасти замѣнить предпосылаемое иногда ознакомленіе со схемой позвоночнаго. Схема всегда останется схемой, т.-е. условнымъ и по самому существу отступающимъ отъ истины приѣмомъ. Если принять во вниманіе, что приступающіе къ изученію сравнительной анатоміи уже знакомы съ анатоміей человѣка, то, при невольномъ сопоставленіи въ умѣ организациі этого послѣдняго съ организацией лапцетника, у нихъ выяснятся общія тому и другому черты и такимъ образомъ получится, правда, весьма общая, но все-же на первое время достаточная схема.

Далѣе, я предпосылаю сравнительно-анатомическому изложенію двѣ главы. Во-первыхъ, я даю краткую классификацію позвоночныхъ съ перечисленіемъ главнымъ образомъ тѣхъ представителей, которые упоминаются въ текстѣ. Приѣмъ этотъ въ нѣсколько иной формѣ былъ употребленъ Гегенбауромъ въ его старомъ учебникѣ, и я считаю его весьма полезнымъ съ практической точки зрѣнія. Во-вторыхъ, я даю описаніе первыхъ стадій развитія позвоночныхъ, необходимое для пониманія органогеніи, входящей въ изложеніе послѣдующихъ главъ. Наконецъ, по примѣру послѣдняго изданія Видерсгейма, я включилъ главу о взаимоотношеніяхъ родителей и потомства, но изложилъ вопросъ этотъ гораздо подробнѣе, чѣмъ у Видерсгейма. Такъ какъ живородность и связанное съ ней развитіе зародышевыхъ оболочекъ представляютъ лишь частный случай дѣтоношенія, то въ этой главѣ мнѣ пришлось коснуться и біологической стороны вопроса, къ которой относится это явленіе. Отправленія органовъ я касаюсь

только тамъ, гдѣ это необходимо для пониманія самаго ихъ строенія: говоря о строеніи глаза, нельзя не говорить объ аккомодациі; говоря объ органахъ дыханія, нельзя не говорить о механизмѣ дыханія. Вопросъ о происхожденіи хордовыхъ и свой личный взглядъ на него мною изложенъ въ „Біологическихъ основахъ зоологіи“ (С.-Петербургъ, 1901). Вообще этотъ курсъ я предназначаю для лицъ, уже ознакомившихся съ тѣмъ или другимъ учебникомъ, представляющимъ собой то, что мы называемъ введеніемъ въ зоологію. Поэтому мною совершенно опущены обычные вводныя данныя, какъ ученіе о тканяхъ, пеловыхъ продуктахъ и т. п. Говоря вообще, методологическая сторона сравнительной анатоміи настолько хорошо разработана, что дать въ этомъ отношеніи что-нибудь оригинальное довольно трудно.

Я долженъ сдѣлать еще оговорку по поводу выбора рисунковъ. Я даю лишь небольшое число оригинальныхъ рисунковъ и беру многое частью изъ иностранныхъ учебниковъ, частью изъ „Курса зоологіи позвоночныхъ“ Полежаева и Шимкевича (С.-Петербургъ, 1892). Вина въ этомъ не всецѣло падаетъ на меня. Новѣйшія работы даютъ обильный матеріалъ по части изображенія разрѣзовъ и весьма бѣдны рисунками, дающими изображеніе совокупности органовъ или цѣлаго органа, а эти-то рисунки по своей наглядности и демонстративности наиболѣе пригодны для учебныхъ цѣлей. Конечно, этихъ же цѣлей можно иногда достигнуть, помѣщая рисунки цѣлой серіи разрѣзовъ или давая свои схемы, но въ первомъ случаѣ чрезвычайно возрастаетъ стоимость изданія, а второй путь не всегда удобенъ для составителя, если самъ авторъ не находитъ возможнымъ ему слѣдовать.

Полное отсутствіе въ нашей оригинальной литературѣ курса сравнительной анатоміи и устарѣлость имѣющихся переводныхъ учебниковъ являются достаточными мотивами для появленія моего курса, выработывавшагося въ теченіи многихъ лѣтъ при чтеніи лекцій въ С.-Петербургскомъ университетѣ. Я хотѣлъ сначала ограничиться переводомъ какого-нибудь иностраннаго учебника, но, по правдѣ сказать, не нашелъ ни одного, вполне подходящаго къ нашимъ условіямъ преподаванія. Большинство иностранныхъ учебниковъ для установившихся у насъ нормъ являются или слишкомъ детальными, или слишкомъ элементарными. Выработавшіяся-же въ нашихъ университетахъ нормы безусловно имѣютъ свои историческія основанія. Слишкомъ элементарные курсы, подобные читаемымъ въ нѣмецкихъ университетахъ, еще не скоро привьются у насъ. Въ нѣмецкихъ университетахъ на ряду съ такими курсами всегда существуетъ цѣлый рядъ специальныхъ курсовъ. Тогда какъ у насъ нерѣдко и обязательные курсы не читаются по недостатку научныхъ силъ. Одновременное веденіе общаго курса и еще специальныхъ, конечно, не подъ силу одному лицу. Поэтому-то наши университетскіе преподаватели и выработали среднюю норму, которая съ одной стороны, при нѣкоторомъ сокращеніи, можетъ замѣнить общій курсъ, а съ другой—все-таки можетъ дать нѣкоторое удовлетвореніе научной любознательности наиболѣе заинтересовавшихся слушателей. Эту норму я имѣлъ въ виду при составленіи предлагаемаго учебника. Сравнительная анатомія въ значительной мѣрѣ отрасль идейная и до извѣстной степени даже философская. Я былъ бы очень счастливъ, если бы изученіе моей книги не разрушило, а укрѣпило въ читателѣ этотъ взглядъ. Считаю долгомъ выразить благодарность физико-математическому факультету С.-Петербургскаго университета, пришедшему мнѣ на помощь при изданіи этого курса, а также моей женѣ Л. Э. Шимкевичъ и моему товарищу К. М. Дерюгину, потратившимъ немало времени на кропотливый трудъ чтенія корректуръ.

С.-Петербургъ. Февраль. 1904 г.

В. Шимкевичъ.

ПРЕДИСЛОВІЕ КО ВТОРОМУ ИЗДАНІЮ

Благодаря любезности издателей нѣмецкаго перевода этой книги, сдѣланнаго д-ромъ Майеромъ и Б. В. Сукачевымъ, я могъ воспользоваться для настоящаго изданія клише, приготовленными для нѣмецкаго перевода. Однако отъ мысли использовать всѣ клише нѣмецкаго перевода мнѣ пришлось отказаться, такъ какъ большинство рисунковъ этого изданія сдѣланы въ трехъ и четырехъ краскахъ, а печатаніе въ такомъ видѣ книги въ Россіи, не говоря уже о затрудненіяхъ техническаго характера, чрезвычайно подняло бы цѣну книги и сдѣлало бы ее мало доступной для нашей молодежи. Поэтому пришлось взять изъ нѣмецкаго изданія лишь часть (правда довольно значительную) рисунковъ, а вообще говоря—число рисунковъ въ этомъ изданіи значительно больше, чѣмъ въ предыдущемъ (600 вмѣсто 450). Естественно, что въ русское изданіе внесены всѣ дополненія и измѣненія, сдѣланныя мною для нѣмецкаго, а кромѣ того сдѣланы дополненія и измѣненія, вызванныя накопленіемъ новаго литературнаго матеріала и тѣми критическими замѣчаніями, которыми я счелъ нужнымъ воспользоваться. Въ этомъ отношеніи особенный интересъ имѣли для меня авторитетныя рецензіи: Фукса (въ *Morpholog. Jahrbuch*, 1910) и Плате (въ *Arch. f. Rassen- und Gesellschaftsphysiologie*, 1910 г.), а также рецензія анонима въ *Anatom. Anzeiger* (1910), въ общемъ весьма сочувственныя, но давшія въ то же время нѣкоторыя цѣнныя указанія частнаго характера. Затѣмъ въ этомъ изданіи мною обращено вниманіе читателя на факты, которые, на мой взглядъ, представляютъ частные случаи проявленія общаго эмбриологическаго принципа, названнаго мною—меторизисомъ (стр. 98, 116, 402, 552, 554 и др.). Считаю долгомъ выразить благодарность за помощь моимъ товарищамъ А. С. Догелю и А. Н. Сѣверцову и д-ру Graham Kerr, цѣнными указаніями котораго касательно *Crossopterygii* и *Dipnoi* я воспользовался для этого изданія, а также женѣ моей Л. Э. Шимкевичъ, раздѣлившей со мной редакціонный трудъ при печатаніи и этого изданія.

В. Шимкевичъ.

С.-Петербургъ. Январь. 1912 г.

I.

Характеристика хордовых (Chordata).

Позвоночныя животныя принадлежатъ къ типу хордовыхъ (Chordata), характеризующемуся слѣдующими тремя признаками. Первый признакъ — присутствіе нервной системы, въ видѣ лежащей на спинѣ трубки, почему я и предложилъ (1890) ихъ назвать *Notoneura*, т.-е. спиннонервными. Вторымъ признакомъ — присутствіе подъ нервной трубкой особаго плотнаго шнура, отдѣляющагося у зародыша отъ энтодермы на спинной сторонѣ и являющагося опорнымъ органомъ для всего тѣла. Этотъ органъ называется спинной струной или хордой (*chorda dorsalis*). Третьимъ признакомъ — присутствіе въ передней части кишечнаго канала щелей, расположенныхъ симметрично съ правой и лѣвой стороны, сообщающихся его полость съ наружной средой и называемыхъ жаберными, такъ какъ у живущихъ въ водѣ низшихъ позвоночныхъ, при прохожденіи воды изъ кишечника наружу черезъ эти щели, окисляется циркулирующая около нихъ кровь. Однако, было-бы невѣрно, если-бы мы предположили, что каждое животное изъ хордовыхъ обладаетъ всегда этими тремя признаками. Наоборотъ, у взрослыхъ формъ часто удерживается только одинъ изъ этихъ признаковъ, но зато прочіе имѣются, по большей части, въ зародышевомъ состояніи.

Затѣмъ, всѣ хордовыя принадлежатъ къ вторично-полостнымъ и притомъ метамернымъ животнымъ, но иногда, однако, даже и въ исторіи развитія эта послѣдняя особенность является замаскированной и невыраженной.

Хордовыя могутъ быть раздѣлены на три главныя группы.

1. Оболочники (Tunicata)—представляютъ собой формы упростившіяся, такъ что только изученіе исторіи развитія обнаруживаетъ ихъ истинное средство съ хордовыми ¹⁾. Изъ всѣхъ трехъ указанныхъ выше признаковъ они сохра-

¹⁾ Названіе получили на основаніи второстепеннаго признака — присутствія верхняго покрова, или туники, изъ вещества, сходнаго съ растительной клетчаткой, или туницина.

няютъ во взросломъ состояніи лишь жаберныя щели, да и то въ сильно видоизмѣненной формѣ, и лишь немногія (*Сорелатае*) сохраняютъ въ теченіе всей жизни хорду въ задней (хвостовой) части тѣла (рис. 1). Однако, въ зароды-

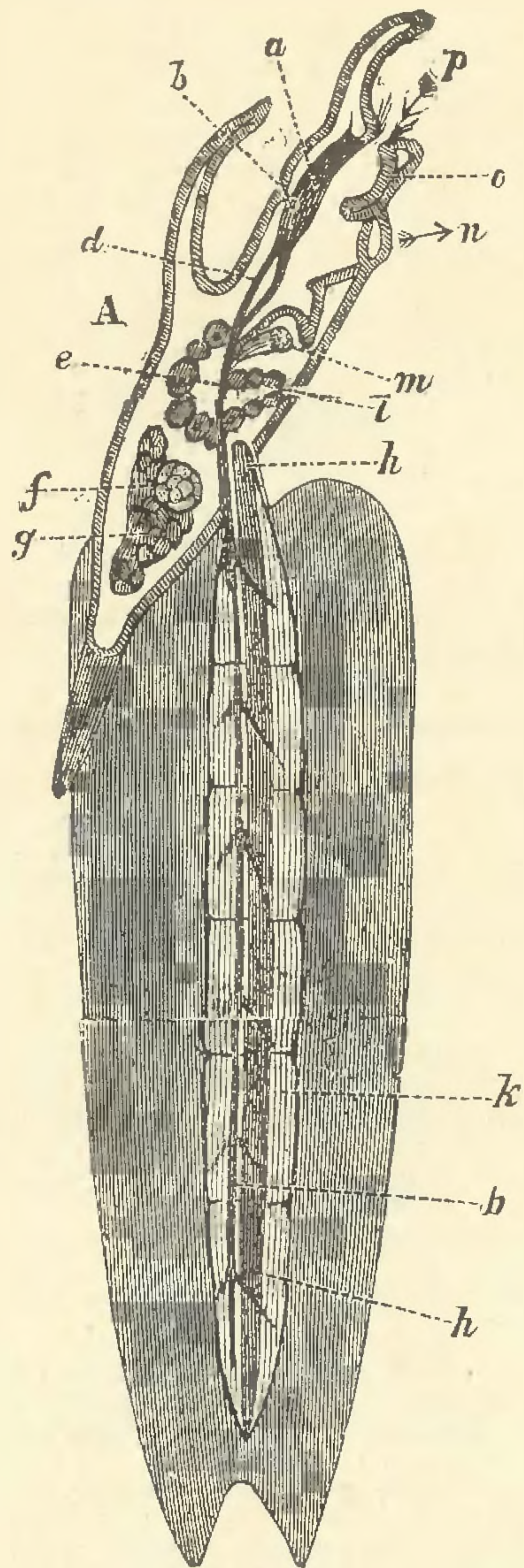


Рис. 1. Схема строения *Appendicularia furcata*. а—статоцистъ, б—обонятельная ямка; въ связи съ обоними стоятъ головной ганглей; в—нервная цѣпочка изъ ряда ганглевъ; е—желудокъ; ф—яичникъ; г—сѣменникъ; h—спинная струна; k—пятый мышечный сегментъ хвоста; l—заднепроходное отверстие; m—сердце; n—жаберная щель (одна съ каждой стороны); o—эндостиль (см. стр. 13); p—ротъ. По Рэ-Ленкстеру.

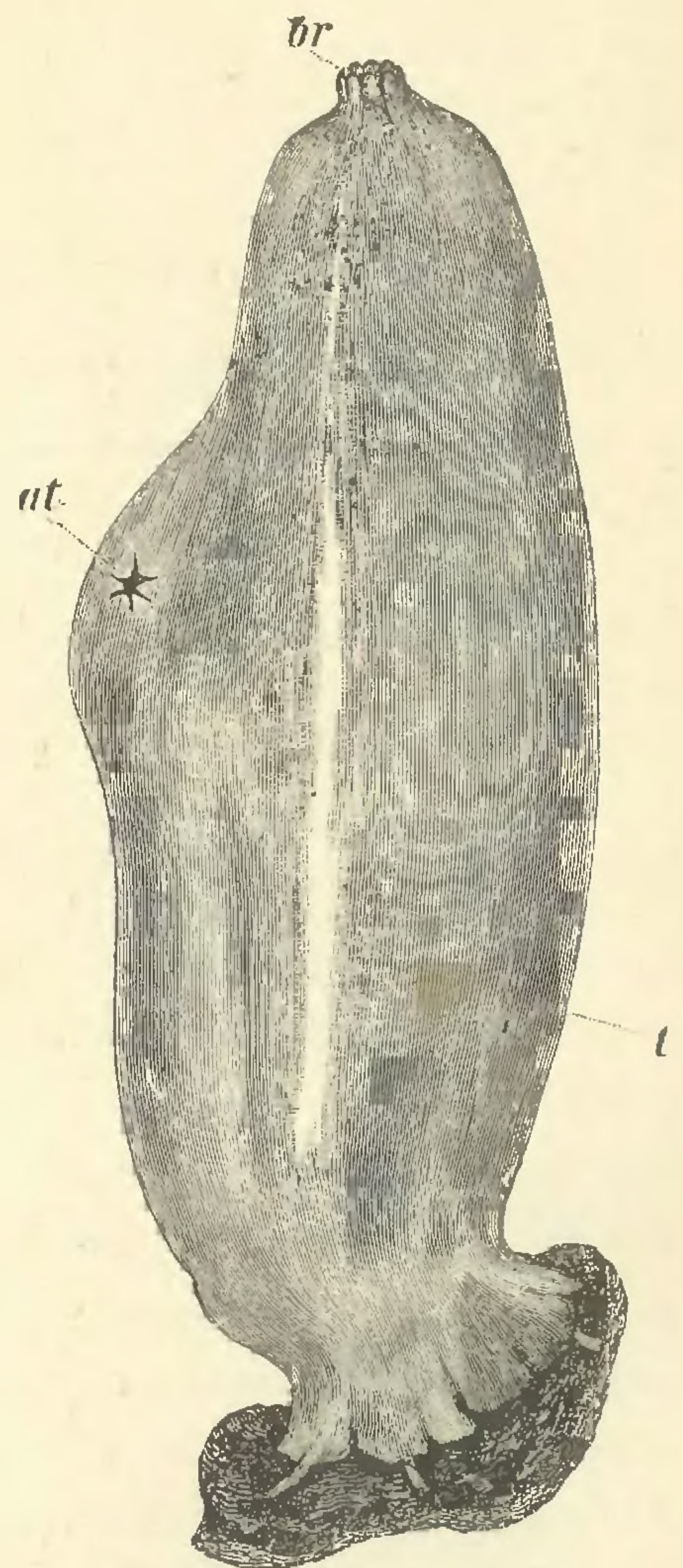


Рис. 2. А—*Ascidia mentula*. br—входное (ротовое) отверстие; at—выходное отверстие перибранхіальной полости (см. стр. 13 и 23); t—туника. По Гердману.

шевомъ состояніи оболочники, въ большинствѣ случаевъ, имѣютъ хорду или ея рудиментъ, но хорда эта развита только въ хвостовой части, почему оболочниковъ также называютъ *Urochorda*, т.-е. хвостохордовыми. Точно также

многія изъ нихъ имѣютъ въ зародышевомъ состояніи спинную нервную трубку, спереди расширенную (рис. 3), но во взросломъ она, обыкновенно, замѣняется плотнымъ ганглиемъ. Метамерія у оболочниковъ не обнаруживается ни во взросломъ состояніи, ни въ теченіи исторіи развитія, и только у одной группы (*Copelatae*) замѣчается въ хвостѣ раздѣленіе мускулатуры на сегменты, причемъ на каждый сегментъ приходится лишь пара довольно крупныхъ мышечныхъ клѣтокъ, всего-же имѣется десять паръ клѣтокъ, а равно залегаетъ въ хвостѣ цѣпочка изъ ряда ганглиевъ (рис. 1). Изъ изложеннаго ясно, что оболочники должны проходить сложный рядъ измѣненій въ теченіи своего развитія, и дѣйствительно, они иногда выходятъ изъ яйца въ видѣ личинки (головастика), снабженной хвостомъ, а также хордой, нервной трубкой, орга-

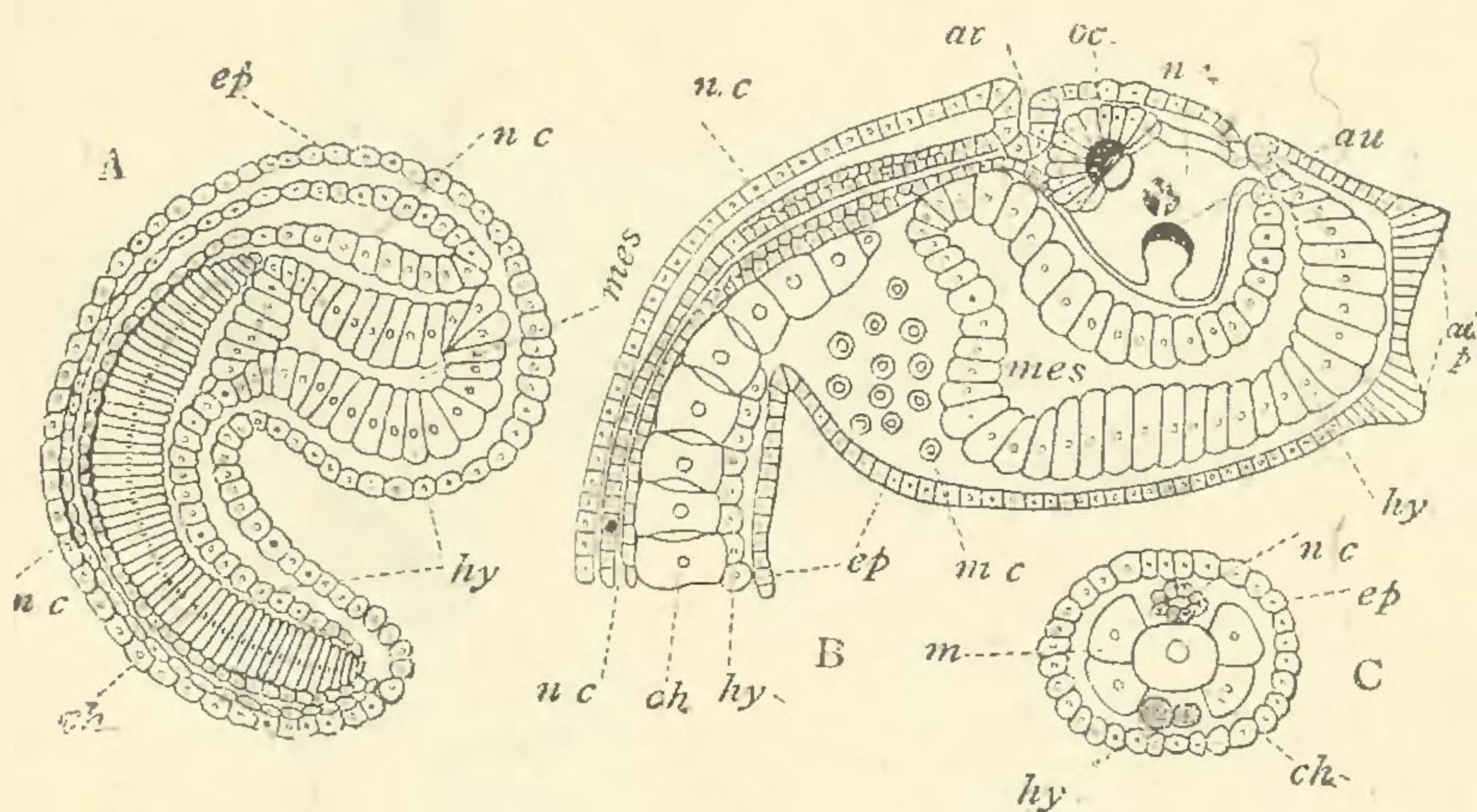


Рис. 3. Двѣ стадіи развитія асцидін. А—болѣе ранняя стадія; В—болѣе поздняя; хвостъ отрѣзанъ; С—поперечный разрѣзъ черезъ хвостъ; adP—сосочки для прикрѣпленія личинки; at—эктодермическое вдавленіе, дающее потомъ начало перибранхіальной полости; au—статодерма; ch—хорда; ep—эктодерма; hu—энтодерма; n.c—первая трубка; oc—глазокъ; m—мезодермическія клѣтки—зачатки мускуловъ хвоста; mes—средняя кишка; m.c—мезодермическія клѣтки въ тѣлѣ; nv—переднее расширеніе нервной трубки. По Ковалевскому.

нами чувствъ (рис. 3), но только немногіе (*Copelatae*, рис. 1), удерживаютъ отчасти этотъ личиночный обликъ, а большинство измѣняется или въ сидячія (рис. 2), или свободноплавающія формы, упрощенныя и измѣненныя, по сравненію съ личинкой, до неузнаваемости.

Представители второй группы — **безчерепныхъ или узкосердечныхъ** (*Acrania, s. Leptocardii*), имѣютъ въ теченіи всей жизни спинную нервную трубку, но безъ замѣтнаго извнѣ расширенія ея передняго конца; имѣютъ хорду, которая тянется отъ самаго передняго конца животнаго до задняго, и, слѣдовательно, развита на протяженіи не только туловища, но и всей головы, почему эта группа называется также *Cephalochorda*, т.-е. головохордовыми; имѣютъ многочисленныя жаберныя щели и явственно сегментированное тѣло. Въ отличіе отъ оболочниковъ и позвоночныхъ безчерепныя не имѣютъ сердца, представляющаго собой въ сущности мѣстное мускулистое расширеніе брюшного

кровеноснаго ствола, ибо этотъ стволъ не образуетъ у нихъ пульсирующаго расширения, откуда и произошло наименование ихъ узкосердечными.

Третью группу составляютъ позвоночныя (*Vertebrata, s. Craniota, s. Pachycardii*). У нихъ нервная трубка образуетъ мѣстное расширение передняго конца—головной мозгъ, заключенный въ хрящевую или костную коробку—черепь, отсутствующей у предыдущей группы. Хорда у взрослыхъ чаще атрофи-

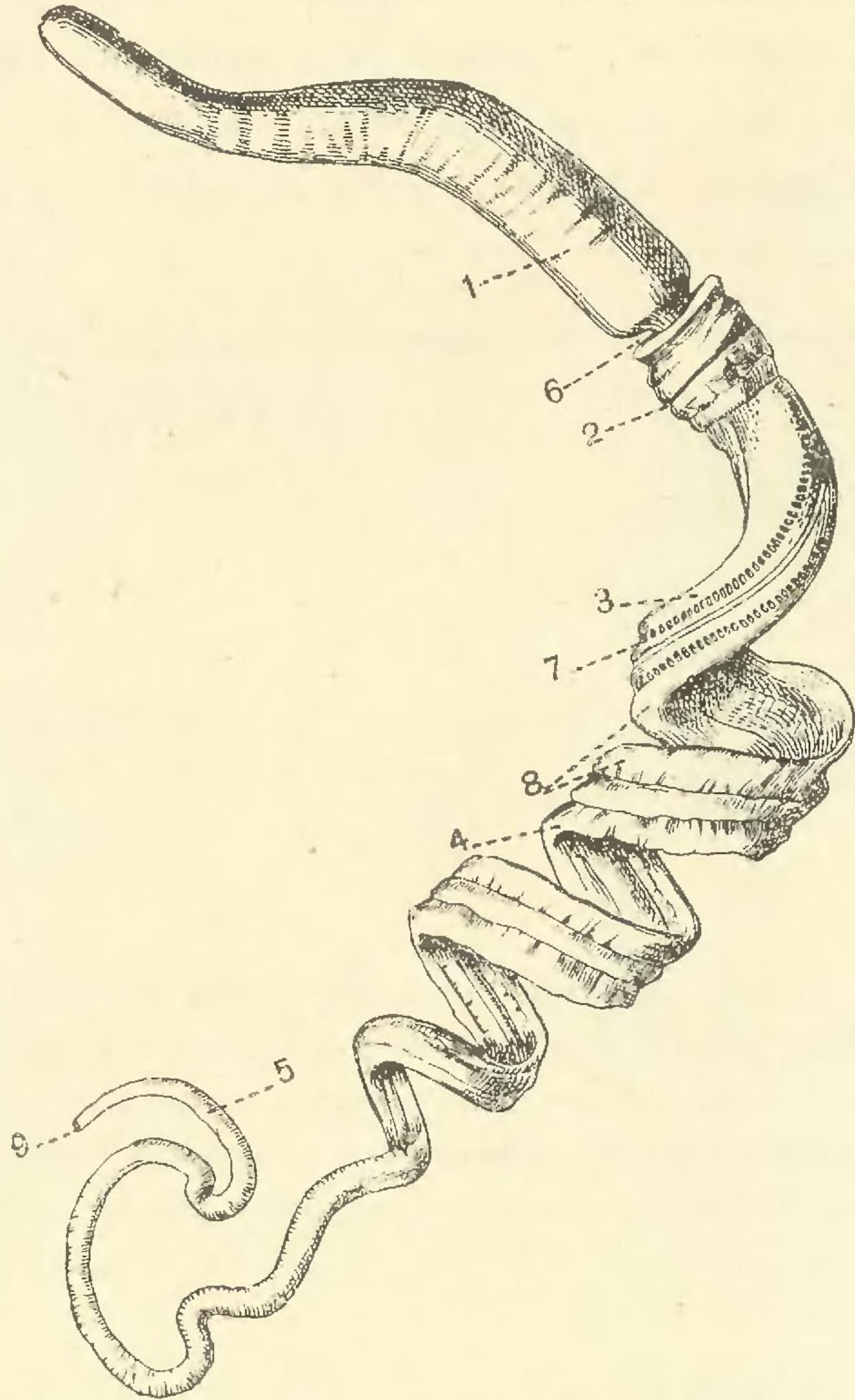


Рис. 4. *Balanoglossus kowalevskii*. 1—хоботъ; 2—воротникъ; 3—туловище; 4—область, гдѣ развиты половые органы; 5—хвостовая часть; 6—ротъ; 7—жаберныя щели; 8—бока туловища; 9—задній проходъ. По Бэтсону изъ Шпилея.

руется и замѣщается особыми окостенѣніями—позвонками, но иногда сохраняется въ теченіи всей жизни, причеъ заходитъ только въ основаніе черепа. Жаберныя щели у нѣкоторыхъ сохраняются въ теченіи всей жизни, у другихъ исчезаютъ и лишь сохраняются въ сильно видоизмѣненной формѣ; число ихъ невелико.

Метамерія, явственно выраженная у зародыша, во взросломъ состояніи сохраняется лишь для немногихъ системъ органовъ.

Кромѣ этихъ трехъ группъ, коихъ принадлежность къ хордовымъ стоитъ внѣ сомнѣнія, нѣкоторыми сюда-же относится группа червей подъ именемъ **кишечно-жаберныхъ** (*Enteropneusta*, рис. 4). Въ отличіе отъ предыдущихъ ея представители обладаютъ малымъ числомъ метамеръ (не болѣе трехъ: такъ наз. хоботка, воротника и туловища), но иногда сохраняютъ нервную трубку (въ средней метамерѣ, т. е. воротникѣ) и имѣютъ большое число жаберныхъ щелей.

Ихъ кишечникъ на переднемъ концѣ своемъ снабженъ небольшимъ отросткомъ, который многими считается за хорду, почему эту группу еще называютъ *Нemischorda*, т.-е. полухордовыми. Многими эта группа считается исходной для прочихъ хордовыхъ. Кожный покровъ ея содержитъ мерцательныя

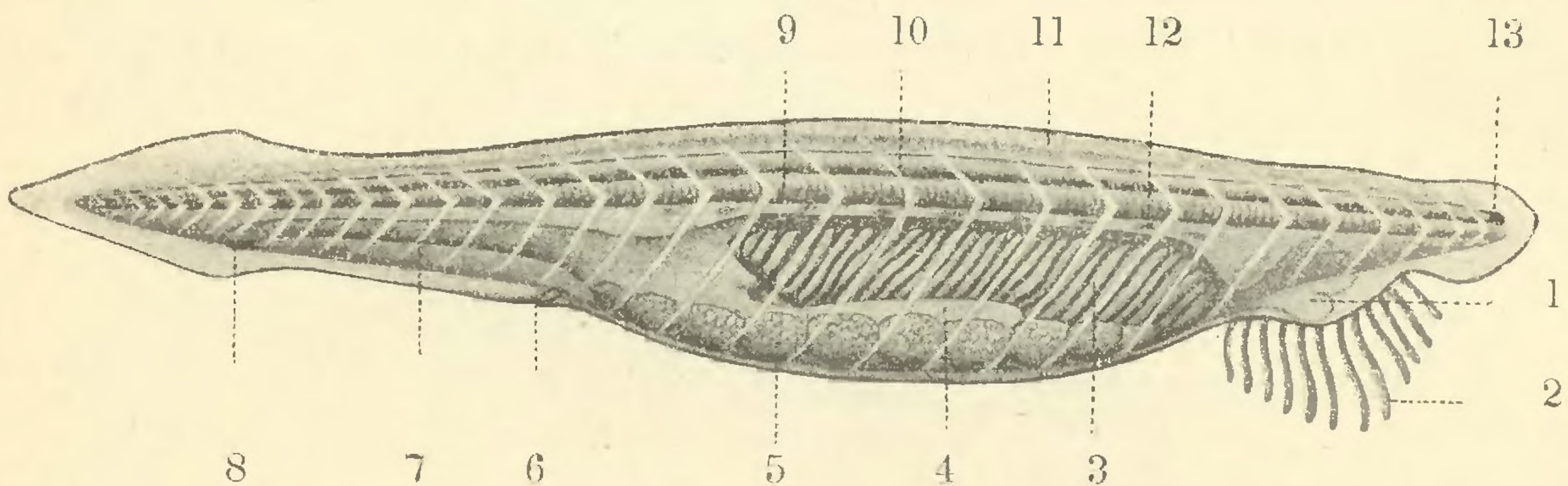


Рис. 5. *Amphioxus lanceolatus*; схематизированное изображеніе молодого животнаго. 1 — velum; 2 — усики, окружающіе ротъ; 3 — жаберныя щели; 4 — печеночный отростокъ кишечника; 5 — гонады; 6 — жаберная пора; 7 — миокоммы; 8 — задній проходъ; 9 — хорда; 10 — нервная трубка; 11 — спинной плавникъ; 12 — нефридіальныя трубки; 13 — глазокъ. (Ориг. рис.).

клетки, появляющіяся у другихъ хордовыхъ лишь въ эмбриональномъ состояніи. Такъ какъ описаніе оболочниковъ и кишечно-жаберныхъ дается въ курсахъ беспозвоночныхъ, то мы ограничимся лишь безчерепными и позвоночными.

II.

Безчерепныя

(*Acrania*).

Наиболѣе изученный представитель этой группы — **ланцетникъ**, *Amphioxus* (s. *Branchiostoma*) *lanceolatus*. Водится почти во всѣхъ тропическихъ и умѣреннаго пояса моряхъ (у насъ въ Черномъ морѣ) и представляетъ собой рыбообразный, живущій въ пескѣ организмъ. Въ настоящее время нѣкоторыми раздѣляется на нѣсколько видовъ (*Andrews*, 1895). Другіе

роды, сюда относящиеся, какъ напр., *Asymmetron*, *Heteropleuron*, отличающіеся асимметричнымъ развитіемъ органовъ (напр., половые органы развиты только на правой сторонѣ), мало изучены (Kirkaldy, 1895). Только сравнительно недавно мы болѣе подробно ознакомились съ организаціей р. *Amphioxides*, сохранившаго многія личиночныя черты (Goldschmidt, 1905).

Тѣло ланцетника, какъ показываетъ самое его названіе, — узкое, заостренное съ обѣихъ концовъ. Спина и хвостъ оторочены по срединной линіи складкой кожи, поддерживаемой соединительно-тканными образованіями и имѣющей значеніе плавника. Нѣсколько ниже передняго конца тѣла, съ брюшной стороны, находится ротовое отверстіе, въ видѣ щели. Оно окружено кольцомъ изъ плотной соединительной ткани (по van Wijhe, 1901, хрящевымъ), состоящимъ изъ отдѣльныхъ члениковъ, на которыхъ сидятъ такія-же палочки, подпирающія вѣнчикъ усиковъ (*cirri*), покрытыхъ на внутренней поверхности своей

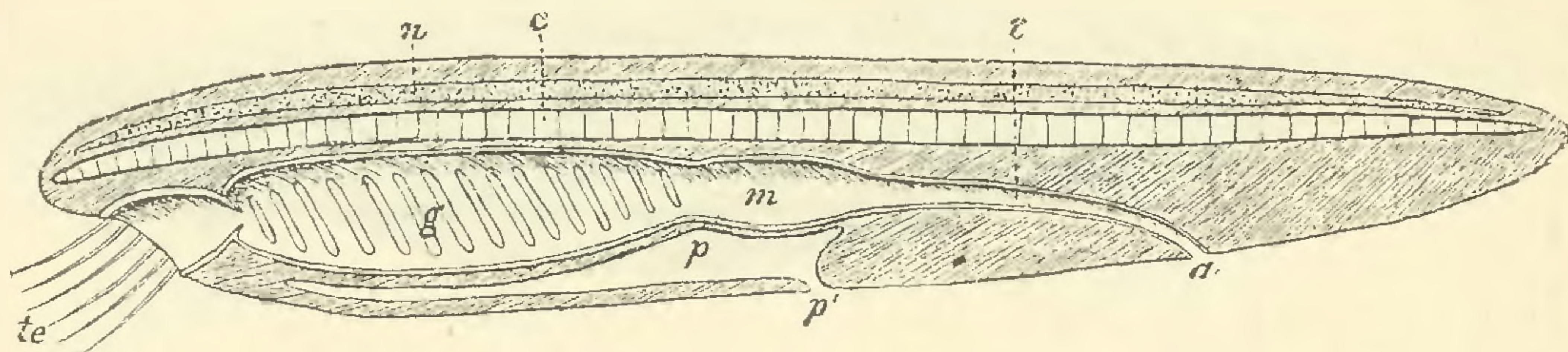


Рис. 6. Схематическій продольный разрѣзъ *Amphioxus lanceolatus*. с — хорда; g — жаберная часть кишечника; m и t — прочія части кишечника; n — нервная трубка; p — перибранхiальная полость; p' — жаберная пора; te — усики. По Боасу.

мерцательнымъ эпителиемъ. Усиками ротовое отверстіе обсажено кругомъ, какъ бахромой (рис. 5). На брюшной же поверхности находятся еще два отверстія, лежащія въ послѣдней трети тѣла животнаго: переднее — жаберная пора (*porus branchialis*) и заднее — заднепроходное (*anus*), которое сдвинуто на лѣвую сторону отъ плавника, продолжающагося впередъ до жаберной поры. Здѣсь плавникъ оканчивается, по начинаются двѣ боковыя складки — метаплевры (*metapleurae s. pterygia*; рис. 7), которыя оггибаютъ жаберную пору и тянутся вдоль по бокамъ брюшной поверхности до ротовой области.

Кожные покровы состоятъ изъ двухъ слоевъ: верхняго и нижняго. Верхній, или эпидермическій (*epidermis*), образованъ однимъ слоемъ цилиндрическихъ клѣтокъ съ кутикулярнымъ, пронизаннымъ порами краемъ на наружной сторонѣ; между ними находятся перципирующія (чувствительныя) клѣтки съ волосковидными окончаніями, особенно многочисленныя на переднемъ концѣ и усикахъ, и одноклѣточные слизистыя железы (бокаловидныя клѣтки). Перципирующія клѣтки часто образуютъ группы, напоминающія собой концевыя нервныя почки позвоночныхъ (см. главу VIII). Пористая кутикула представляетъ собой послѣдній остатокъ мерцательнаго покрова, отсутствующаго у взрослого ланцетника. Тонкій прозрачный слой, подстилающій эпидермисъ, разсматривается,

какъ основная перепонка, выдѣляемая самими клѣтками эпителия, а затѣмъ идетъ нижній слабо развитой слой соединительно-тканнаго характера (*corium*).

Мускулатура, главнымъ образомъ, сводится къ двумъ боковымъ продольнымъ мускуламъ. Каждый изъ нихъ состоитъ изъ двухъ частей: спинной и брюшной. Обѣ состоятъ изъ большого числа косыхъ мускульныхъ метамеръ, или міомеръ, встрѣчающихся подь острымъ угломъ на раздѣляющей ихъ линіи,

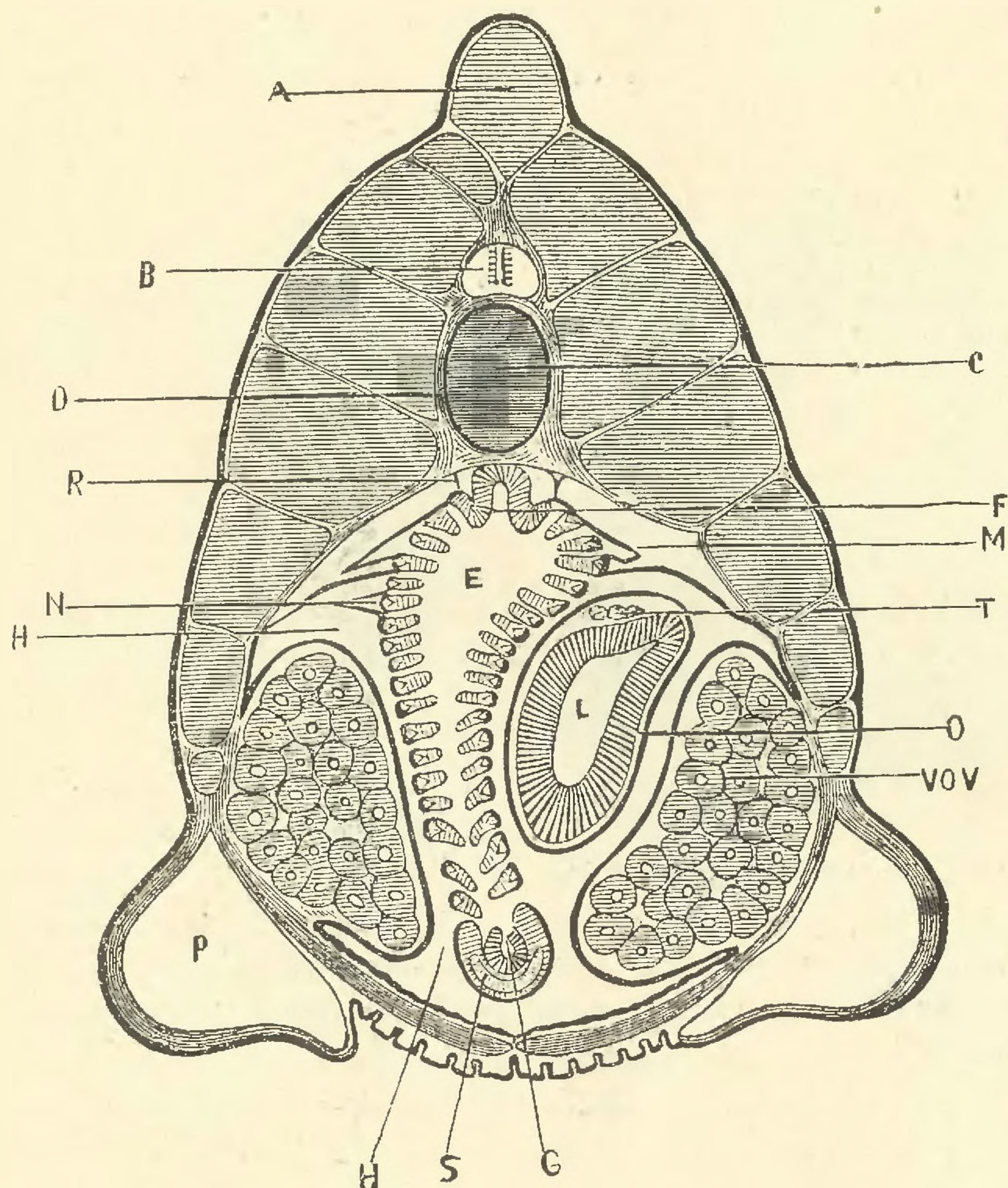


Рис. 7. Поперечный разрѣзь *Amphioxus lanceolatus* въ задней части жаберной области. А — опорный скелеть спинного плавника; В — нервная трубка; С — спинная струна; D — ее оболочка; Е — жаберная полость; F — наджаберный желобокъ; G — поджаберный желобокъ, или эндостиль; H — перибранхiальная полость; I — печеночный выступъ кишечника; M, N, O, P — отдѣлы полости тѣла; R — корни аорты; S — пульсирующее расширение жаберной артеріи; T — печеночныя вены; VOV — яичникъ. По Милльс-Маршаллю

или боковой линіи; между міомерами находятся соединительно-тканныя прослойки — міокоммы, отходящія отъ отдѣвляющаго хорду соединительно-тканнаго футляра (рис. 5 и 7). На брюхѣ находится сплошная поперечная мышца.

Скелеть ланцетника представленъ хордой и соединительной тканью. Хорда представляетъ плотный шнуръ, состоящій изъ клѣтокъ, которыя подверглись вакуолярному перерожденію, и въ которыхъ, вслѣдствіе сильнаго развитія ва-

куоль, ядро съ протоплазмой отбѣснено къ одной сторонѣ. Ядра, главнымъ образомъ, собраны около верхняго и нижняго края хорды, гдѣ находится по каналу, тянущемуся вдоль хорды и наполненному жидкимъ содержимымъ, сравнимымъ съ лимфой позвоночныхъ. Сверху хорда одѣта безструктурной оболочкой, выдѣляемой клѣтками самой хорды и образующей влагалище хорды (иначе *elastica*). (Rolph, 1876; Львовъ, 1891).

Соединительная ткань образуетъ футляръ кругомъ хорды, затѣмъ продолжается вверхъ и образуетъ второй футляръ кругомъ нервной трубки. Отъ спинной поверхности этого футляра отходятъ соединительно-тканые лучи, под-

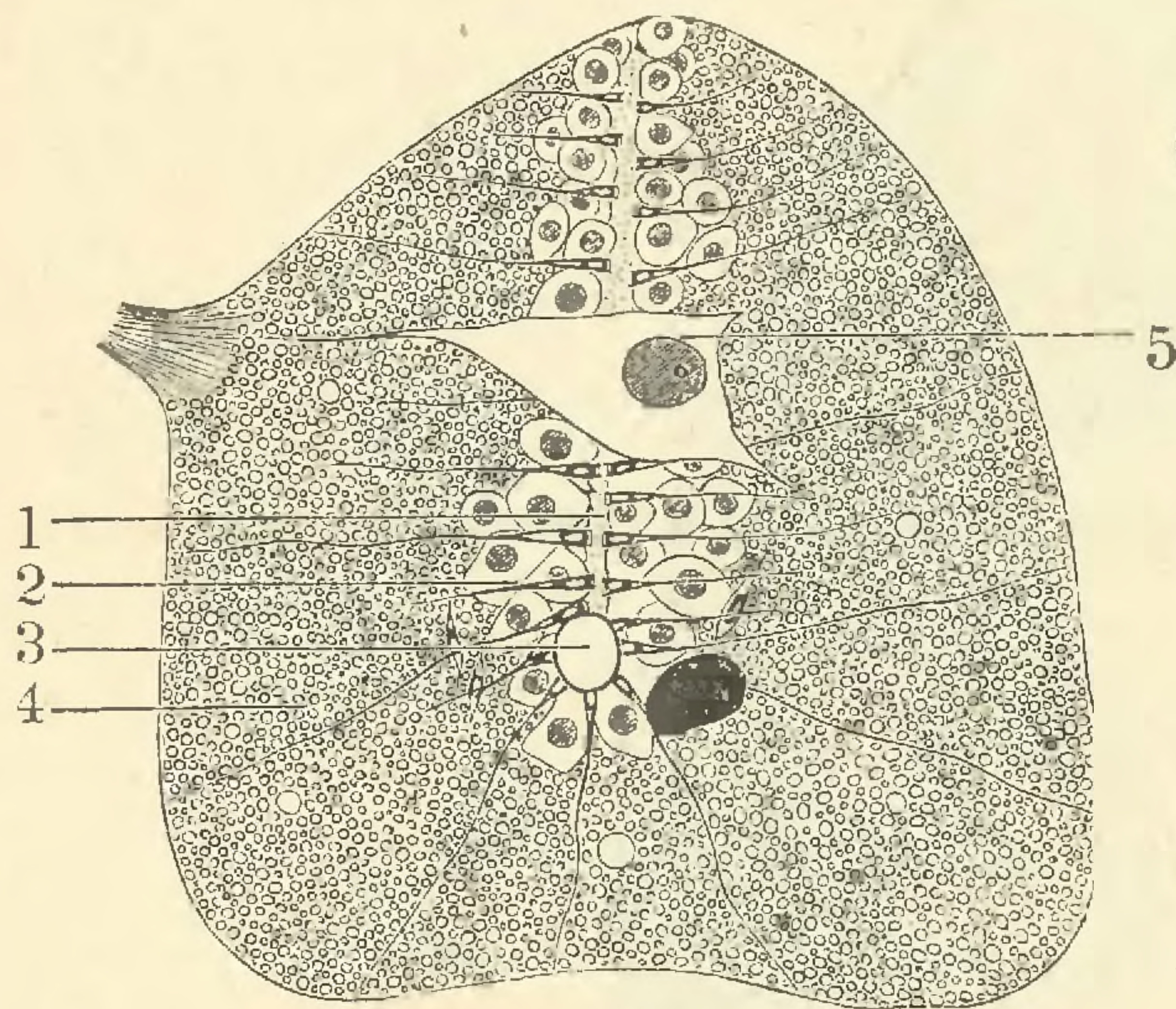


Рис. 8. Поперечный разрѣзъ мозговой трубки молодого *Amphioxus lanceolatus*. 1—срединная щель; 2—слой нервныхъ клѣтокъ; 3—центральный каналъ; подъ нимъ справа пигментная клѣтка; 4—слой нервныхъ волоконъ; 5—гигантская нервная клѣтка. По Гатчеку.

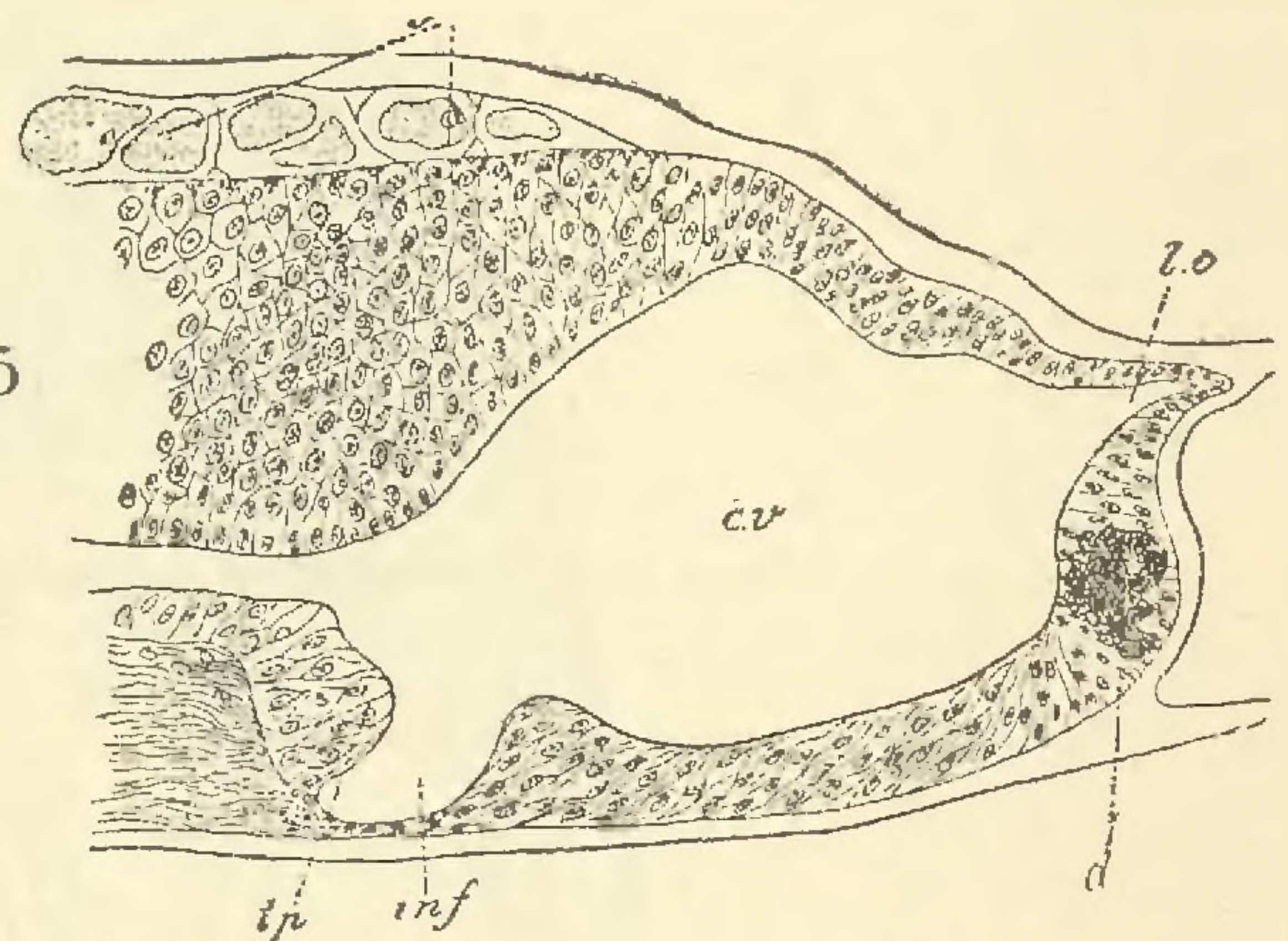


Рис. 9. Сагиттальный разрѣзъ черезъ переднюю часть нервной трубки молодого *Amphioxus lanceolatus*. cv—переднее расширение; e—пигментное пятно; ge—ганглиозныя (свѣточувствительныя?) клѣтки спинной стороны; inf—углубленіе, соответствующее воронкѣ (*infundibulum*); lo—непарная обонятельная лопасть; tr—выступъ позади воронки (*tuberculum posterius*). По Кунфферу.

пирающіе спинной плавникъ и раздѣленные одинъ отъ другого полосками, тоже сравнимыми съ лимфатическими. Участокъ соединительной ткани, окружающій хорду и нервную трубку, можетъ быть названъ скелетороднымъ или скелетогеннымъ слоемъ, такъ какъ онъ соответствуетъ тому слою соединительной ткани у позвоночныхъ, въ которомъ развиваются позвонки и нѣкоторыя другія кости.

Въ связи съ скелетогеннымъ слоемъ стоятъ миокоммы, раздѣляющія продольную мускулатуру на сегменты, а равно соединительно-тканый слой, подстилающій перитонеальный эпителий вторичной полости тѣла. Миокоммы на периферіи стоятъ въ связи съ глубокими слоями подкожной соединительной ткани. Точное представленіе о соотношеніи всѣхъ этихъ частей можетъ быть дано только на основаніи данныхъ исторіи развитія (стр. 23).

Центральная нервная система является у ланцетника въ видѣ нервной трубки, которая содержитъ каналъ (*canalis centralis*), выстланный энтелиемъ (*ependyma*) и сообщающійся съ поверхностью органа посредствомъ узкой срединной щели (рис. 8), такъ что, строго говоря, нервная система имѣетъ форму не замкнутой трубки, а желобка съ тѣсно сближенными краями. Хотя, при отсутствіи черепа у ланцетника отсутствуетъ и головной мозгъ, но въ коническомъ выступѣ передняго конца мозговой трубки имѣется расширенная полость, въ ко-



Рис. 10. Передняя часть центральной нервной системы *Amphioxus lanceolatus*, видимая сверху. Между первой парой нервовъ—непарное пигментное пятно; пигментныя клѣтки просвѣчиваютъ далѣе на протяженіи нервной трубки. Со спинной стороны—смѣшанные нервы, съ брюшной—двигательные, отходящіе многими пучками.

По Шнейдеру.

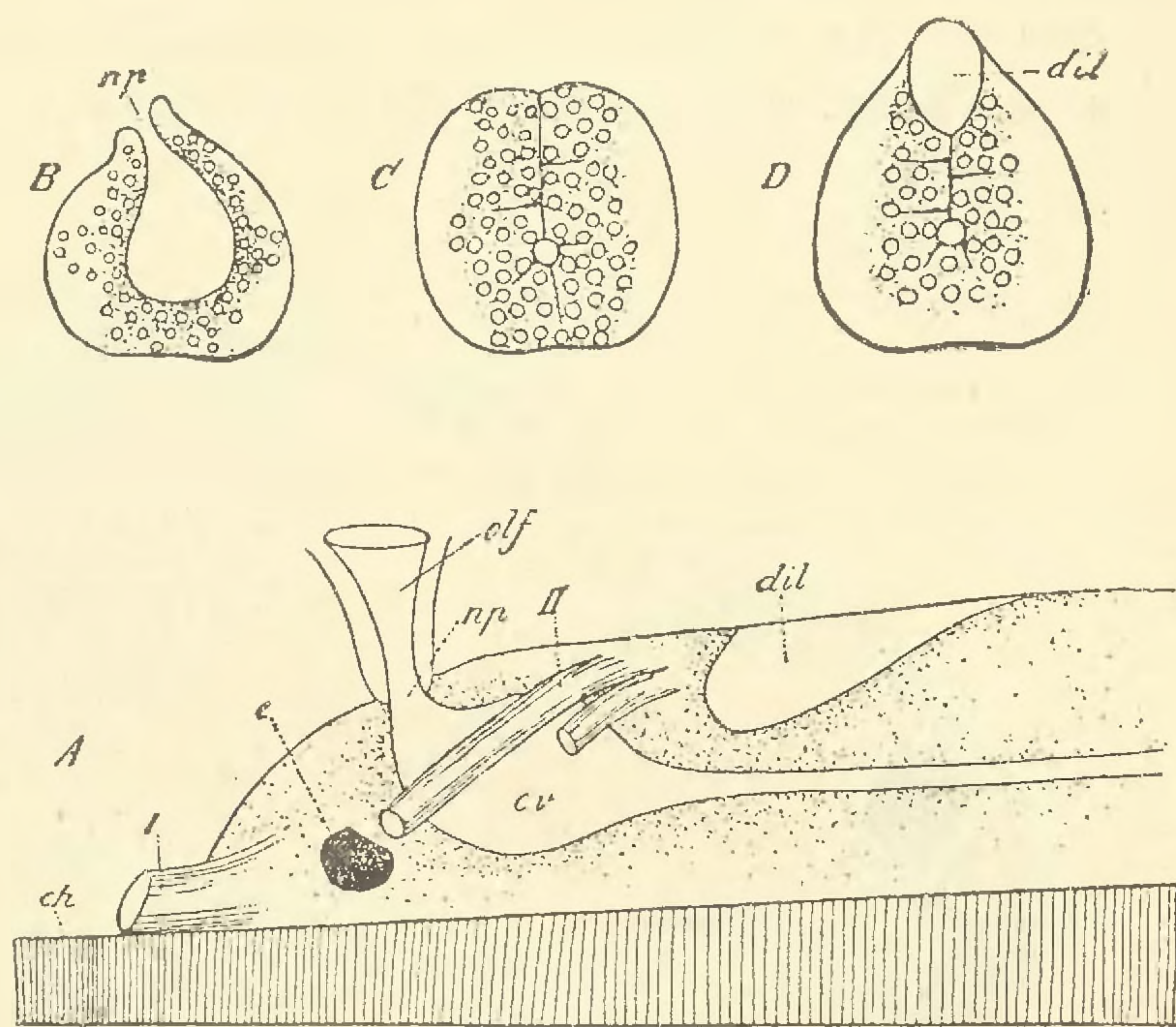


Рис. 11. А. Передняя часть нервной трубки молодого *Amphioxus lanceolatus*, В, С, D—поперечные разрѣзы черезъ переднюю часть ея: В—въ области невропоруса; D—въ области спинного расширенія (4-го желудочка). С—въ промежуткѣ между этими областями (область Сильвіева водопровода). ch—хорда; cu—переднее расширеніе, или 3-й желудочекъ; dil—спинное расширеніе, или 4-й желудочекъ; e—пигментное пятно; np—невропорусъ; olf—обонятельная ямка; I, II—двѣ переднія пары нервовъ. По Гатчеку.

торой можно видѣть гомологъ третьяго желудочка позвоночныхъ, тѣмъ болѣе, что у молодыхъ экземпляровъ на его нижней поверхности находится выступъ, вѣроятно, соответствующій воронкѣ (*infundibulum*), лежащей у позвоночныхъ на днѣ третьяго желудочка (рис. 9). У взрослого ланцетника на задней стѣнкѣ воронки развивается утолщеніе, которое по аналогіи съ позвоночными можетъ быть названо *tuberculum posterius*. По Воеске (1902), оно состоитъ изъ высокихъ цилиндрическихъ клѣтокъ съ волосками на внутренней поверхности и имѣетъ характеръ органа чувствъ. Во всякомъ случаѣ, у взрослого ланцетника полость воронки не выражена (рис. 12). Далѣе кзади наблюдается у ланцетника еще расширеніе срединной щели нервной трубки, которое приравниваютъ 4-му

желудочку, или ромбовидальной ямкѣ позвоночныхъ (рис. 11), а каналъ, соединяющій его съ 3-мъ желудочкомъ, сравниваютъ съ Сильвиевымъ водопроводомъ. Въ эмбриональномъ состояніи со спинной стороны переднее расширение, свободно открываясь наружу, образуетъ невропоръ (*neuroporus*). Невропоръ позже открывается на днѣ небольшой рѣсничной ямки, которая у взрослого сдвинута на лѣвую сторону, и къ которой подходитъ нервъ (ямка Келликера). Ямка эта считается за органъ обонянія. У вполне взрослой формы нервная трубка на своемъ переднемъ концѣ вполне замкнута, а обонятельный нервъ беретъ начало отъ полого непарнаго выступа 3-го желудочка, или обонятельной лопасти. Какъ на зачатокъ непарнаго глаза, указываютъ на пигментное пятно, лежащее на передней стѣнкѣ

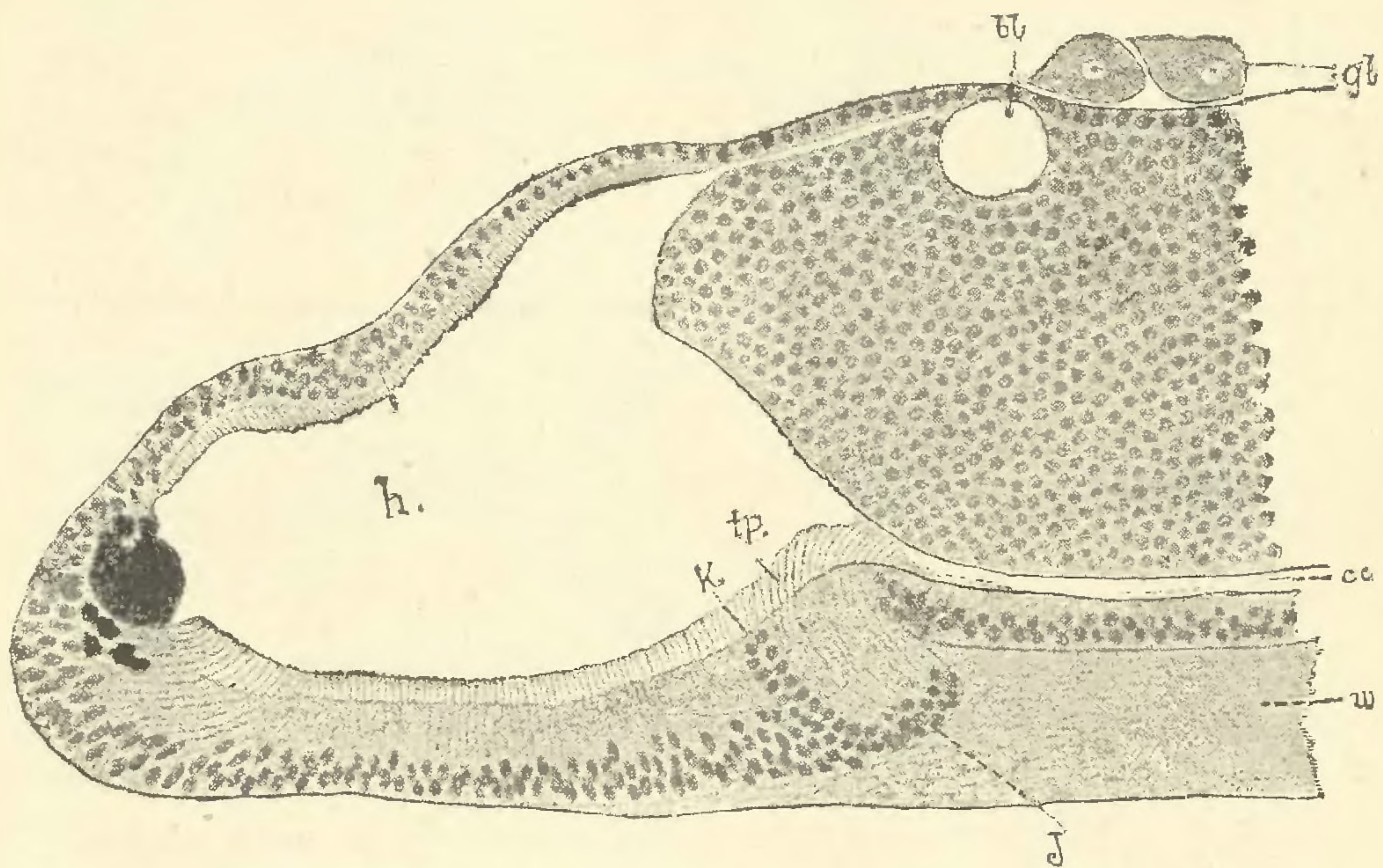


Рис. 12. Сагиттальный разрѣзъ передней части нервной трубки взрослого *Amphioxus lanceolatus*. bl—заднее расширение центрального канала на спинной сторонѣ; cc—центральный каналъ; gl—ганглиозныя (свѣточувствительныя?) кѣтки спинной стороны; h—переднее расширение; k—слѣдъ полости воронки (J); tp—*tuberculum posterius*; w—волокнистая часть сplanchnic tube. По Кунфферу.

того-же желудочка подъ обонятельной лопастью. Кѣтки, выстилающія центральный каналъ, даютъ въ толщу стѣнокъ отростки, играющіе роль опорныхъ элементовъ, т.-е. невроглии. Кромѣ обыкновенныхъ ганглиозныхъ кѣтокъ малой и средней величины въ центральной нервной системѣ ланцетника описаны (Rohde, 1888) гигантскія мультиполярныя кѣтки (рис. 8), лежащія въ передней и задней части нервной трубки и расположенныя въ опредѣленномъ порядкѣ; отъ нихъ отходятъ гигантскія волокна, направляющіяся отъ переднихъ кѣтокъ къзади, отъ заднихъ къпереди.

Отъ центральной нервной системы берутъ начало **периферическіе нервы**, причемъ нервы правой и лѣвой стороны отходятъ не противъ другъ друга, а чередуясь, что стоитъ въ связи съ асимметричнымъ положеніемъ миокоммъ правой и лѣвой стороны, исключая, впрочемъ, лишь нервовъ двухъ переднихъ паръ,

имѣющихъ супротивное положеніе. Эти обѣ пары, не имѣющія соответствующихъ двигательныхъ вѣтвей, считаютъ за головныя, а всѣ прочія—за спинномозговья (рис. 10). Аналогія съ периферической нервной системой позвоночныхъ замѣчается здѣсь въ томъ, что чувствительные нервы, отходящіе у послѣднихъ верхними корешками, у ланцетника отходятъ со спинной поверхности нервной трубки. Отходящіе же у позвоночныхъ нижними корешками двигательные нервы у ланцетника отходятъ съ брюшной стороны, но не въ видѣ одного пучка, а каждый нѣсколькими пучками и при томъ чередуясь съ чувствительными, такъ

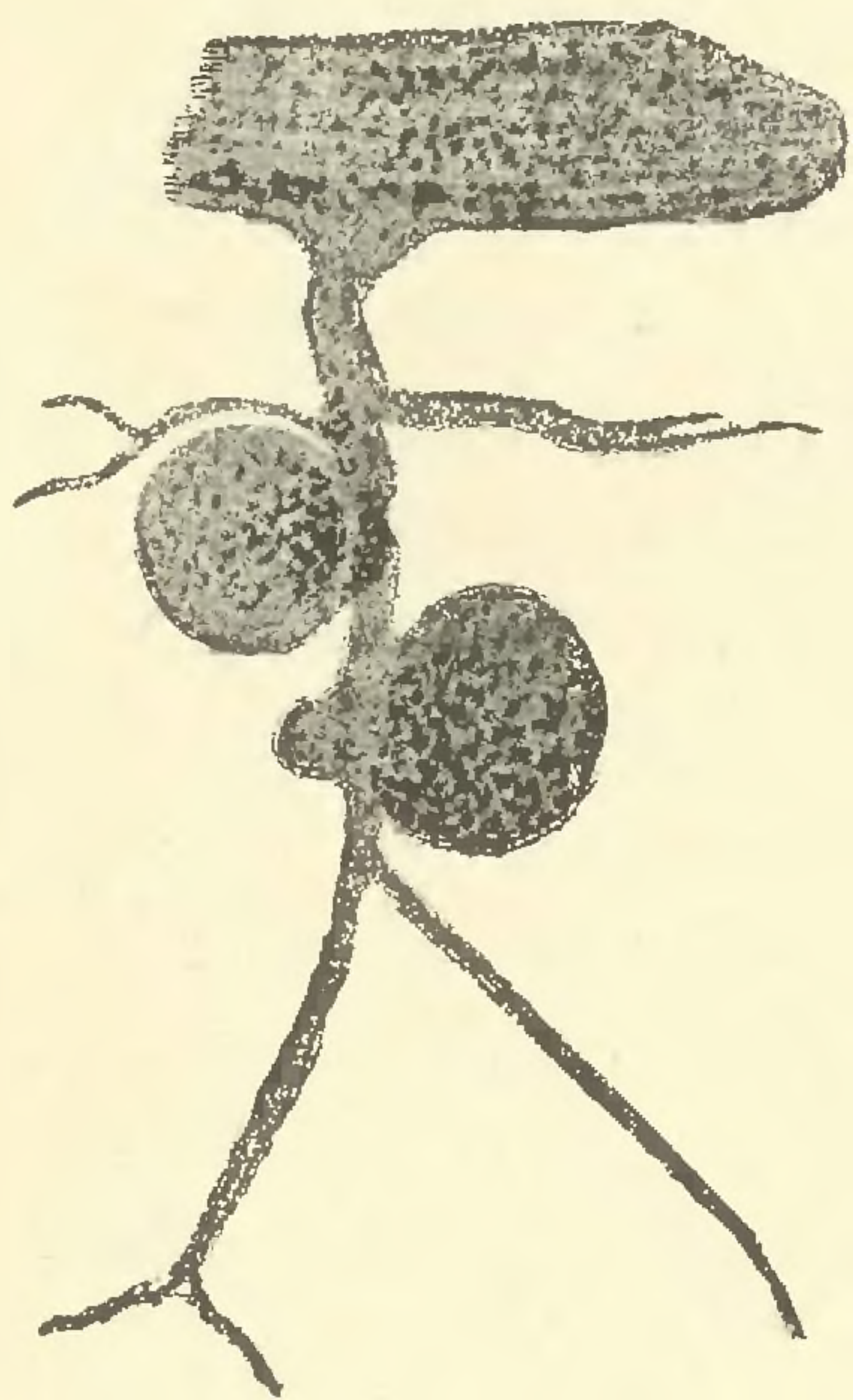


Рис. 13. Гангліозныя клѣтки на протяженіи спинного нерва *Amphioxus lanceolatus*. По Догелю.

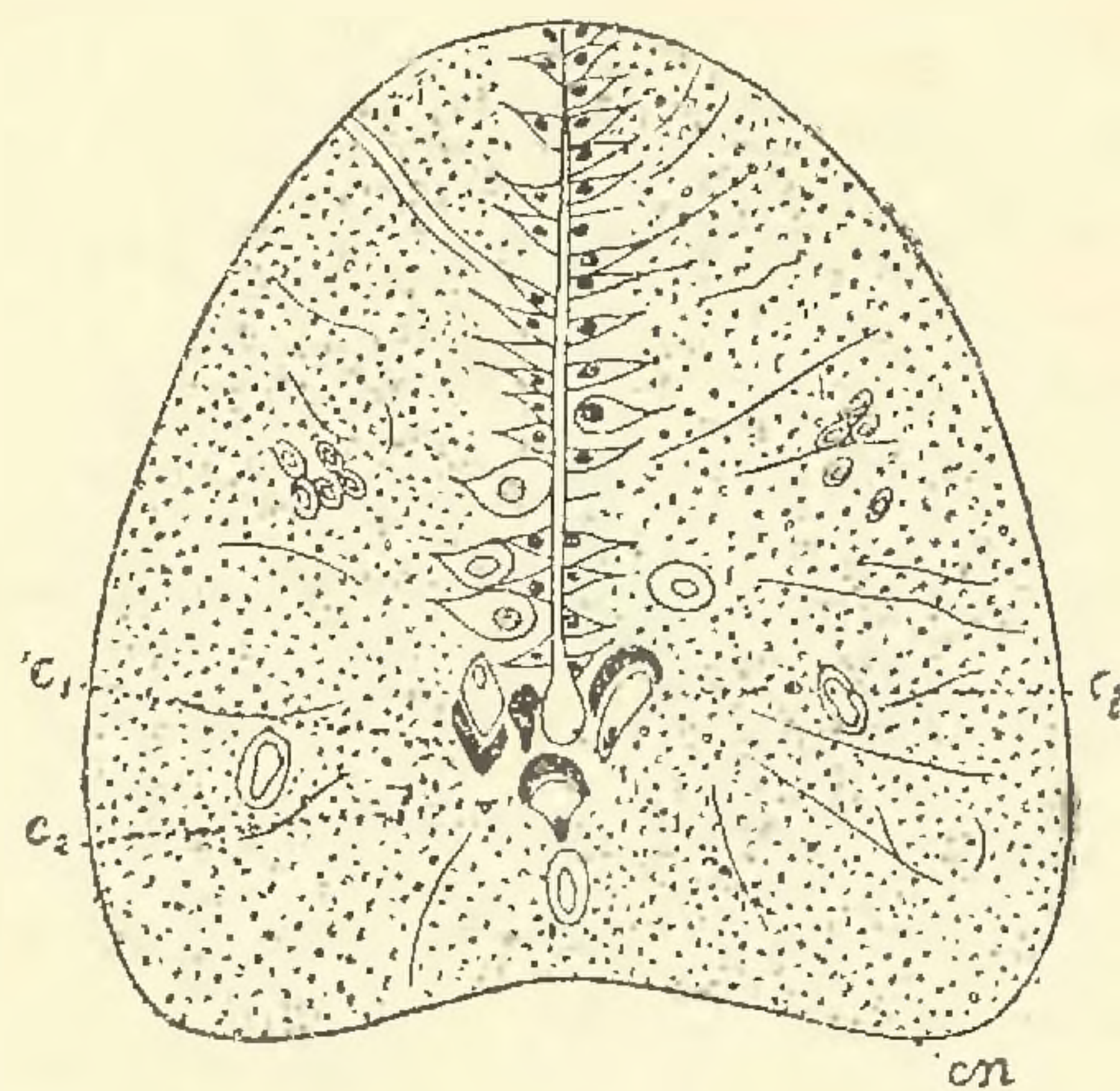


Рис. 14. Поперечный разрѣзъ нервной трубки *Amphioxus lanceolatus*; сп—центральный каналъ; с₁—с₃—глазоподобные органы. По Гессе изъ Делажа.

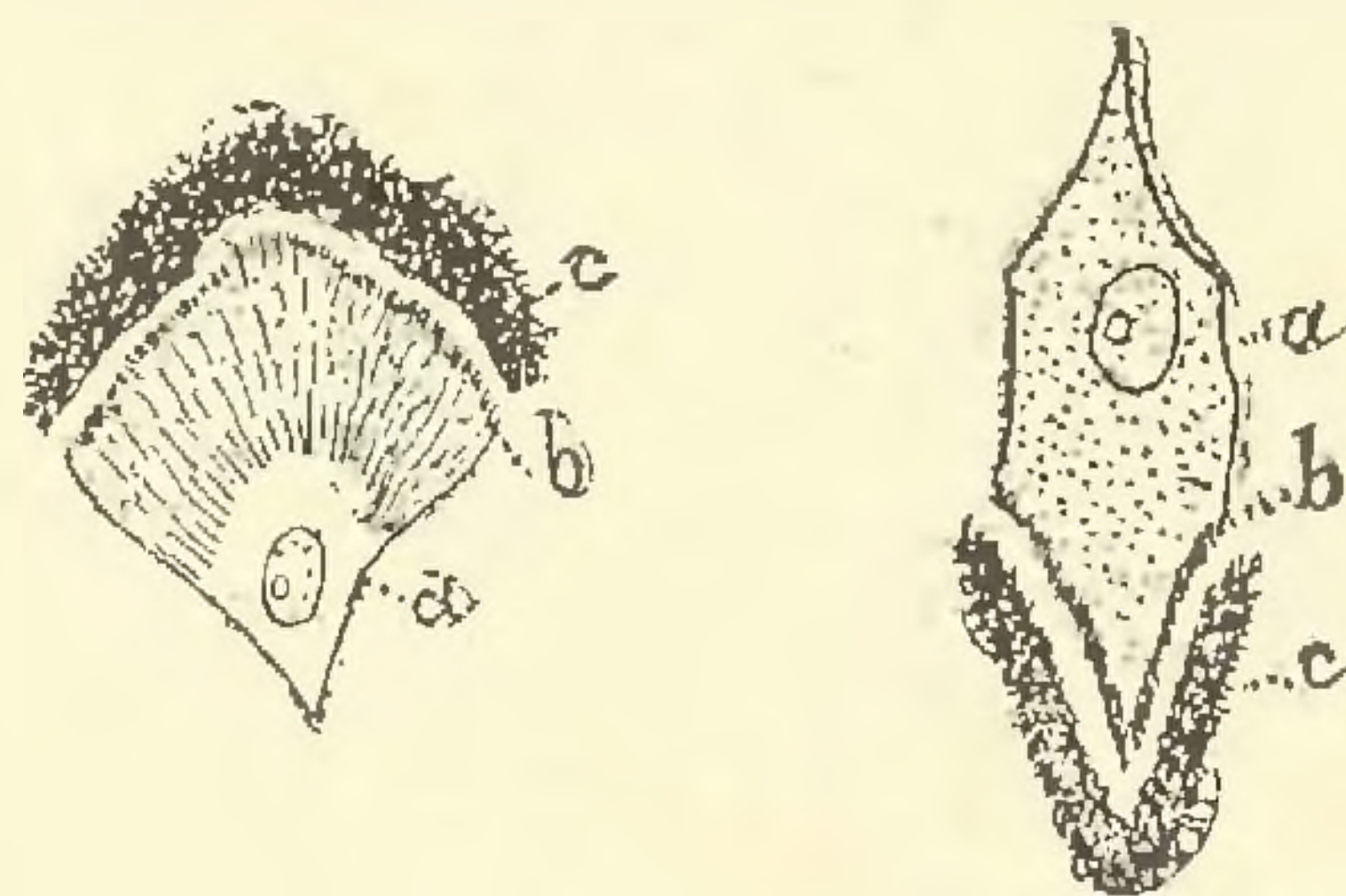


Рис. 15. Глазоподобные органы изъ центральной системы *Amphioxus lanceolatus*. а—перципирующая клѣтка; в—слой палочковидныхъ окончаній; с—пигментная клѣтка. По Гессе изъ Делажа.

что на разрѣзѣ справа, напр., видимъ спинной нервъ, а слѣва — ему соответствующій—брюшной. Соединенія спинныхъ и брюшныхъ вѣтвей въ одинъ смѣшанный нервъ, имѣющаго мѣсто почти у всѣхъ позвоночныхъ, здѣсь не происходитъ. Впрочемъ, спинные нервы у ланцетника, какъ у позвоночныхъ, смѣшанной природы и содержатъ также и двигательныя волокна. При основаніи какъ спинныхъ, такъ и брюшныхъ вѣтвей, по выходѣ ихъ изъ толщи міокоммъ, имѣются крупныя грушевидныя клѣтки (рис. 13), сравниваемыя нѣкоторыми (Догель, 1902) со спинными гангліями позвоночныхъ (см. главу VII).

Органы чувствъ, кромѣ вышеописанныхъ обонятельной ямки, непарнаго

глазоподобнаго скопленія пигмента и перципирующихъ клѣтокъ въ кожѣ, иногда расположенныхъ группами, представлены еще особыми аппаратами, залегающими въ стѣнкѣ нервной трубки и, по мнѣнію ихъ описавшаго Гессе (Hesse, 1898), свѣточувствительными (рис. 14). Каждый такой аппаратъ состоитъ изъ пигментной клѣтки, имѣющей форму чашки, причемъ, по большей части, углубленная сторона чашки аппаратовъ, лежащихъ на лѣвой сторонѣ нервной трубки, обращена назадъ и влѣво, а на правой—впередъ и вправо. Въ углубленіи чашки сидитъ частью охваченная ею полигональная перципирующая клѣтка, имѣющая на своей обращенной къ пигментной чашкѣ сторонѣ пѣжные палочкообразные придаточки (рис. 15). Въ передней части нервной трубки найдены такія же клѣтки, лежащія на ея спинной поверхности, но не сопровождающіяся пигментными (рис. 9 и 12). Нѣкоторыми эти клѣтки тоже считаются свѣточувствительными (Joseph, 1904). На верхней стѣнкѣ ротовой полости лежитъ еще мерцательная ямка (ямка Гатчека), которая считается то за вкусовую, то тоже за обонятельную. Однако, строеніе, типичное для органа чувствъ, для этой ямки не доказано. Повидимому, она составляетъ лишь часть мерцательнаго аппарата, представленнаго двумя боковыми мерцательными бороздками, сходящимися на днѣ ротовой полости. Такой же мерцательный кольцевой желобокъ имѣется и въ передней части жаберной полости оболочниковъ, причемъ также имѣется и мерцательная ямка, но у оболочниковъ въ нее открывается особая железа, которой нѣтъ у ланцетника (van-Wijhe, 1901).

Органы пищеваренія представляютъ собой слѣдующія части: ротовую полость; жаберную часть, или пищеvodъ; расширенную среднюю часть, которую иногда не совсѣмъ правильно называютъ желудкомъ и отъ которой отходить справа и впередъ въ видѣ отростка слѣпой мѣшокъ—гомологъ печени; заднюю постепенно суживающуюся часть—кишку (рис. 5, 6 и 7). Этотъ мѣшокъ отличается отъ печени позвоночныхъ животныхъ тѣмъ, что онъ полый; но мы увидимъ въ свое время, что и у позвоночныхъ въ эмбриональномъ состояніи печень является въ видѣ полого отростка. Эпителіальныя клѣтки печеночнаго мѣшка, въ извѣстную стадію развитія животнаго, размножаясь amitotически, отдѣляютъ отъ себя клѣтки, попадающія въ полость кишечника (Zagnik, 1905). Явленіе это, вѣроятно, имѣетъ значеніе для пищеваренія, а можетъ быть связано и съ процессами выдѣлительнаго характера, въ которыхъ печень принимаетъ участіе и у ланцетника (см. стр. 18). Пищеварительные органы открываются наружу черезъ задній проходъ, снабженный кольцевой мышцей, или сфинктеромъ.

Ротовая полость отдѣлена отъ жаберной части складкой слизистой оболочки, *v. lnt*, въ толщѣ которой залегають круговая мышца, коей волокна, однако, прерваны на брюшной сторонѣ. Ротовая полость, какъ и весь кишечный путь, выстлана мерцательнымъ эпителиемъ. Особеннаго вниманія заслуживаетъ жаберная часть. Она пронизана многочисленными (до 180 паръ), косо лежащими жаберными щелями, черезъ которыя вода изъ жаберной части кишечника поступаетъ въ особую полость, окружающую кишечникъ на значительномъ протя-

женіи и посящую названіе околожаберной, или перибранхіальной, а изъ нея черезъ жаберную пору наружу. Впрочемъ, перибранхіальная полость тянется въ видѣ двухъ полыхъ выступовъ и позади жаберной поры, а правый изъ этихъ выростовъ доходитъ почти до задняго прохода. Простѣнки между жаберными щелями поддерживаются плотными, состоящими изъ склеенныхъ эластическихъ волоконъ палочками, соединенными между собой поперечными перемычками и образующими подобіе рѣшетки (рис. 19). Перемычки же, естественно, залегаютъ въ перегородкахъ, раздѣляющихъ жаберныя щели въ горизонтальномъ направленіи на участки, или звенья.

На спинной сторонѣ жаберной части, на срединной линіи, имѣется желобокъ, коего эпителий несетъ болѣе длинныя мерцательныя волоски и который называется наджабернымъ. На брюшной срединной линіи жаберной части лежитъ тоже желобокъ—поджаберный, или эндостиль, который кромѣ мерцательныхъ клѣтокъ, коихъ волоски наиболѣе длинны по срединной линіи, содержитъ четыре ленты железистыхъ клѣтокъ (рис. 7 и 16). Комочки слизи, выдѣляемые этими клѣтками, поднимаются мерцательными волосками въ полость кишечника; къ комкамъ прилипаютъ пищевыя частицы, взвѣшенныя въ водѣ и гонимыя дѣятельностью мерцательныхъ волосковъ дальше по кишечнику, извлекая такимъ образомъ изъ массы воды, проходящей черезъ ротъ въ жаберныя отверстія, пищевыя частицы.

Органъ этотъ вполне соотвѣтствуетъ эндостиллю оболочниковъ. Такимъ образомъ передняя часть кишечника у безчерепныхъ, такъ-же какъ у оболочниковъ, кишечно-жаберныхъ и позвоночныхъ, приспособлена къ водному дыханію.

Органы кровообращенія, содержащія кровь, безцвѣтную, съ очень малымъ количествомъ бѣлыхъ, а по нѣкоторымъ даже и красныхъ клѣтокъ (Rohon, 1882), представлены слѣдующими сосудами. На брюшной сторонѣ въ передней части тѣла кровь направляется впередъ по непарному сосуду, проходящему подъ эндостилемъ и дающему съ обѣихъ сторонъ боковые сосуды въ простѣнки между жаберными щелями (рис. 17). Сосудъ этотъ можетъ быть названъ жаберной артеріей, или, по сравненію съ позвоночными, брюшной или восходящей аортой (*aorta ventralis s. ascendens*). Боковые сосуды, несущіе венозную кровь въ жаберныя простѣнки, гдѣ она окисляется, снабжены при основаніи пульсирующими расширеніями (*bulbilli*). Пройдя жаберныя простѣнки, сосуды эти, которые могутъ быть названы жаберными дужками, соединяются съ каждой стороны въ сосудъ, несущій кровь къзади, но продолжающійся и въ самый передній конецъ животнаго въ видѣ небольшой вѣточки, сравниваемой съ сонными артеріями (*carotides*), несущими кровь къ головѣ позвоночныхъ. Вѣточки правой и лѣвой

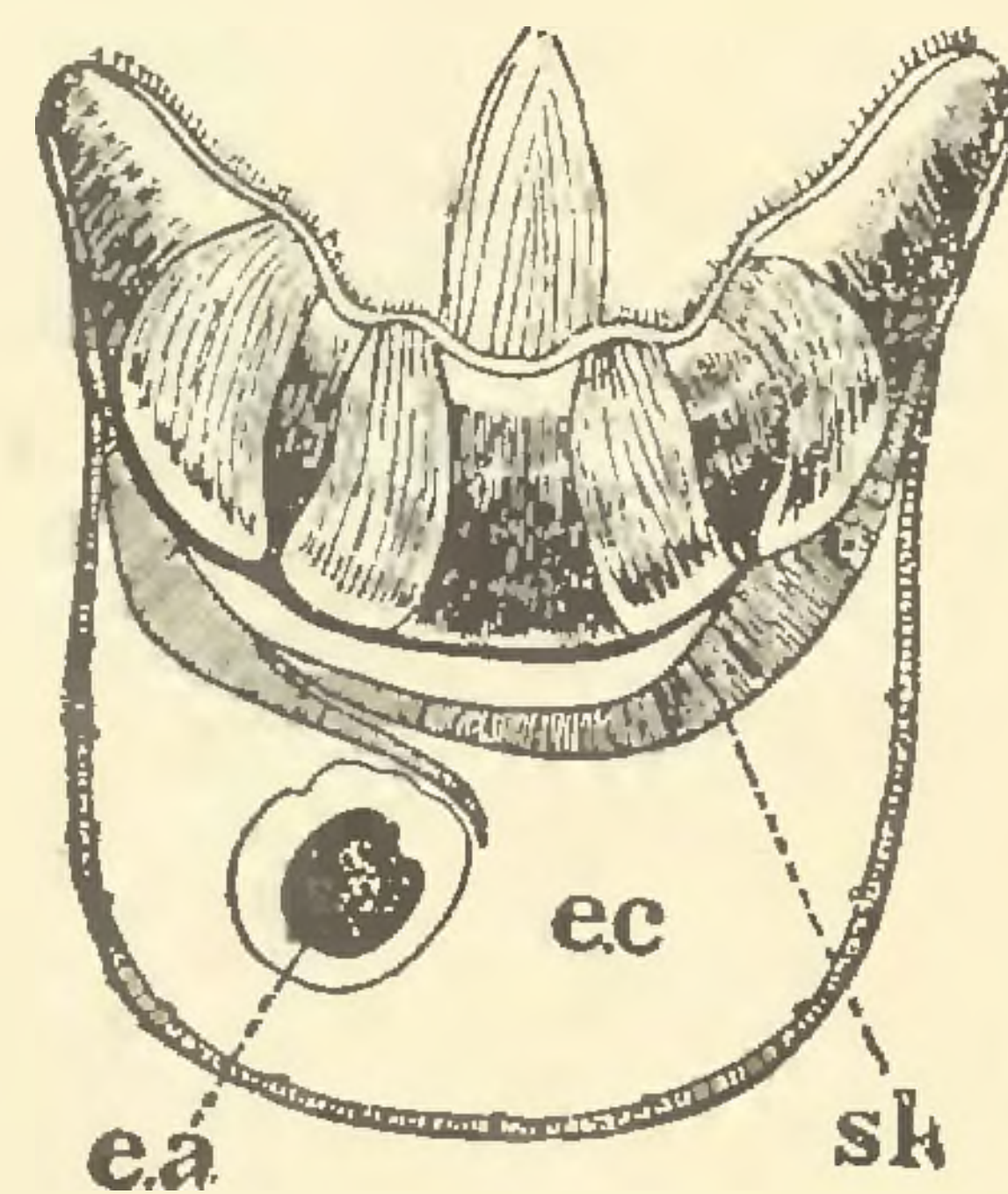


Рис. 16. Поджаберный желобокъ, или эндостиль, *Amphioxus lanceolatus* въ поперечномъ разрѣзѣ. ea — брюшная зорты; ec—субэндостильная часть целома; sk—скелетныя части жабернаго аппарата. По Рэ Ленкстеру изъ Willey.

стороны соединены поперечной анастомозой. Два спинныхъ сосуда, или корни аорты (*radices aortae*), соединяются въ спинную или нисходящую аорту (*aorta*

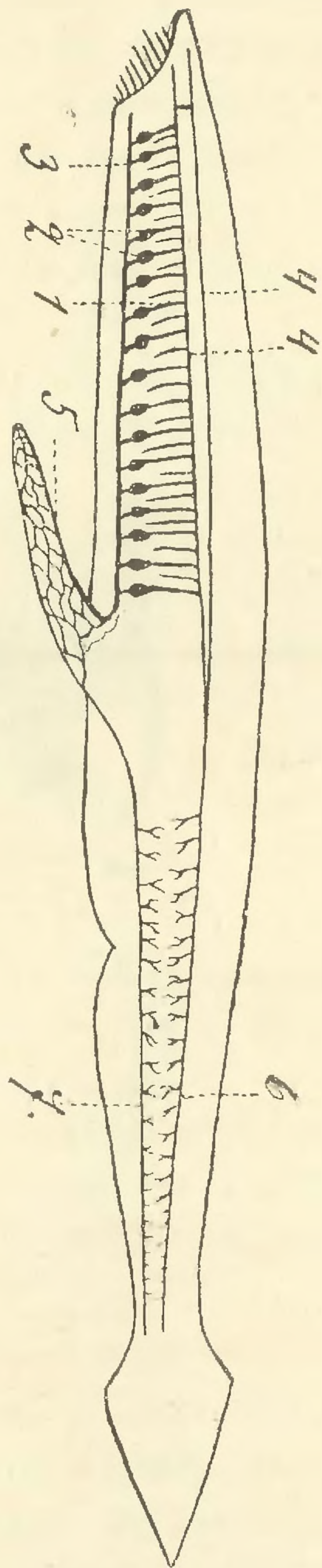


Рис. 17. Схема кровообращенія *Amphioxus lanceolatus* въ профиль. 1 — жаберныя дужки; 2 — пульсирующія расширения при ихъ основаніи 3 — жаберная артерія, или брюшная аорта; 4—корни аорты; 5—печеночная вена; 6—аорта спинная; 7—подкишечная вена. Изъ Делажа; частью видоизмѣнено.

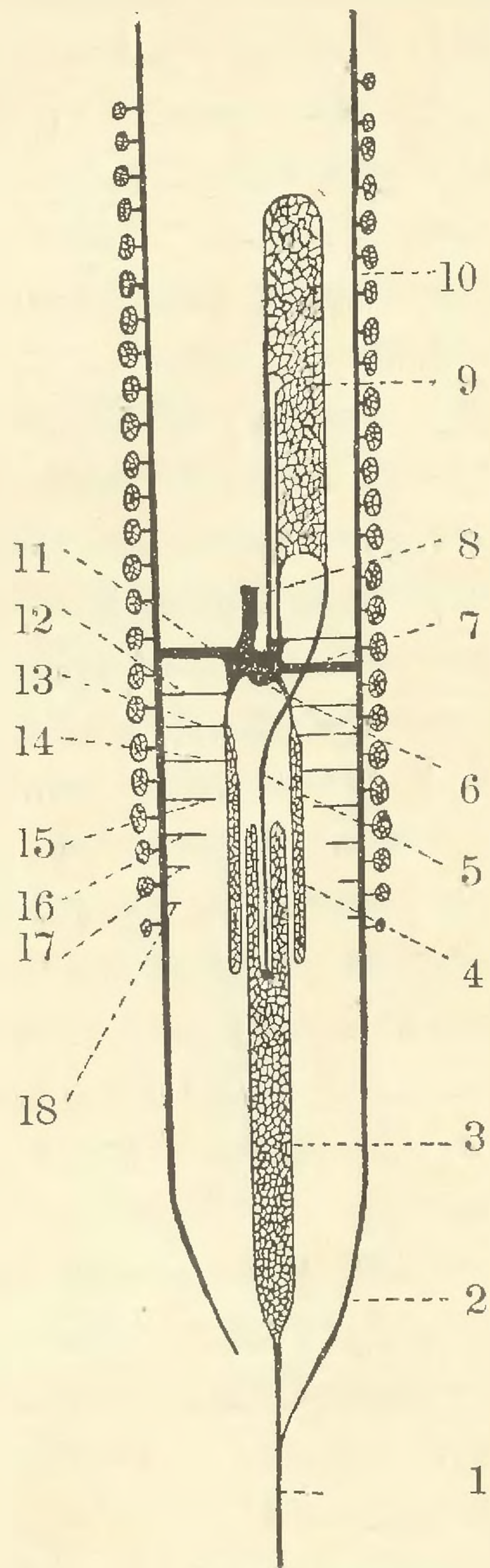


Рис. 18. Схема венозной системы *Amphioxus lanceolatus*. 1—хвостовая вена; 2—задняя кардинальная; 3—лакуны въ стѣнкѣ кишечника; 4—лакуны въ стѣнкѣ перибранхіальной полости; 5—подкишечная вена; 6—венозный синусъ; 7—Кювьеровъ протокъ (правый); 8—вена печеночнаго мѣшка; 9—лакуны въ стѣнкѣ печеночнаго мѣшка; 10—передняя кардинальная вена; 11—Кювьеровъ протокъ (лѣвый); 12—18—метамерно расположенныя поперечныя вены. По Царлику.

dorsalis s. descendens), идущую по срединной спинной линіи почти до задняго конца тѣла и разбивающуюся на капилляры, собирающіеся потомъ въ подкишечную вену. Всѣ эти сосуды, по аналогіи съ позвоночными, составляютъ артеріальную

систему, хотя въ брюшной своей части она содержитъ кровь венозную. Венозная система (рис. 18) изучена сравнительно недавно и представляетъ, подобно артеріальной, большое сходство съ венозной системой позвоночныхъ. Непарная хвостная вена разбивается на массу капиллярныхъ лакунъ, обле-

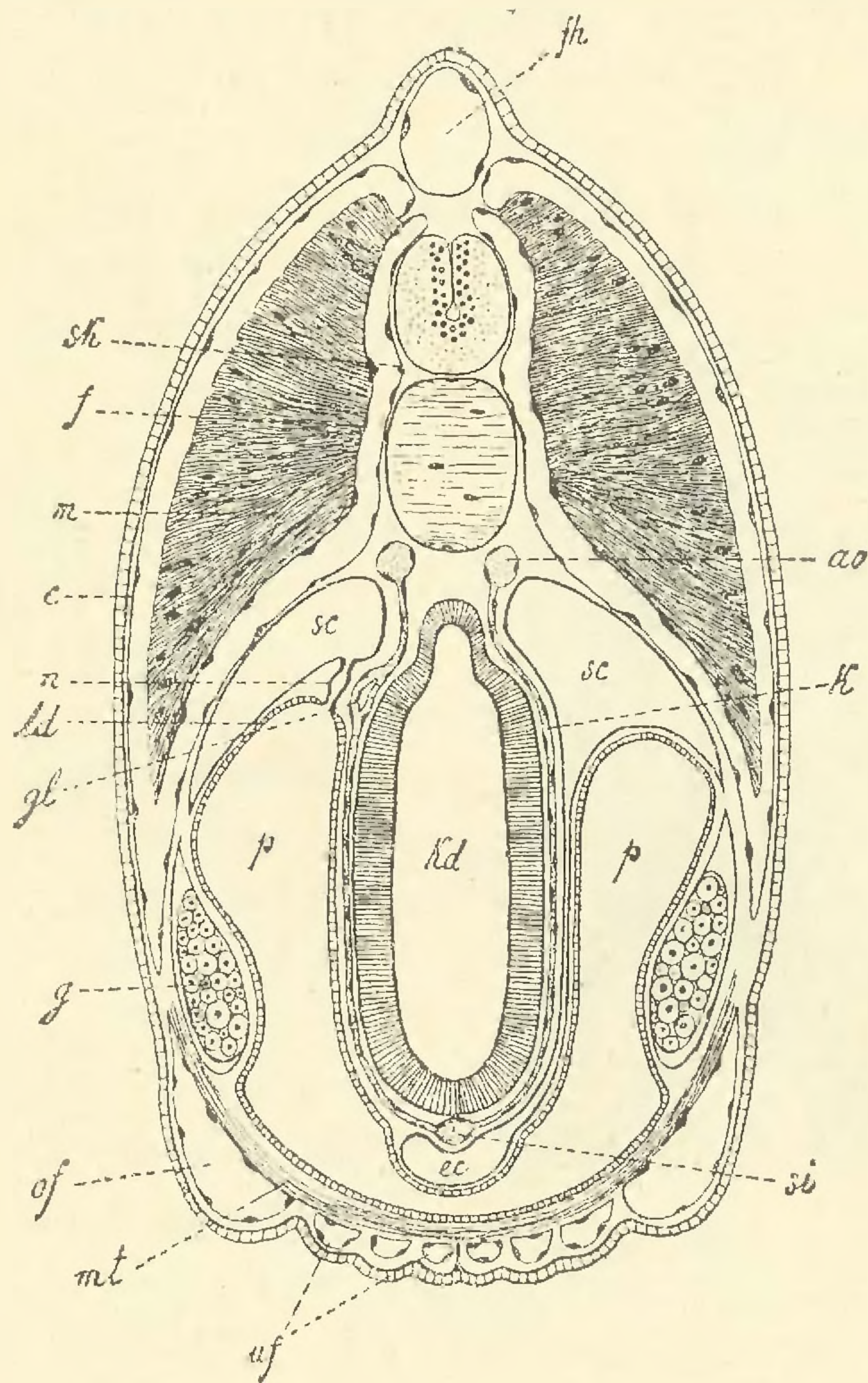


Рис. 19. Схематическій разрѣзь черезъ жаберную полость *Amphioxus lanceolatus*. Слева разрѣзь прошелъ черезъ вторичную жаберную дужку, справа черезъ первичную; ao—аорта; с—*corium*; ес—субэндостильный целомъ; f—слой, образующій миокоммы (фасци); h—лимфатическая полость въ спинномъ плавникѣ; g—гонады; gl—сѣть лакунъ около нефридіальной трубки (*glomerulus*); k—жаберный сосудъ, или дужка; kd—кишечникъ; ld—перегородка между целомической и перибранхіальной полостью; m—миотомъ; mt—поперечная брюшная мышца; n—нефридіальный каналъ; of—целомическія полости въ метанлевахъ; p—перибранхіальная полость; sc—субхордальный целомъ; si—жаберная артерія, или брюшная аорта; sk—скелетогенный слой; uf—лимфатическія полости подъ брюшной стѣнкой. По Бовери и Гатчеку изъ Коршельта и Гейдера.

кающихъ кишечникъ, а затѣмъ снова собирается въ лежащую подъ кишечникомъ вену — подкишечную (*v. subintestinalis*). Эта вена тянется къ печеночному мѣшку, гдѣ опять разбивается на массу капиллярныхъ лакунъ, напоминающихъ воротную систему позвоночныхъ (см. гл. X). Отъ печени кровь по печеночной венѣ (*v. hepatica*) собирается въ небольшое расширеніе—венозный синусъ (*sinus venosus*), образованный сліяніемъ двухъ поперечныхъ стволѣвъ—

Кювьеровыхъ протоковъ (*ductus Cuvieri*). Каждый изъ этихъ протоковъ образованъ слияніемъ двухъ залегающихъ въ стѣнкѣ тѣла венъ—одной передней и другой задней, называемыхъ, по аналогіи съ позвоночными, передними и задними кардинальными венами (*v. cardinales anteriores et posteriores*). Впереди венозный синусъ продолжается въ брюшную аорту. Кардинальныя вены принимаютъ кровь отъ лакунъ, окружающихъ половые органы и изъ поперечныхъ метамерно расположенныхъ венъ (Legros, 1902; Zagnik, 1905). Такимъ образомъ въ спинной аортѣ кровь идетъ спереди назадъ, а въ брюшной—сзади напередъ.

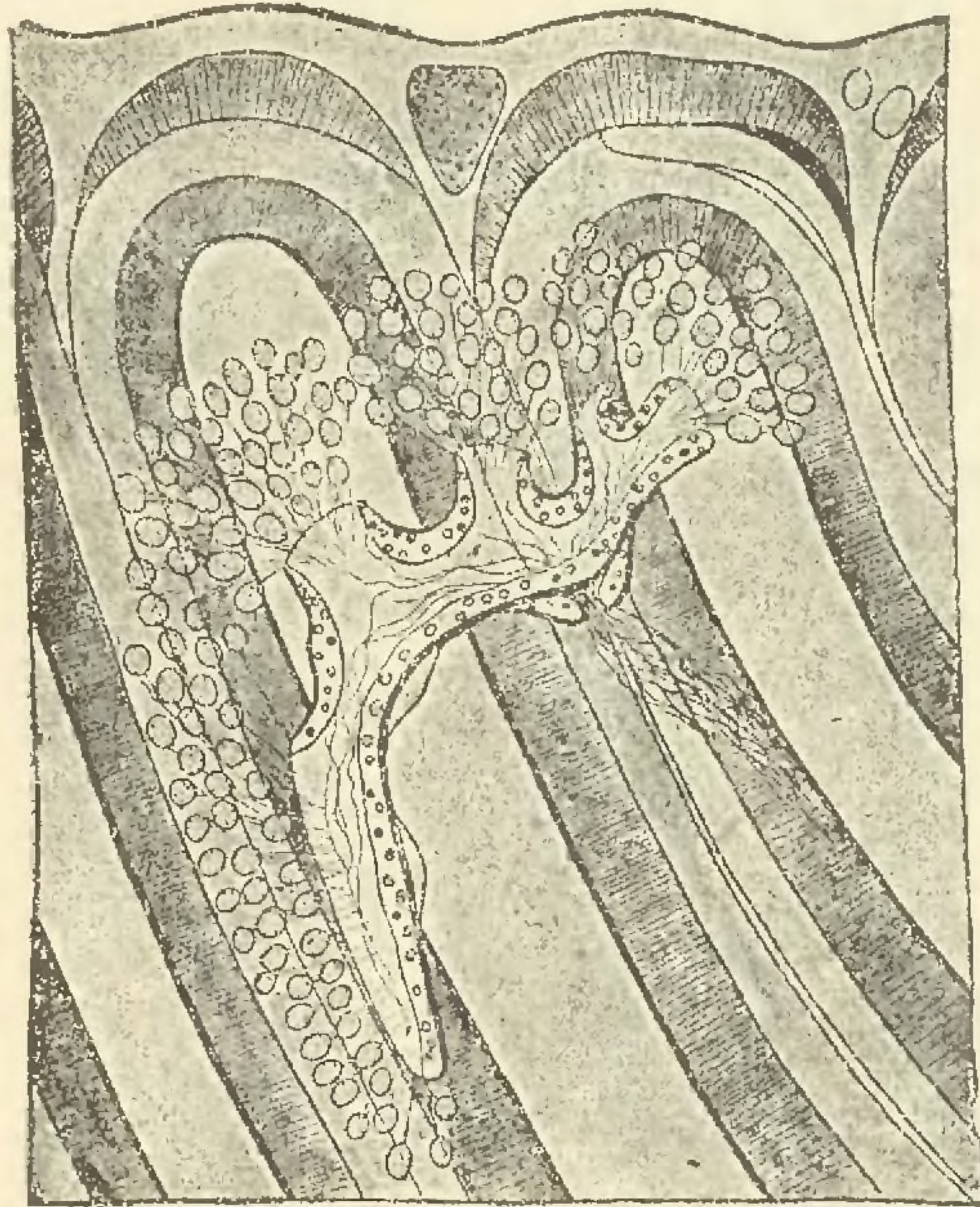


Рис. 20. Нефридіальная трубка лѣвой стороны *Amphioxus lanceolatus* вмѣстѣ съ частью стѣнки жабернаго отдѣла кишечника, въ которомъ видны жаберныя щели и залегающія между ними скелетныя образования. Темныя крупинки въ толщѣ стѣнки нефридіальной трубки представляютъ собой отложенія кармина. По Боверн.

Сердца нѣтъ и кровь движется, подчиняясь пульсаціи *bulbilli* и передней части брюшного сосуда, а равно и нѣкоторыхъ другихъ частей кровеносной системы. Лимфатическія пространства были указаны выше, но встрѣчаются и въ другихъ частяхъ тѣла, не представляя, однако, цѣльной системы.

Полость тѣла, или целомъ (*coeloma*), выстлана слоемъ плоскаго целотелія, или перитонеального эпителія, и не сегментирована. Въ задней части тѣла она окружаетъ кишечникъ кругомъ, а въ передней части она значительно отѣснена вслѣдствіе развитія околожаберной полости (см. ниже), такъ что въ передней части целомъ представленъ лишь отдѣльными участками, частью сообщающимися между собой, частью изолированными. Такъ въ боковыхъ складкахъ залегають по замкнутому участку целома (рис. 19). Подъ эндостилемъ лежитъ непарный участокъ целома и подъ хордой съ каждой стороны лежитъ по участку целома.

Эти участки—субэндостильный и субхордальные—сообщаются назади съ околкишечнымъ и между собой, а именно простѣнки между жаберными щелями (не всѣ, а черезъ одинъ, чему будетъ дано объясненіе ниже) содержатъ по целомическому каналу, сообщающему субэндостильный целомъ съ субхордальнымъ участкомъ соответствующей стороны. Весь целомъ выстланъ целотеліемъ, каждая клітка кося снабжена однимъ мерцательнымъ волоскомъ.

Органы выдѣлительныя представлены рядомъ короткихъ метамерно расположенныхъ мерцательныхъ нефридіальныхъ трубокъ, которыя однимъ концомъ открываются въ перибранхіальную полость, а другимъ при помощи нѣсколькихъ воронкообразныхъ отверстій, окруженныхъ особыми булавовидными клітками—

соленоцитами ¹⁾, въ субхордальный целомъ своей стороны (Boveri, 1902 и 1904; Goodrich, 1902) (рис. 19 и 20). Число трубокъ достигаетъ до 90 паръ, причеъ на каждыя двѣ сосѣднія жаберныя щели съ каждой стороны приходится одна трубка. Въ первую пару жаберныхъ щелей открывается своя пара нефридіальныхъ канальцевъ (van Wijhe, 1901), которая можетъ быть названа

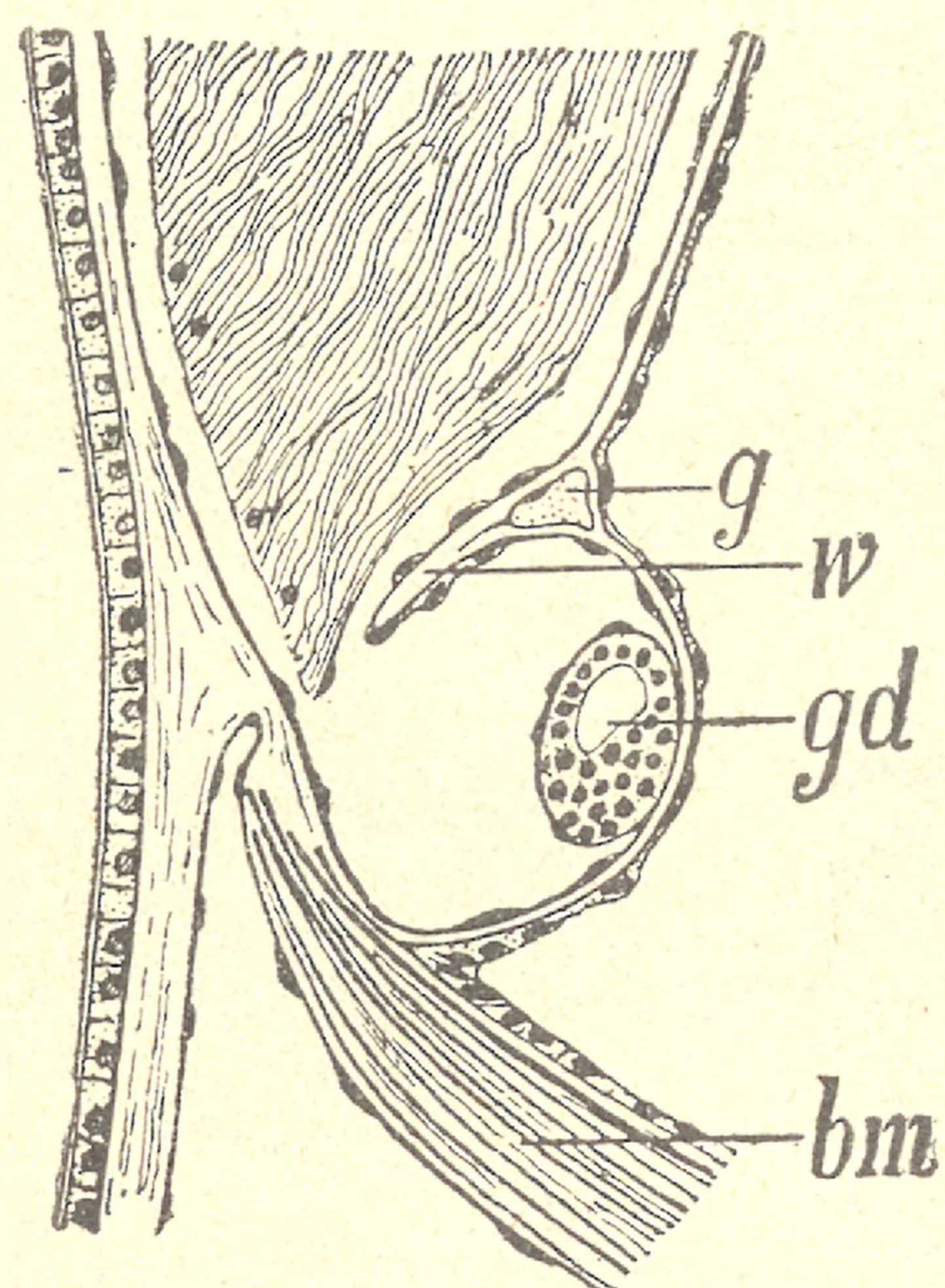


Рис. 21. Часть поперечнаго разрѣза молодого *Amphioxus lanceolatus* въ области полового зачатка. *bm*—брюшная поперечная мышца; *gd*—зачатокъ половой железы (гонады); *w*—перегородка, отдѣляющая полость гонотома, или половой камеры, отъ полости мѣотома; *g*—сосудъ.
По Бовери.

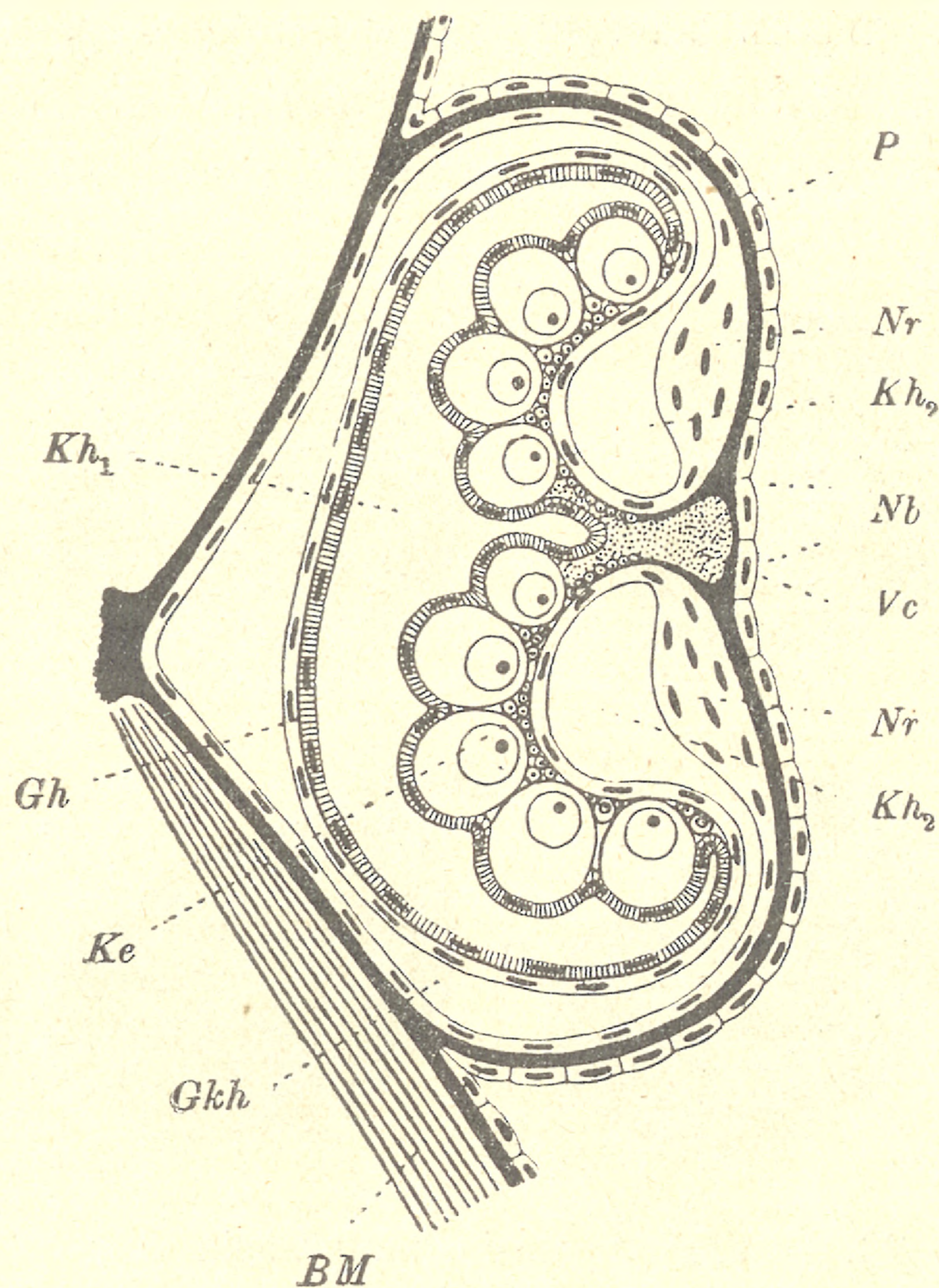


Рис. 22. Яичникъ *Amphioxus lanceolatus* въ поперечномъ разрѣзѣ. *BM*—брюшная поперечная мышца; *Gh*—эпителиальная выстилка яичника; *Gkh*—полость (вторичная или целомическая) половой камеры; *Ke*—кѣтки, на счетъ которыхъ развиваются яйца; *Kh₁*—полость (первичная) самой гонады; *Kh₂*—продолженіе полости половой камеры; *Nr*—утолщеніе стѣнки половой камеры, гдѣ яйца проходятъ черезъ разрывъ въ перибранхіальную полость; *Nb*—мѣсто набуханія гонады; *P*—эпителий (эктодермическій), выстилающій перибранхіальную полость; *Vc*—кардинальная вена. Схема по Царнику.

наджаберной или эпибранхіальной. Боковыя жаберныя сосуды образуютъ около каждой нефридіальной трубки сѣтъ лакунъ, или почечный клубочекъ (*glomerulus*) ²⁾.

¹⁾ Соленоциты представляютъ собой трубчатые кѣтки. Полость довольно длинной трубочки сообщается съ полостью нефридіальной трубки. Внутри трубочки помѣщается жгутъ, составляющій продолженіе протоплазмы головчатой, содержащей ядро, части кѣтки и выдающійся своимъ свободнымъ концомъ въ полость нефридіальной трубки.

²⁾ По Годричу (1902 и 1903), нефридіальныя трубки являются замкнутыми въ своемъ внутреннемъ концѣ и сообщенія съ целомомъ не имѣютъ. Однако, по крайней мѣрѣ, въ ли-

Половые органы ланцетника, являющагося раздѣльнополымъ, представляютъ собой метамерно расположенные на протяженіи перибранхіальной полости, кнаружи отъ ея наружной стѣнки, пузырьвидныя гонады, т. е. сѣменники (*testes*) или яичники (*ovaria*) (рис. 19). Выводящихъ протоковъ нѣтъ, и половые продукты выходятъ черезъ разрывъ стѣнокъ въ перибранхіальную полость и отсюда черезъ жаберную пору наружу. Молодые половыя железы представляютъ собой участки вторичной полости, или целома, иначе половыя камеры (рис. 21), на наружной стѣнкѣ которыхъ набухаютъ зачатки яичниковъ или сѣменниковъ,

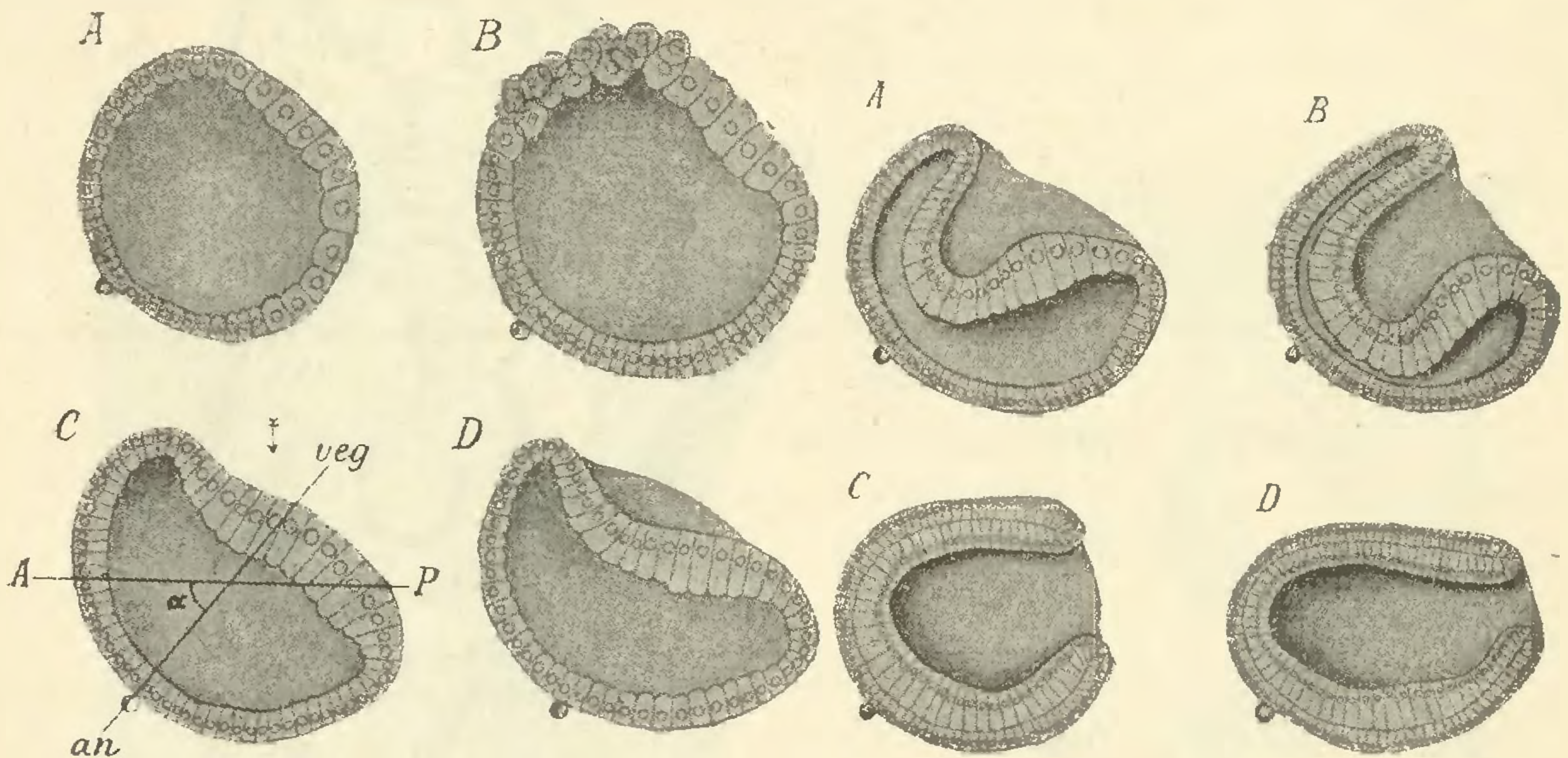


Рис. 23. Начальныя стадіи гастрюляціи *Amphioxus lanceolatus* въ разрѣзѣ. *A* и *B* — бластула съ уплощеннымъ вегетативнымъ полюсомъ; *C* и *D* — начало впячивания. *an*—анимальный (верхній) полюсъ съ лежащимъ на немъ редуціоннымъ тѣльцемъ; *veg* (нижній)—вегетативный полюсъ; *A*—передній и *P*—задній конецъ будущаго зародыша; α —уголъ, образованный осью яйца (*an — veg*) и осью зародыша (*A—P*). По Серфонтену.

Рис. 24. Дальнѣйшія стадіи гастрюляціи *Amphioxus lanceolatus*. По Серфонтену.

содержащіе потомъ каждый внутри себя первичную полость, или полость гонады. Эти послѣднія полости выстланы эпителиемъ, отдѣвающимъ въ яичникѣ яйцо кругомъ и образующимъ, такимъ образомъ, подобіе фолликулы, отдѣвающей яйцо

чиночномъ состояніи это сообщеніе существуетъ (Legros, 1909) и присутствіе его вытекаетъ изъ самаго способа возникновенія нефридіальныхъ трубокъ (стр. 22). Кроме того, описываютъ разбросанныя на нижней стѣнкѣ перибранхіальной полости утолщенія ея эпителия, которымъ приписываютъ экскреторную функцію. Таковую же предполагаетъ Ра-Ленкстеръ (Ray-Lankester, 1898) за двумя воронкообразными выступами перибранхіальной полости, направленными впередъ и будто-сы сообщающимися на своемъ переднемъ концѣ съ целомомъ. Однако, выдѣлительная функція этихъ органовъ не доказана, а равно и означеннаго сообщенія, повидимому, не существуетъ (Legros, 1902), но извѣстно, что амміачный карминъ выдѣляется нефридіальными трубками и печенью, которая въ то же время выдѣляетъ индигокарминъ (Schneider, 1899).

у позвоночныхъ (см. главу XIII) (рис. 22). Гонады постепенно разрастаются и выполняютъ собой соответствующій участокъ полости тѣла.

Развитіе происходитъ внѣ тѣла матери. Отложенныя черезъ жаберную пору яйца одѣты снаружи оболочкой, выдѣляемой облекающими яйцо въ ичникѣхъ клѣтками, или хоріономъ.

Послѣ выдѣленія редуціонныхъ тѣлецъ и оплодотворенія, яйцо проходитъ полное и почти равномерное дробленіе. Клѣтки нижняго или вегетативнаго полюса все-таки немного крупнѣе клѣтокъ верхняго или анимальнаго полюса. Въ результатѣ получается полая сфера, или бластула, которой болѣе крупныя клѣтки вегетативнаго полюса начинаютъ вворачиваться внутрь (рис. 23), и, такимъ

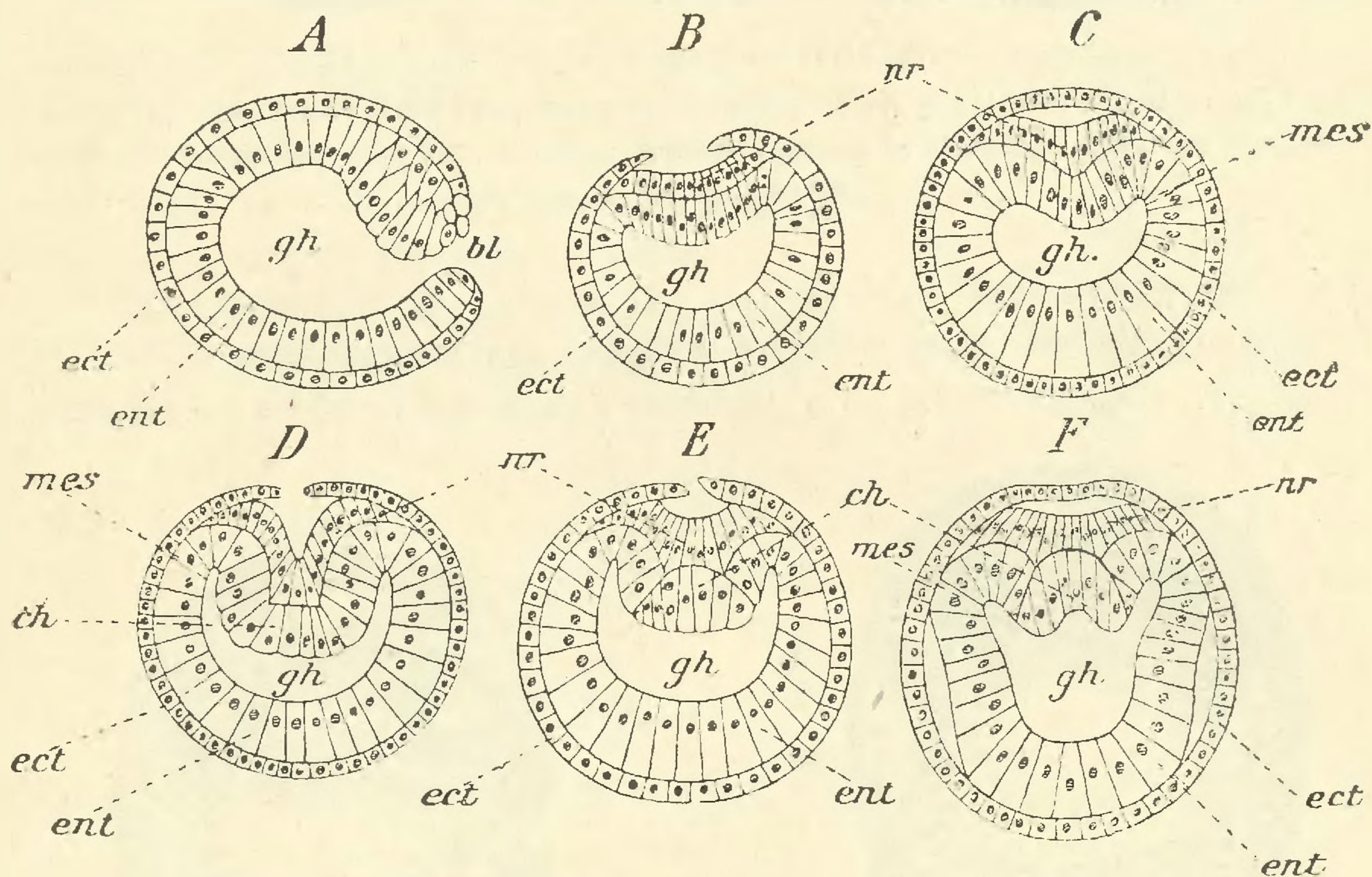


Рис. 25. *A*—продольный разрѣзъ черезъ гастролу *Amphioxus lanceolatus* въ началѣ возникновенія хорды; *B—F*—поперечные разрѣзы зародыша того же животнаго въ періодъ обособленія нервной системы (*nr*) и мезодермы (*mes*). *bl*—бластопоръ; *ch*—хорда; *ect*—эктодерма; *ent*—энтодерма; *gh*—гастральная полость; *mes*—зачатокъ мезодермы; *nr*—зачатокъ нервной системы. По Львову.

образомъ, зародышъ переходитъ въ стадію гастролы, состоящую изъ двухъ слоевъ: наружнаго—эктодермы и внутренняго—энтодермы, причемъ образовавшееся вслѣдствіе впячивания отверстіе, или бластопоръ, ведетъ въ первично-кишечную или гастральную полость (рис. 24). Отношеніе при этомъ оси яйца, соединяющей вегетативный полюсъ съ анимальнымъ, на которомъ еще лежитъ обыкновенно второе редуціонное тѣльце, съ передне-задней осью будущаго зародыша, выясняется рис. 23 и 24, причемъ видно, что бластопоръ оказывается лежащимъ сначала на заднемъ концѣ зародыша. Позже онъ перемѣщается на его спинную сторону. Эктодермическія клѣтки скоро получаютъ мерцательныя жгутики и зародышъ вращается внутри яичевой оболочки. Образование средняго пласта, или мезодермы, происходитъ одновременно съ закладкой нервной системы.

По описанію Ковалевскаго (1867) и Гатчека (1882) мезодерма образуется въ видѣ ряда полыхъ выступовъ отъ энтодермы (рис. 25 и 26), причемъ на каждую метамеру зародыша приходится пара такихъ выступовъ, которые, отдѣлившись отъ кишечника, образуютъ каждый замкнутый пузырекъ, или половину

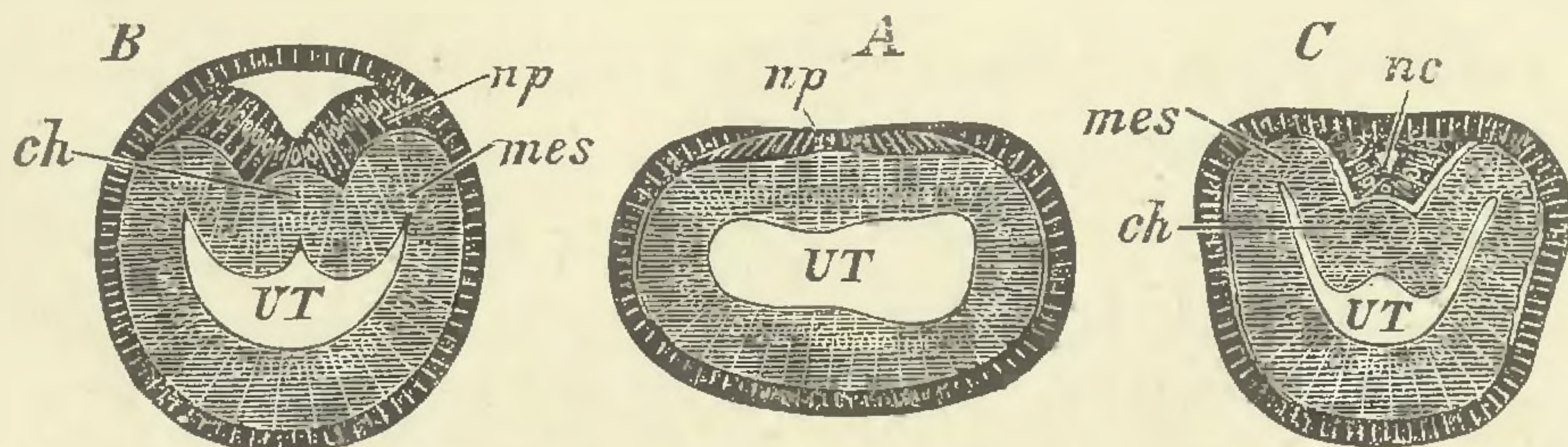


Рис. 26. Три поперечныхъ разрѣза личинки *Amphioxus lanceolatus* въ различныхъ стадіяхъ развитія. *ch*—хорда; *mes*—зачатокъ мезодермическихъ сегментовъ; *nc*—центральный каналъ; *np*—зачатокъ центральной нервной системы; *UT*—полость первичнаго кишечника. По Ковалевскому изъ Бальфура.

одного мезодермического сегмента (рис. 27 и 28). На переднемъ концѣ отъ энтодермы отдѣляется одинъ непарный мѣшокъ, или головная полость (рис. 29), которая потомъ редуцируется, и у взрослого нельзя найти и слѣда ея. Вѣроятно,

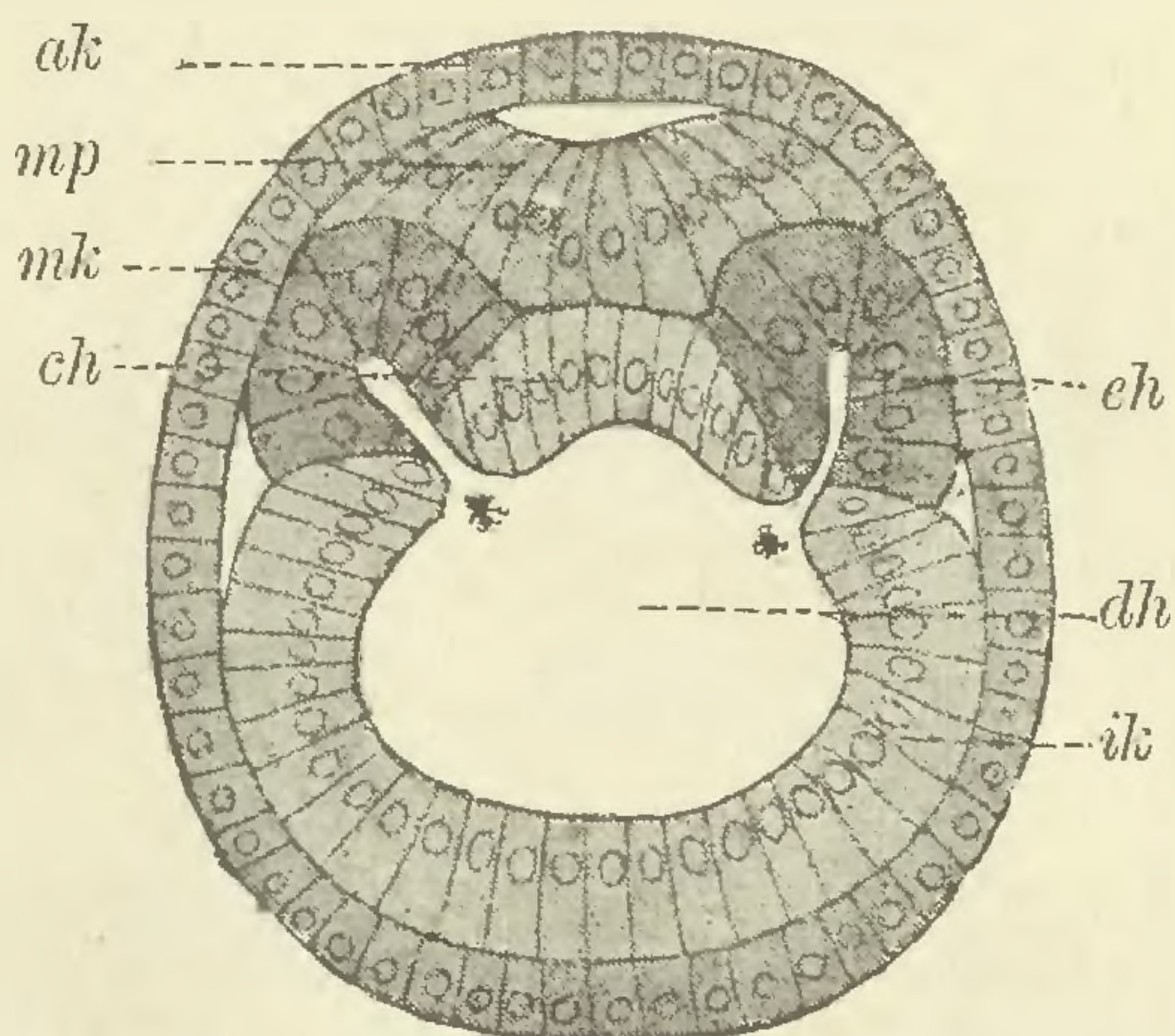


Рис. 27. Поперечный разрѣзъ зародыша *Amphioxus lanceolatus* на стадіи четырехъ мезодермическихъ сегментовъ. *ak*, *ik*, *mk*—экто-, энто- и мезодерма; *tr*—нервный желобокъ; *ch*—спинная струна; *dh*—полость кишечника; *eh*—целомъ. При * обѣ полости сообщаются другъ съ другомъ.

Изъ Гертвига по Гатчеку.

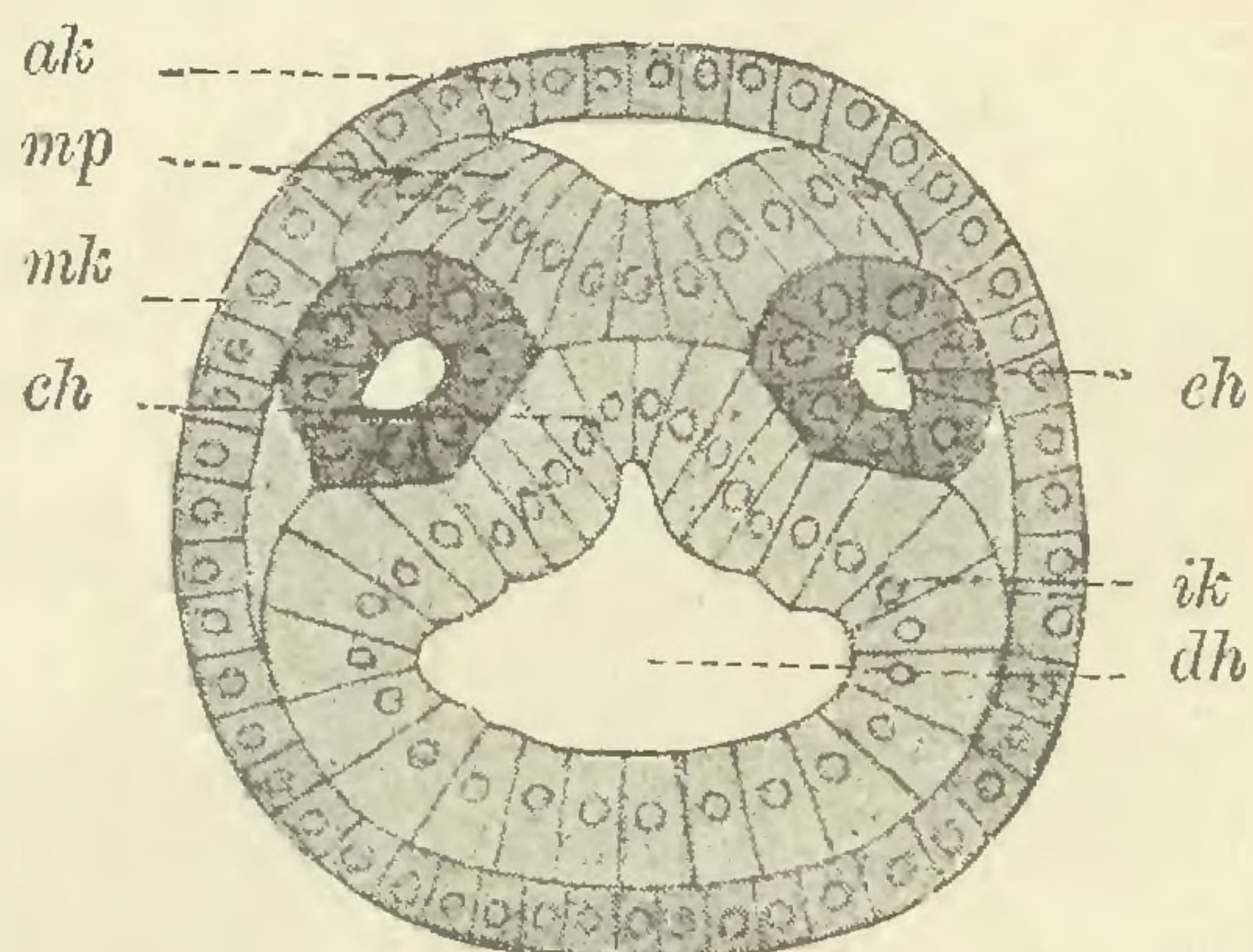


Рис. 28. Поперечный разрѣзъ зародыша *Amphioxus lanceolatus* на стадіи пяти мезодермическихъ сегментовъ. Обозначенія тѣ же, что и въ предыдущемъ рисункѣ.

она соотвѣтствуетъ целомической полости передней метамеры, или хобота, кишечножаберныхъ ¹⁾.

¹⁾ Мэкъ-Брайдъ (Mac-Bride, 1898) дѣлаетъ попытку доказать, что у ланцетника мезодерма возникаетъ, какъ и у кишечножаберныхъ, въ видѣ пяти участковъ, обособляющихся отъ первичнаго кишечника: одного передняго, соотвѣтствующаго целомическому зачатку хобота кишечножаберныхъ, и еще двухъ паръ боковыхъ, изъ коихъ передняя соотвѣтствуетъ цело-

На спинной сторонѣ образуется зачатокъ нервной системы, а именно: черезъ опусканіе клѣтокъ, лежащихъ на срединной линіи, образуется углубленіе, надъ которымъ срастаются краевыя клѣтки, вслѣдствіе чего пластинка изъ опустившихся клѣтокъ оказывается лежащей подъ эктодермой (рис. 25). Затѣмъ пластинка превращается въ отверстый со спины желобокъ (рис. 26), котораго края постепенно сближаются, но однако и у взрослога, какъ мы видѣли, сохраняется слѣдъ срастанія (стр. 9). Спереди трубка открывается посредствомъ невропора наружу; сзади бластопоръ, лежавшій на срединной линіи, при образованіи нервной трубки опускается вмѣстѣ съ нею подъ эктодерму; такъ что первичный кишечникъ, или гастральная полость, открывается уже не наружу, а въ нервную трубку (рис. 30, А). Это провизорное сообщеніе кишечника съ нервной трубкой носитъ названіе невроэнтерического канала (*canalis neuroentericus*).

На спинной сторонѣ отъ энтодермической трубки обособляется желобковидный зачатокъ хорды, превращающійся въ плотный шнуръ (рис. 25 и 30). Когда зародышъ имѣетъ двѣ или три пары мезодермическихъ сегментовъ, онъ вылупляется изъ яйцевыхъ оболочекъ и плаваетъ при помощи мерцательныхъ рѣсничекъ эктодермы въ видѣ личинки.

Прослѣдимъ подробнѣе судьбу мезодермическихъ сегментовъ. Каждый сегментъ съ той и другой стороны дѣлится скоро на двѣ части: верхнюю и нижнюю (рис. 31). Верхняя носитъ названіе міотома, и его полость — названіе міоцеля, а нижняя — спланхнотома, и его полость — спланхноцеля. Спланхнотомы, состоятъ изъ двухъ листковъ: наружнаго — паріетальнаго, или кожно-волокнустаго, и внутренняго висцеральнаго, или кишечно-волокнустаго, и обрастаютъ впоследствии кишечникъ справа и слѣва, а ихъ полости, сливаясь, какъ въ поперечномъ, такъ и въ продольномъ направленіи, образуютъ вторичную полость тѣла, или целомъ. На томъ мѣстѣ, гдѣ полости правой и лѣвой стороны со-

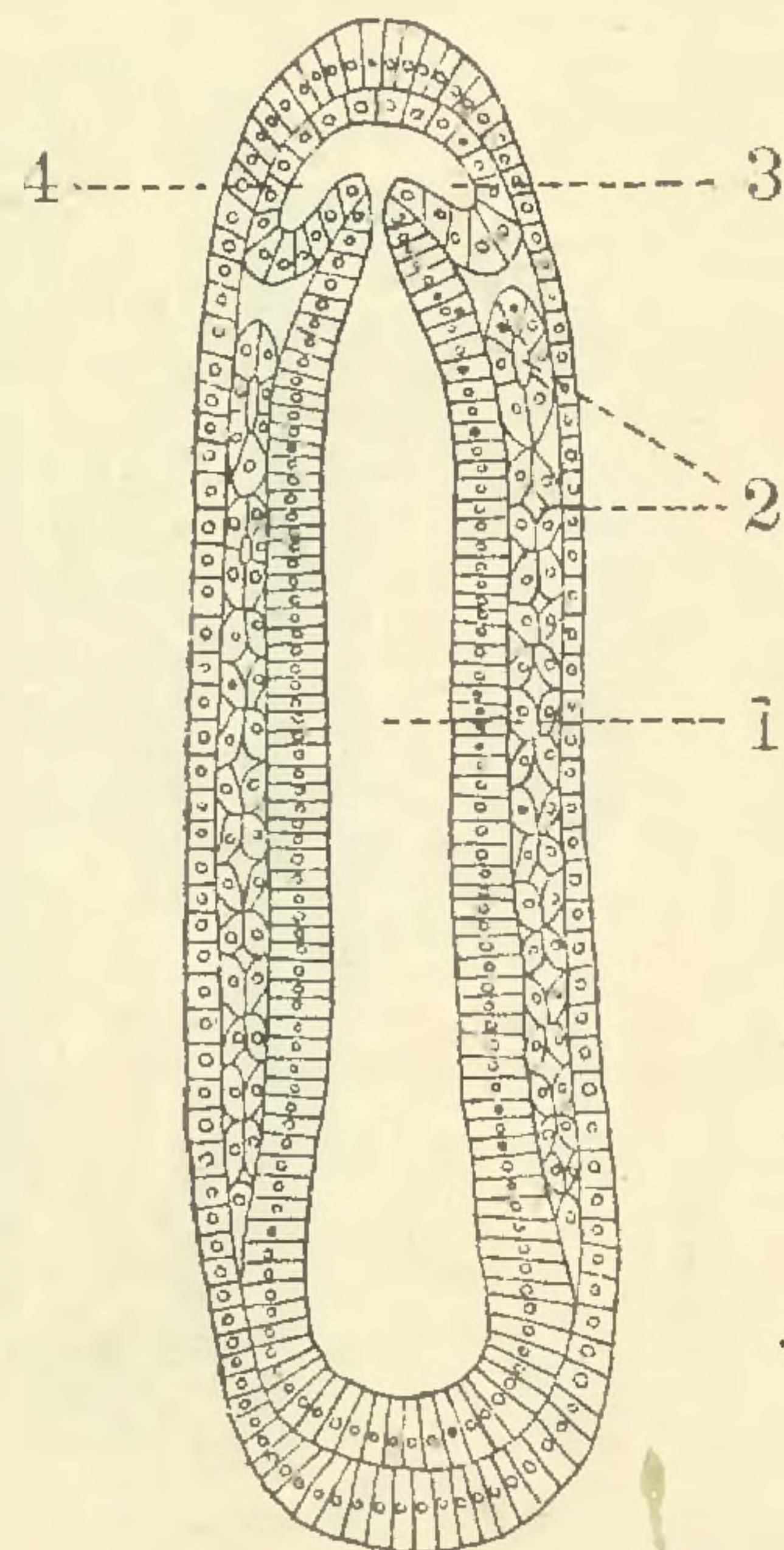


Рис: 29. Зародышъ *Amphioxus lanceolatus* съ 9-ю парами мезодермическихъ сегментовъ въ оптическомъ разрѣзѣ съ брюшной стороны. 1 — кишечникъ; 2 — мезодермическіе сегменты; 3 и 4 — непарный передній выступъ, или головная полость. По Гатчеку.

мическимъ зачаткамъ воротника, а задняя целомическимъ зачаткамъ туловища, причемъ эта послѣдняя пара и отдѣляетъ отъ себя всѣ прочіе сегменты мезодермы на своемъ переднемъ концѣ. Однако, въ виду разногласія этихъ наблюденій съ чрезвычайно обстоятельными наблюденіями Ковалевскаго и Гатчека, утверждающихъ, что мезодермическіе сегменты, по крайней мѣрѣ, первые 14, у лацетника появляются въ видѣ самостоятельныхъ выступовъ первичнаго кишечника, является необходимой повѣрка наблюденій Мэкъ-Брайда. Совершенно оригинальный взглядъ на возникновеніе средняго пласта и хорды развитъ Львовымъ (1893), но позднѣйшія наблюденія (Sobotta, 1897) не подтвердили его.

прикасаются другъ съ другомъ, надъ и подъ кишечникомъ, т.-е. въ области мезентеріевъ, образуются въ прилежащихъ къ кишечнику слояхъ мезодермы полости непарныхъ сосудовъ. Точно также въ видѣ полостей въ мезодермѣ образуются и прочіе сосуды. Нефридіальные каналцы возникаютъ въ видѣ слѣпыхъ выступовъ целома, лежащихъ около кишечной стѣнки и впоследствии открываю-

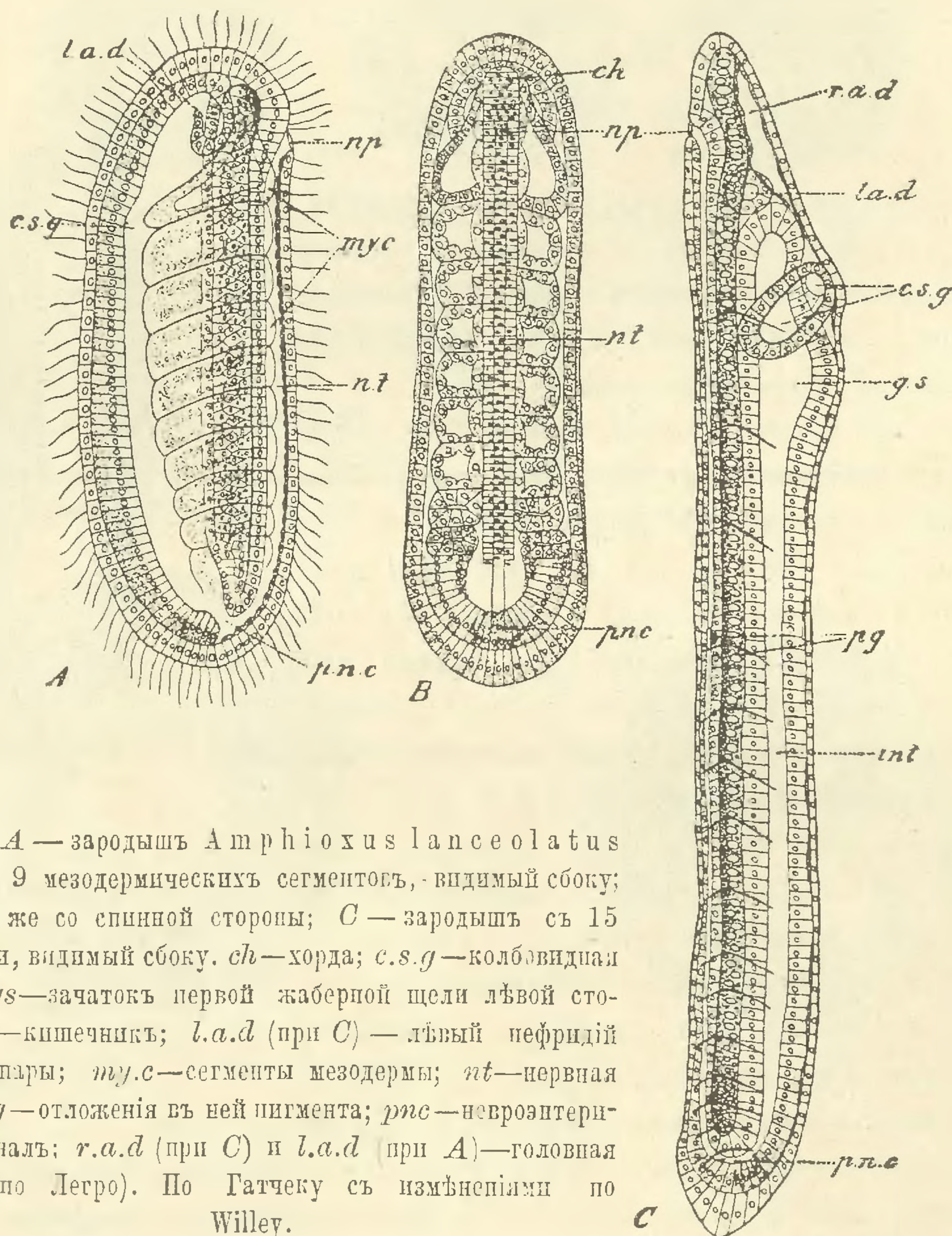


Рис. 30. *A* — зародышъ *Amphioxus lanceolatus* въ стадіи 9 мезодермическихъ сегментовъ, - видимый сбоку; *B* — опъ же со спинной стороны; *C* — зародышъ съ 15 сегментами, видимый сбоку. *ch* — хорда; *c.s.g.* — колбовидная железа; *gs* — зачатокъ первой жаберной щели лѣвой стороны; *int* — кишечникъ; *l.a.d.* (при *C*) — лѣвый нефридій передней пары; *mus* — сегменты мезодермы; *nt* — нервная трубка; *pg* — отложенія въ ней пигмента; *p.n.c.* — невроантерическій каналъ; *r.a.d.* (при *C*) и *l.a.d.* (при *A*) — головная полость (по Легро). По Гатчеку съ измѣненіями по Willey.

щихся слѣпымъ концомъ въ перибранхіальную полость. Первоначальное сообщеніе каналца съ целомомъ образуетъ вышеупомянутыя (стр. 16) воронки, а на наружномъ краѣ воронокъ развиваются соленициты (Legros, 1909 и 1910). Своеобразное измѣненіе претерпѣваетъ самая передняя нефридіальная трубка, принадлежащая второй метамерѣ и развивающаяся только на лѣвой сторонѣ зародыша. Трубка эта, еще у личинки достигающая относительно значительной величины (рис. 30, *C*), была извѣстна давно, и Гатчекъ угадалъ ея природу, но только недавно (Godrich, 1909; Legros 1910) удалось вполне опредѣленно доказать, что эта

трубка развивается сходно съ прочими нефридіальными трубками, имѣетъ соли-ноциты, но открывается не въ перибранхіальную полость, а въ переднюю (энтодермическую) часть кишечника, недалеко отъ ротовой полости, и впоследствіи по однимъ наблюденіямъ атрофируется вовсе, по другимъ — остается и у взрослога въ видѣ ничтожнаго рудимента.

Отъ міотомовъ, на нижнемъ концѣ ихъ, отдѣляется по полому участку. Эти участки называются гонотомами, а полости ихъ—гоноцелемъ. Гонотомы образуютъ половыя камеры, а набуханіемъ ихъ наружной стѣнки образуются гонады (рис. 21) (Boveri, 1892). Болѣе сложную судьбу имѣютъ міотомы. Внутренняя стѣнка міотома, прилежащая главнымъ образомъ къ хордѣ, утолщается, ея клѣтки дѣлаются весьма высокими, а потомъ превращаются въ продольныя мышечныя ленты. Наружная стѣнка міотома, по мѣрѣ его разрастанія вверхъ и внизъ, образуетъ слой подкожной соединительной ткани. Отъ нижняго угла міотома, отъ котораго отдѣляется гонотомъ, образуется складка, которая врастаетъ между внутренней утолщенной стѣнкой міотома и органами срединной линіи, т. е. хордой и нервной системой, и которая называется склеротомомъ (рис. 32). Судьба двухъ листковъ этой складки различна: внутренній образуетъ скелетогенный слой, облегающій хорду и нервную трубку, а наружный листокъ этой складки образуетъ прослойки между отдѣльными мышечными сегментами, или міокоммы (стр. 7), каковыя уподобляются фасціямъ, облегающимъ мышцы у позвоночныхъ. Міоцель впоследствіи исчезаетъ (Hatschek, 1888). Такимъ образомъ міотомы зародыша ланцетника правильнѣе было-бы называть міо-склеро-гоно-томами.

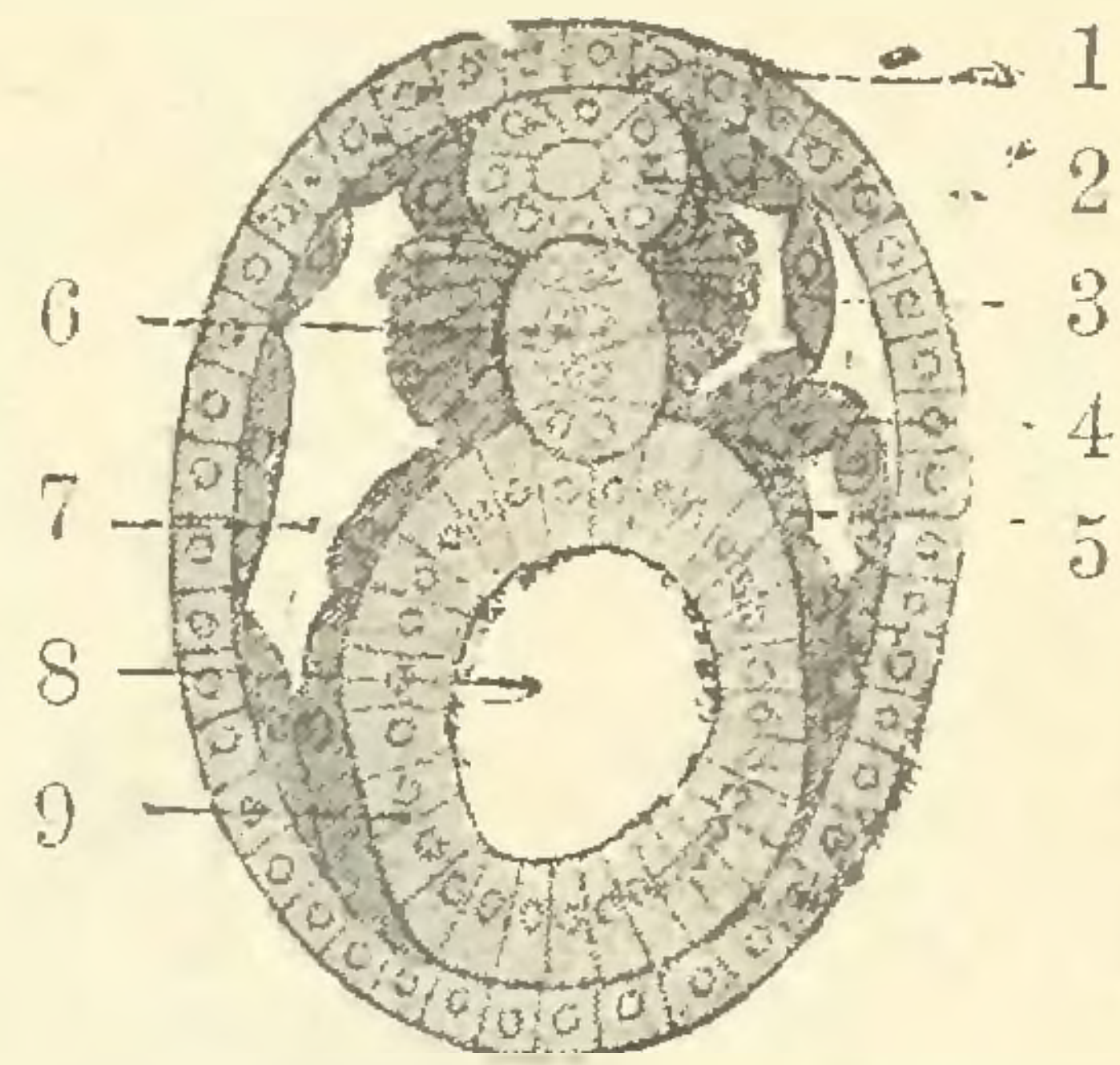


Рис. 31. Поперечный разрѣзъ зародыша молодого *Amphioxus lanceolatus* въ стадіи раздѣленія мезодермическихъ сегментовъ. 1 — эктодерма; 2 — нервная трубка; 3—міоцель; 4 и 5—наружный и внутренний листки спланхноцеля; 6—хорда; 7 — еще нераздѣлившійся (слѣва) целомъ; 8—полость кишечника; 9—его стѣнка, образованная энтодермой. По Гатчеку изъ Гертвига.

Обратимся къ разсмотрѣнію энтодермическихъ производныхъ.

Кишечникъ въ передней части своей образуетъ съ каждой стороны рядъ выступовъ, кото-рые, подойдя къ эктодермѣ, открываются наружу и образуютъ жаберныя щели. Число этихъ щелей первоначально не велико. Позже ихъ закладка идетъ не симметрично, да и положеніе ихъ неправильное: щели лѣвой стороны первоначально сдвинуты сильно на правую сторону (рис. 34).

Но во всякомъ случаѣ щели правой и лѣвой стороны открываются сначала непосредственно наружу. Потомъ на брюшной сторонѣ образуется надъ жаберными щелями съ каждой стороны по складкѣ, представляющей собой *metapleurae*, а между ними образуется на срединной линіи углубленіе эктодермы, которое и представляетъ зачатокъ перибранхіальной полости (рис. 33). Оно замыкается на всемъ своемъ протяженіи, кромѣ одного пункта, гдѣ образуется

жаберная пора. Стѣнки его разрастаются справа и слѣва по бокамъ кишечника, и жаберныя щели, прежде открывавшіяся наружу, оказываются открывающимися въ перибранхіальную полость. Число щелей постепенно возрастаетъ, при чемъ двѣ рядомъ лежащія щели одной стороны образуются черезъ раздѣленіе одной первичной щели. Раздѣленіе это совершается такимъ образомъ, что со спинной стороны щели спускается складка, въ видѣ язычка, которая достигаетъ до нижней поверхности щели и раздѣляетъ ее на двѣ (рис. 34). Складка эта не содержитъ участка целома, каковой имѣется между первичными щелями (см. стр. 16), число конхъ соотвѣтствуетъ и число нефридіальныхъ трубокъ (стр. 17).

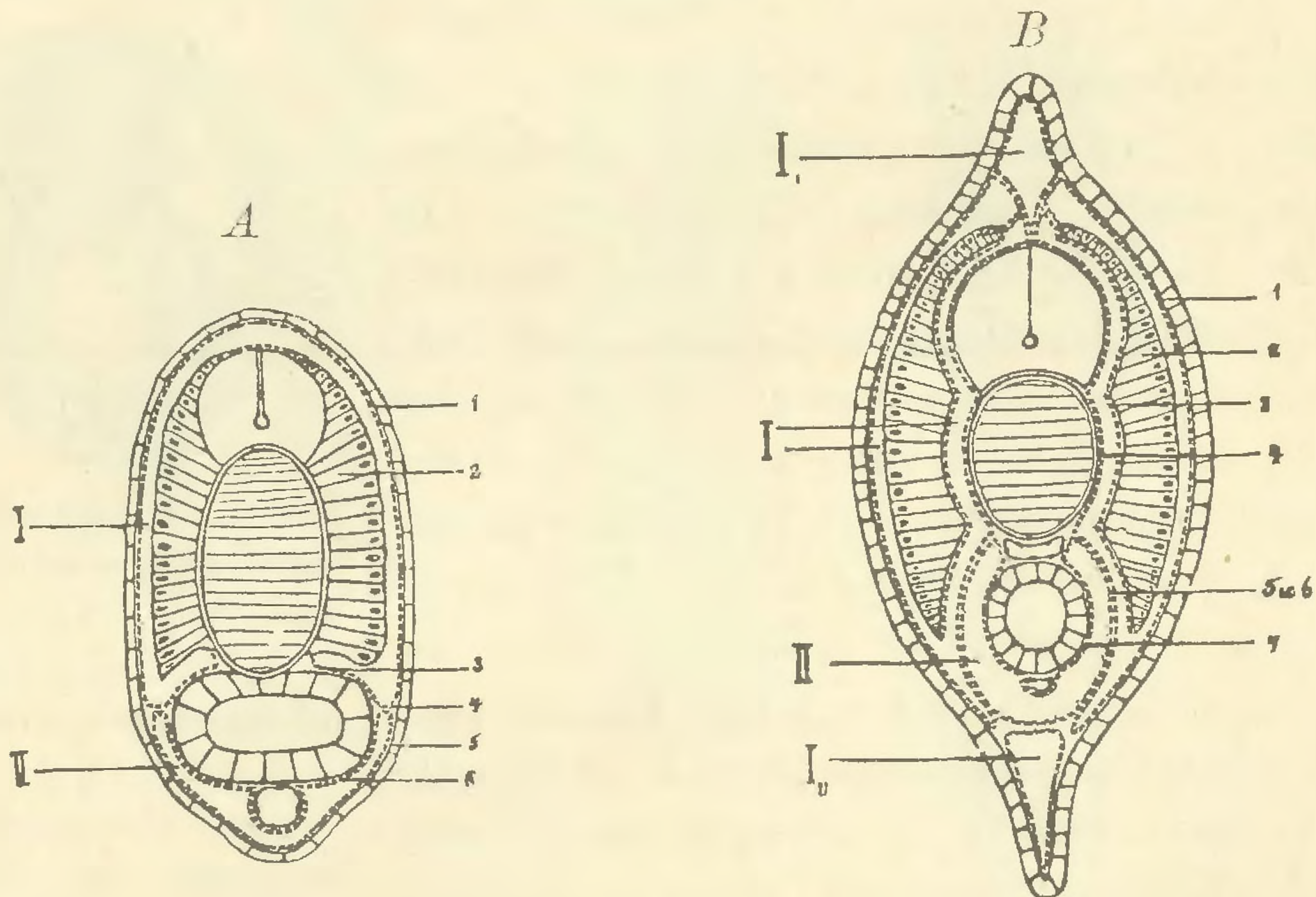


Рис. 32. Поперечный разрѣзъ черезъ *Amphioxus lanceolatus*. *A*—въ личиночной стадіи, *B*—тотчасъ послѣ превращенія. *A*. I—міцель; II—спланхоцель; 1—наружный листокъ міотома; 2—внутренній, образующій мышцы, листокъ его; 3—скелетогенный листокъ; 4—граница міо- и спланхоцеля; 5—паріетальный, 6—висцеральный листокъ спланхотома. *B*. 3—фасція боковыхъ мускуловъ; 4—наружная оболочка хорды; 5 и 6—ея продолженіе книзу; 7—висцеральный листокъ; I_I и I_{II}—полости въ спинномъ и брюшномъ плавникахъ. Остальныя обозначенія тѣ же, что при *A*. По Гатчеку.

Иная судьба постигаетъ самую переднюю пару жаберныхъ щелей: лѣвая атрофируется довольно рано, а правая (Willey, 1891) превращается въ довольно крупный мѣшокъ, по однимъ (Legros, 1898)—слѣпой на обоихъ концахъ, по другимъ (Natschek, 1882)—открывающійся съ правой стороны около рта и называемый колбовидной железой (рис. 30, *C*). Впослѣдствіи онъ атрофируется почти совсѣмъ.

Кишечникъ получаетъ сообщеніе съ наружной средой при помощи рта и задняго прохода, возникающихъ черезъ слияніе экто- и энтодермы и образованіе въ этомъ пунктѣ отверстія. Ротъ первоначально лежитъ на лѣвой сторонѣ и поэтому нѣкоторыми считается за модификацію жаберной щели, съ чѣмъ согла-

совалось бы и то обстоятельство, что передняя нефридіальная трубка, подобно эпибранхіальнымъ, открывается въ ротовую полость, но, повидимому, это не со-

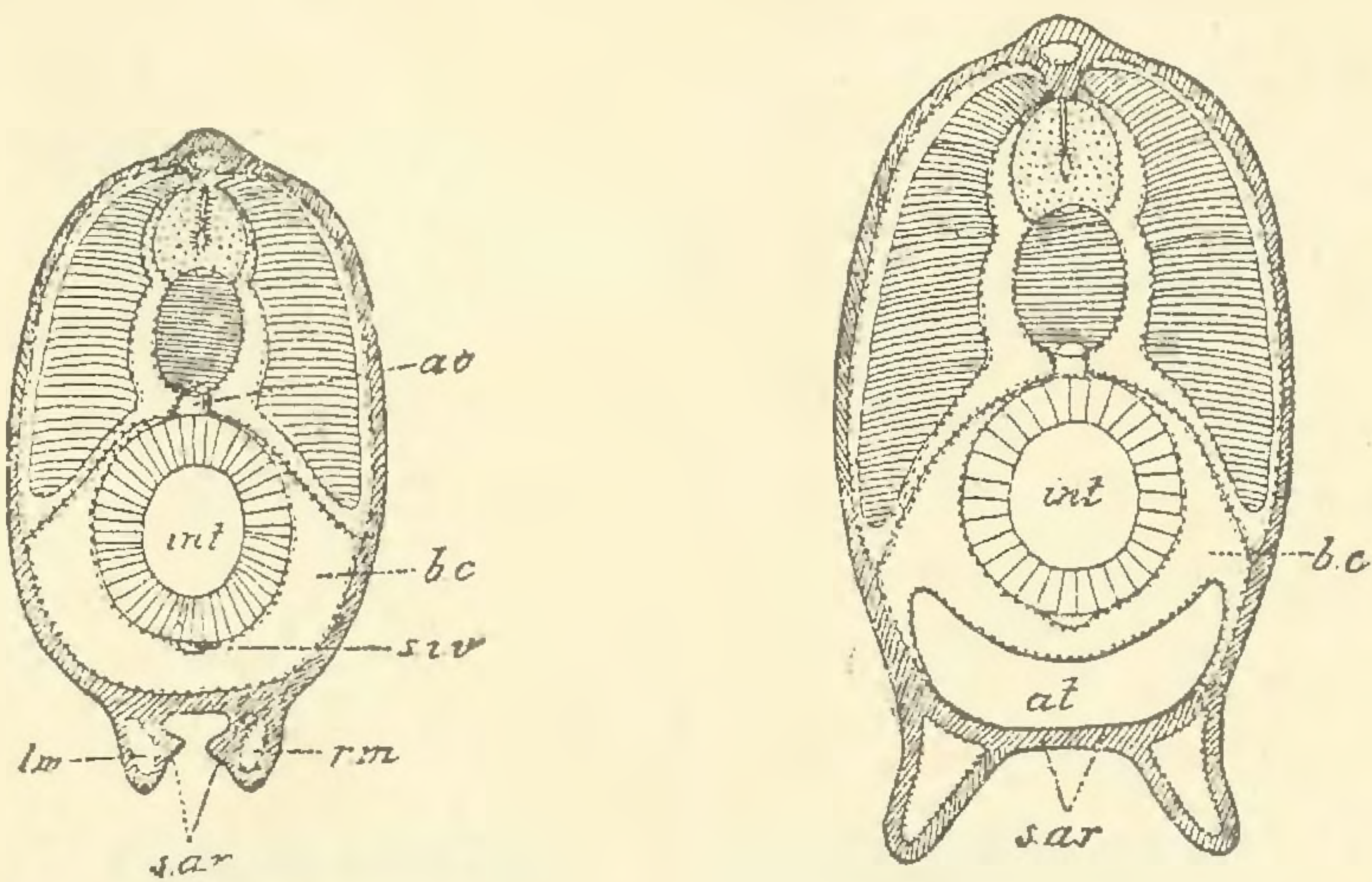


Рис. 33. Схема развитія перибранхіальной полости *Amphioxus lanceolatus* въ поперечномъ разрѣзѣ. *A*—до замыканія краевъ зачатка полости, *B*—послѣ замыканія. *ao*—спинная аорта; *bc*—целомъ; *int*—кишечникъ; *lm* и *rm*—правая и лѣвая боковыя складки; *s.a.r* и *at*—зачатокъ перибранхіальной полости; *s.i.v*—покишечная вена. По Ра-Ленкстеру изъ Willey.

всѣмъ такъ, и асимметричное положеніе его связано съ общей асимметрией передняго конца зародыша ланцетника. Непарная обонятельная ямка ланцетника (ямка Келликера) возникаетъ въ видѣ углубленія эктодермы, на днѣ коего временно открывается невропоръ, и, хотя она потомъ сдвигается на лѣвую

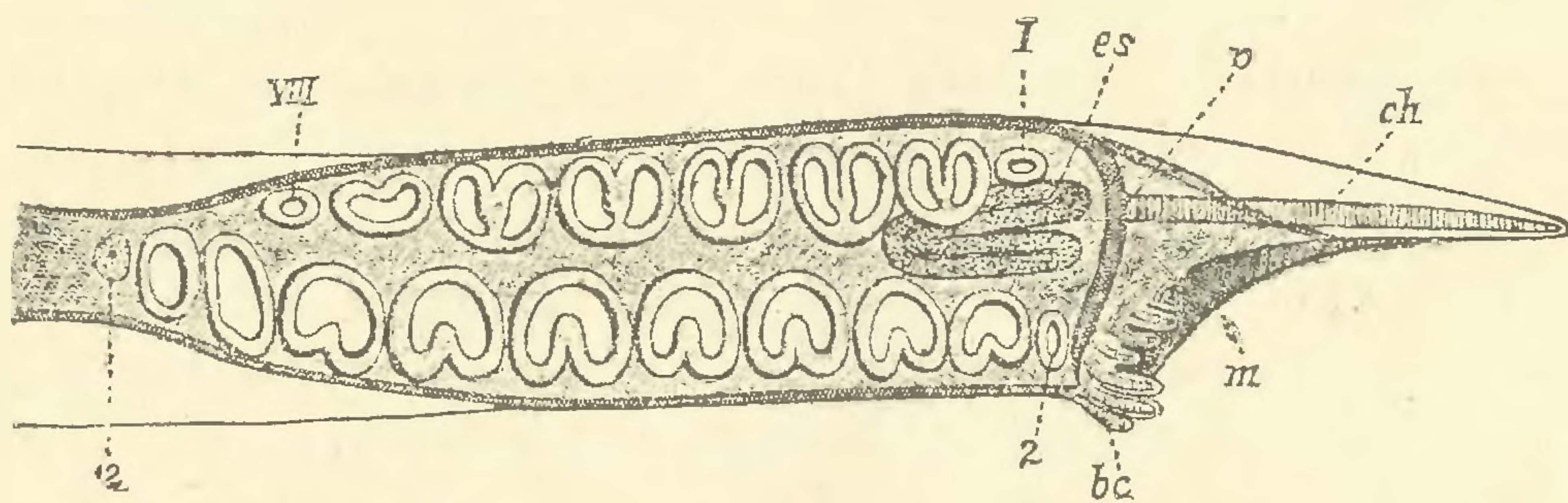


Рис. 34. Передняя часть зародыша *Amphioxus lanceolatus* съ брюшной стороны; 2—12—жаберныя щели лѣвой стороны; I—VIII—жаберныя щели правой стороны; *m* и другія частью уже раздѣлились на вторичныя щели; *bc*—приротовыя усики; *ch*—хорда; *es*—эндостиль; *m*—ротъ; *v*—*velum*. По Willey изъ Коршеля и Гейдера.

сторону, но все-таки является непарнымъ органомъ. Только Коль (Kohl, 1890) нашель, будто-бы ей соотвѣтствуетъ другая, временно появляющаяся ямка на правой сторонѣ, и принимаетъ, что онѣ соотвѣтствуютъ, слѣдовательно, парному органу обонянія; но это наблюденіе не было подтверждено.

Изслѣдованный Гольдшмидтомъ (1905) *Amphioxides* не имѣеть усиковъ (*cirri*) и не имѣеть совсѣмъ перибранхіальной полости. Жаберныя щели, въ видѣ одного непарнаго

ряда, открываются непосредственно спереди на брюшной сторонѣ между метанлевральными складками. Сообразно этому эндостиль сдвинуть на правую сторону животного и помещается въ верхнемъ отдѣлѣ кишечника, тогда какъ нижній отдѣлъ имѣетъ значеніе жабернаго и сдвинуть на лѣвую сторону. Асимметричное положеніе жабернаго аппарата, эндостыля и рта, какъ и отсутствіе перибранхіальной полости, напоминаетъ личиночное состояніе *Amphioxus*. Впереди рта, ниже на лѣвой сторонѣ, открывается снабженный своей мускулатурой органъ, соответствующій ямкѣ Гатчека. Возможно, что *Amphioxides* представляетъ собой неотенническую, т. е. достигшую половой зрѣлости личинку (Goldschmidt, 1910), а по другимъ (Gibson, 1910) даже просто нормальную личинку р. *Asymmetron*.

III.

Классификація позвоночныхъ (Vertebrata s. Craniota).

Прежде чѣмъ перейти къ изложенію сравнительно-анатомическихъ данныхъ, я считаю нужнымъ предпослать краткую характеристику главнѣйшихъ группъ. Позвоночныя дѣлятся на пять классовъ: *Pisces* (рыбы), *Amphibia* (амфибии, или земноводныя), *Reptilia* (рептилии, или пресмыкающіяся), *Aves* (птицы) и *Mammalia* (млекопитающія), причемъ два первые класса соединяются въ одну общую группу, называемую по отсутствію во время ихъ развитія особой эмбриональной оболочки, или амниона (см. главу IV), *Amniota*, тогда какъ три послѣднія группы, вслѣдствіе присутствія той-же оболочки, называются *Amniota*. Кромѣ того рыбамъ и амфибиямъ Гексли даетъ наименованіе *Ichthyopsida* (рыбообразныхъ), а рептилиямъ и птицамъ — *Sauropsida* (ящерицеобразныхъ), ибо представители каждой изъ этихъ двухъ группъ, дѣйствительно, имѣютъ много общаго и связаны переходными формами. Затѣмъ, исходя изъ того факта, что парныя конечности рыбъ имѣютъ форму плавниковъ, содержащихъ многочисленные лучи, а конечности всѣхъ прочихъ позвоночныхъ построены по типу ногъ и имѣютъ обыкновенно 5 пальцевъ (см. главу VI), то всѣхъ ихъ противопоставляютъ рыбамъ подъ именемъ *Pentadactyloidea* (пятипалыхъ) или *Dactylopora* (ногопалыхъ).

I. **Pisces**—характеризуются парными конечностями въ видѣ плавниковъ; двукамернымъ сердцемъ, т.-е. состоящимъ почти у всѣхъ изъ одного предсердія, принимающаго венозную кровь, и одного желудочка, наполняемаго исключительно венозною кровью предсердія; дыханіемъ при помощи жабръ; для большинства—костными чешуями въ кожѣ.

II. **Amphibia**—характеризуются конечностями пятипалаго типа; трехкамернымъ сердцемъ, т.-е. состоящимъ изъ двухъ предсердій: праваго, получающаго венозную кровь, и лѣваго—артеріальную, и одного желудочка, наполняемаго изъ

обоихъ предсердій смѣшанной (частью артеріальной, частью венозной) кровью; дыханіемъ при помощи жабръ и легкихъ или только легкихъ; кожей, по большей части, безъ костныхъ отложеній и безъ роговыхъ образованій.

III. **Reptilia**—характеризуются конечностями пятипалаго типа; сердцемъ у громаднаго большинства трехкамернымъ, какъ у амфیبій (кромѣ *Crocodylia*, имѣющихъ два предсердія и два желудочка); дыханіемъ исключительно легочнымъ; кожей съ роговыми образованіями въ видѣ чешуй, пластинокъ и т. п.

IV. **Aves**—характеризуются конечностями пятипалаго типа, причемъ переднія обращены въ крылья; сердцемъ четырехкамернымъ, т.-е. состоящимъ изъ двухъ предсердій и двухъ желудочковъ, причемъ лѣвый желудочекъ наполняется артеріальной кровью изъ лѣваго предсердія, а правый — венозною кровью изъ праваго; дыханіемъ исключительно легочнымъ; кожей, покрытой перьями.

V. **Mammalia** — характеризуются конечностями пятипалаго типа; сердцемъ четырехкамернымъ, какъ у птицъ; дыханіемъ исключительно легочнымъ; кожей, покрытой волосами, и присутствіемъ млечныхъ железъ, служащихъ для питанія дѣтенышей.

1. Pisces.

Рыбы дѣлятся на отряды на основаніи слѣдующихъ признаковъ: 1. присутствія хрящевого или костнаго скелета; 2. присутствія или отсутствія въ сердцѣ впереди желудочка особаго пульсирующаго мускулистаго отдѣла, или артеріальнаго конуса (*conus arteriosus*) со многими рядами клапановъ внутри; 3. присутствія или отсутствія въ кишкѣ спиральной складки, или спиральнаго клапана; 4. смотря по тому, открываются-ли выводящіе мочевые и половые органы въ заднюю кишку, которая получаетъ тогда названіе клоаки, или непосредственно наружу; 5. по присутствію или отсутствію жаберной или оперкулярной крышки, т.-е. складки кожи, прикрывающей жаберныя отверстія снаружи; 6. по присутствію или отсутствію особаго газосодержащаго придатка кишечника, или плавательнаго пузыря. Присутствіе хрящевого скелета, артеріальнаго конуса, спиральнаго клапана и клоаки является, говоря вообще, у рыбъ признакомъ низшей организаціи, а присутствіе костнаго скелета, жаберной крышки и плавательнаго пузыря, наоборотъ, — признакомъ высшей организаціи.

1. **Cyclostomi** (круглоротыя) имѣютъ скелетъ только хрящевой, и хотя занимаютъ самое низкое мѣсто въ системѣ, но не имѣютъ, однако, ни артеріальнаго конуса, ни клоаки; спиральный клапанъ имѣется; жаберная крышка и плавательный пузырь отсутствуютъ. Кромѣ того, въ отличіе отъ всѣхъ прочихъ рыбъ, они имѣютъ круглый ротъ въ видѣ присоски, не имѣютъ частей скелета, соотвѣтствующихъ челюстямъ (почему называются также *Agnatha*, или безчелюстными) и имѣютъ одинъ непарный обонятельный органъ (почему называются также *Monocephini*); тогда какъ всѣ прочія не только рыбы, но и позво-

ночныя вообще имѣютъ ротъ, ограниченный верхней и нижней губой, имѣютъ части скелета, соотвѣтствующія челюстямъ (*Gnathostomi*, или челюстноротыя), и имѣютъ парный обонятельный органъ (*Amphirrhini*)¹⁾. Сюда относятся ведущія полупаразитическій или паразитическій образъ жизни *Petromyzontidae* съ родами: *Petromyzon* (минога) и *Geotria*, и *Myxiniidae* съ родами: *Myxine* (миксина) и *Bdellostoma*. Къ круглоротымъ же, вѣроятно, надо отнести ископаемую (девонскую) форму—*Palaeospondylus*.

2. *Selachii* (селахи) имѣютъ скелетъ исключительно хрящевой; есть хорошо развитой артеріальный конусъ, а равно и спиральный клапанъ. Клоака и жаберная крышка могутъ быть или не быть; плавательнаго пузыря нѣтъ. Этотъ отрядъ дѣлится на два подотряда:

A. Plagiostomi (поперечноротыя)—ротъ въ видѣ поперечной щели на брюшной сторонѣ рыла; клоака есть и нѣтъ жаберной крышки. Сюда относятся *Squalidae* (акулы) и *Rajidae* (скаты). Представители *Squalidae*: *Chlamidoselache*, *Hexanchus*, *Heptanchus* (последніе два рода, соединяемые иногда въ одинъ (*Notidanus*), образуютъ сем. *Notidanidae* и вмѣстѣ съ *Chlamidoselache* соединяются въ группу *Protoselachii*); *Laemargus*, *Acanthias*, *Spinax*, *Scymnus*, *Cestracion*, *Echinorhinus*, *Lamna*, *Alopias*, *Scyllium*, *Chiloscyllium*, *Pristiurus*, *Galeus*, *Mustelus*, *Carcharias*, *Zygaena* (мать-рыба), *Squatina* s. *Rhina* (морской ангелъ); ископаемые (палеозойскіе) роды *Pleuracanthus* (s. *Xenacanthus*), *Cladodus*, *Cladoselache*, *Climacium* и др. Представители *Rajidae*: *Pristis* (пила-рыба), *Trygon*, *Pteroplatea*, *Raja*, *Torpedo*, *Myliobates*.

B. Holocephali (сростноголовыя)—ротъ ближе къ переднему концу рыла, овальный; клоаки нѣтъ; жаберная крышка есть. Сюда относится единственное семейство *Chimaeridae* (химеровыя) съ pp. *Chimaera* и *Callorhynchus*.

Отмѣтимъ, что *Holocephali* многими возводятся на степень самостоятельнаго отряда, а два слѣдующихъ отряда (*Ganoidei* и *Teleostei*) иногда соединяются вмѣстѣ подъ именемъ *Teleostomi*.

3. *Ganoidei* (ганоиды) имѣютъ скелетъ или съ преобладаніемъ хряща (хрящевые ганоиды), или съ преобладаніемъ костей (костистые ганоиды); есть артеріальный конусъ и спиральный клапанъ, но нѣтъ клоаки; есть жаберная крышка и плавательный пузырь. Сюда относятся подотряды: *A. Chondrostei* s. *Chondroganoidea* съ pp. *Acipenser* (обнимающимъ осетровыхъ рыбъ), *Scaphirhynchus*, *Psephurus*, *Polyodon* (s. *Spatularia*) (всѣ съ преобладаніемъ хрящевого скелета); *B. Crossopterygii* s. *Brachioganoidea* съ

¹⁾ На этомъ основаніи нѣкоторые выдѣляютъ круглоротыхъ изъ числа рыбъ совсѣмъ въ самостоятельный классъ, съ чѣмъ едва-ли можно согласиться, ибо, какъ форма рта и отсутствіе челюстей, такъ и рядъ другихъ признаковъ (напр. своеобразная форма жабернаго скелета и др.), вполне объяснимы приспособленіемъ къ полупаразитическому образу жизни, а непарный обонятельный органъ, какъ мы увидимъ (см. главу VIII, D), возникъ, вѣроятно, черезъ сляніе пары органовъ. По цѣлому-же ряду другихъ признаковъ круглоротыя представляютъ несомнѣнныхъ рыбъ.

pp. *Polypterus* и *Calamoichtys* (представляющіе нѣкоторыя черты, приближающія ихъ къ амфибіямъ); *C. Rhomboganoidea*: *Lepidosteus*; *D. Cycloganoidea*: *Amia* (эти три группы съ преобладаніемъ костнаго скелета). Сюда-же должны быть отнесены ископаемыя (мезозойскія и третичныя) *Pycnodontidae*: *Pycnodus*, *Microdon* и др.

4. *Dipnoi* (двудышца) характеризуются скелетомъ съ преобладаніемъ хряща; имѣютъ артеріальный конусъ, спиральный клапанъ съ клоакой, а равно имѣютъ жаберную крышку; плавательный пузырь обращенъ въ легкія. *Ceratodus*, *Lepidosiren*, *Protopterus*.

5. *Teleostei* (костистыя) имѣютъ костный скелетъ; нѣтъ артеріальнаго конуса, а равно ни спиральнаго клапана, ни клоаки; есть жаберная крышка и плавательный пузырь. Сюда относятся многочисленные представители, раздѣляемые на нѣсколько подотрядовъ.

A. *Physostomi* (открытопузырныя). a. *Ostariophysi*: *Silurus* (сомы), *Malapterurus* (электрической сомъ), *Plotosus*, *Saccobranchus*, *Arius*, *Galeichthys*, *Tropheus*, *Bagrus*, *Clarias*, *Aminrus*, *Doras*, *Hypostomus*, *Callichthys*, *Aspredo* (всѣ сем. *Siluridae*—сомовыхъ); *Misgurnus*, *Cobitis* (вьюны); *Cyprinus* (карь), *Carassius* (карась), *Tinca* (лещь), *Barbus* (усачь), *Gobio* (пескарь), *Rhodeus* (горчакъ), *Abramis* (лещь и др.), *Blicca* (густера), *Leuciscus* (плотва), *Phoxinus* (гольянь), *Chondrostoma* (подустъ) (всѣ изъ сем. *Cyprinidae*—карповыхъ); *Gymnotus* (электрической угорь); *Erythrinus*, *Citharinus* (сем. *Characinidae*). b. *Malacopterygii*: *Salmo* (лососи и форели), *Osmerus* (корюшка), *Argentina*, *Mallotus*, *Coregonus* (сири) (всѣ сем. *Salmonidae*—лососевыхъ); *Gonostoma*, *Lutodeira*, *Stomias*, *Argyrolepeus*, *Chauliodus*, *Cyclothone*, *Mormyrus*, *Gymnarchus*; *Heterotis*, *Osteoglossum*; *Clupea* (сельдь), *Alosa*, *Engraulis* (анчоусы), *Chirocentrus*, *Butyrinus*, *Chatoessus*, *Notopterus* (всѣ сем. *Clupeidae*—сельдевыхъ); c. *Symbranchii*: *Symbranchus*, *Amphipnous*, *Monopterus*; d. *Apodes*: *Conger* (угри морскіе), *Anguilla* (угри рѣчныя), *Muraena*, *Saccopharynx*; e. *Haplomi*: *Esox* (щука); *Scopelus*; *Cyprinodon* *Anableps*, *Girardinus*, *Poecilia* (сем. *Cyprinodontidae*); *Amblyopsis*, *Typhlichtys*.

B. *Anacanthini* (мягкоперыя): *Lota* (налимы), *Gadus* (треска, навага), *Merluccius*; *Fierasfer* (выдѣляемый въ особую группу—*Heteromi*).

C. *Acanthopterygii* (жесткоперыя): *Perca* (окунь), *Luciperca* (судакъ), *Lates*, *Serranus* (морской окунь) (всѣ сем. *Percidae*—окуневыхъ); *Mullus* (барбунъ), *Sparus*, *Chrysophrys*, *Vox*, *Sargus*, *Chaetodon* (щетинозубъ), *Toxotes* (брызгунъ), *Pterois*, *Synanceia*, *Labrus*, *Julis*, *Scarus* (s. *Sparisoma*), *Tilapia*, *Osphromenus*, *Embiotoca*, *Ditrema* (s. *Micrometrus*), *Polyacanthus* (s. *Macropodus*), *Trichogaster*, *Sciaena*, *Otolithus*, *Collichthys*, *Polymenus*; *Scomber* (макрель), *Thunnus* (тунецъ), *Zeus*, *Caranx* (изъ сем. *Scomberidae*—макрелевыхъ); *Solea* (соль), *Rhombus* (тюрко или палтусъ), *Pleuronectes* (камбала) (всѣ три рода сем. *Pleuronectidae*—камбаловыхъ); *Cottus* (бычокъ), *Periophthalmus*, *Echeneis* (ремора), *Scorpaena*, *Cyclopterus*, *Cottus* (подкаменьщикъ), *Trigla*, *Trachinus*, *Uranoscopus*,

Astroscopus (звѣздочетъ), Dactylopterus, Blennius, Clinus, Anarrhichas (зубатка), Zoarces (бельдюга), Lepadogaster, Stygicola, Lucifuga, Batrachus (жабунъ), Thalassophryne, Ophidium, Trachypterus.

D. Percosoces (окуне-щуки): Mugil (кефаль), Anabas, Scomberesox, Exocoetus (s. Exonantes) (летучая рыба), Belone (морская щука), Ammodytes, Ophiocephalus.

E. Opistomi (заднеплечія): Mastacembelus.

F. Pediculati (ногоперья): Lophius (морской чортъ), Malthe, Dibranchus.

G. Plectognathi (сростночелюстные): Ostracion (кузовокъ), Ballistes, Monacanthus, Triacanthus (сем. *Sclerodermi* — твердокожія); Diodon (двузубъ), Triodon (трехзубъ), Tetrodon (четырезубъ), Orthogoriscus (s. Mola) (луна-рыба) (сем. *Gymnodontes* — скалозубовыя).

H. Catostomi: Hippocampus (морскіе коньки), Syngnathus (морскія иглы), Nerophis, Phyllopteryx, Solenostoma (всѣ составляютъ группу *Lophobranchii* — пучкожаберныхъ); Gasterosteus (колюшка).

6. Ostracodermi — формы исключительно ископаемыя (палеозойскія) и характеризуются присутствіемъ окостенѣній въ кожѣ, покрывавшихъ въ видѣ панцыря то одну голову, то голову и переднюю часть тѣла, тогда какъ хвостъ былъ покрытъ чешуями. Остатковъ внутренняго скелета не найдено. Pteraspis, Cephalaspis, Pterichtis, Coccosteus, Titanichtys.

II. Amphibia.

Амфибіи дѣлятся на отряды на основаніи присутствія или отсутствія хвоста и конечностей; присутствія или отсутствія наружныхъ жабръ, жаберныхъ щелей и жаберной или оперкулярной складки кожи, прикрывающей жаберныя щели; присутствія или отсутствія окостенѣній въ кожѣ. Присутствіе жаберныхъ органовъ, хвоста и костныхъ чешуекъ въ кожѣ, надо считать признаками низшей организаціи. Отсутствіе конечностей является признакомъ позднѣйшаго характера.

1. *Urodela* (хвостатыя) сохраняютъ хвостъ въ теченіи всей жизни, кожа безъ окостенѣній, конечности имѣются. Дѣлятся на три подотряда.

A. Perennibranchiata (постоянножаберныя) сохраняютъ не только жаберныя щели, но и наружныя жабры. Siren, Proteus (протей), Menobranchus.

B. Derotremata (щележаберныя) сохраняютъ только жаберныя щели, прикрытыя оперкулярной складкой кожи. Amphiuma, Menopoma, Cryptobranchus.

C. Salamandrina (саламандровыя) s. *Myctodera* не имѣютъ совершенно жабернаго аппарата. Molge s. Triton (тритоны), Tylostriton, Ranodon, Salamandra (саламандры), Salamandrina, Necturus, Plethodon, Desmogathus, Typhlomolge, Typhlotriton, Amblystoma (Siredon), Spelerpes.

2. *Anura* (безхвостыя) — хвоста нѣтъ, кожа обыкновенно безъ окостенѣній, конечности имѣются.

A. Aglossa (безъязычныя): *Pipa* и *Dactylethra*.

B. Phaneroglossa (явноязычныя): *Rana* (лягушки), *Ceratophrys*, *Discoglossus*, *Pelobates*, *Alytes* (повитухи), *Rombinator* (жерлянки), *Epihippifer*, *Bufo* (жабы), *Rhinoderma*, *Pseudophryne*, *Nectophryne*, *Hyla* (древесныя лягушки), *Notodelphys*, *Hylodes*, *Nototrema*, *Phyllomedusa*, *Arthroleptis*.

3. *Gymnophiona* (безногія) — хвостъ очень короткій, конечностей нѣтъ, въ кожѣ имѣются костныя чешуи. *Ichthyophis* (s. *Epicrion*), *Hurogeophis*, *Cocilia*; *Siphonops*, *Dermophis*.

4. *Stegoccephala* — ископаемыя формы, встрѣчающіяся отъ пермской системы до триаса, съ хвостомъ, конечностями и развитыми окостенѣніями въ кожѣ. *Labyrinthodon*, *Mastodonsaurus*, *Branchiosaurus*, *Archegosaurus*, *Anthracosaurus*, *Discosaurus*, *Hylonomus*.

III. Reptilia.

Рептиліи дѣлятся на основаніи присутствія или отсутствія костныхъ отложеній въ кожѣ и ихъ формы; присутствія или отсутствія совокупительныхъ органовъ у самца, а также парности и непарности этихъ органовъ и формы задняго прохода; точно также присутствіе или отсутствіе одной или обѣихъ паръ конечностей, зубовъ, мочевого пузыря могутъ служить классификаціонными признаками. Но, такъ какъ большинство рептилій намъ извѣстно лишь на основаніи ископаемыхъ остатковъ, и мягкія части ихъ неизвѣстны, то приходится при характеристикѣ этихъ группъ опираться и на другіе признаки.

1. *Rhynchocephala* (хоботоголовыя) — съ двумя парами развитыхъ конечностей, безъ костныхъ отложеній въ кожѣ, задній проходъ въ видѣ поперечной щели, нѣтъ совокупительныхъ органовъ. *Hatteria* s. *Sphenodon* и ископаемая (пермская) *Palaeohatteria*.

2. *Plagiotremata* (поперечнопроходныя) s. *Squamata* (чешуйчатые) имѣютъ обыкновенно кожу безъ костныхъ отложеній, задній проходъ въ видѣ поперечной щели и совокупительные органы парные. Одни изъ нихъ имѣютъ двѣ пары конечностей (большинство ящерицъ), другія имѣютъ одну пару (нѣкоторыя ящерицы и змѣи), третьи не имѣютъ вовсе (большинство змѣй, нѣкоторыя ящерицы).

Сюда относятся: *A. Sauria* s. *Lacertilia* (ящерицы), часто имѣющія мочевой пузырь и всегда имѣющія грудину; *B. Ophidia* (змѣи) — не имѣющія мочевого пузыря и грудины.

Къ *Sauria* относятся: *Lacertilia vera* (ящерицы собственно): *Platydactylus* s. *Gecko*, *Hemidactylus*, *Phyllodactylus*, *Ascalatotes* (гекконы); *Pygopus* (чешуеногъ), *Scincus* и *Mabuia* (сцинки), *Trachisaurus*, *Cyclodus*, *Seps*, *Lacerta* (обыкновенныя ящерицы), *Zonurus*, *Pseudopus* (желтопузикъ), *Ophisaurus*, *Anguis* (мѣдяницы), *Heloderma*, *Iguana*, *Leiolaemus*, *Polychrus*, *Draco*, *Chlamidosaurus*, *Basiliscus*, *Amblyrhynchus*, *Agama*; *Platynota* (плоско-слизныя): *Varanus*, *Monitor*,

ископаемый (мѣловой) *Dolichosaurus*; *Amphisbaenia* (амфисбены): *Amphisbaena*, *Blanus*, *Chirotes*; *Chamaeleontia* (хамелеоны): *Chamaeleo*.

Къ *Ophidia* относятся: *Typhlopida* (червеобразныя): *Typhlops*; *Boaeformia* (боаобразныя): *Uropeltis*, *Tortrix*, *Python* (питоны), *Boa* (боа); *Colubriiformia* (ужевидныя): *Coluber* (ужы), *Coronella* (полозы), *Tropidonotus* (ужы водяные), *Dasypeltis*, *Hydrus* (морскія змѣи), *Elaps* (схидна), *Naja* (очковая змѣя и асписъ); *Solenoglyphia* (трубкозубыя): *Crotalus* (гремучая змѣя), *Trigonoccephalus*, *Craspedoccephalus*, *Vipera* (гадюка).

Сюда-же, вѣроятно, надо отнести ископаемыхъ мѣловой системы *Rythonomorpha*, имѣвшихъ змѣевидную форму тѣла и плавникообразныя конечности. *Mososaurus*, *Elasmosaurus*.

3. *Ichtyopterygia* — ископаемая мезозойскія формы, съ короткой шеей и плавникообразными конечностями; по многимъ признакамъ стоятъ близко къ *Rhynchoccephala*. *Ichtyosaurus*, *Saurodon*.

4. *Chelonia* (черепахи), съ двумя парами конечностей, съ костными отложеніями въ кожѣ, обыкновенно образующими спинной и брюшной щиты; задній проходъ овальный, удлиненный по продольной оси животнаго; непарный совокупительный органъ; имѣется мочевой пузырь, но нѣтъ зубовъ, и челюсти обыкновенно одѣты роговымъ клювомъ.

A. Athecae s. Dermatochelidae (мягкокожія): *Sphargis*, ископаемая *Protosphargis*. *B. Thecophora* (твёрдокожія): *Trionyx*, *Chelys*, *Thalassochelys*, *Chelonia* (морская черепаха), *Cistudo*, *Clemys*, *Emys* (болотная черепаха), *Chelemys*, *Chelydra*, *Testudo* (наземная черепаха), *Puxis*, *Cinixys*.

5. *Sauropterygia* — мезозойскія рептиліи съ длинной шеей и плавникообразными конечностями, по нѣкоторымъ признакамъ приближаются къ черепахамъ. *Plesiosaurus*, *Notosaurus*, *Baptanodon*.

6. *Theromorpha* — мезозойскія рептиліи съ ходильными конечностями и съ зубами, иногда представляющими такую-же дифференцировку, какъ у млекопитающихъ (на рѣзцы, клыки и коренные); нѣкоторыя изъ нихъ являются вѣроятными предками млекопитающихъ. Дѣлятся на *Anodontia*, *Placodontia*, *Pareiosauria* и *Theriodontia*.

7. *Crocodylia* (крокодилы), съ двумя парами конечностей, съ костными отложеніями въ кожѣ; задній проходъ вытянутъ по продольной оси животнаго; совокупительный органъ непарный; есть зубы, нѣтъ мочевого пузыря. *Crocodylus*, *Alligator*, *Gavialis* (s. *Rhamphostoma*) и рядъ ископаемыхъ формъ.

8. *Pterosauria s. Ornithosauria* — мезозойскія рептиліи, коихъ переднія конечности были обращены въ крыло, вслѣдствіе развитія летательной перепонки, поддерживаемой чрезвычайно удлиненнымъ мизинцемъ. *Pterodactylus*, *Rhamphorrhynchus*.

9. *Dinosauria* — мезозойскія рептиліи, съ ходильными конечностями, причёмъ иногда для хожденія служила, какъ у птицъ, только задняя пара, и иногда, съ сильно развитыми костными отложеніями. Они дѣлятся на группы:

A. Theropoda: Megalosaurus, Campsognathus, Ceratosaurus, Hallopus;
B. Sauropoda: Atlanthosaurus, Morosaurus, Brontosaurus; *C. Predentata*: Stegosaurus, Ceratops, Triceratops, Laosaurus, Iguanodon. Последняя группа является родоначальной для птицъ.

IV. Aves.

Птицы могутъ быть раздѣлены на двѣ большія группы, изъ которыхъ одна является исключительно ископаемой.

1. *Archaeornithes* — мезозойскія (верхне-юрскія) птицы съ длиннымъ, состоящимъ изъ ряда позвонковъ хвостомъ, на которомъ перья сидѣли симметрично въ два боковые ряда; пальцы крыла были свободны и подвижны и всѣ три несли когти; голова съ зубами: Archaeopteryx.

2. *Neornithes* — хвостъ укороченъ и крупныя хвостовыя (рулевыя) перья сидятъ на немъ вѣерообразно или въ безпорядкѣ; пальцы крыла спрятаны подъ кожей и обыкновенно только два могутъ нести когти; у большинства зубовъ нѣтъ, а челюсти одѣты роговымъ клювомъ.

A. Ratitae (безкилевая) — безъ гребня на груди и съ недоразвитыми крыльями: перья болѣе просто устроены; хвостовыхъ перьевъ часто не бываетъ или они сидятъ въ безпорядкѣ. Apteryx (киви, или безкрыль), Struthio (страусъ), Rhea (нанду, или американскій страусъ), Dromaeus (эму), Casuarius (казуаръ) и вымершія: Dinornis (моа), Aepyornis, Gastornis.

B. Carinatae (килевая), обыкновенно съ гребнемъ на груди и большинство съ хорошо развитыми крыльями; перья болѣе сложно устроены; есть всегда хвостовыя перья, сидящія вѣерообразно.

a. Impennes (пингвины): Aptenodytes, Spheniscus, Eudyptes; *b. Pygopodes* (гагаровыя): Colymbus (гагары), Podiceps (поганки); *c. Tubinares* (трубконосыя): Diomedea (альбатросы), Procellaria и Thalassidroma (буревѣстники); *d. Steganopodes* (веслоногія): Phaeton (фаэтоны), Sula (глушыи), Pelecanus (пелеканы); *e. Herodiones* (цаплевидныя): Ardea (цапли), Ciconia (апеты), Ibis (ибисы). Platalea (колпица), Phoenicopterus (фламинго); *f. Lamellirostres* (пластинчатоклювыя): Anas (утки), Anser (гуси), Cygnus (лебеди), Mergus (крохали); *g. Palamedeornithes* (шпорцевые гуси): Palamedea, Chauna; *h. Accipitres* (дневные хищники): Aquila (орлы), Falco (соколы), Buteo (сарычи), Vultur (грифы), Gyrogeranus (секретарь); *i. Cathartidae* (кондоры): Cathartes; *j. Crypturi* (тинаму): Tinamus; *k. Gallinae* (куриныя): Gallus (куры), Phasianus (фазаны), Tetrao (тетерева), Graх (гокко), Meleagris (индѣйка), Megapodius (сорныя куры), Opisthocomus (гоацинь); *l. Grallae* (голенастыя): Rallus (пастушки), Fulica (лысухи), Grus (журавли), Otis (дреды); *m. Longipennes* (длиннокрылыя): Larus (чайки), Haliplana, Sterna (крачки), Alca (чистики), Fratercula (топорики); *n. Limicolae* (кулики), Charadrius (ржанки), Haematopus (кулики-

сороки), Gallinago; o. *Pterocletes* (рябки): Pterocles, Syrhaptes; p. *Columbae* (голубиныя): Columba (голуби), Turtur (горлицы), Goura (вѣнценосный голубь) и вымершіе дронты: Didus (додо) и Pezophaps; q. *Psittaci* (попугаи): Psittacus (попугай), Cacatua (какаду), Strigops (совиный попугай); *Striges* (совы): Strix (сопуха), Bufo (филинъ); r. *Picariae* (дятлообразныя): Cuculus (кукушки), Coracias (сивоворонки), Alcedo (зимородки), Merops (щурки), Урира (удоды), Buceros (носороги), Caprimulgus (козодон), Cypselus (стрижи), Trochilus (колибри), Picus (дятлы); s. *Passeres* (воробьиныя): Menura (лирохвость), Passer (воробьи), Alauda (жа воронки), Sturnus (скворцы), Molothrus, Fringilla (вьюрки), Meliphaga (медососы), Hirundo (ласточки), Barita, Turdus (дрозды), Paradisea (райскія птицы), Corvus (вороны), Rhamphastus (тулканы). Къ Carinatae надо отнести ископаемыхъ, мѣловой системы, птицъ съ зубами, Hesperornis и Ichthyornis, а равно эоценовыхъ Dryornis, Odontopteryx.

V. Mammalia.

Млекопитающія могутъ быть раздѣлены на три большія группы, главнымъ образомъ, на основаніи ихъ способа произведенія потомства.

1. **Ovipara, s. Monotremata, s. Protheria** (яйцеродныя или однопроходныя)—яйцеродныя млекопитающія, имѣющія клоаку; млечныя железы безъ сосцовъ. Echidna (ехидна), Ornithorhynchus (утконосъ). Съ яйцеродными сближаютъ нѣкоторыя мезозойскую группу *Miltituberculata*.

2. **Marsupialia, s. Metatheria** (сумчатые), рождающія плохо развитыхъ дѣтенышей и донашивающія ихъ въ наружной сумкѣ (*marsupium*); заднепроходное и мочеполовое отверстія раздѣлены, хотя окружены общимъ сфинктеромъ; млечныя железы съ сосцами.

A. *Polyprotodontia*: Didelphys (опоссумъ, или сумчатая крыса), Dasyurus (шерстохвость), Thylacinus (сумчатый волкъ), Myrmecobius (сумчатый муравьѣдъ), Perameles (язвица), Choeropus, Notoryctes (сумчатый кротъ).

B. *Diprotodontia*: Plascolumys (вombatъ), Phalangista (кускусъ), Petaurus (сумчатая летяга), Trichosurus, Phascolarctus, Dorcopsis, Macropus (кенгуру). Къ сумчатымъ-же, вѣроятно, надо отнести нѣкоторыхъ мезозойскихъ млекопитающихъ, какъ Dromatherium, Micronodon, Triconodon, Amphilestes, Peralestes, Phascolotherium, Spelacotherium и др.

3. **Placentalia, s. Eutheria** (плацентарныя), живородящія млекопитающія, вынашивающія дѣтенышей въ маткѣ, причемъ всегда образуется дѣтское мѣсто, или плацента, т. е. органъ, устанавливающій связь между тѣломъ матери и зародышемъ; заднепроходное и мочеполовое отверстія совершенно обособлены: млечныя железы съ сосцами.

A. *Edentata* (неполнозубыя). а. Xenarthra: Bradypus и Choloepus (лѣнивцы), Myrmecophaga, Cyclothurus, Tamandua (муравьѣды), Tatusia и Dasyurus

(броненосцы); b. *Nomarthra*: *Manis* (панголинъ, или ящеръ), *Orycteropus* (капскій муравьѣдъ); ископаемые *Glyptodon*, *Megatherium*.

B. Cetacea (китообразныя) подраздѣляются на двѣ группы. *a. Mysticoceti* (беззубые киты): *Balaena* (киты), *Balaenoptera* (полосатики), *Megaptera*; *b. Odontoceti s. Denticeti* (зубастые киты): *Delphinus* и *Lagenorhynchus* (дельфины), *Phocaena*, *Neomeris Globiocephalus*, *Delphinapterus* (бѣлуха), *Platanista*, *Pontoporia*, *Monodon* (нарваль), *Hyperodon*, *Ziphius*, *Physeter*, *Catodon* (кашалотъ); ископаемые третичные *Archaeoceti*: *Protocetus*, *Zeuglodon* и др.

C. Sirenia (сиреновыя): *Halicore* (дюгонь), *Manatus* (ламантинъ) и вымершая *Rhytina* (морская корова); Ископаемыя третичныя формы: *Eotherium*, *Eosiren* и др.

D. Perissodactyla (непарнопалыя): *Equus* (лошади), *Tapirus* (тапиры), *Rhinoceros* (носороги); ископаемыя (третичныя) формы: *Hyracotherium*, *Anchilophus*, *Anchitherium*, *Hipparion* и параллельный этому ряду американскій рядъ: *Eo-*, *Oro-*, *Epi-*, *Meso-*, *Mio-*, *Proto-*, *Pliohippus* и др.

E. Artiodactyla (парнопалыя): *Camelus* (верблюды) и *Luchenia* (ламы) (образующія вмѣстѣ группу мозолоногихъ—*Tylopoda*); *Bos* (быки), *Ovis* (овцы), *Capra* (козы), *Saiga* (сайга), *Antilope* (антилопы), *Rupicapra* (серна), *Antilocapra* (всѣ эти формы образуютъ группу полорогихъ—*Cavicornia*); *Tragulus* (козелокъ), *Giraffa* (жираффа), *Moschus* (мускусная кабарга); *Cervus* (олени), *Rangifer* (сѣверный олень), *Alces* (лось), *Dama* (лани) (эти четыре рода относятся къ сем. оленевыхъ,—*Cervidae*), *Sus* и *Babyrussa* (кабаны), *Dicotyles* (американскіе кабаны), *Hippopotamus* (гиппопотамы, или бегемоты). Оба эти отряда соединяются подъ именемъ *Ungulata* (копытныя), причемъ къ нимъ присоединяются нѣсколько ископаемыхъ формъ: *Entelodon*, *Tragoceras* и др.

F. Hyracoidea (дамань): *Hyrax*, *Dendrohyrax*;

G. Proboscidea (хоботныя): *Elephas* (слоны); ископаемыя (третичныя): *Moeritherium*, *Dinotherium*, *Mastodon*;

Близкія съ копытными формы: эоценовыя *Condylarthra* (*Phenacodus*) и *Dinoceratidae* (*Dinoceras*), третичныя *Toxodontia* (*Toxodon*) и др. *Condylarthra* являются предками копытныхъ, дамановъ и хоботныхъ, а, можетъ быть, и сиреновыхъ.

H. Carnivora (хищники): *Felis* (кошки), *Viverra* (виверры), *hyaena* (гиены), *Canis* (собаки), *Ursus* (медвѣди), *Mustela* (куницы), *Putorius* (хорекъ), *Meles* (барсукъ), *Taxidea*, *Lutra* (выдра) и др. Близкія къ хищникамъ третичныя *Creodonta* являются родоначальной группой не только для хищниковъ и всѣхъ послѣдующихъ группъ, но также и для *Condylarthra*. Представители: *hyaenodon*, *Prerodon*, *Arctocyon*, *Proviverra*.

I. Pinnipedia (ластоногія): *Phoca* (тюлени), *Trichechus* (моржи), *Otaria* (сивучи).

K. Rodentia (грызуны). *a. Duplicidentata*: *Lepus* (зайцы) и *Sciurus* (бѣлки), *Lagomys* (сѣноставцы); *b. Simplicidentata*: *Mus* (мыши и крысы), *Cavia*

(морскія свинки), *Dasyprocta* (агути), *Hydrochoerus*, *Coenogenys*, *Pedetes*, *Dipus* (тушканчикъ), *Castor* (бобръ), *Hystrix* (дикобразъ), *Arvicola* (полевка), *Hydromys*, *Rhynchomys*, *Geomys*, *Cricetus* (хомякъ), *Georychus*; ископаемый третичный *Hesperomys*; *Spalax* (слѣпышь), *Siphneus*, *Bathyergus* (сем. *Georychidae*).

L. Insectivora (насекомоядные): *Talpa* (кротъ), *Myogale* (выхухоль), *Centetes*, *Ericulus*, *Gymnura*, *Hylomys*, *Condylura*, *Scalops*, *Chrysochlorys*, *Tupaia*, *Sorex* (землеройка), *Eriaceus* (ежъ).

M. Chiroptera (рукокрылыя): *Pteropus* (летучая собака), *Callinectes*; *Vespertilio* (неотопырь), *Vesperugo*, *Miniopterus*, *Rhinolophus* (подковоносъ), *Phyllostoma*, *Vampyrus* (вампиръ), *Ametrida* (первые два рода относятся къ группѣ *Carpophaga*—плодоядныхъ, а всѣ прочіе къ группѣ *Entomophaga* насекомоядныхъ).

N. Prosimiae (полуобезьяны): *Lemur* (лемуръ), *Steopos* (лори), *Tarsius*, *Chiromys* (руконожка), *Perodicticus*, *Galago*.

O. Primates (приматы, или обезьяны): *Harale* (игрунки), *Mycetes* (ревуны), *Callithrix*, *Ateles*, *Cebus* (всѣ предыдущіе роды, кромѣ игрунковъ, соединяются въ одну группу *Platyrrhini*, — широконосыхъ, и всѣ послѣдующіе въ группу *Catarrhini*—узконосыхъ); *Cynocephalus*, *Macacus*, *Semnopithecus*, *Hylobates* (гиббоны), *Simia* (орангъ), *Anthropithecus* (шимпанзе), *Gorilla* (горилла), и ископаемая: *Dryopithecus*, *Pithecanthropus* (послѣдніе пять родовъ составляютъ сем. *Anthropomorpha*—человѣкообразныхъ; *Homo* (человѣкъ).

IV.

Начальныя стадіи развитія и метаморфозъ позвоночныхъ

(*Vertebrata, s. Craniota*).

Яйцевая клѣтка позвоночныхъ представляетъ весьма различныя степени содержанія питательнаго желтка. Менѣе всего содержитъ питательнаго матеріала яйцевая клѣтка живородящихъ млекопитающихъ, яйцо которыхъ, въ этомъ отношеніи, приближается къ яйцу безчерешныхъ. Если имѣется питательный желтокъ, то протоплазматическая часть съ ядромъ лежитъ на верхнемъ, или анимальномъ, полюсѣ, а нижній, или вегетативный, полюсъ всецѣло занятъ желткомъ. На поверхности яйцевой клѣтки позвоночныхъ имѣется прозрачная оболочка, пронизанная многочисленными радіальными каналцами, или порами, и потому получившая названіе *zona radiata, s. pellucida*. Выдѣляется-ли она самимъ яйцомъ, или окружающими его въ яичникѣ фолликулярными клѣтками—не выяснено вполне, и, слѣдовательно, нельзя рѣшить, имѣемъ-ли мы дѣло съ желточной оболочкой (*membrana vitellina*), или съ хоріономъ (*chorion*).

Для высшихъ позвоночныхъ, а именно, для птицъ и млекопитающихъ, принимаютъ, что *zona radiata* выдѣляется фолликулярными клѣтками, а для прочихъ позвоночныхъ принимаютъ, что внутренне слои оболочки выдѣляются яйцомъ, а наружные—фолликулярными клѣтками. Въ первомъ случаѣ оболочка эта является хоріономъ, а во второмъ хоріономъ и желточной въ одно и то же.

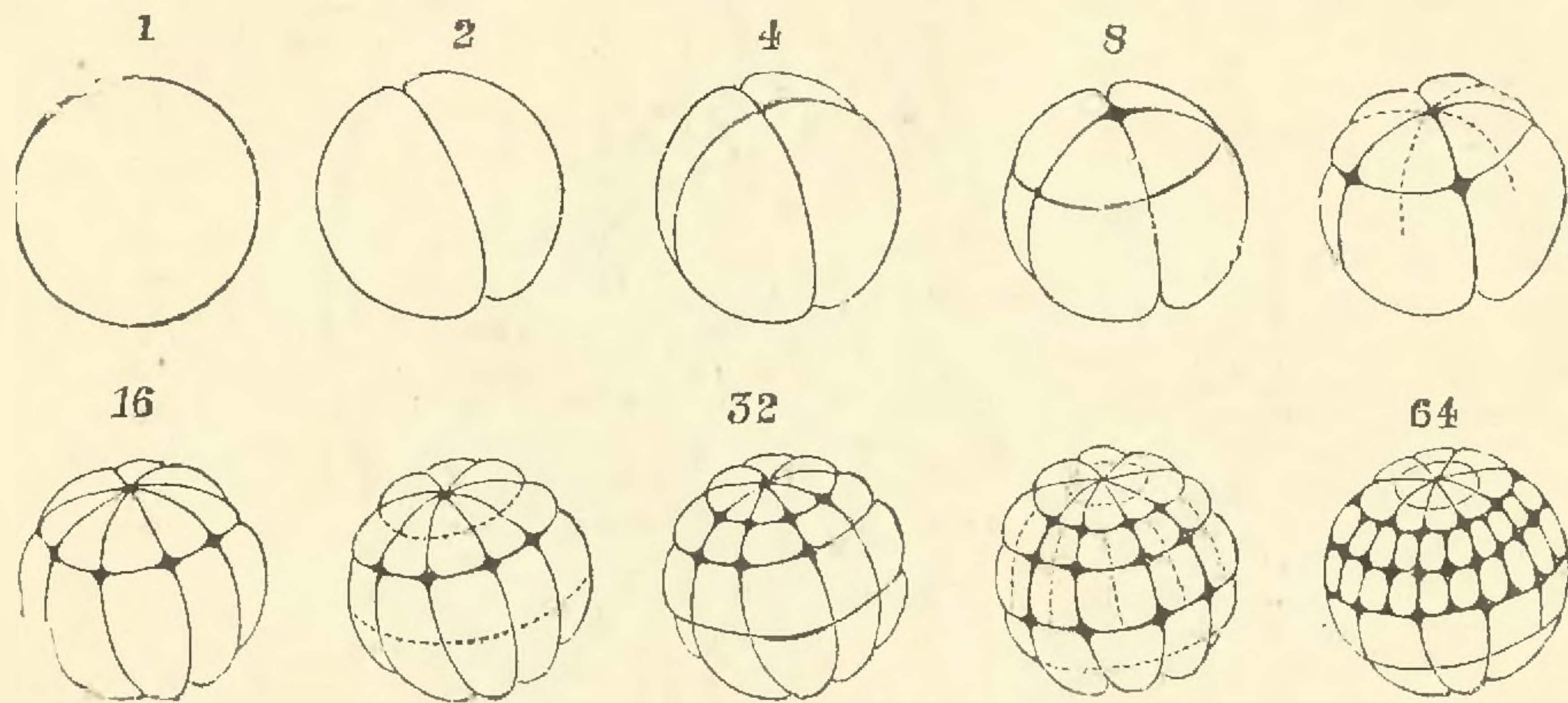


Рис. 35. Полное и неравномерное дробленіе лягушечьего яйца (сбоку); цифры обозначаютъ число шаровъ дробленія въ каждой стадіи. По Эккеру изъ Гертвига.

время. У нѣкоторыхъ позвоночныхъ, а именно, у круглоротыхъ, ганойдныхъ и костистыхъ рыбъ, у которыхъ *zona radiata* яйца отличается плотностью, и проникновеніе живчика черезъ ея поры невозможно, имѣется особое отверстіе для этой цѣли, или *micropyle*, образующееся тамъ, гдѣ одна изъ прилежащихъ

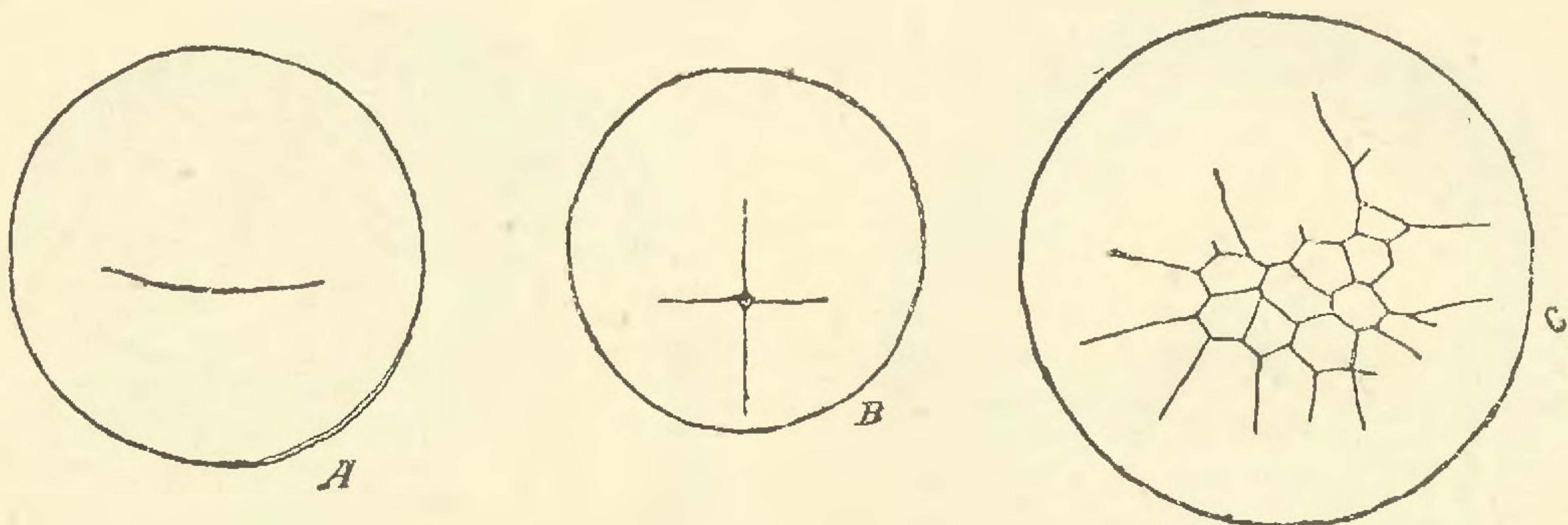


Рис. 36. Три стадіи дробленія куриного яйца, видимыя съ анимальнаго полюса: А—появленіе первой бороздки; В—появленіе второй бороздки; С—позднѣйшая стадія съ большими краевыми и мелкими внутренними клѣтками. По Кёлликеру

къ яйцу фолликулярныхъ клѣтокъ связана съ нимъ протоплазматической перемычкой. Кромѣ этой оболочки, которую надо отнести къ числу первичныхъ, яйца позвоночныхъ бываютъ часто окружены оболочками позднѣйшаго происхожденія, выдѣляемыми половыми частями самки кругомъ оплодотвореннаго яйца и называемыми вторичными. Такъ, яйца нѣкоторыхъ рыбъ и амфибій окружаются студенистой оболочкой. Яйца селахій, кромѣ слоя бѣлка, окружены плотной, похожей по консистенціи на рогъ, оболочкой. Яйца многихъ рептилій, птицъ и яйцеродныхъ млекопитающихъ окружены бѣлкомъ и скорлупой, нерѣдко пропитанной известковыми солями (см. XIII главу).

Послѣ выдѣленія редуціонныхъ тѣлецъ и оплодотворенія—процессовъ, которые наименѣе изучены для позвоночныхъ и на которыхъ мы останавливаться

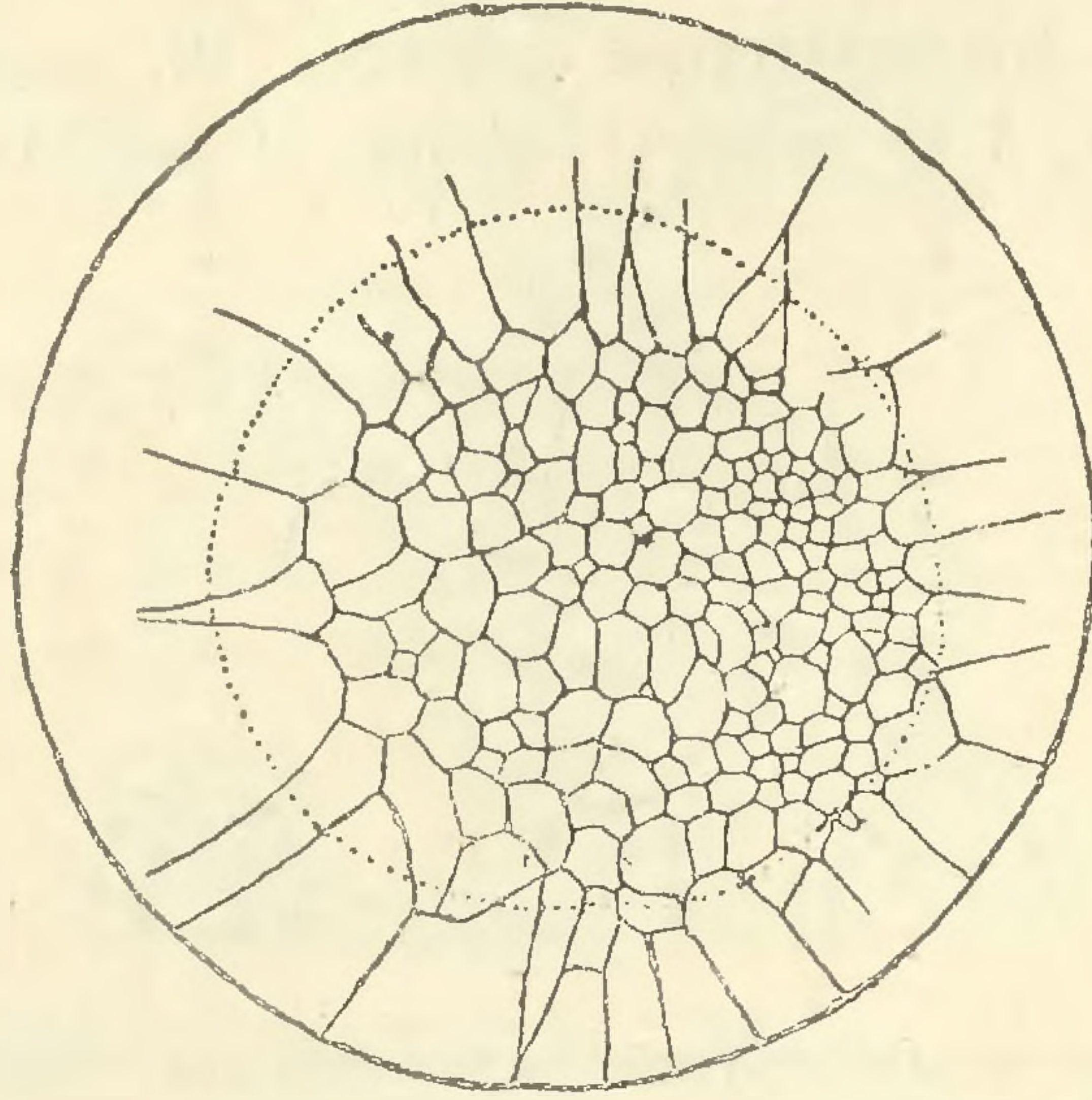


Рис. 37. Дальнѣйшая стадія дробленія куриного яйца. Пунктиромъ обозначена граница сегментаціонной полости, лежащей подъ зародышевымъ дискомъ. По Кёлликеру.

не будемъ, начинается процессъ **дробленія**. У одной группы круглоротыхъ, а именно, у миногъ (*Petromyzontidae*), у двудышащихъ рыбъ и большинства

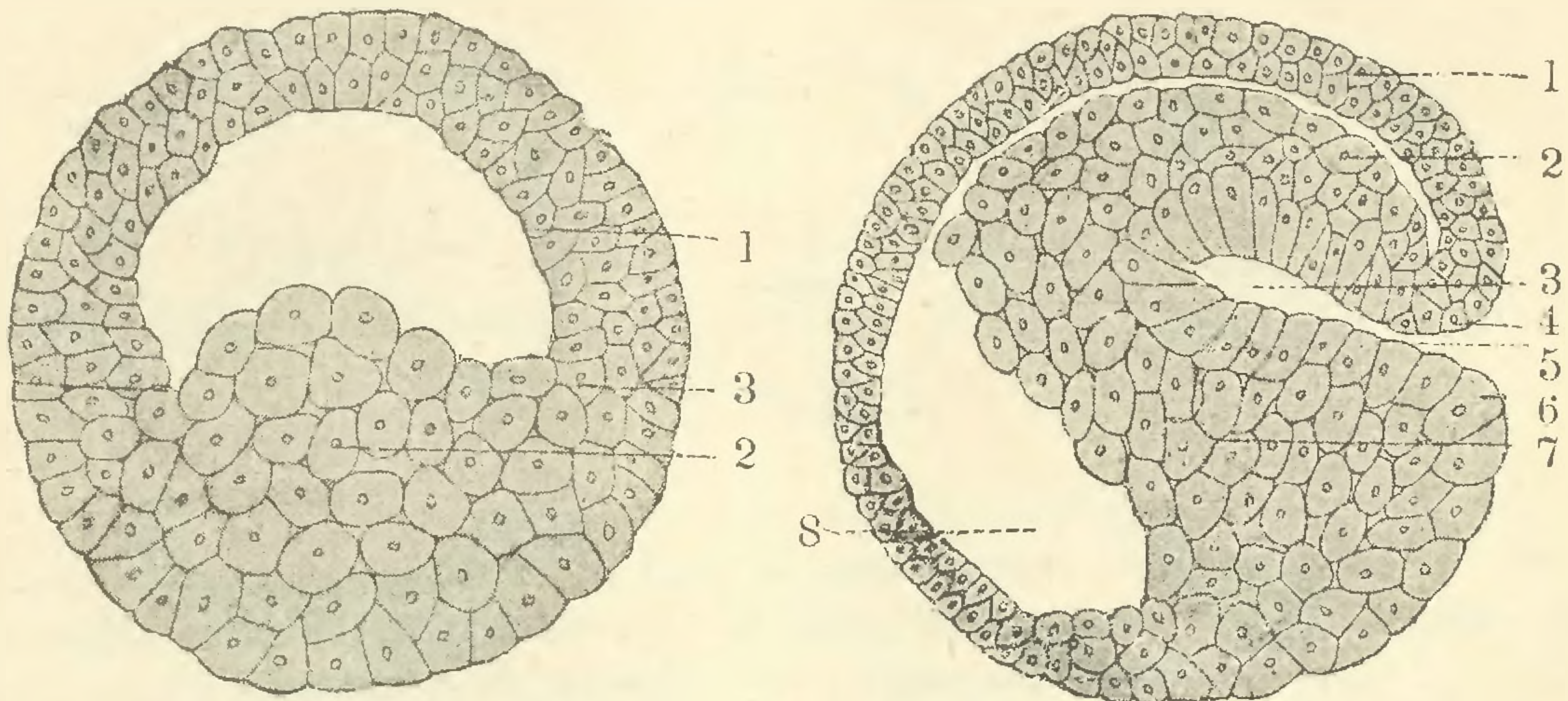
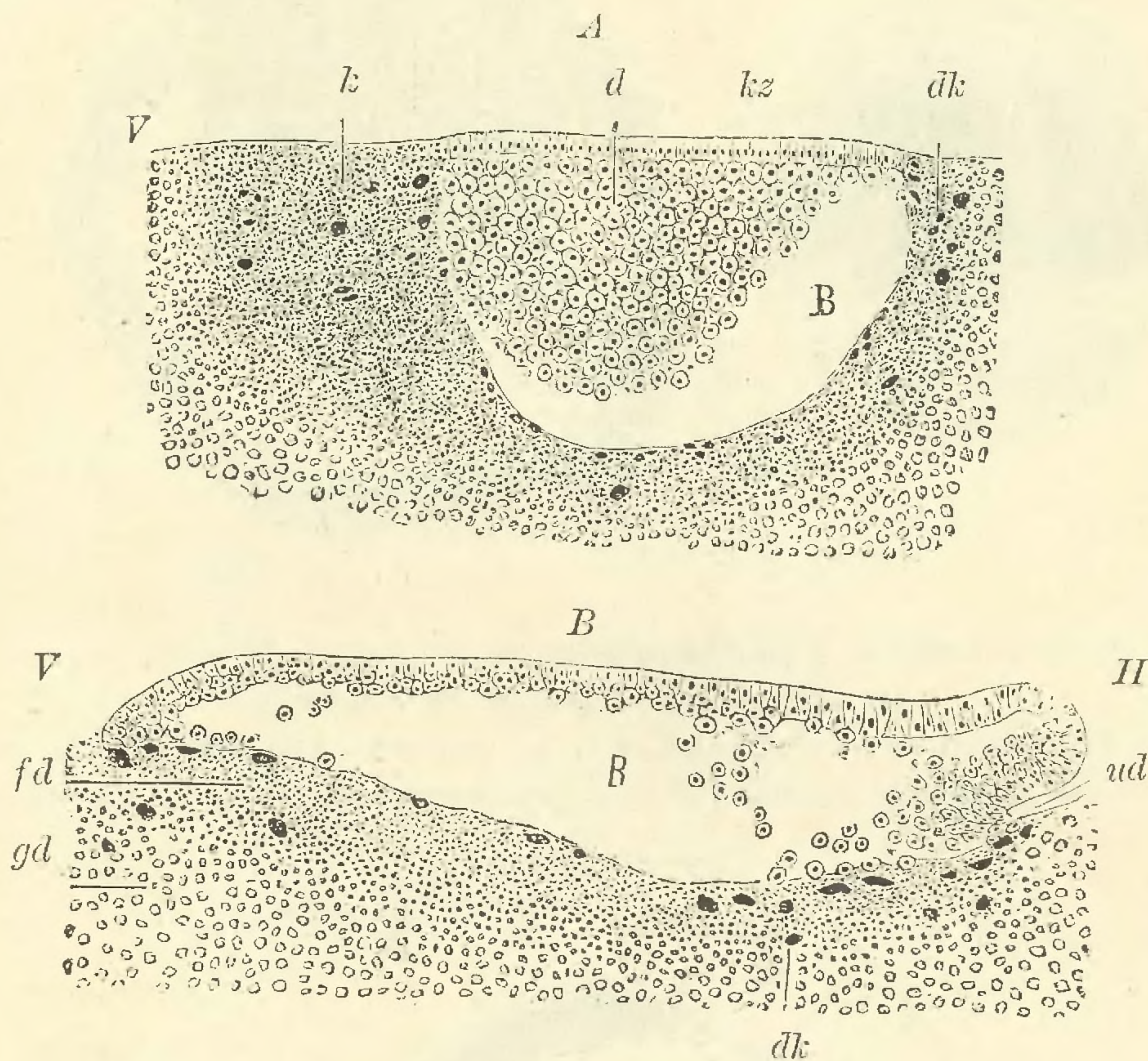


Рис. 38. Зародышъ тритона (*Triton s. Molge*) на стадіи бластулы въ разрѣзѣ. 1 — сегментаціонная полость; 2 — богатая желткомъ шары дробленія нижняго полюса; при 3 — послѣдніе переходятъ въ клѣтки верхняго полюса. Изъ Гертвига.

Рис. 39. Зародышъ тритона (*Triton s. Molge*) въ началѣ гастрюляціи въ сагиттальномъ разрѣзѣ. 1—эктодерма; 2—энтодерма; 3—гастральная полость; 4—бластопоръ; 5 и 6 — спинной и брюшной край бластопора; 7—желточные клѣтки; 8—сегментаціонная полость. Изъ Гертвига.

амфибій, дробится все яйцо, но шары дробленія, или бластомеры, вегетативнаго полюса болѣе богаты желткомъ, крупнѣе и дробятся медленнѣе, иначе говоря,

дробленіе является полнымъ, но неравномернымъ (рис. 35). Въ результатѣ дробленія получается бластула, т.-е. стадія, образованная покуда еще индифферентными бластодермическими клѣтками и содержащая внутри сегментаціонную полость, но полость эта, въ зависимости отъ неравномерности дробленія, лежитъ ближе къ анимальному полюсу яйца (рис. 38).



Дис. 40. Сагиттальные разрѣзы черезъ зародыша акулы *Pristiurus*: *A*—въ стадіи бластулы; *B*—при началѣ влячиванія. *V*—передній, *H*—задній край зародышеваго диска; *B*—сегментаціонная полость; *d*—глубоколежащія клѣтки зародышеваго диска; *dk*—мерсциты; *fd*—мелко-зернистый, *gd*—крупно-зернистый желтокъ; *kz*—поверхностныя (цилиндрическія) клѣтки зародышеваго диска; *ud*—зачатокъ первичнаго кишечника. Изъ Гертвига по Рюкерту.

Другой типъ дробленія представляютъ намъ прочія рыбы (другая группа круглоротыхъ, т. е. *Muxinidae*, ганойдныя и костистыя), безногія амфибіи (*Gymnophiona*), а также всѣ гады и птицы. У нихъ дробится лишь небольшой, лежащій на анимальномъ полюсѣ, протоплазматическій участокъ яйца, а громадное количество питательнаго желтка остается нераздробленнымъ, иначе говоря, происходитъ частичное дискондальное дробленіе (рис. 36 и 37). Подъ раздѣлившимся на бластомеры зачаткомъ, или зародышевымъ дискомъ, вмѣстѣ первоначально сегментаціонная полость, дно которой образовано нераздробившимся желткомъ, содержащимъ, однако, въ частяхъ, ближайшихъ къ полости, ядра (рис. 40). Ядра эти принадлежатъ клѣточнымъ элементамъ, погрузившимся въ желтокъ и помогающимъ, вѣроятно, его усвоенію, дѣйствуя на него не только механически, т.-е. разрыхляя его, но и химически, т.-е. под-

готовляя его къ ассимиляціи. Эти элементы, или мероциты, происходят, обыкновенно, изъ клѣтокъ раздробившагося зачатка, т.-е. бластодермическихъ,

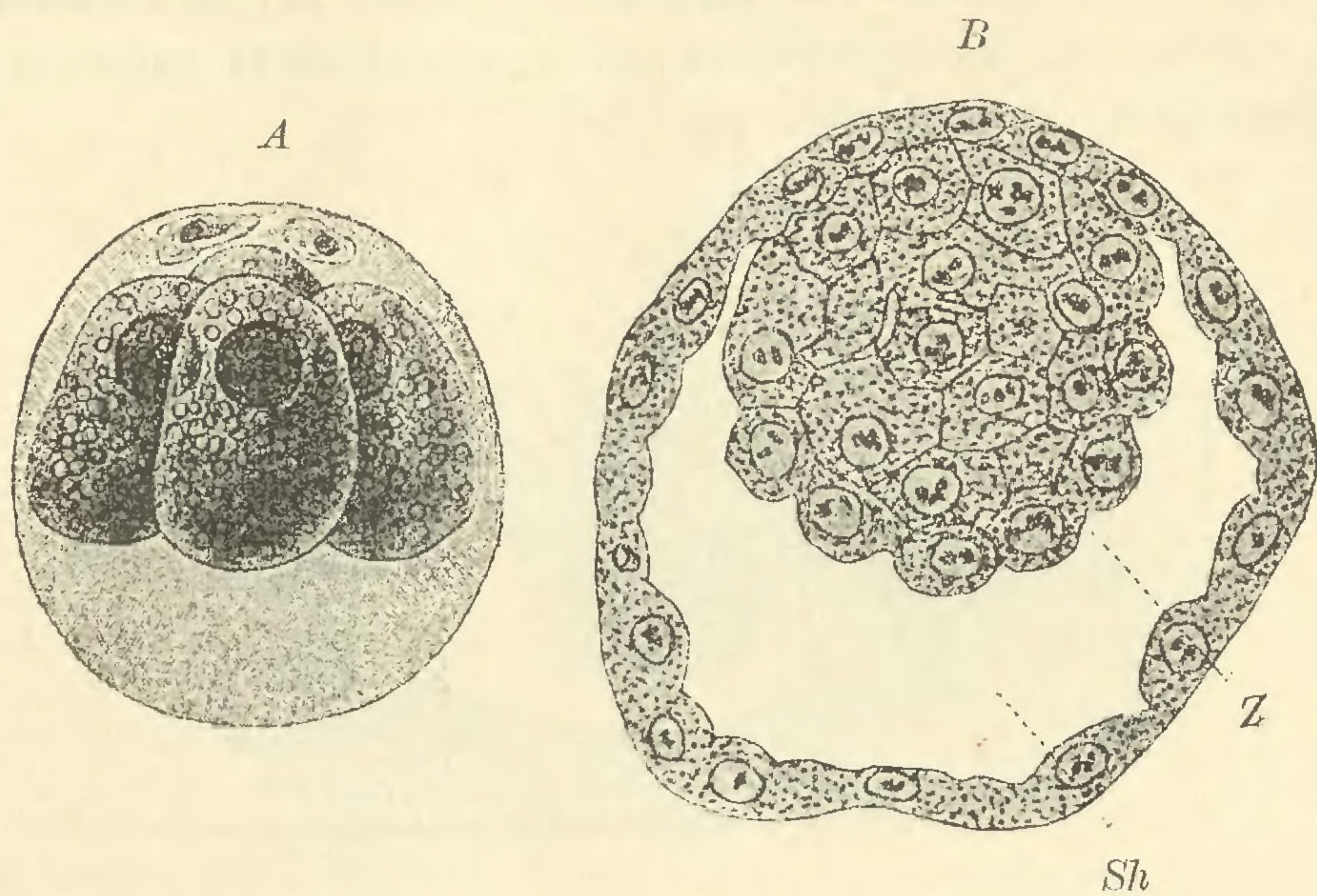


Рис. 41. А—стадія дробленія на 4 бластомеры опоссума (*Didelphys virginiana*); сверху два редуціонныхъ тѣльца. По Зеленка.

В—бластула кролика (*Lepus cuniculus*) въ разрѣзѣ. Z—клѣтки, соответствующія отчасти желточной энтодермѣ *Amniota*. Sh—сегментаціонная полость. По Ашгону (*Assheton*).

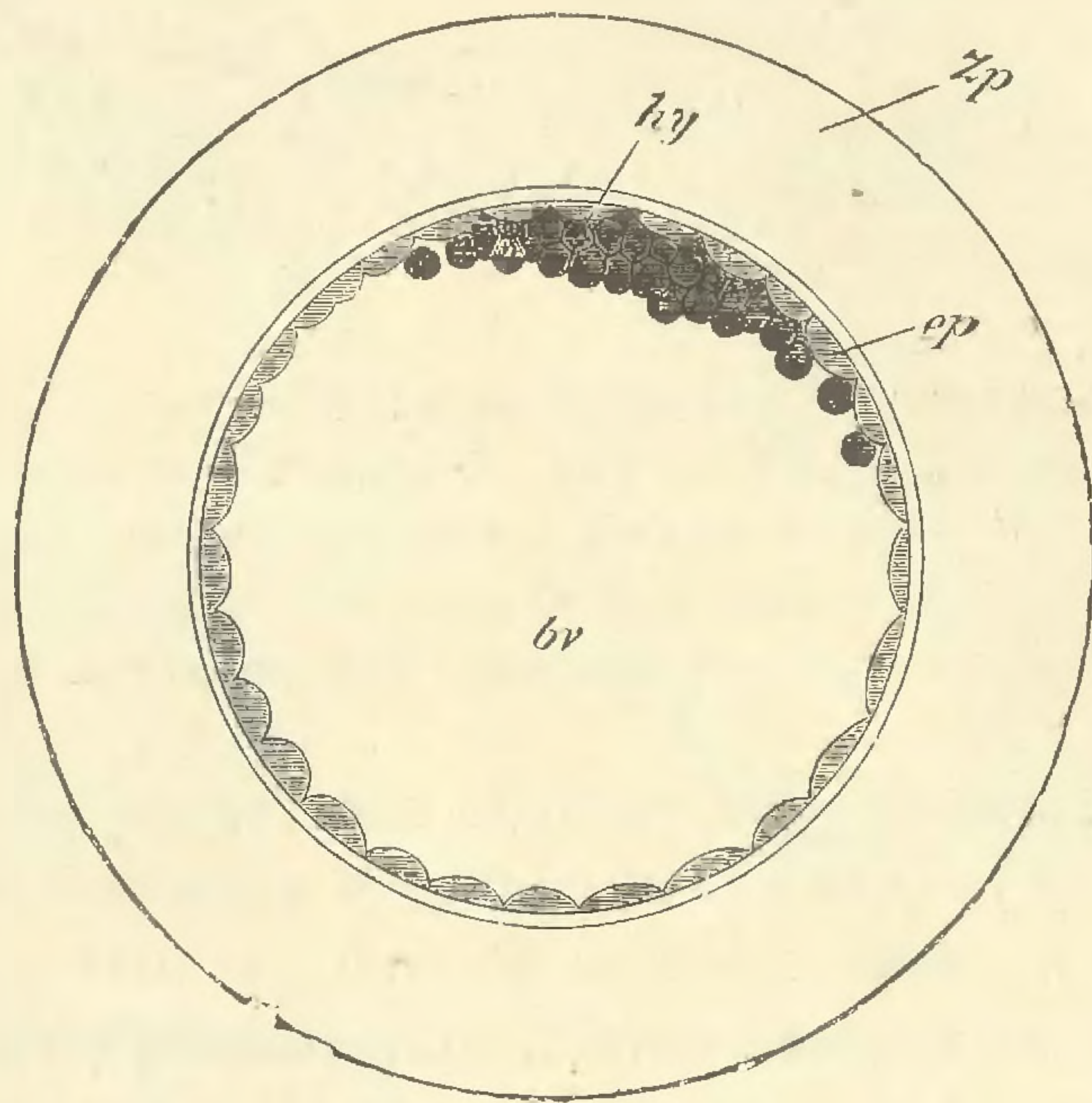


Рис. 42. Яйцо кролика (*Lepus cuniculus*) 70—90 часовъ послѣ оплодотворенія. Zp—*zona radiata*; ep—эктодерма; hy—кучка клѣтокъ, соответствующая отчасти желточной энтодермѣ *Amniota*; bv—сегментаціонная полость. Изъ Бальфура по Ванъ-Бенедену.

но у акулъ (*Rückert*, 1891), гадювъ (*Orpel*, 1891) и птицъ часть мероцитовъ можетъ происходить насчетъ излишнихъ живчиковъ, вошедшихъ въ яйцо, но не пошедшихъ на оплодотвореніе, для коего у позвоночныхъ, какъ и у всѣхъ животныхъ вообще, необходимъ только одинъ живчикъ.

Съ нѣкоторымъ измѣненіемъ дробленія встрѣчаемся у млекопитающихъ. Низшія млекопитающія, а именно, яйцеродныя, имѣютъ частичное дискоидальное дробленіе, приближающее ихъ къ рептиліямъ. Но всѣ прочія млекопитающія являются живородящими, и, въ большинствѣ случаевъ, питательный матеріалъ доставляется яйцу материнскимъ организмомъ. Въ связи съ этимъ обстоятельствомъ яйца ихъ лишены питательнаго желтка и дробленіе у нихъ полное и равномерное, какъ у безчерепныхъ (рис. 41, А). Въ результатъ получается типичная бластула, которой полость наполнена бѣлковой жидкостью. Однако, у сумчатыхъ, у которыхъ связь зародыша съ тѣломъ матери весьма слаба, въ

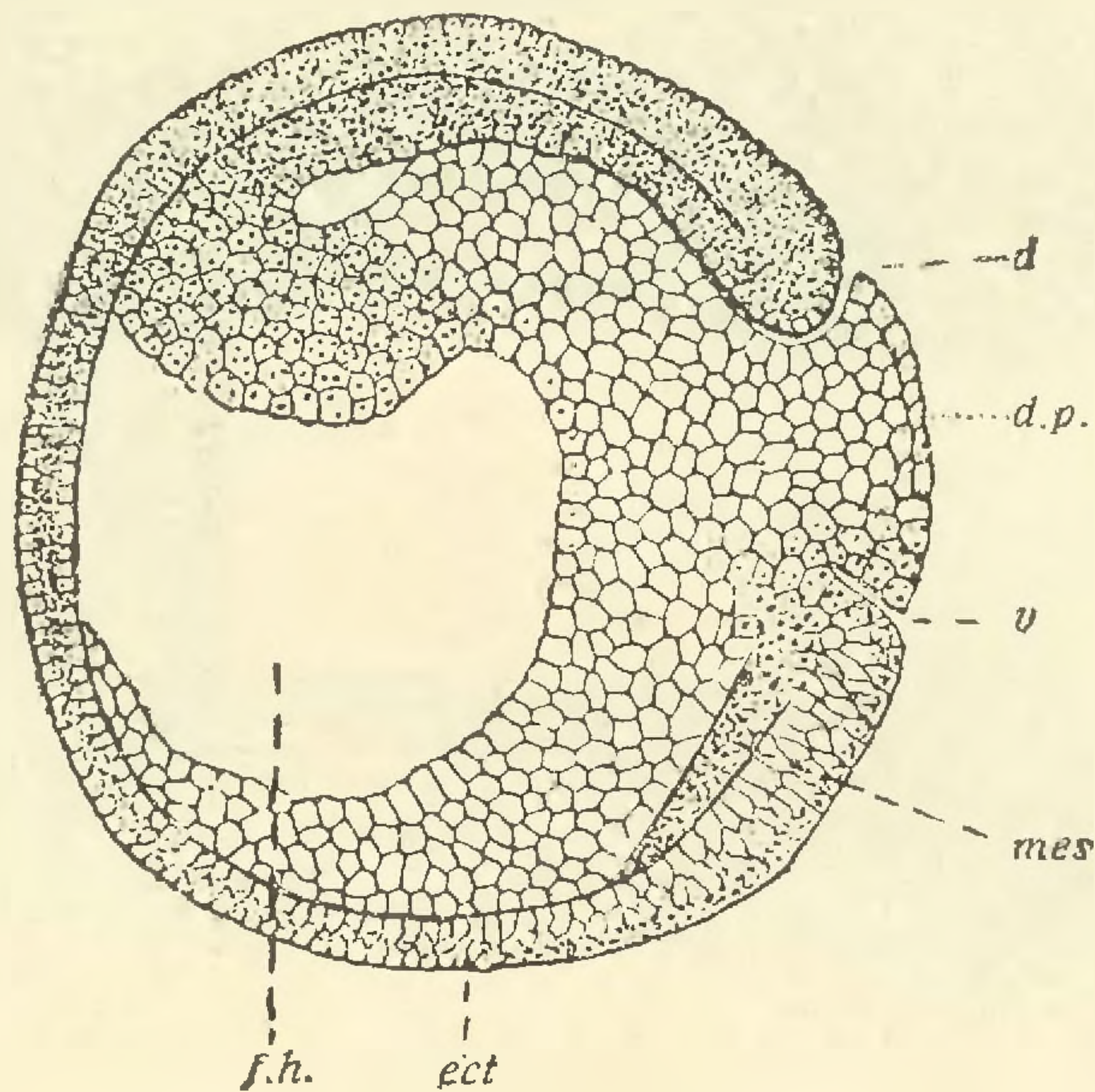


Рис. 43. Гастрола лягушки (*Rana*) въ сагиттальномъ разрѣзѣ. *d* — спинной и *v* — брюшной край бластопора, ограничивающіе желточную пробку; *d.p.* — желточная пробка; *ect* — эктодерма; *mes* — мезодерма; *f.h.* — сегментаціонная полость. Сверху гастральная полость, расширяющаяся въ своей передней части (слѣва). По Гертвигу изъ Цислера.

этой полости наблюдается иногда нѣкоторое количество желтка (Selenka, 1886). Кромѣ того, около стѣнки бластулы, съ внутренней стороны, лежитъ у млекопитающихъ кучка клѣтокъ, происхожденіе которой является доселѣ спорнымъ, а значеніе будетъ выяснено ниже (рис. 41, В и 42).

Такимъ образомъ, въ результатъ дробленія у всѣхъ позвоночныхъ является бластула съ сегментаціонной полостью внутри. Въ яйцахъ съ полнымъ неравномернымъ дробленіемъ дно этой полости образовано крупными, богатыми желткомъ клѣтками, а въ яйцахъ съ частичнымъ дискоидальнымъ дробленіемъ — слоемъ желтка съ мероцитами. Въ яйцахъ съ полнымъ и равномернымъ дробленіемъ имѣется обширная сегментаціонная полость, какъ у безчерепныхъ, но въ ней наблюдается особая кучка клѣтокъ.

Обратимся къ **гастроляціи**, или образованію внутренняго пласта.

Внутренній пласть, или энтодерма, образуется у низшихъ позвоночныхъ, главнымъ образомъ, путемъ впячиванія. Всего лучше это видно на яйцахъ съ

полнымъ дробленіемъ, напр., у амфибій. Впяченіе появляется на той сторонѣ, гдѣ потомъ лежитъ задній конецъ зародыша, но въ то же время на передней сторонѣ и на бокахъ происходитъ разрастаніе мелкихъ клѣтокъ верхняго полюса, которыя нарастаютъ на болѣе крупныя клѣтки нижняго полюса (рис. 39 и 43). Такимъ образомъ, одновременно съ впячиваніемъ, или эмболией,

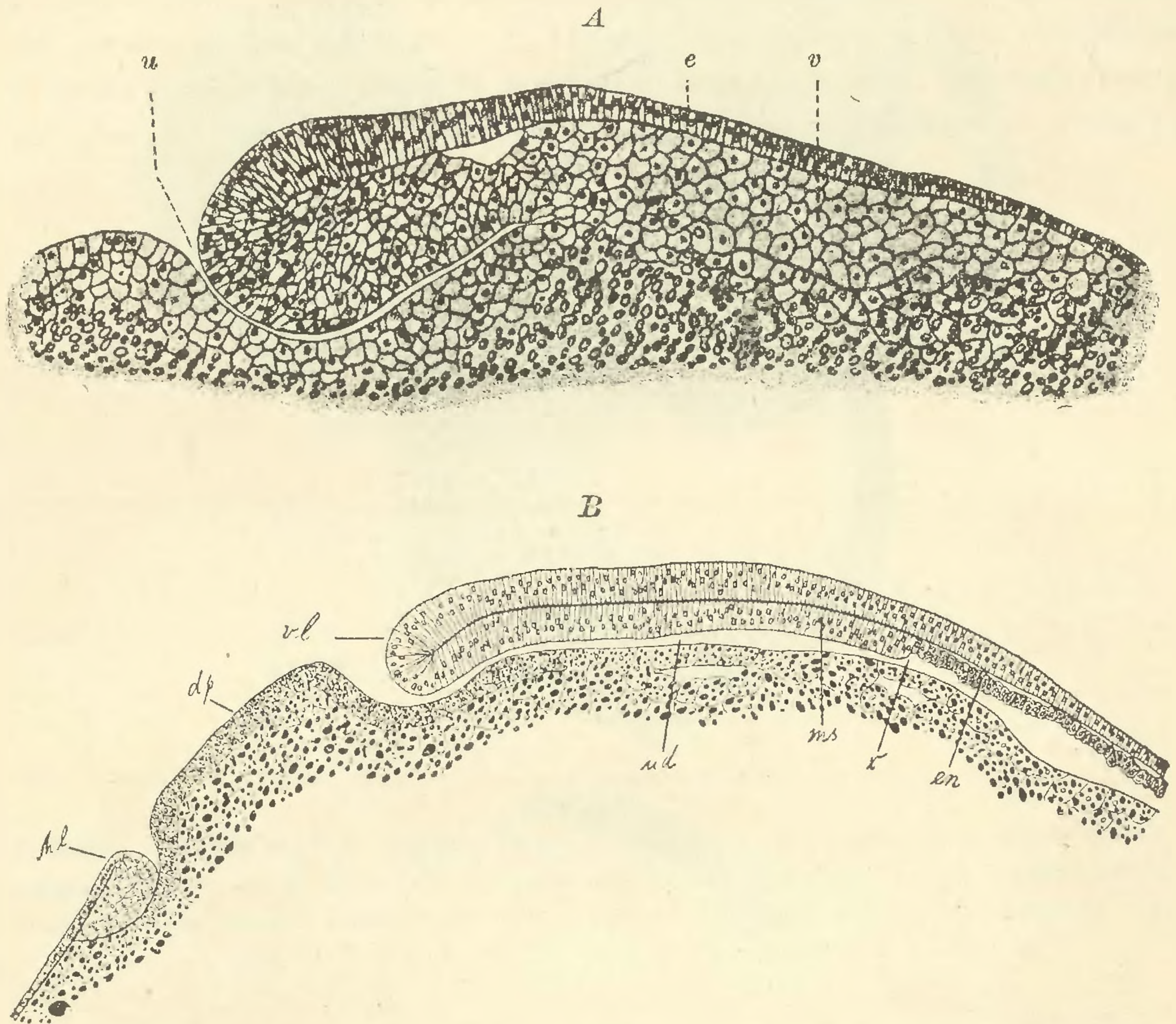


Рис. 44. Двѣ стадіи гастрюляціи *Gynporhiona* (*Nurogeorphis alternans*) въ сагиттальномъ разрѣзѣ. *A* — начало впячиванія. *u* — бластопоръ, ведущій въ первично-гастральную полость, впереди которой замѣтна щелевидная подзародышевая полость; *e* — эктодерма; *v* — слой клѣтокъ, соответствующій желточной энтодермѣ *Amniota*. *B* — между первично-гастральной (*ud*) и подзародышевой полостями установилось сообщеніе (въ пунктѣ *x*); *hl* — задній, *vl* — передній край бластопора; *dp* — желточная пробка; *ms* — зачатокъ хорды; *en* — часть, соответствующая желточной энтодермѣ *Amniota*. По Брауэру изъ Циглера.

происходитъ и процессъ обрастанія, или эпиболія. Въ результатѣ этихъ двухъ процессовъ получается зародышъ съ первично кишечной, или гастральной, полостью внутри, оттѣсняющей постепенно сегментаціонную полость, и покрытый на поверхности мелкими клѣтками, за исключеніемъ небольшого участка на заднемъ концѣ, или бластопора, черезъ который выдается кучка крупныхъ, богатыхъ желткомъ клѣтокъ или, такъ называемая, желточная пробка (рис. 43).

Впослѣдствіи края бластопора сближаются и закрываютъ пробку, а вслѣдствіе срастанія краевъ бластопора, принявшаго форму вытянутой по продольной оси щели, онъ перетягивается на двѣ части: верхняя—даетъ впослѣдствіи невроэтерическій каналъ, и нижняя—задній проходъ. Положеніе при этомъ оси зародыша по отношенію къ оси яйца у амфибій и другихъ одинаково съ тѣмъ, что мы видѣли у ланцетника (стр. 19). Наблюдалось при этомъ на яйцахъ, особенно богатыхъ желткомъ, еще одно явленіе, а именно, что сегментационная полость иногда не исчезаетъ совсѣмъ, а приходитъ въ сообщеніе съ гастральной, вслѣдствіе прорыва передней стѣнки послѣдней, и эта общая полость уже даетъ впослѣдствіи кишечную. Аналогичнымъ образомъ у безногихъ

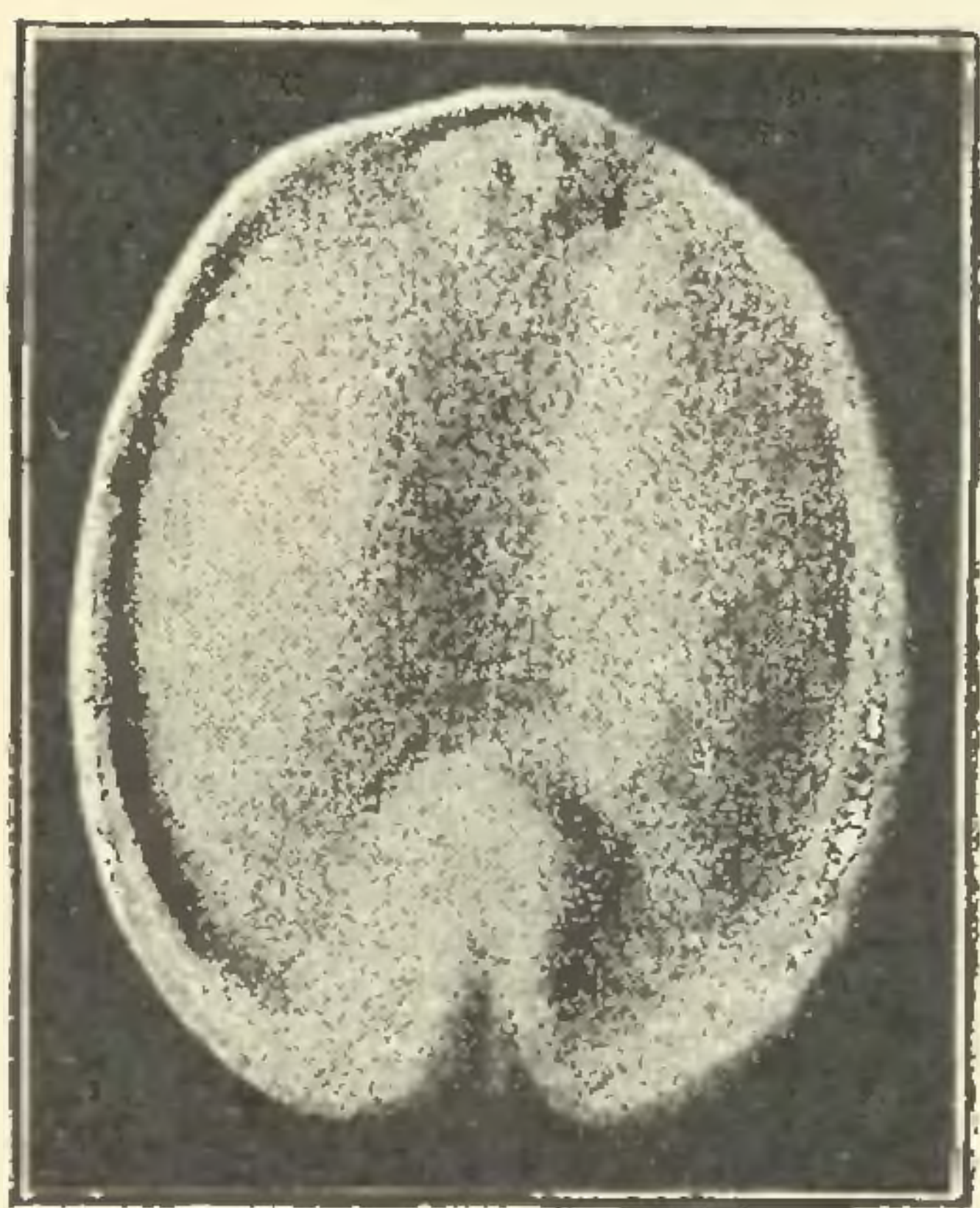


Рис. 45. Зародышевый дискъ ската *Gorbeo*; сзади (внизу рисунка) начинается образованіе зародыша; впереди (вверху рисунка) бугорокъ обозначаетъ мѣсто, гдѣ находится остатокъ сегментационной полости.

По Циглеру.

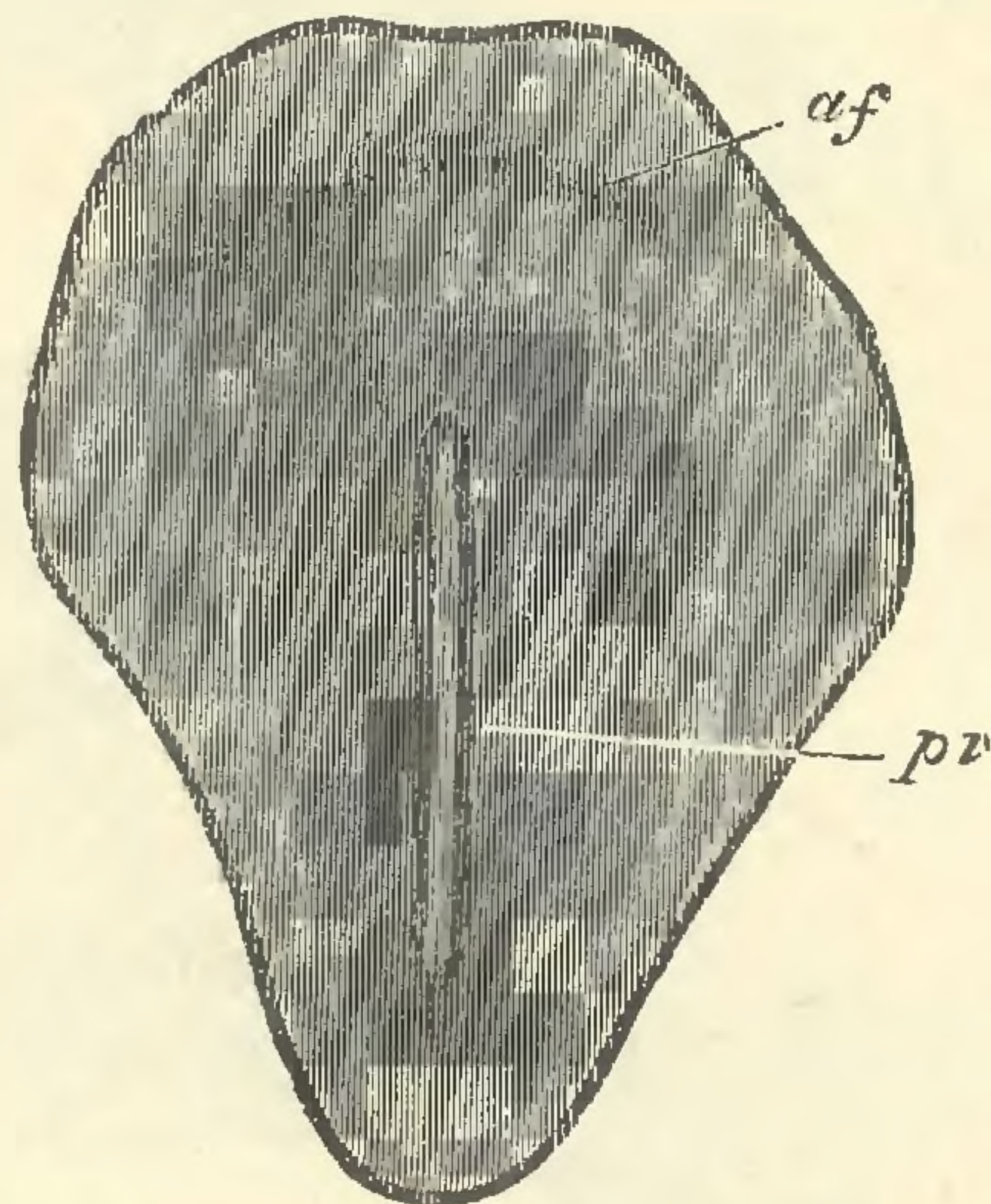


Рис. 46. Зародышевый дискъ куриного яйца вслѣдъ за образованіемъ первичной бороздки. *pr* — первичная бороздка; *af* — просвѣчивающая складка энтодермы. По Бальфуру изъ Гертвига.

амфибій (*Guthrie*), представленная отдѣльными просвѣтами сегментационная полость сливается въ одну, которая носитъ названіе подзародышевой и которая потомъ, вслѣдствіе прорыва дна гастрального вдавленія, приходитъ въ сообщеніе съ гастральной и вмѣстѣ съ ней образуетъ будущую полость кишечника (рис. 44) (*Brauer*, 1899). Это явленіе имѣетъ нѣкоторое значеніе для пониманія образованія внутренняго пласта высшихъ позвоночныхъ.

Въ яйцахъ съ частичнымъ дробленіемъ у низшихъ позвоночныхъ, напр., у акулъ, процессъ гастрюляціи также ясенъ и вполне понятенъ. Съ одной стороны, на заднемъ концѣ зародышевого диска происходитъ впячиваніе, или эмболія, а съ другой—на краяхъ прочей части зародышевого диска идетъ обрастаніе массы желтка клѣтками диска, или эпимолія (рис. 40 В, и 45). Оба процесса приводятъ къ тому, что образуется зародышъ, содержащій внутри всю массу желтка (съ мероцитами въ немъ) и снабженный отверстой, при помощи бластопора, гастральной полостью, отгѣсняющей постепенно сегментационную.

Та часть желтка, которая сначала остается непокрытой элементами зародышевого диска, очевидно соответствует желточной пробкѣ амфибій и, подобно ей, потомъ закрывается постепенно элементами разрастающагося диска.

Образованіе внутренняго пласта у высшихъ позвоночныхъ, т.-е. у *Amphibia*, тоже можетъ быть, повидимому, сведено къ той-же схемѣ. Для нихъ является характернымъ возникновеніе на зародышевомъ дискѣ, въ задней его части, небольшой ложбинки, носящей названіе первичной борозды и напоминающей бластопоръ амфибій, когда онъ уже принимаетъ форму удлиненной щели

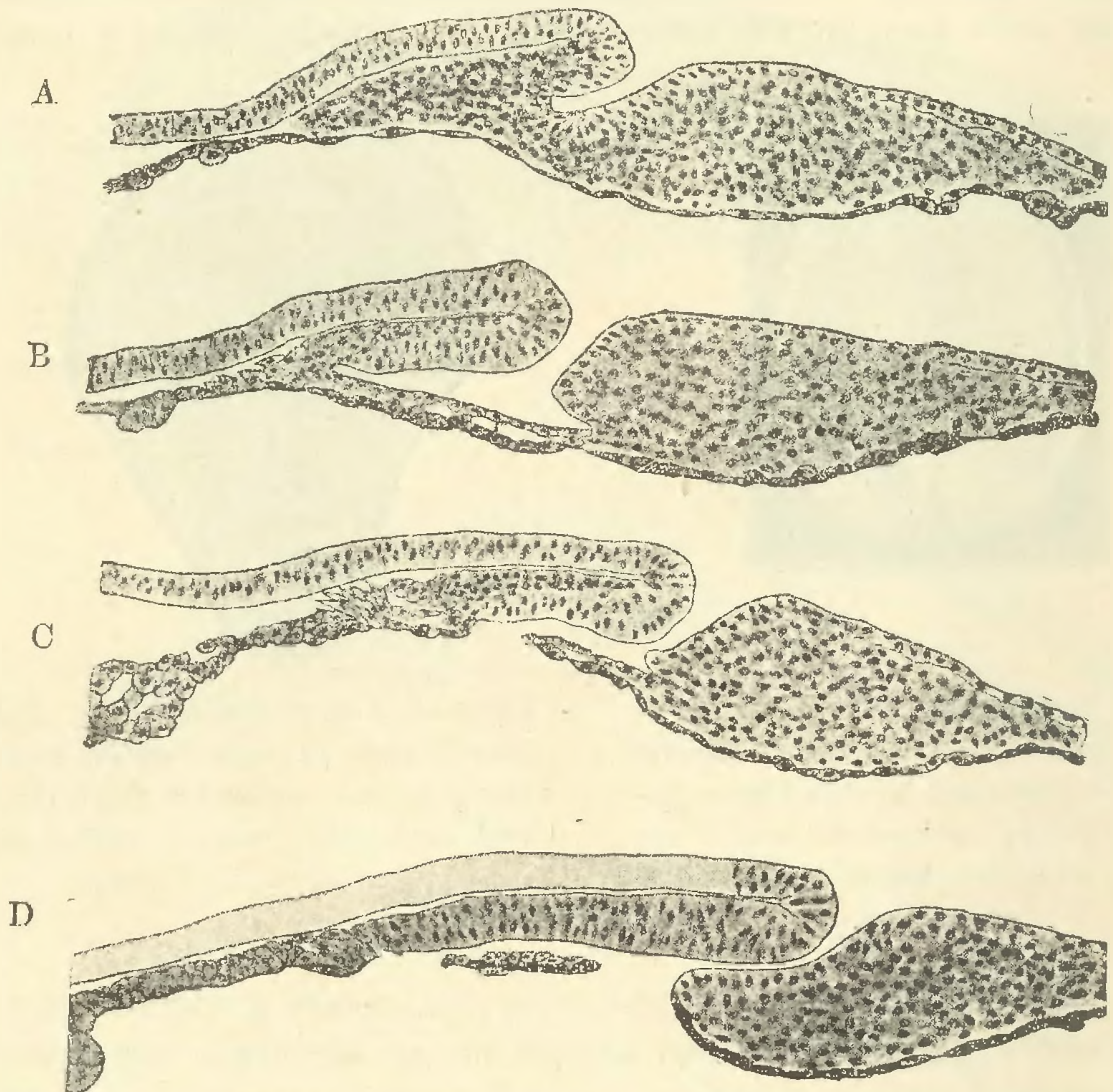


Рис. 47. А. В. С. D. Четыре стадіи гастрюляціи ящерицы *Lacerta agilis* въ сагиттальномъ разрѣзѣ. По Венкебаху изъ Циглера.

(рис. 46). Первичная бороздка лежитъ на нѣкоторомъ разстояніи отъ задняго края диска, который постепенно обрастаетъ желтокъ. Въ этомъ обрастаніи нельзя не видѣть того-же процесса эпиболіи, который отмѣченъ нами и для низшихъ позвоночныхъ. Затѣмъ, оказывается, что на переднемъ концѣ первичной борозды происходитъ настоящая эмболія, т.-е. втягиваніе бластодермы для образованія внутренняго пласта. Здѣсь, у наиболее типичныхъ формъ, наблюдается и бластопоръ, который впоследствии, при замыканіи нервнаго желобка, образуетъ нев-Розентерическій каналъ, какъ и у безчерепныхъ.

Однако, развитіе внутренняго пласта у этихъ формъ осложняется еще одной особенностью. У нихъ, какъ и у безногихъ амфибій (*Gymnophiona*), на нижней поверхности диска обособляется слой (плоскихъ у *Amniota*) клѣтокъ, который носитъ названіе желточной энтодермы и подъ которымъ находится щелевидная подзародышевая полость, по происхожденію своему, въ сущности не отличающаяся отъ сегментаціонной. Гастральное вмяченіе достигаетъ этого слоя и, точно такъ же, какъ у амфибій, вслѣдствіе прорыва устанавливается сообщеніе между гастральной полостью и подзародышевой, а равно устанавливается непосредственная связь между энтодермой, образовавшейся путемъ вмячиванія, или гастральной, и желточной (рис. 47). Предполагаютъ, что обѣ

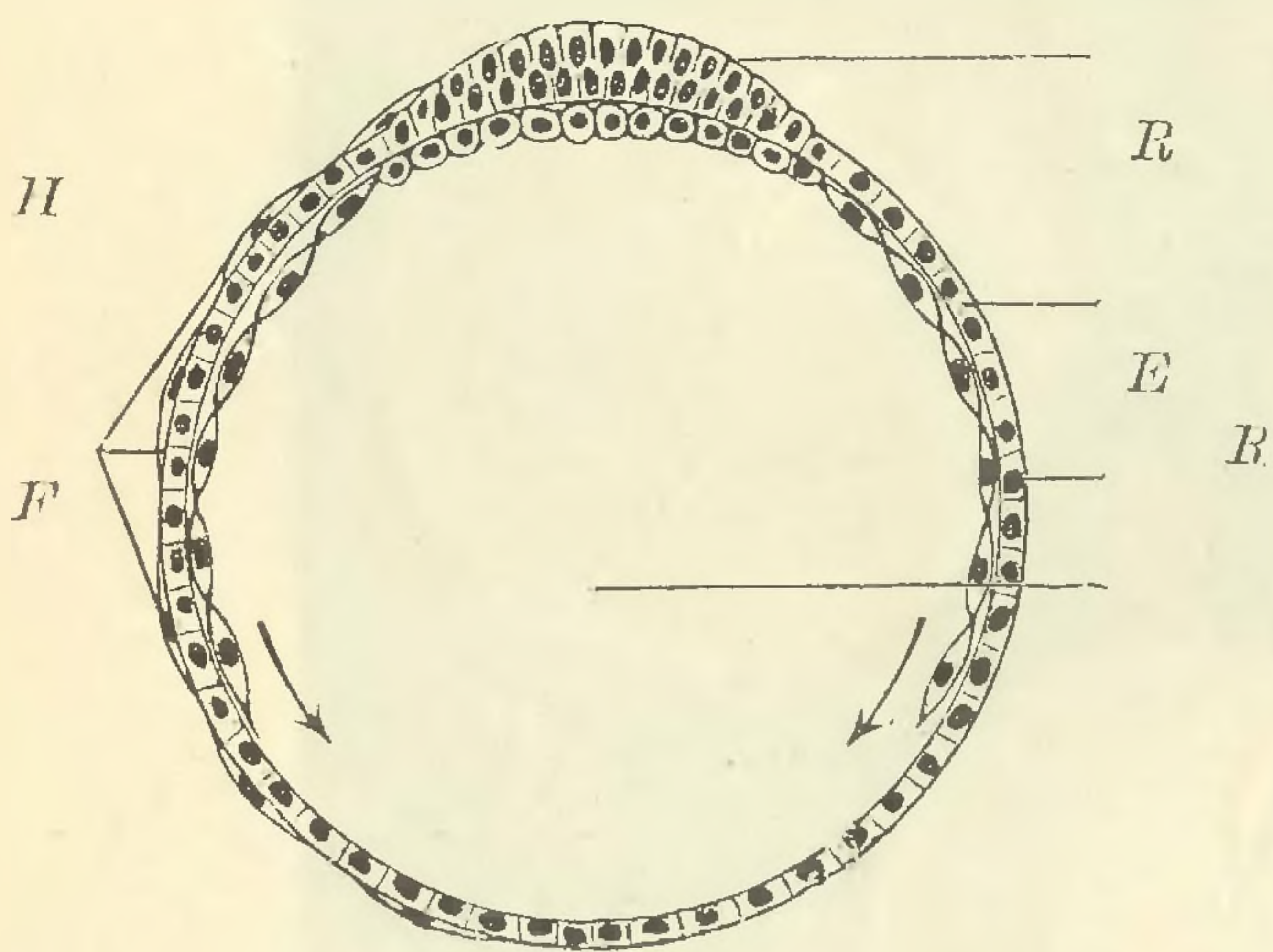


Рис. 48. Зародышъ ежа (*Echinaceus*) въ стадіи бластулы. *E* — эктодерма; *I'* — сегментаціонная полость; *H* — клѣтки желточной энтодермы; *R* — поверхностный (Рауберъ) слой энтодермы. Изъ Боннета.

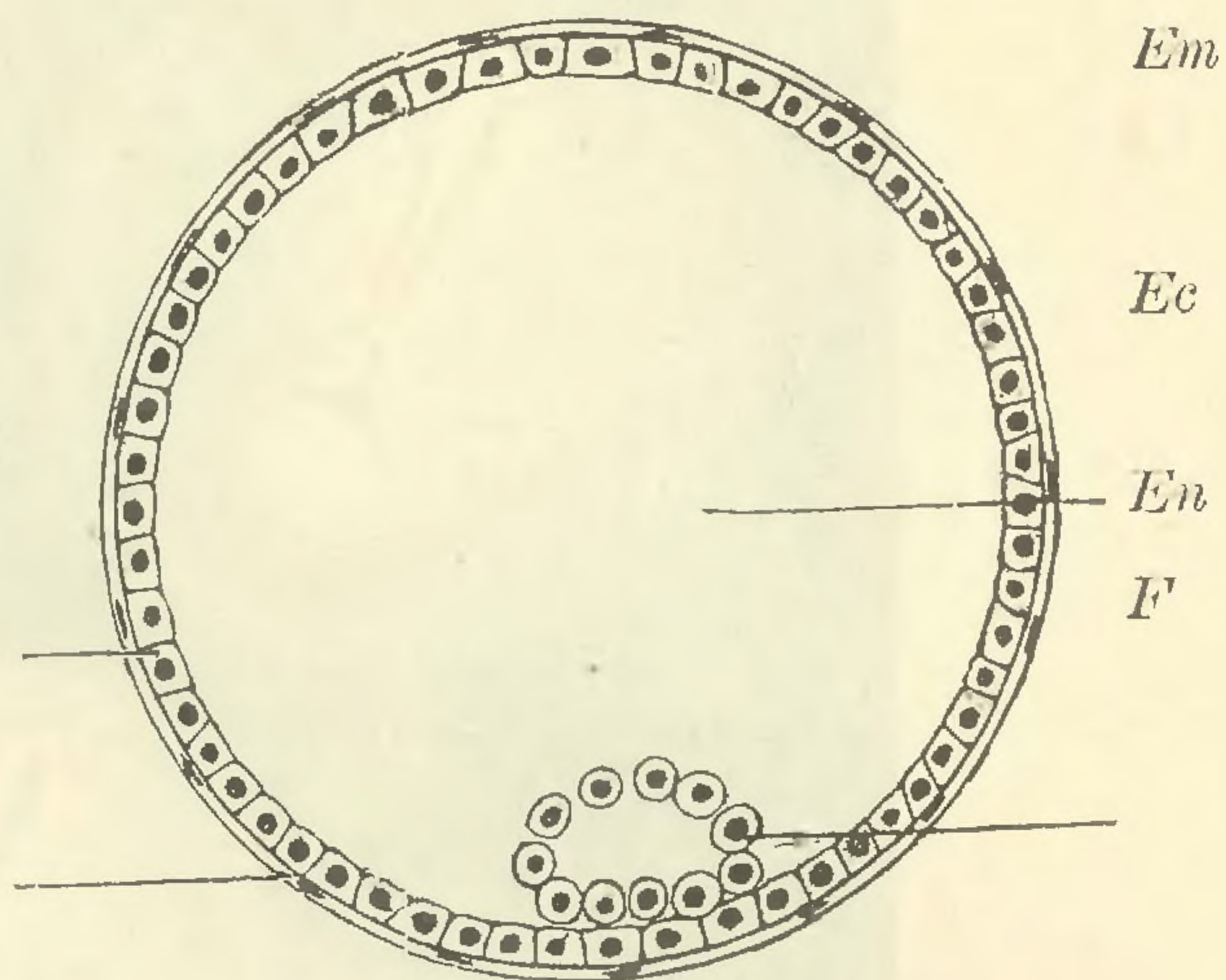


Рис. 49. Дальнѣйшее развитіе зародышевыхъ пластовъ у кролика (*Lepus sincipilus*). *Ec* — эктодерма; *Em* — энтодерма; *Em* — зачатокъ зародыша; *I'* — сегментаціонная полость; *R* — остатки Рауберова слоя. Изъ Боннета.

эти энтодермы идутъ на образованіе эпителія кишечника, но большая часть его образуется насчетъ желточной энтодермы. Многие, однако, принимаютъ, что гастральная энтодерма у *Amniota* идетъ исключительно на образованіе хорды и мезодермы (стр. 46—47), а эпителій кишечника образуется всецѣло насчетъ желточной энтодермы (Hertwig, 1901). Такимъ образомъ, подзародышевая полость переходитъ въ полость кишечника. Первичная борозда и процессъ вмячиванія на ея переднемъ концѣ, хотя не такъ ясно выраженный, существуетъ и у млекопитающихъ, а вышеописанная кучка клѣтокъ въ бластулѣ млекопитающихъ (рис. 42), если не всецѣло, то отчасти, можетъ быть, соответствовать желточной энтодермѣ другихъ *Amniota*. Клѣтки ея постепенно разрастаются подъ всей бластодермой (рис. 48 и 49), причемъ часть ихъ даетъ начало эпителію кишечника. Если сравнимъ теперь схемы В и С (рис. 50), представляющія процессъ разрастанія зародышеваго диска у салахин и у высшихъ позвоночныхъ, то намъ станетъ понятнымъ значеніе первичной борозды. Филогенетически она

представляет собой какъ-бы сросшіея, позади бластопора, края зародышевого диска, но фактически она никогда такимъ образомъ не возникаетъ. У птицъ она появляется въ отдаленіи отъ края диска въ видѣ самостоятельнаго образованія, въ переднемъ концѣ коего и происходитъ впячиваніе, а у рептилій наблюдается, что сначала появляется бластопоръ и черезъ срастаніе его краевъ, постепенно распространяющееся кзади, возникаетъ первичная борозда.

Такъ какъ край зародышевого диска, если смотрѣть на обрастаніе желтка этимъ дискомъ, какъ на эпиболію, тоже представляет собой въ сущности край

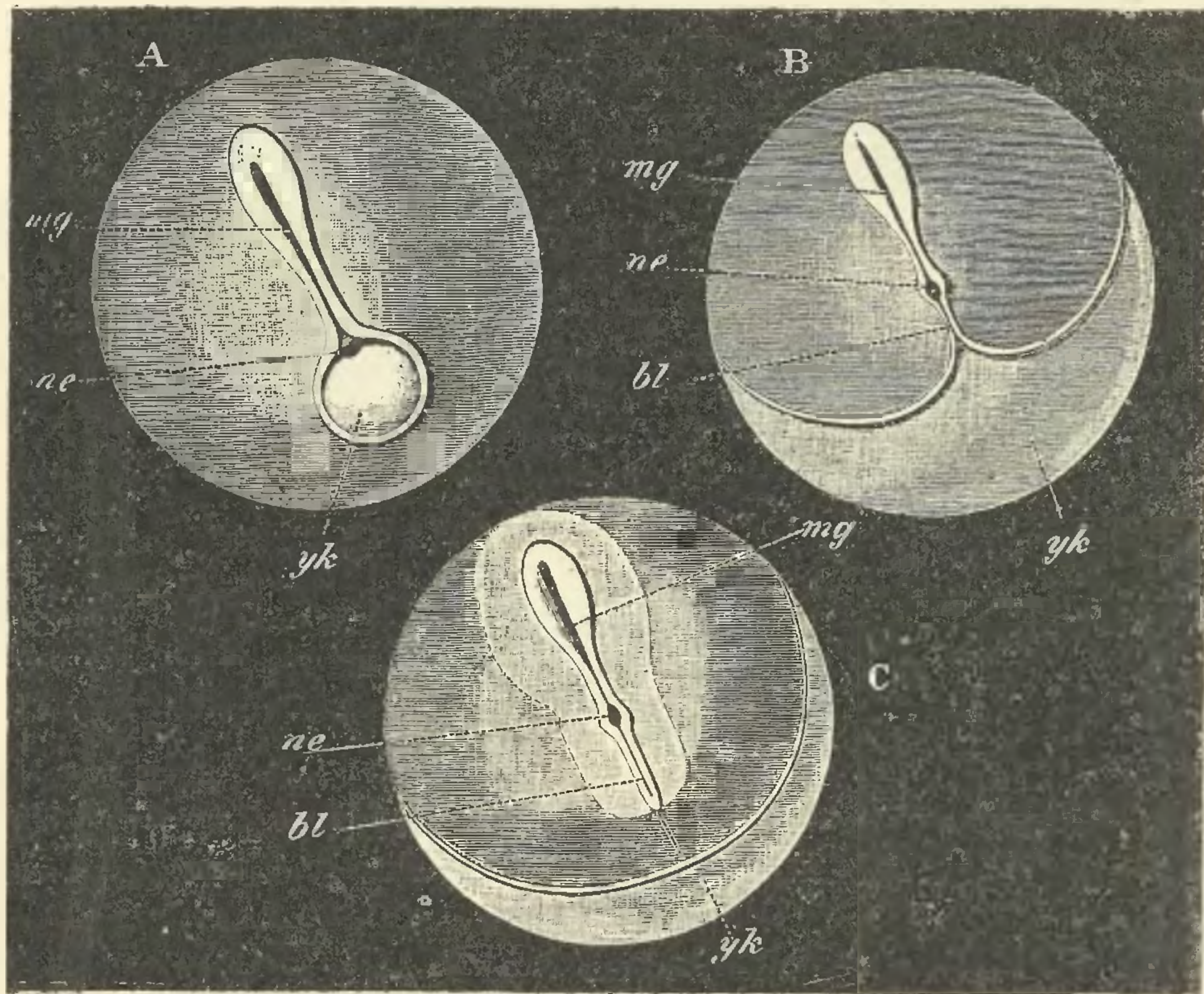


Рис. 50. Схема гастрюляціи: А—амфибій; В—селахій; С—Amniota; *bl*—первичная борозда, и ей соответствующіе сросшіея края зародышевого диска селахій; *mg*—первый желобокъ; *ne*—невроэнтерическій каналъ; *yk*—желточная пробка, или еще не сбросшая дискомъ поверхность желтка. По Бальфуру.

бластопора, что ясно видно на яйцѣ амфибій (см. схему А рис. 50), то будемъ-ли мы разсматривать первичную борозду, какъ результатъ срастанія краевъ бластопора въ узкомъ смыслѣ этого слова, или какъ результатъ срастанія краевъ зародышевого диска, — мы будемъ одинаково близки къ ея пониманію. Значеніе первичной борозды въ развитіи намъ выяснится, когда мы перейдемъ къ образованію средняго пласта, или мезодермы.

Образованіе хорды у многихъ позвоночныхъ напоминаетъ то, что мы видѣли у ланцетника, а именно, на спинной сторонѣ отъ энтодермы, впереди бластопора, обособляется полоска клѣтокъ, которая потомъ принимаетъ форму желобка и, наконецъ, отдѣляется отъ энтодермы (рис. 51, 52 и 55). образо-

ваніе **средняго пласта**, въ наиболѣе простой формѣ, наблюдаемъ у хвостатыхъ амфибій. У нихъ, впереди blastopore, между зачаткомъ хорды и прочей энтодермой, наблюдается съ каждой стороны желобокъ, который и обозначаетъ собою мѣсто образованія мезодермы, возникающей, такимъ образомъ, въ видѣ двухъ полыхъ выступовъ по обѣимъ сторонамъ зачатка хорды (рис. 51). Эти зачатки соединяются въ области blastopore, кругомъ котораго наблюдается тоже скопленіе мезодермы (рис. 43). Полости вышеупомянутыхъ выступовъ, переходятъ въ послѣдствіи въ целомическія, какъ и у безчеренныхъ, но въ отличіе отъ

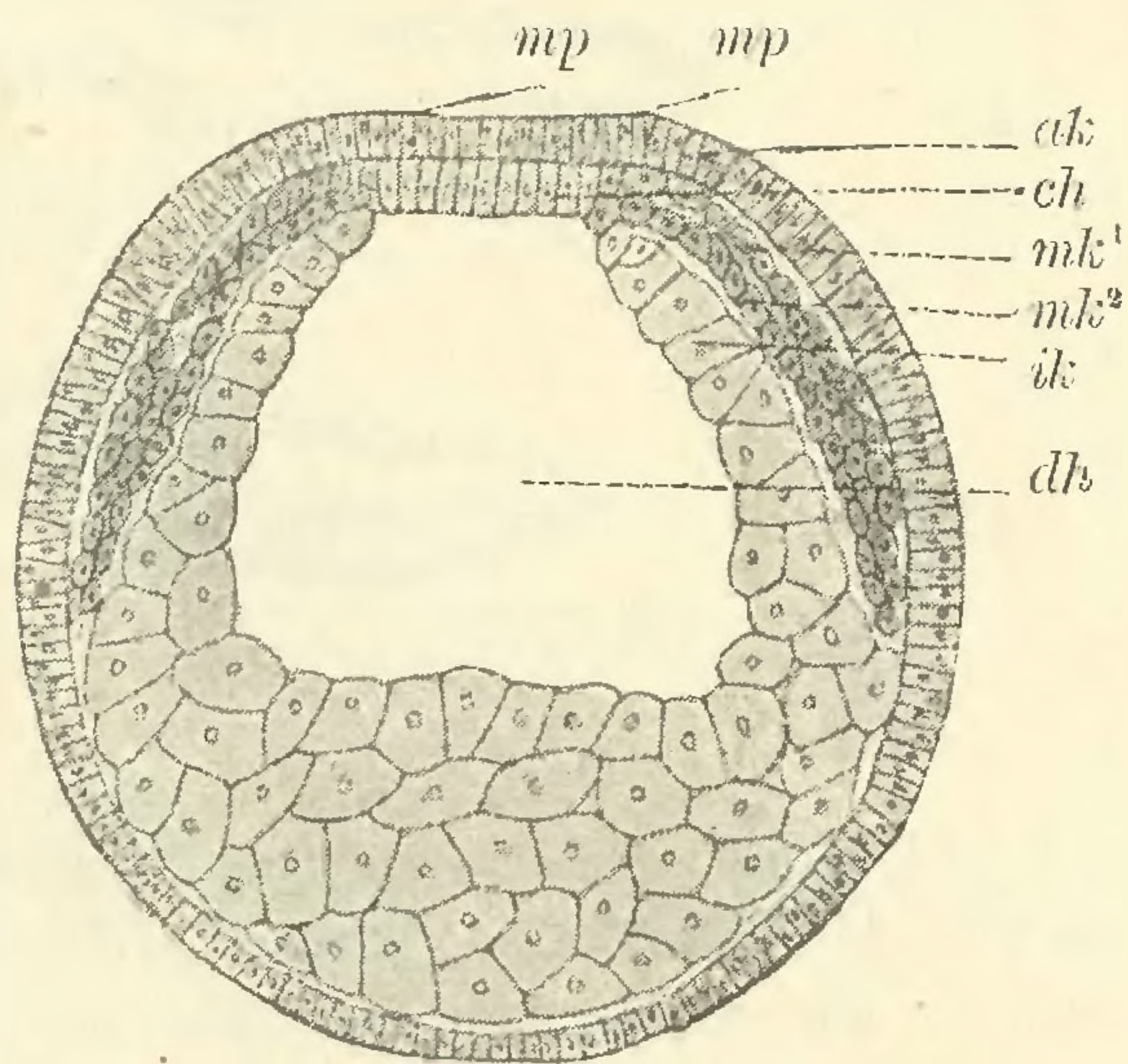
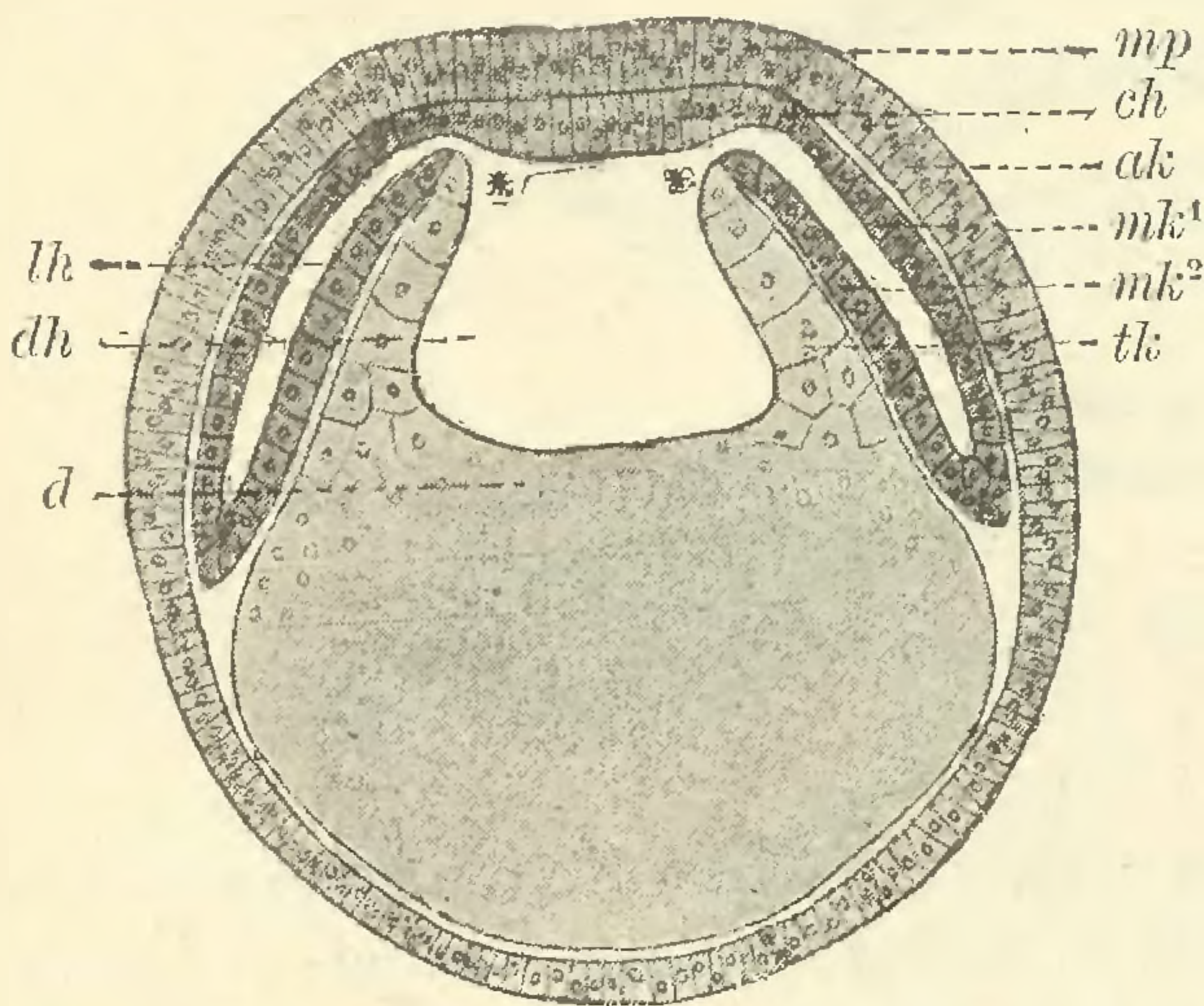


Рис. 51. Образование мезодермы и полости тѣла у тритона (Molge s. Triton). Разрѣзъ прошелъ непосредственно передъ blastoporemъ. *mp*—зачатокъ нервной системы; *ch*—зачатокъ хорды; *ak*, *ik*—эктодерма и энтодерма; *mk¹*, *mk²*—наружный и внутренній листки мезодермы; *d*—богатая желткомъ кѣтки энтодермы; *dh*—полость кишечника, сообщающаяся при * съ вторичной полостью тѣла — *th*.
Схема по Гертвигу.

Рис. 52. Поперечный разрѣзъ черезъ зародышъ тритона (Molge s. Triton). *mp*—зачатокъ нервной системы; *ak*, *ik*—экто- и энтодерма; *ch*—зачатокъ хорды; *mk¹*, *mk²*—наружный и внутренній листки мезодермы; *dh*—полость кишечника. По Гертвигу.

послѣднихъ мезодерма при своемъ возникновеніи не сегментирована (рис. 51 и 52). Съ наибольшей ясностью можно прослѣдить обособленіе мезодермы у салахій. У нихъ (рис. 53) мы различимъ мезодерму, возникающую по бокамъ зачатка хорды, иначе осевую, или гастральную (по терминологіи Рабля, 1896) и мезодерму краевую, или перистомальную (по терминологіи Рабля). Первая возникаетъ въ видѣ плотныхъ набуханій по бокамъ хорды, а вторая—по краю зародышеваго диска. Въ области blastopore осевой зачатокъ мезодермы непосредственно переходитъ въ краевую.

У *Amniota* точно также отличаемъ мезодерму, возникающую по бокамъ хорды, т.-е. впереди первичной борозды, и мезодерму, возникающую въ области первичной борозды. Первая представляетъ собой осевую мезодерму, а вторая—краевую, ибо первичная борозда, какъ мы видѣли, можетъ быть разсматриваема какъ результатъ сліянія краевъ зародышеваго диска. На краяхъ же послѣдняго у *Amniota* образованія мезодермы не происходитъ. При возникновеніи осевой

мезодермы у Amniota, по бокамъ зачатка хорды, также наблюдается два желобка и, слѣдовательно, мезодерма эта возникаетъ также въ видѣ двухъ

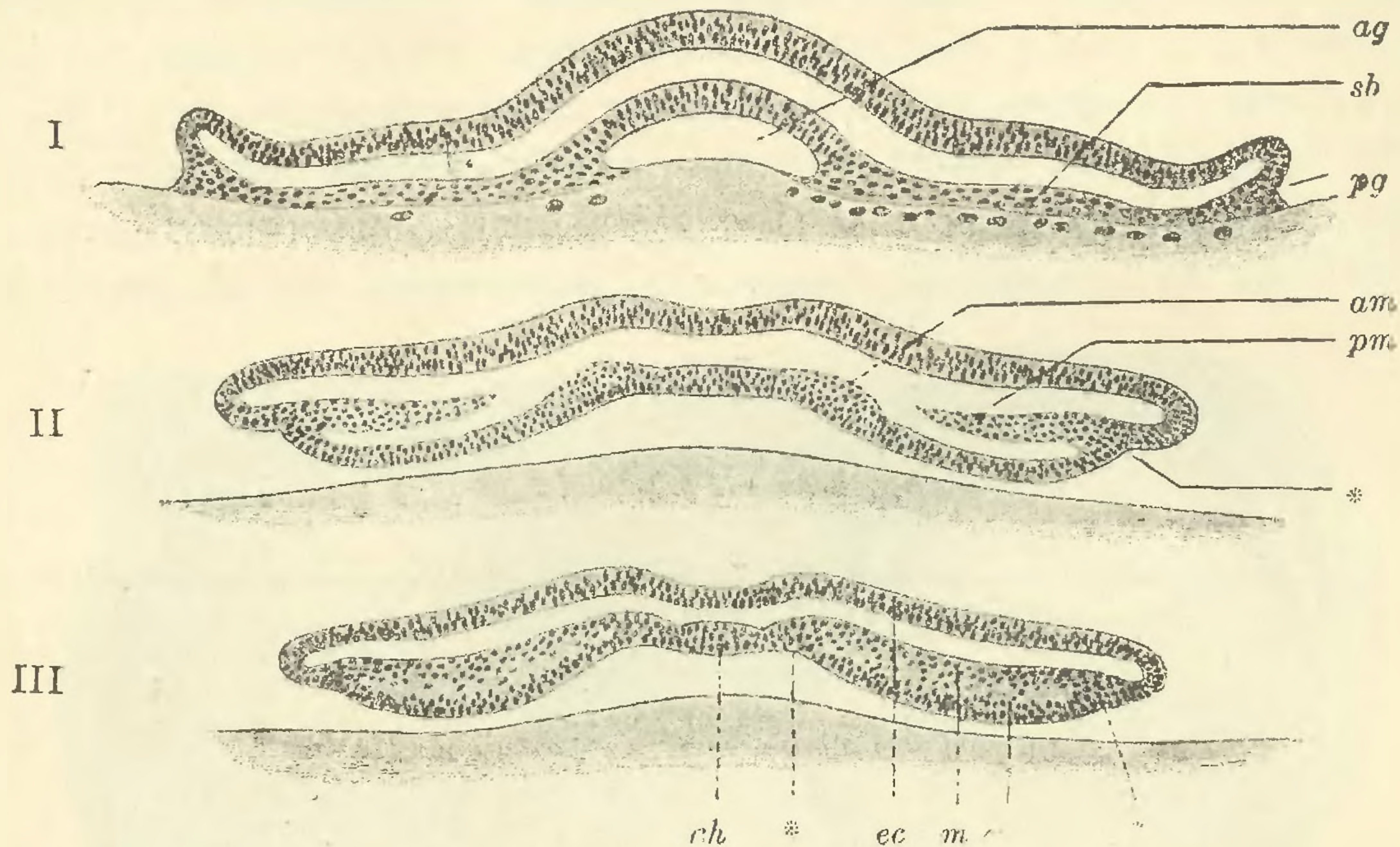


Рис. 53. Поперечные разрѣзы черезъ зародышъ ската (*Togredo*) въ стадіи, изображенной на рис. 45: I—ближе къ переднему, III—ближе къ заднему концу зародыша. *ag*—гастральная полость; *am*—осевая мезодерма; *ch*—зачатокъ хорды; *ec*—эктодерма; *en* и *sb*—энтодерма; *m*—мезодерма; мѣсто возникновенія краевой и осевой мезодермы обозначено звѣздочками; *rg*—углубленіе подъ краемъ зародышеваго диска, тоже въ сущности представляющее гастральную полость; *pm*—краевая мезодерма. По Циглеру.

полыхъ въ основаніи выступовъ (рис. 54). Въ области первичной борозды, которая, такимъ образомъ, можетъ быть разсматриваема, какъ мѣсто образованія

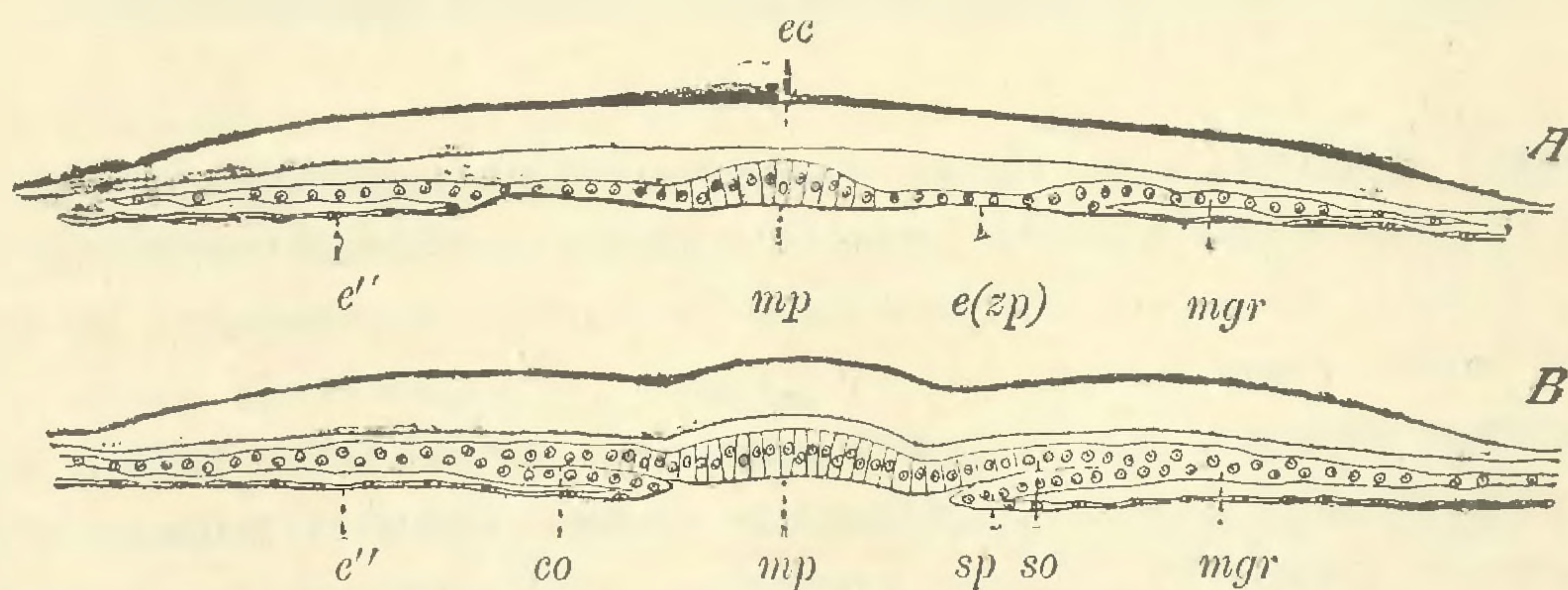


Рис. 54. Поперечные разрѣзы черезъ зародышевый дискъ ящерицы геккона (*Geccko*): *A*—болѣе ранняя стадія; *B*—болѣе поздняя. *co*—целомъ; *ec*—эктодерма (незатушевано); *e''*—желточная энтодерма; *e(zp)*—энтодерма, образовавшаяся черезъ впячиваніе; *mp*—зачатокъ хорды; *mgr*—зачатокъ мезодермы; *so*—париетальный, *sp*—висцеральный листки ея. По Виллю изъ Циглера.

краевой или перистомальной мезодермы, долгое время сохраняется связь между мезо- и энтодермой, вслѣдствіе продолжающагося образованія первой. Хотя мы

и отличаемъ мезодерму осевую и краевую, но это различіе чисто условное, ибо по существу и по формѣ своихъ элементовъ эти двѣ мезодермы не могутъ быть различены.

Въ концѣ концовъ, мезодерма заполняетъ собой промежутокъ между экто- и энтодермой. Ближайшія къ хордѣ и нервной трубкѣ ея части распадаются, начиная отъ передняго конца и идя къ заднему, на рядъ сегментовъ, или сомитовъ (рис. 59), въ которыхъ появляются потомъ полости (міоцель), а прочая мезодерма образуетъ, такъ называемыя, боковыя пластинки, состоящія каждая

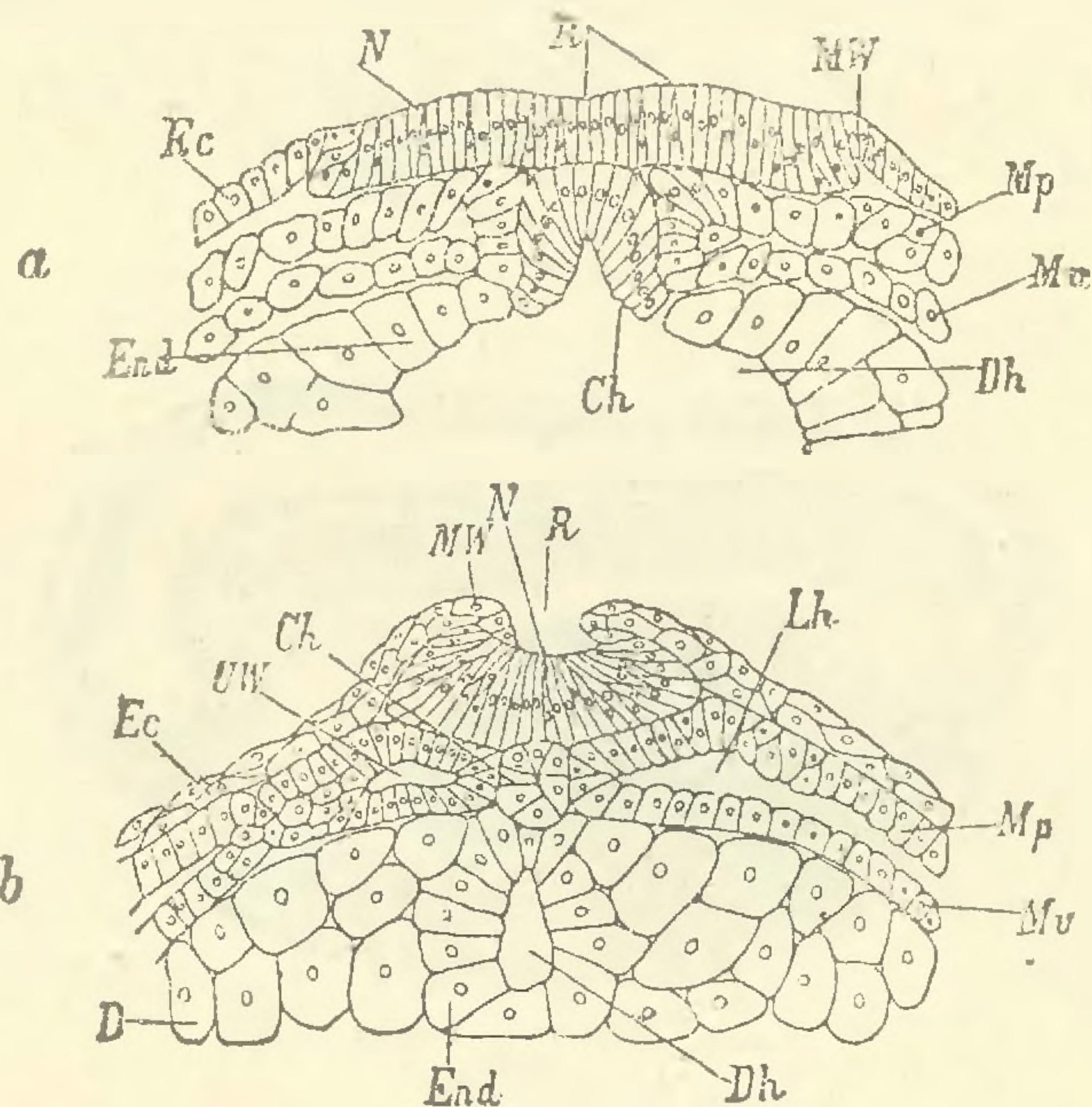


рис. 55. Поперечные разрѣзы черезъ зародышъ тритона (*Molge s. Triton*). а — ближе къзади, б — ближе къпереди. Ch — хорда; D — богатая желткомъ кѣтъки энтодермы; Dh — полость кишечника; Ec — эктодерма; End — энтодерма; Lh — полость тѣла; Mr — наружный, Mv — внутренній листокъ мезодермы; N — зачатокъ нервной системы, углубляющійся (при б) въ видѣ желобка R, ограниченаго съ боковъ валиками MW; UW — сомиты. По Гертвигу изъ Клауса.

изъ слоя наружнаго, прилежащаго къ эктодермѣ, паріетальнаго или кожно-волокнустаго, и слоя внутренняго, прилежащаго къ энтодермѣ, висцеральнаго или кишечно-волокнустаго, а между этими слоями уже находится полость (спланхноцель) — будущая полость тѣла, или целомъ. Означенное раздѣленіе мезодермы вполне соотвѣтствуетъ тому, что мы видѣли у безчерепныхъ. Развитие прочихъ органовъ будетъ нами рассмотрѣно въ соотвѣтствующихъ отдѣлахъ при описаніи ихъ строенія.

Такимъ образомъ, у зародыша оказываются заложенными всѣ три эмбриональныхъ пласта. Эктодерма даетъ начало верхнему, эпителиальному, слою пакожныхъ покрововъ съ его железами, центральной и периферической нервной системѣ и эпителиальнымъ частямъ органовъ чувствъ.

Энтодерма даетъ начало эпителию кишечнаго канала съ его железами, кромѣ эпителия передней части ротовой полости и ея железъ, происходящихъ изъ эктодермы. Боковыя пластинки мезодермы даютъ начало эпителию полости

тѣла, стѣнкамъ сердца, нѣкоторой части мускулатуры, эпителиальной части выдѣлительной системы (эмбриональныхъ и дефинитивныхъ почекъ) и половымъ железамъ съ ихъ протоками. Сомиты, разрастаясь по бокамъ зародыша, даютъ начало большей части мускулатуры и скелету.

Затѣмъ, насчетъ мезодермы, какъ боковыхъ пластинокъ, такъ и сомитовъ развиваются стѣнки сосудовъ и соединительно-тканная образованія. Элементы, идущіе на образованіе этихъ послѣднихъ, а равно и скелета, выклиниваются изъ сомитовъ и боковыхъ пластинокъ и заполняютъ собой промежутки между ними съ одной стороны и экто- и энтодермой—съ другой, т.-е. остатки первичной полости. По аналогіи съ беспозвоночными, эти элементы называютъ мезенхимой, но въ отличіе отъ мезенхимы беспозвоночныхъ, имѣющей тамъ иное значеніе, ее называютъ вторичной.

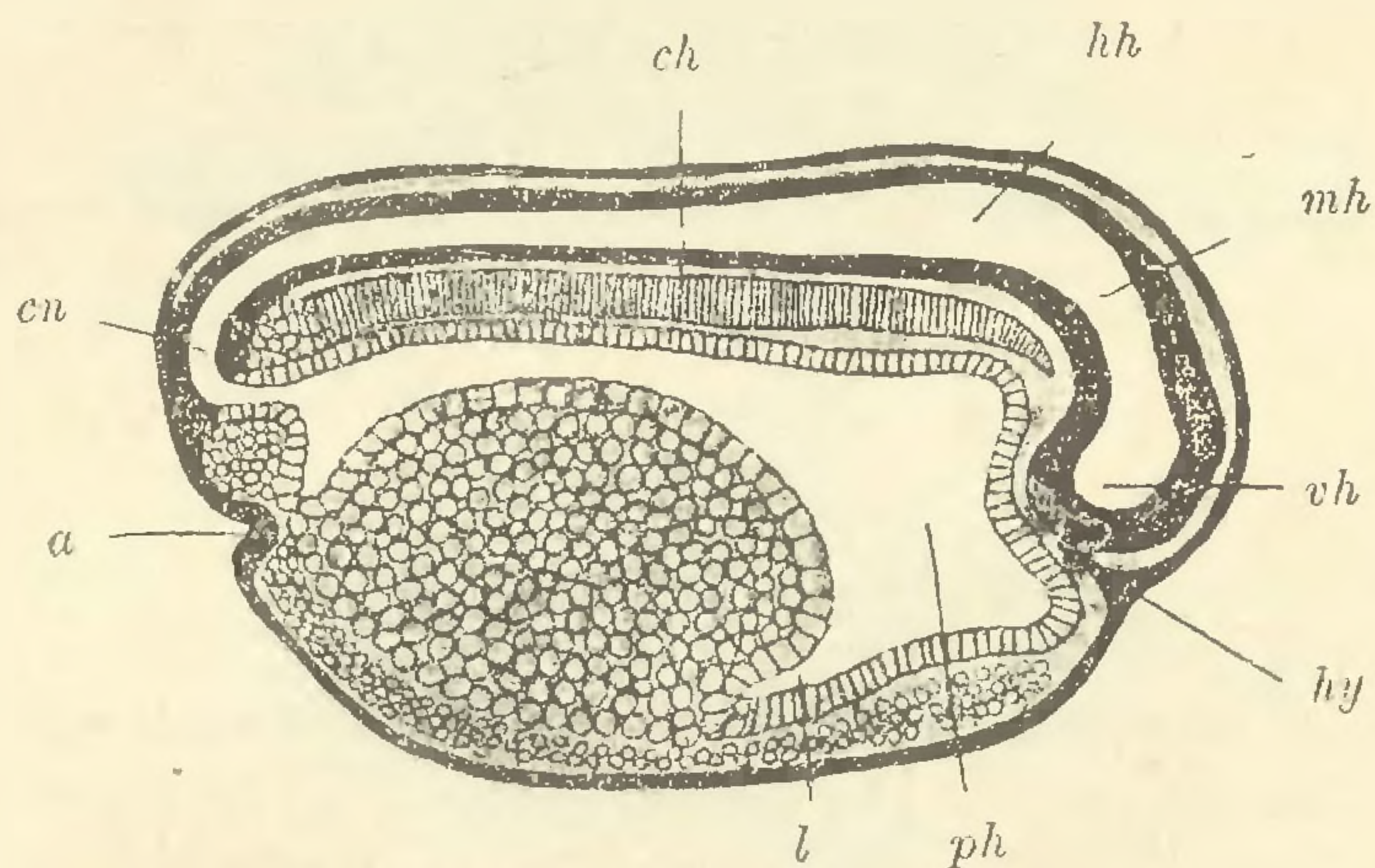


Рис. 56. Схематическій сагиттальный разрѣзъ зародыша лягушки (*Rana*). *a* — зачатокъ задняго прохода; *ch* — хорда; *cn* — невроэпителиальный каналъ; *hy* — зачатокъ гипофиза; *hh* — задній, *mh* — средний и *vh* — передній мозговые пузыри; *l* — зачатокъ печени; *ph* — кишечникъ. Эктодерма изображена чернымъ цвѣтомъ. По Моргану.

Обратимся къ измѣненіямъ **внѣшней формы зародыша** и его оболочкамъ.

При полномъ неравномерномъ дробленіи, въ нижней (вегетативной) части яйца внутри его залегаютъ крупныя, богатая желткомъ энтодермическія клѣтки, иначе желточные, а на верхней (анимальной) его части развиваются главнѣйшіе органы: центральная нервная система, органы чувствъ и спинная струна (рис. 51, 52 и 55). Мало-по-малу верхняя часть яйца обособляется кольцевой бороздой отъ нижней и, такимъ образомъ, на поверхности яйца обособляется голова, туловище и хвостъ будущаго зародыша, тогда какъ нижняя, богатая желткомъ, часть яйца получаетъ названіе желточного мѣшка. Гастральная полость отдѣляетъ собой комплексъ лежащихъ на верхней сторонѣ яйца органовъ отъ скопленія желточныхъ клѣтокъ на нижней. Такимъ образомъ, желточные клѣтки собственно образуютъ собой нижнюю брюшную стѣнку кишечной полости, тѣмъ болѣе, что мезодерма разрастается кругомъ скопленія желточныхъ клѣтокъ и одѣваетъ его такъ же, какъ и кишечникъ, причемъ оба листка боковыхъ пластинокъ мезодермы въ области желточного мѣшка также являются раздѣленными залегающей между

ними целомической полостью. По мѣрѣ роста зародыша и потребленія желтка, желточный мѣшокъ сглаживается и дѣлается извиѣ незамѣтнымъ. Кишечникъ такого зародыша является уже сформированнымъ при процессѣ образованія внутренняго пласта и, если бластопоръ не переходитъ въ задній проходъ, то тогда на задней части образуется незначительное эктодермическое углубленіе, которое,

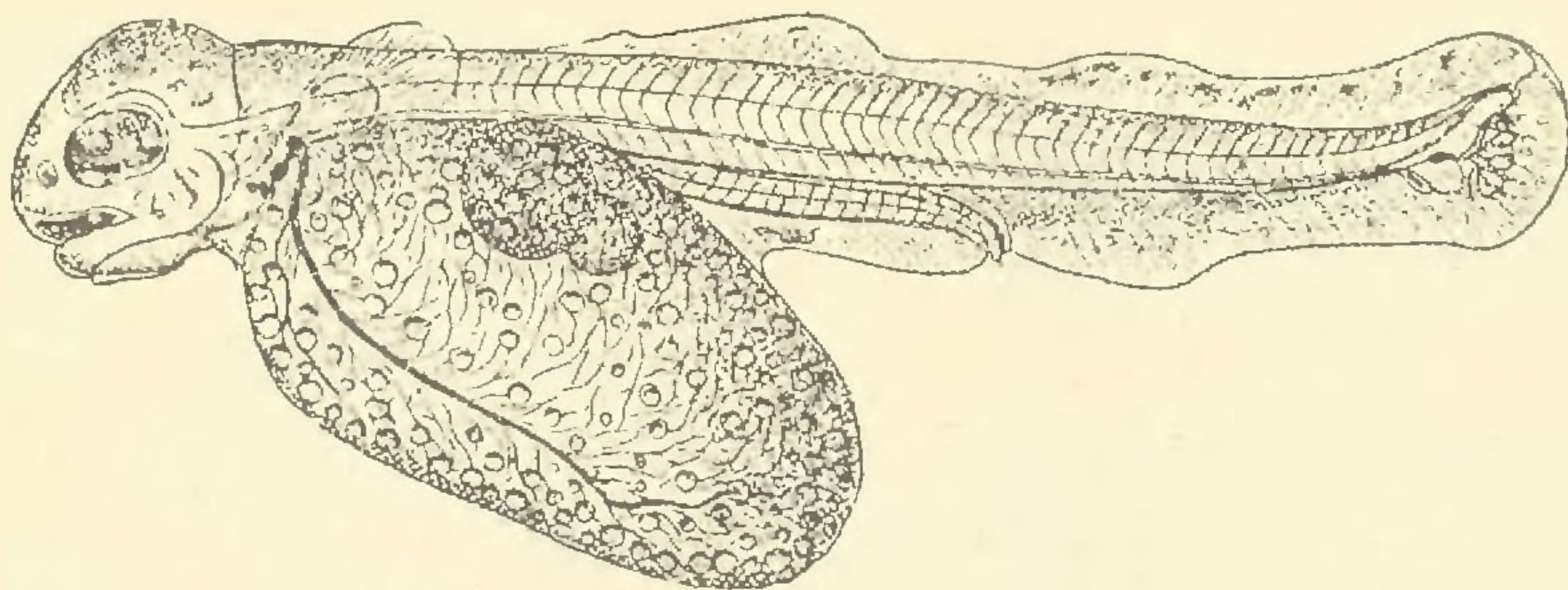


Рис. 57. Рыбѣшка лосося (*Salmo salar*) съ желточнымъ мѣшкомъ. По Копшу.

послѣ соединенія его съ полостью кишки, даетъ начало заднему проходу, а другое—эктодермическое углубленіе, образующееся на переднемъ концѣ зародыша, послѣ сообщенія съ передней частью кишки, даетъ начало ротовой полости (рис. 56).

Таковы отношенія приблизительно у миногъ, двудышащихъ рыбъ и амфибій, причемъ у послѣдней группы на брюшной стѣнкѣ кишечника въ задней его части образуется еще полный выступъ — зачатокъ мочевого пузыря. Этотъ выступъ появляется и у всѣхъ вышестоящихъ формъ, т.-е. рептилій, птицъ и

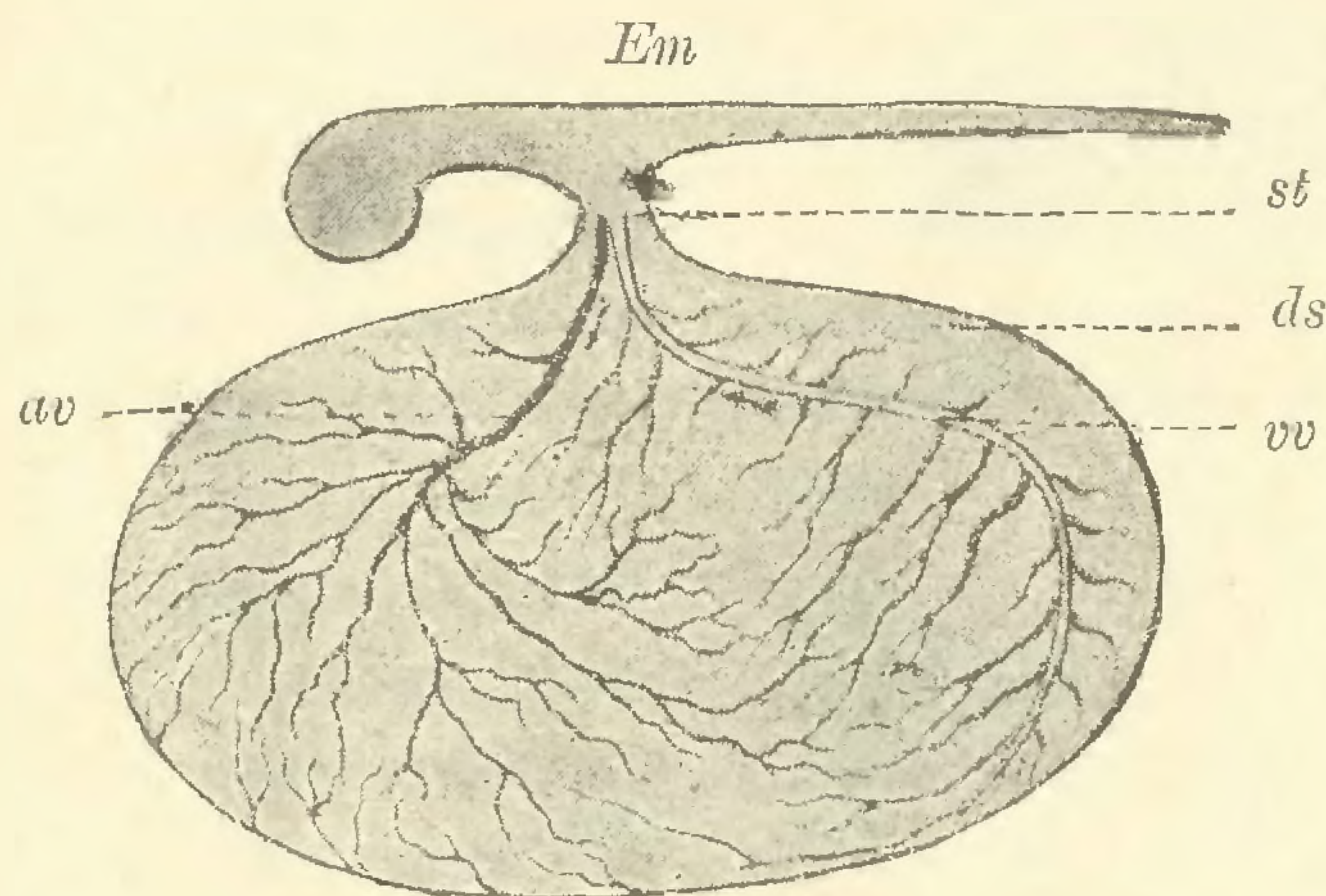


Рис. 58. Зародышъ акулы. *Em*—зародышъ; *ds*—желточный мѣшокъ; *st*—стебелекъ, которымъ желточный мѣшокъ прикрѣпляется къ зародышу; *av*, *vv*—желточная артерія и вена. Изъ Гертвига по Бальфуру.

млекопитающихъ, но у нихъ онъ является не только зачаткомъ мочевого пузыря, а разрастается въ сравнительно объемистый мѣшокъ—аллантоисъ (*allantois*), который служитъ съ одной стороны для принятія мочевыхъ выдѣленій въ теченіе эмбриональной жизни, а съ другой является органомъ дыханія, а также и питанія зародыша.

У всѣхъ формъ съ частичнымъ дробленіемъ всѣ слои зародышевого диска, т.-е. экто- и мезодерма, а равно и желточная энтодерма, какъ мы видѣли, образуютъ кругомъ желтокъ, который такимъ образомъ оказывается лежащимъ въ кишечной полости. На поверхности зародыша появляется такая же перетяжка, какъ и у формъ съ полнымъ неравнобѣрнымъ дробленіемъ, и, такимъ образомъ, верхняя часть яйца обособляется въ видѣ зародыша, въ узкомъ смыслѣ слова,

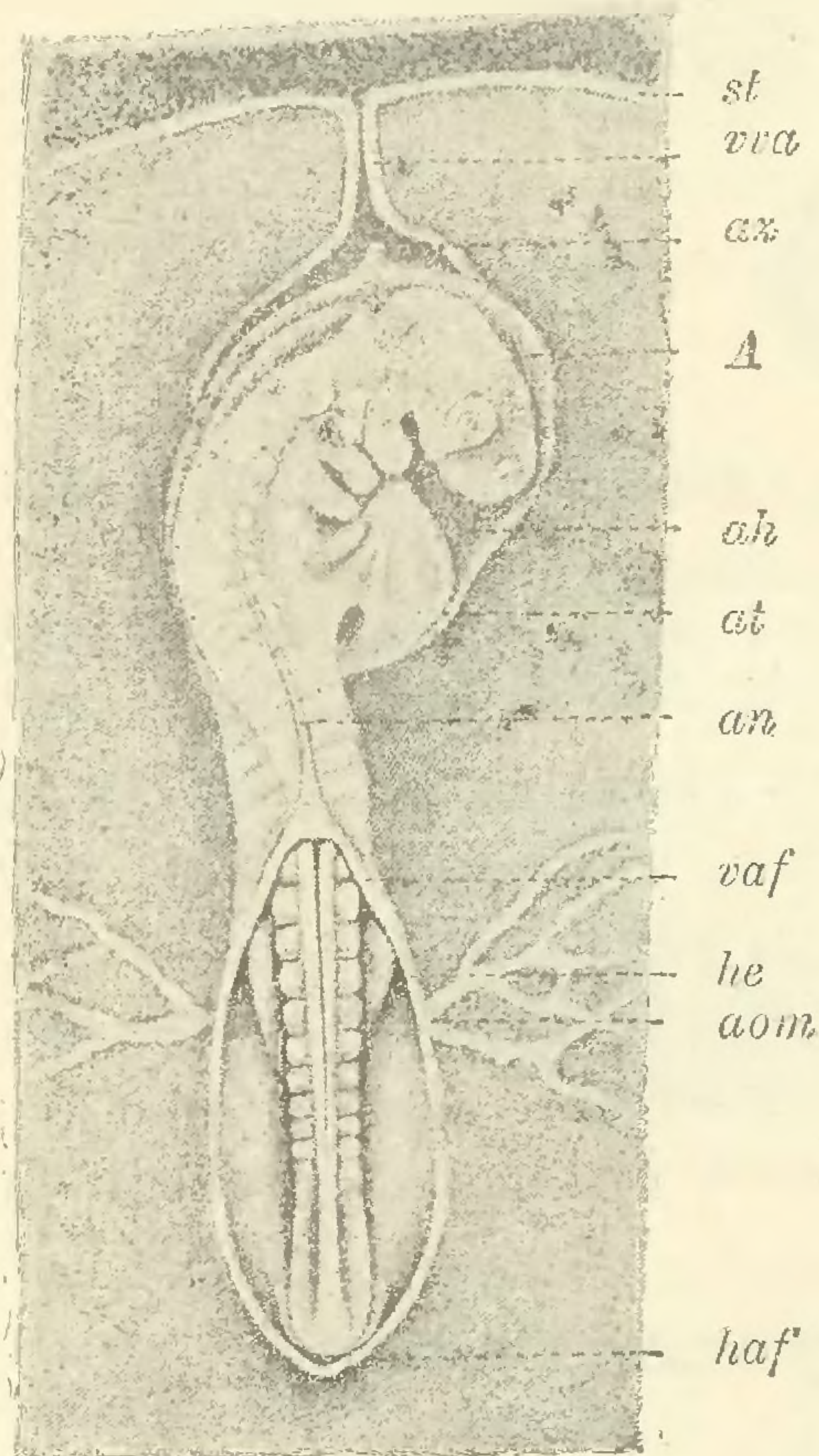


Рис. 59. Образование амниона у зародыша *Halipiana fuliginosa*. А—амнионъ; *ah*—амниотическая полость; *az*—остатокъ перемычки между амниономъ и серозой; *an*—амниотическій шовъ, т. е. мѣсто спайки амниотическихъ складокъ; *at*—участокъ амниона; *aom*—желточные артеріи (*a. omphalomesentericae*); *vaf*—передняя, *haf*—задняя, *he*—боковыя складки амниона; *st*—краевой кровеносный сосудъ зародышевого диска, или *sinus terminalis*. По Шауисланду.

стотѣ представляетъ намъ большинство рыбъ. Желточный мѣшокъ обособляется и у всѣхъ другихъ позвоночныхъ, имѣющихъ частичное дробленіе, т.-е. у рептилій, птицъ, а также и у млекопитающихъ, хотя у послѣднихъ вмѣсто желтка содержитъ бѣлковую жидкость, но у всѣхъ этихъ формъ явленіе осложняется еще образованіемъ зародышевыхъ оболочекъ. Желточный мѣшокъ этихъ формъ является вполне внѣзародышевымъ. Отметимъ, что съ обособленіемъ желточного мѣшка

отъ нижней, представляющей собой желточный мѣшокъ (рис. 57 и 58). Это обособленіе или идетъ лишь немного дальше, чѣмъ у амфибій, какъ напр. у костистыхъ (рис. 57) и ганойдныхъ рыбъ, или-же мѣшокъ является подвѣшеннымъ къ зародышу, посредствомъ иногда довольно длиннаго стебелька, какъ напр., у селахій (рис. 58). Въ первомъ случаѣ желточный мѣшокъ является внутрizarодышевымъ, а во второмъ — внѣзародышевымъ, хотя и во второмъ случаѣ (у селахій) часть желтка все-таки еще лежитъ внутри зародыша.

Процессъ обособленія желточного мѣшка является въ то же время и процессомъ формировація кишечника. При этомъ обособленіи энтодерма въ зародышѣ образуетъ стѣнки полости, которая сообщается съ полостью желточного мѣшка, заполненной желткомъ. Первая изъ этихъ полостей и есть дефинитивная кишечная полость. Впослѣдствіи она приходитъ въ сообщеніе съ эктодермическими углубленіями — ротовымъ и анальнымъ, такъ-же, какъ и у предыдущей группы. По мѣрѣ роста зародыша и потребленія желтка, желточный мѣшокъ втягивается внутрь и потомъ редуцируется. Такія отношенія въ ихъ первоначальной чи-

въ каждомъ зародышевомъ пластѣ можно отличить двѣ части: внутрizarодышевую, лежащую въ самомъ зародышѣ, и внѣзародышевую, лежащую въ стѣнкахъ желточного пузыря. Такъ какъ мезодерма боковыхъ пластинокъ является раздѣленной на два листка не только въ зародышѣ, но и въ стѣнкахъ желточного пузыря, то различаютъ внутрizarодышевый и внѣзародышевый целомъ. У рептилій, птицъ и млекопитающихъ зародышъ не остается на поверхности, а прикрывается особой оболочкой — амніономъ (*amnion*). Въ простѣйшей своей формѣ (у хамелеона, по Шауисланду), амніонъ появляется въ видѣ кольцевой,

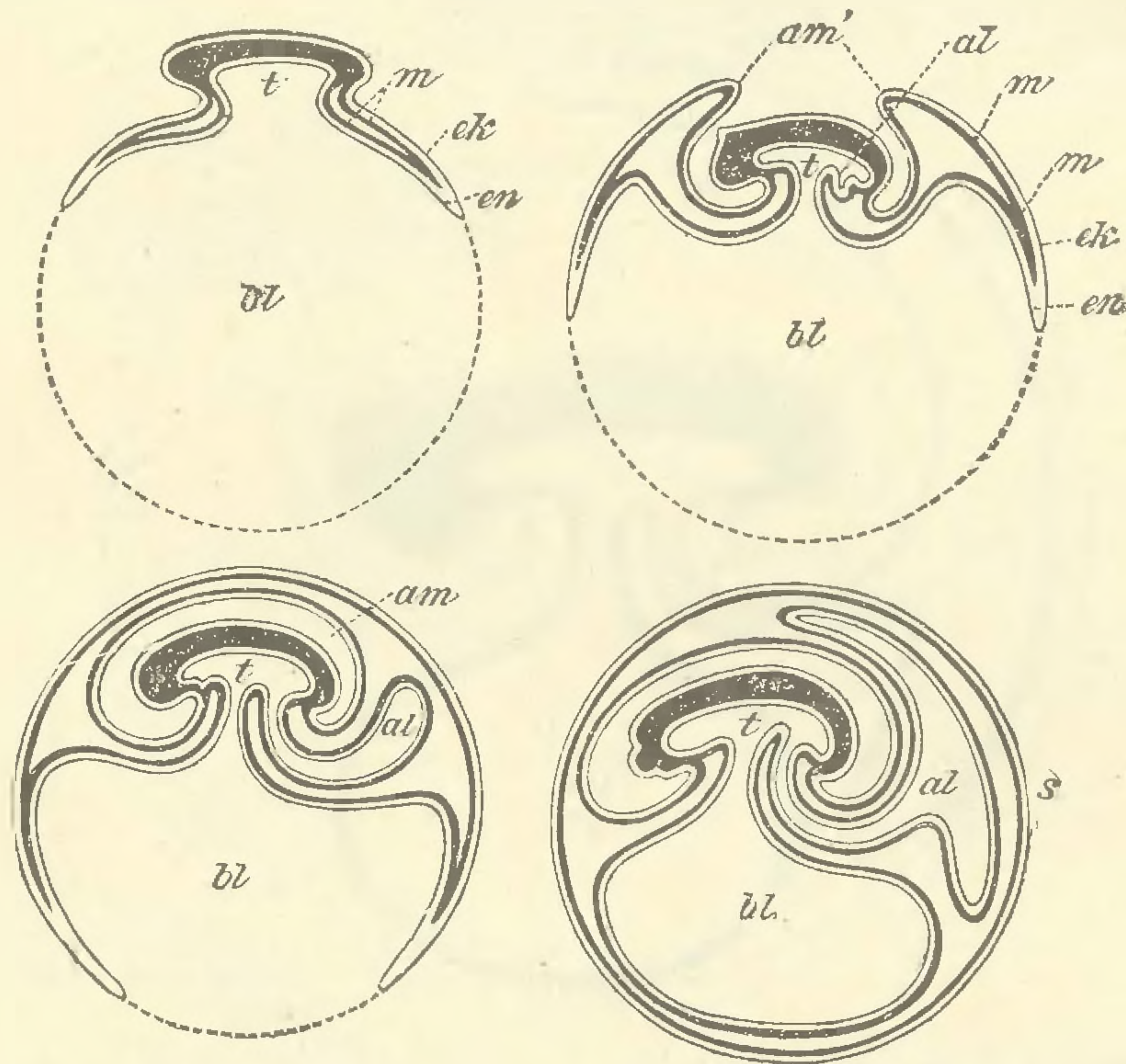


Рис. 60. Четыре стадии развития зародышевыхъ оболочекъ птицы. *am* — амніонъ; *am'* — складки, на счетъ которыхъ образуются амніонъ и сероза — *s*; *al* — аллантоисъ; *bl* — желточный мѣшокъ; *ek* — эктодерма; *en* — энтодерма; *m* — мезодерма; *t* — полость кишечника. Схема изъ Боаса.

окружающей зародыша складки, но обыкновенно онъ появляется въ видѣ складки на переднемъ концѣ, а потомъ распространяется на бока, а равно и сзади зародыша образуется такая же складка (рис. 59). Такимъ образомъ, въ зачаткѣ амніона можно отличать переднюю, заднюю и боковыя складки, причемъ эти части не всегда равномерно развиты у различныхъ формъ¹⁾. Сравненіе складокъ идетъ спереди назадъ, но на спинѣ долгое время можетъ оставаться отверстіе, которымъ ограниченная складками полость — называемая амніотической, открывается на поверхности яйца. Иногда (черепахи, *Hatteria*, нѣкоторыя птицы) это сообщеніе имѣетъ форму длиннаго открывающагося на

¹⁾ У салахий (*Pristiurus*) въ раннихъ стадіяхъ развитія наблюдаются по бокамъ зародыша съ каждой стороны по небольшой складкѣ, впоследствии, однако, исчезающей. Складки эти нѣкоторыми разсматриваются, какъ первый, и притомъ провизорный зачатокъ амніона (d'Evant, 1904).

поверхности яйца канала, или амниотического хода. Потомъ не только замыкается это отверстіе, но нижній листокъ складокъ отдѣляется отъ верхняго, а въ замкнутой амниотической полости накапливается жидкость—амниотическая жидкость (воды акушеровъ). Каждая складка амниона первоначально образуется эктодермой, но въ нее увлекается потомъ и паріетальный слой мезодермы (рис. 60). Послѣ срастанія складокъ зародышъ оказывается поэтому прикрытымъ амниономъ, состоящимъ изъ внутренняго слоя эктодермы и наружнаго мезодермы. Эктодерма, одѣвающая желточный мѣшокъ, вмѣстѣ съ прилежащимъ

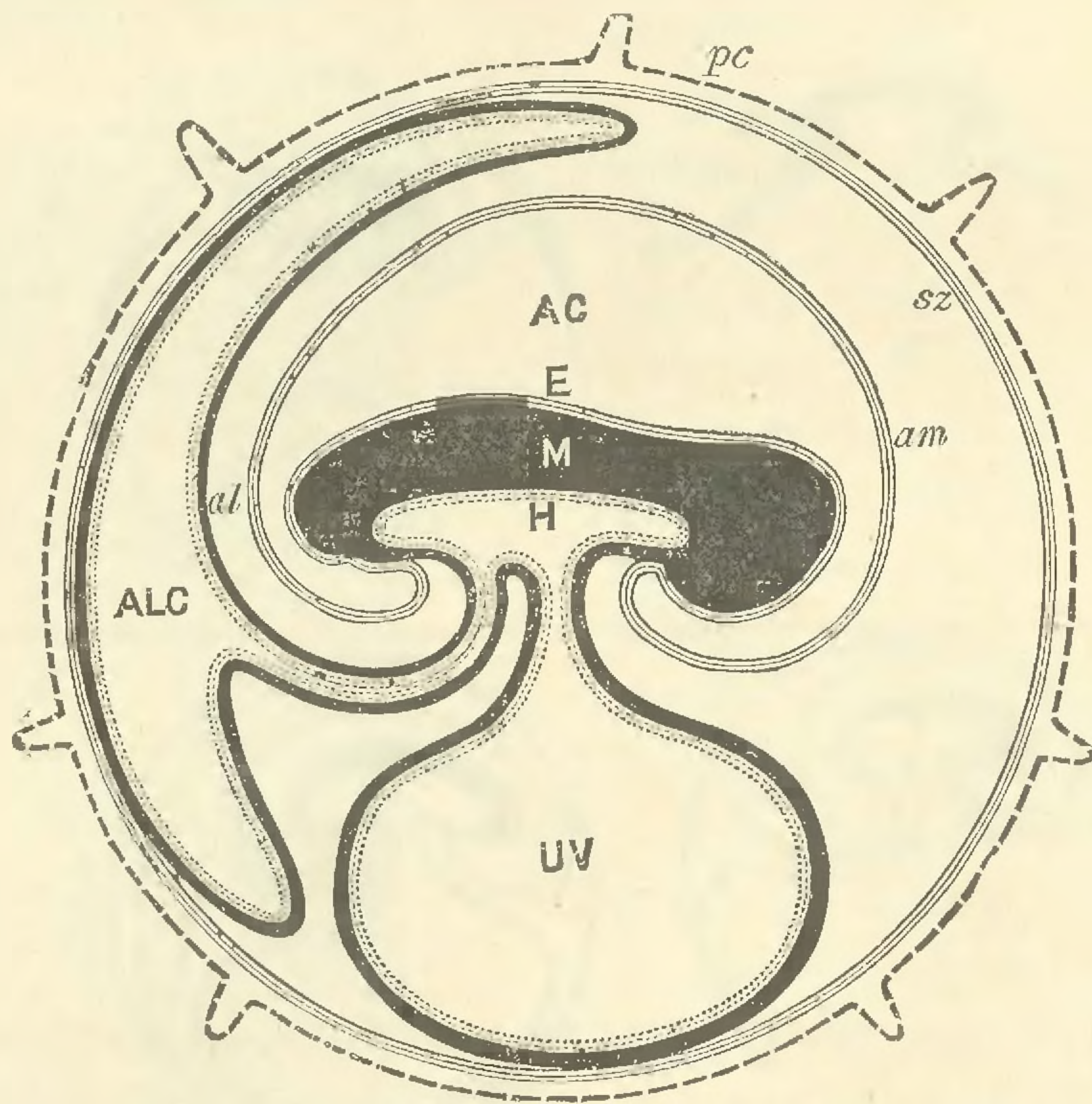


Рис. 61. Зародышевыя оболочки млекопитающаго. *E*, *M*, *H*, — эктодерма, мезодерма и энтодерма зародыша; *AC*—полость амниона; *ALC*—полость аллантонса; *UV*—желточный мѣшокъ; *am*, *al*—стѣнки амниона и аллантонса; *pc*—растянутая *zona radiata* (*prochorion*); *sz*—сероза. Схема изъ Гертвига по Тёрнеру.

къ ней изнутри паріетальнымъ листкомъ, отдѣлена полостью отъ образованнаго тѣмъ же листкомъ мезодермического слоя амниона и образованнаго висцеральнымъ листкомъ мезодермического покрова желточного мѣшка. Полость эта и есть внѣзародышевый целомъ. Наружная эктодерма, образующая по замыканіи амниотической полости замкнутый пузырь, одѣвающий, снаружи зародыша, амнионъ, желточный мѣшокъ и прочія части, получаетъ названіе серозной оболочки, или серозы (*serosa*). Затѣмъ, отъ задней части кишечника возникаетъ обыкновенно полный выступъ, котораго стѣнка состоитъ изъ энтодермы и изъ прилежащаго къ ней висцеральнаго слоя мезодермы. Этотъ выступъ, или аллантонсъ (*allantois*), разрастаясь, ложится во внѣзародышевомъ целомѣ. Его ближайшая къ основанію, или проксимальная, часть можетъ впоследствии принимать участіе въ образованіи мочевого пузыря взрослого животнаго, а его наиболѣе удаленная отъ основанія, или дистальная, часть служить съ одной стороны резервуаромъ для почечныхъ

выдѣлений зародыша, а съ другой стороны, вслѣдствіе того, что ея мезодермическій слой сильно разрастается и изобилуетъ сосудами, она служитъ для дыханія, а у большинства млекопитающихъ и для питанія зародыша (рис. 61). У послѣднихъ мезодермическій слой аллантонаса срастается съ серозой, получающей названіе хоріона (*chorion*) и вмѣстѣ со стѣнками матки образуетъ органъ, являющійся мѣстомъ связи зародыша съ тѣломъ матери, т.-е. такъ называемое

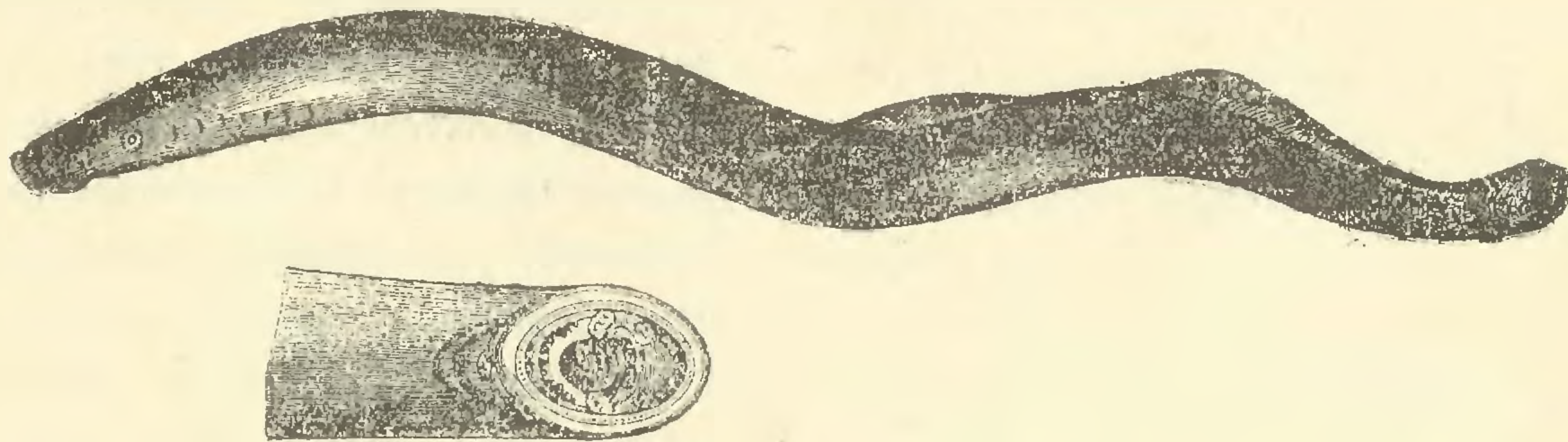


Рис. 62. Рѣчная мшпога и ея ротовой копецъ. Изъ Варнаховскаго.

дѣтское мѣсто, или плаценту (*placenta*). Такъ какъ одновременно съ развитіемъ амніона и аллантонаса происходитъ обособленіе зародыша отъ желточного мѣшка путемъ образованія перетяжки на границѣ между ними, то вслѣдствіе этого обособленія зародышъ остается въ связи съ желточнымъ мѣшкомъ посредствомъ тонкаго стебелька, а равно и проксимальная часть внѣзародышеваго аллантонаса принимаетъ тоже форму стебелька, выходящаго изъ зародыша рядомъ со стебель-

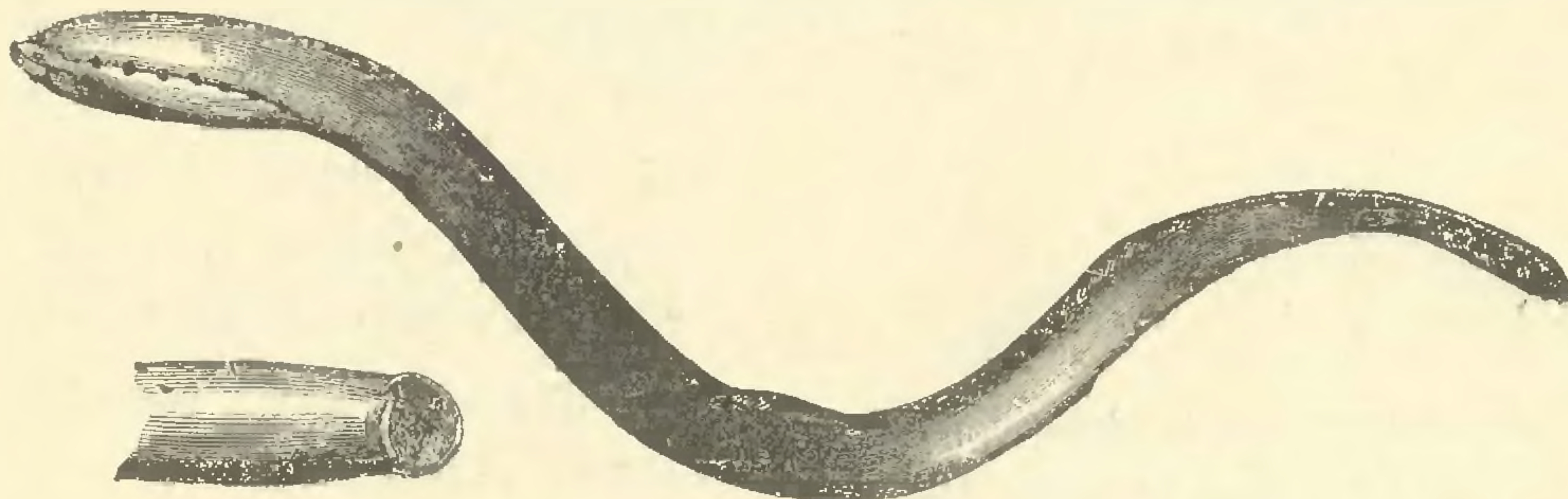


Рис. 63. Пескоройка и ея ротовой копецъ. Изъ Варнаховскаго.

комъ желточного мѣшка. Отверстіе въ брюшной стѣнкѣ зародыша, черезъ которое оба эти стебелька выходятъ, получаетъ названіе пупка (*umbilicus*), а стебельки этихъ органовъ — пупочнаго канатика (*funiculus umbilicalis*). При вылупленіи или рожденіи зародыша внѣзародышевая часть аллантонаса отпадаетъ, какъ отпадаетъ и амніонъ. Поглощеніе втягивающагося въ полость тѣла желточного мѣшка и его содержимаго происходитъ вслѣдствіе фагоцитарной дѣятельности образующаго стѣнку желточного мѣшка слоя энтодермы. Всѣ позвоночныя, не имѣющія амніона, т.-е. рыбы и амфибіи, носятъ названіе Апа м н іа, а всѣ его имѣющія, т.-е. рептиліи, птицы и млекопитающія — Ам н іо та. Между млекопитающими яйцеродныя и сумчатыя (за немногими исключеніями лишеныя плаценты) называются А р л а с е н т а л іа, тогда какъ всѣ прочія, имѣющія

плаценту, называются *Placentalia* (см. главу XIV). Что касается до возникновения амниона, то причиной его надо считать переходъ позвоночныхъ отъ воднаго образа жизни къ наземному: всѣ толчки и сотрясенія являются гораздо болѣе опасными для зародыша, если яйца откладываются на сушѣ, а не въ водѣ. Ради защиты зародыша и выработался амнионъ, при коемъ зародышъ оказывается окруженнымъ слоемъ амниотической жидкости, ослабляющимъ, толчки

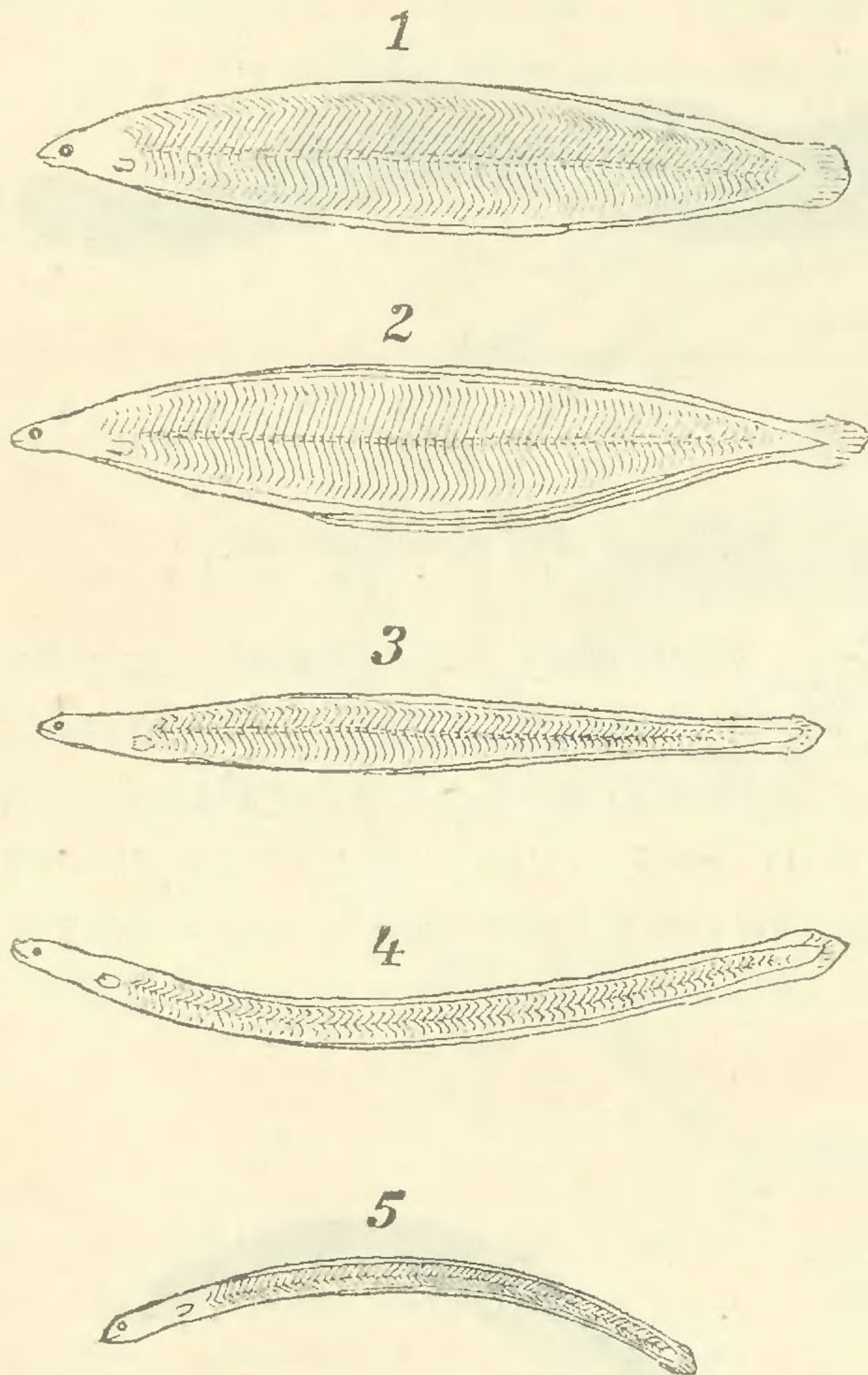


Рис. 64. Последовательное превращеніе личинки (*Leptocerhalus*) въ молодого угря. По Грасси.

и сотрясенія, ибо съ одной стороны давленіе, испытываемое тѣмъ или другимъ пунктомъ поверхности амниона, распредѣляется, благодаря слою жидкости, равномерно по поверхности зародыша, а съ другой зародышъ, при своихъ колебаніяхъ, вызванныхъ сотрясеніемъ, встрѣчаетъ не плотную оболочку, а слой жидкости. Попытку объяснить возникновеніе амниона чисто механически, а именно погруженіемъ зародыша въ желтокъ въ силу тяжести зародыша и набѣганіемъ вслѣдствіе этого на него складокъ эктодермы, нельзя считать удачной. Амнионъ представляетъ собой органъ, выработанный путемъ подбора. Къ тому же зародышъ легче желтка, а при искусственныхъ условіяхъ (при введеніи въ бѣлокъ раствора поваренной соли) амнионъ иногда образуется въ отсутствіи самого зародыша (Шимкевичъ, 1902).

Нѣкоторые органы, являющіеся постоянными у низшихъ позвоночныхъ, являются провизорными у высшихъ. Такъ свойственныя рыбамъ и низшимъ амфибіямъ жаберныя щели, у высшихъ амфибій и *Amniota* являются только въ видѣ провизорныхъ органовъ. Тѣмъ не менѣе явленія метаморфоза сравнительно рѣдки у позвоночныхъ. Давно извѣстная подъ именемъ пескоройки (*Amphicoetes*, рис. 63) форма представляетъ собой личиночную стадію миноги (*Petromyzon*) (August Müller, 1856). Она отличается тѣмъ, что имѣетъ ротъ, прикрытый подковообразной верхней губой и безъ роговыхъ зубовъ, тогда какъ у взрослой миноги ротъ имѣетъ форму круглой, усаженной роговыми зубами воронки (рис. 62); а равно тѣмъ, что у пескоройки спина и хвостъ оторочены общей образующей непрерывный плавникъ складкой, тогда какъ у миноги—можно отличить хвостовой и два спинныхъ плавника. Кромѣ того наблюдается рядъ

и сотрясенія, ибо съ одной стороны давленіе, испытываемое тѣмъ или другимъ пунктомъ поверхности амниона, распредѣляется, благодаря слою жидкости, равномерно по поверхности зародыша, а съ другой зародышъ, при своихъ колебаніяхъ, вызванныхъ сотрясеніемъ, встрѣчаетъ не плотную оболочку, а слой жидкости. Попытку объяснить возникновеніе амниона чисто механически, а именно погруженіемъ зародыша въ желтокъ въ силу тяжести зародыша и набѣганіемъ вслѣдствіе этого на него складокъ эктодермы, нельзя считать удачной. Амнионъ представляетъ собой органъ, выработанный путемъ подбора. Къ тому же зародышъ легче желтка, а при искусственныхъ условіяхъ (при введеніи въ бѣлокъ раствора поваренной соли) амнионъ иногда образуется въ отсутствіи самого зародыша (Шимкевичъ, 1902).

Нѣкоторые органы, являющіеся постоянными у низшихъ позвоночныхъ, являются провизорными у высшихъ. Такъ свойственныя рыбамъ и низшимъ амфибіямъ жаберныя щели, у высшихъ амфибій и *Amniota* являются только въ видѣ провизорныхъ органовъ. Тѣмъ не менѣе явленія метаморфоза сравнительно рѣдки у позвоночныхъ. Давно извѣстная подъ именемъ пескоройки (*Amphicoetes*, рис. 63) форма представляетъ собой личиночную стадію миноги (*Petromyzon*) (August Müller, 1856). Она отличается тѣмъ, что имѣетъ ротъ, прикрытый подковообразной верхней губой и безъ роговыхъ зубовъ, тогда какъ у взрослой миноги ротъ имѣетъ форму круглой, усаженной роговыми зубами воронки (рис. 62); а равно тѣмъ, что у пескоройки спина и хвостъ оторочены общей образующей непрерывный плавникъ складкой, тогда какъ у миноги—можно отличить хвостовой и два спинныхъ плавника. Кромѣ того наблюдается рядъ

важныхъ отличій во внутренней организаціи, съ которыми мы еще встрѣтимся. У зародышей нѣкоторыхъ рыбъ наблюдаются провизорные вѣтвистые придатки въ жаберной области, или наружныя жабры (рис. 64). У зародыша ганоида *Lepidosteus* имѣется впереди рта провизорная присоска.

У зародыша двудышащихъ рыбъ наблюдаются тоже наружныя жабры, а равно присоска на нижней поверхности головы—позади рта (рис. 65). Кѣтки этой присоски выдѣляютъ клейкое вещество, служащее для прикрѣпленія къ подводнымъ предметамъ. Органы эти напоминаютъ наружныя жабры и присоски личинокъ амфибій (рис. 67) и тоже являются провизорными. Однако, у *Protopterus* наружныя жабры остаются на всю жизнь въ видѣ рудиментарныхъ органовъ (см. главу IX). Живущія въ открытомъ морѣ, лентовидныя прозрачныя рыбки, относившіяся къ особому р. *Leptocerhalus*, представляютъ лишь личиночныя стадіи угрей (*Anguilla*, *Conger* и др.), какъ это давно пред-

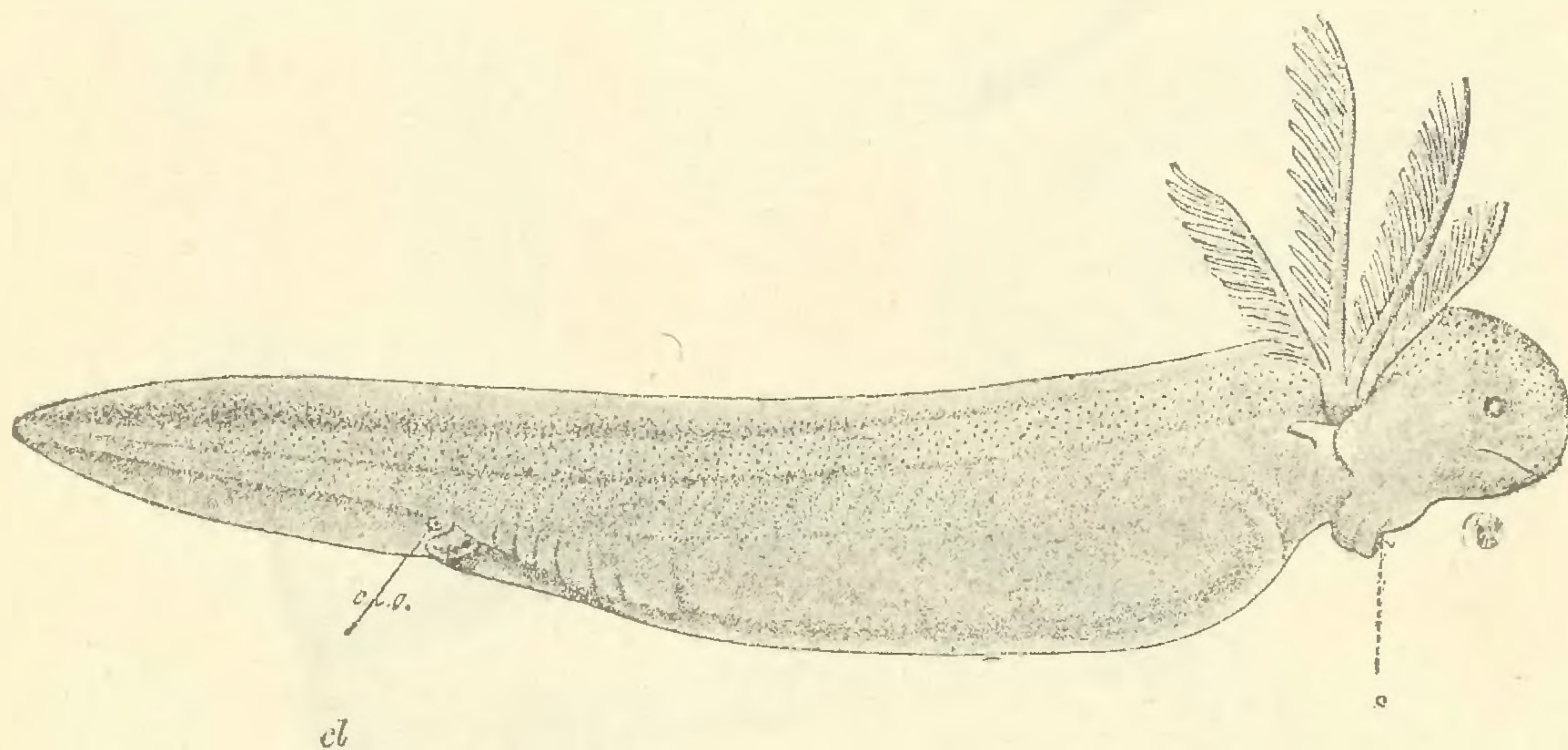


рис. 65. Личинка двудышащей рыбы *Lepidosiren papilio*. *cl*—клоака; *s*—присоска; подъ наружными жабрами зачатки передней пары конечностей, по бокамъ клоаки—задней. По Керру изъ Циглера.

полагали (Grassi, 1896). Взрослые угри держатся около дна, отличаются массивнымъ длиннымъ тѣломъ, причемъ рѣчныя формы (*Anguilla*) для метанія икры спускаются въ море. Личинки угрей, кромѣ сильно сплюсненнаго съ боковъ тѣла, характеризуются совершенно прямымъ и не имѣющимъ расширеній кишечнымъ каналомъ, и положеніемъ задняго прохода значительно болѣе къзади, чѣмъ у взрослыхъ угрей, у которыхъ онъ смѣщенъ къпередн, а также болѣе длинными зубами, которые при превращеніи во взрослую форму спадаютъ и замѣщаются другими, болѣе мелкими. Нѣкоторый метаморфозъ проходятъ и многія другія рыбы, какъ напр., представители сем. камбаловыхъ (*Pleuronectidae*), у которыхъ изъ яйца выходитъ вполнѣ симметричная, живущая въ открытомъ морѣ, личиночная форма, а потомъ, когда она начинаетъ плавать на боку и живетъ на днѣ, оба глаза перемѣщаются на одну (правую или лѣвую) сторону, а именно на ту, на которой появляется темная окраска и

которой рыба держится, лежа на днѣ, вверх¹⁾). У другихъ костистыхъ рыбъ имѣются въ молодости провизорные костные шипы, удлиненыя части плавниковъ (рис. 66) и т. п. Одна изъ костистыхъ рыбъ (*Trachipterus*), у которой форма плавниковъ съ возрастомъ подвергается значительному видоизмѣненію,

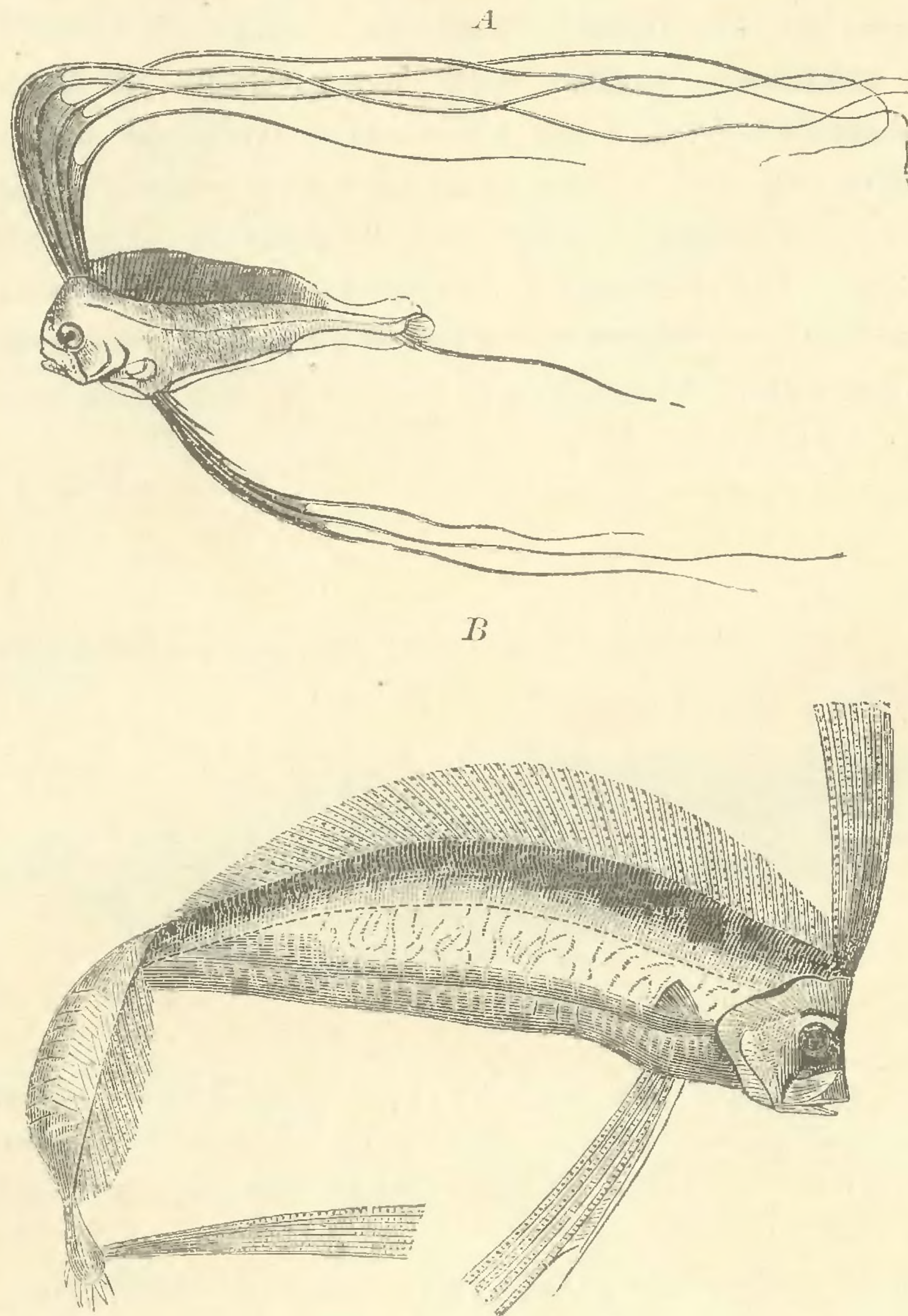


Рис. 66. *Trachipterus* въ личиночной стадіи (А) и въ окончательномъ видѣ (В). Первый рисунокъ изъ Боаса, второй изъ Гюнтера.

имѣеть, покуда она еще не вылупилась изъ яйца, глаза особой формы (т. наз. телескопическіе; см. главу VIII) и притомъ сидящіе на короткихъ стебелькахъ, тогда

¹⁾ Симметричное расположеніе глазъ сохраняется между камбаловыми лишь у немногихъ крайне рѣдко встрѣчающихся экземпляровъ, остающихся вообще симметричными. Нормально же съ приобретениемъ симметричнаго строенія тѣла, глазъ одной стороны мигрируетъ на другую. Часть черепной полости, лежащая между глазами и прикрытая сверху лобными костями, сплющивается до степени тонкой пластинки, и мигрирующий глазъ, надавливая на нее, вызываетъ ея искривленіе, какъ и искривленіе костей черепа, и постепенно перемѣщается на другую сторону. Самое перемѣщеніе глаза пытаются объяснить механически, а именно дѣйствіемъ на

какъ потомъ она имѣетъ обыкновенные глаза. Другія костистыя рыбы (*Mullus*), въ молодости имѣютъ чешуи иной формы, нежели во взросломъ состояніи (см. главу V). (*Lo Bianco*, 1905). Но наиболѣе ясно выраженный метаморфозъ мы находимъ у амфибій.

Лягушка, а равно и большинство другихъ амфибій, вылупляется въ стадіи головастика (рис. 67 и 69).

Головастикъ лягушки характеризуется слѣдующими признаками:

1. Присутствіемъ жаберныхъ щелей и наружныхъ жабръ на трехъ жаберныхъ дугахъ. Всѣ *Regenpflanzlichata* сохраняютъ эти жабры на всю жизнь.

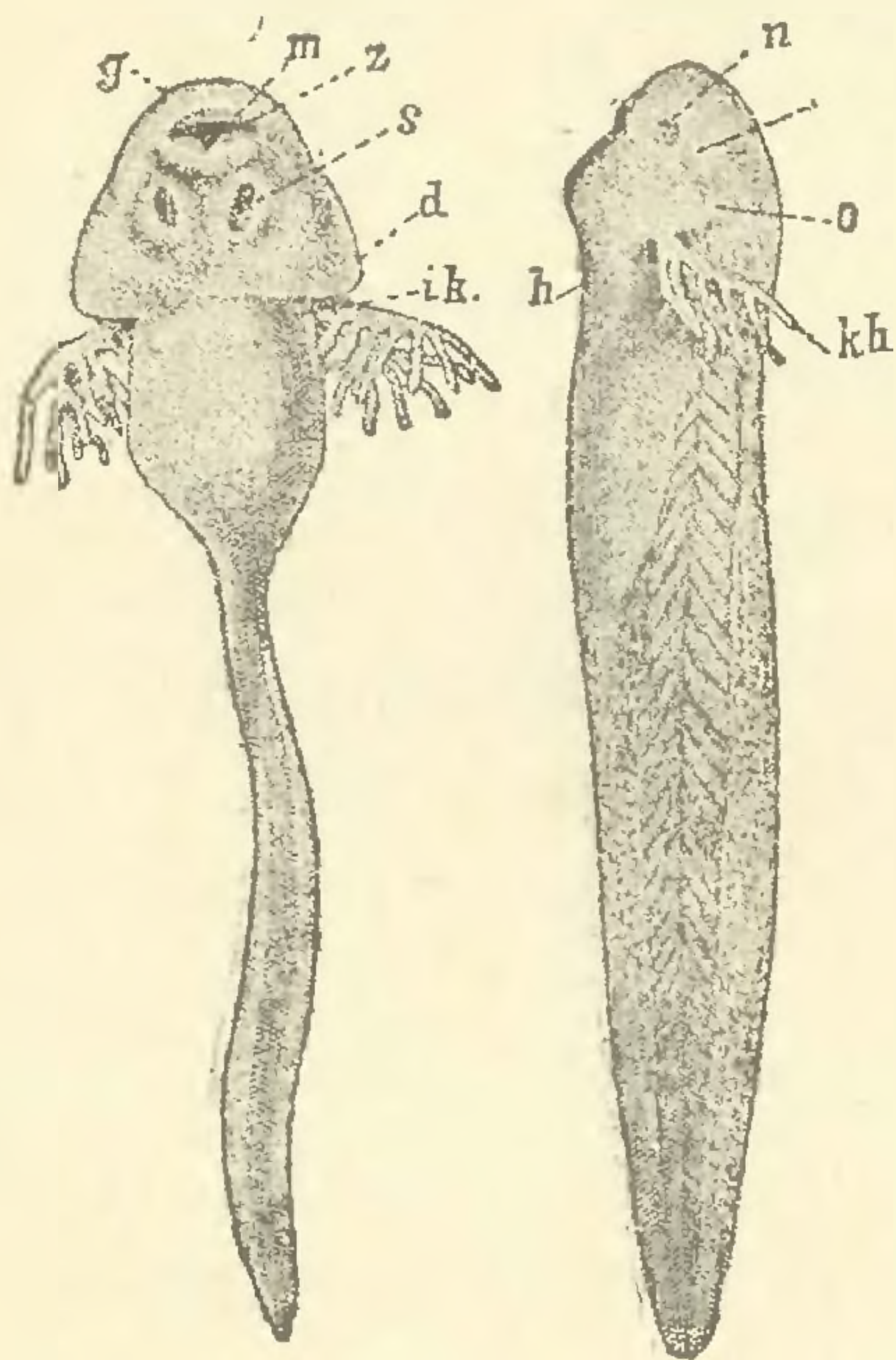


Рис. 67. Головастикъ лягушки (*Rana temporaria*): *A*—спнизу; *B*—сбоку. *a*—глазь; *d*—оперкулярная складка; *g*—верхняя челюсть; *h*—область сердца; *ik*—область внутреннѣхъ жабръ; *kh*—наружныя жабры; *m*—ротъ; *n*—обонятельная ямка; *o*—слуховой пузырь; *s*—присоска; *z*—нижняя челюсть. Изъ Р. Гертвига.

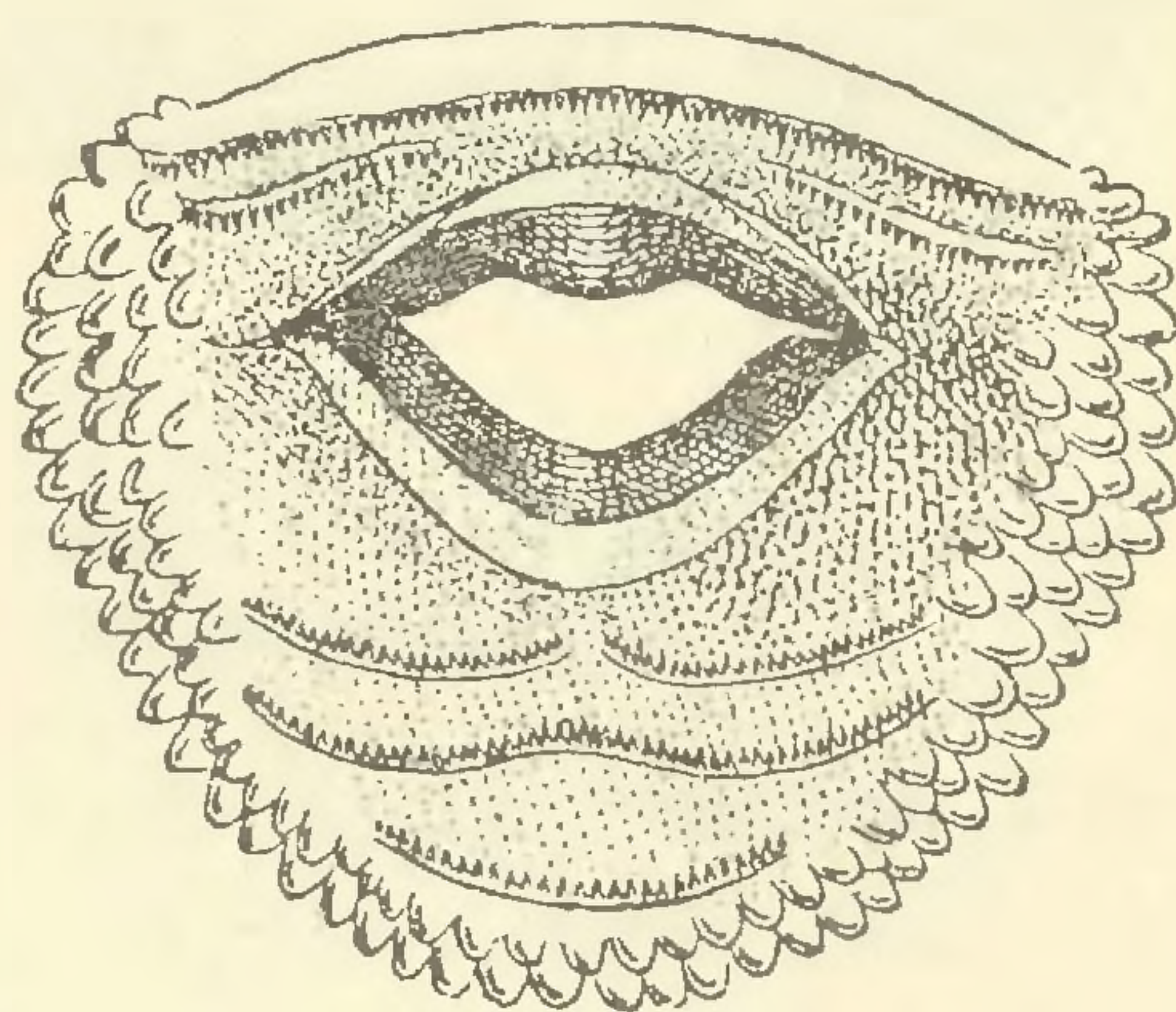


Рис. 68. Роговой клювъ и губы съ роговыми зубами, а на краю съ сосочками головастика лягушки (*Rana temporaria*). По Буленджеру.

2. Присутствіемъ хвоста, снабженнаго плавникомъ. Всѣ *Urodela* сохраняютъ хвостъ на всю жизнь, а водныя—сохраняютъ и плавникъ.

3. Присутствіемъ верхняго и нижняго губныхъ хрящей, напоминающихъ таковыя-же хрящи круглоротыхъ и одѣтыхъ роговыми клювообразными челюстями, впереди коихъ на губахъ сидятъ роговыя-же зубы (рис. 68).

4. Позади рта снизу находится подковообразная присоска, коей углубленіе выстлано железистыми клѣтками. При помощи этого органа головастикъ при-

глазь, и окостенѣвающій черепъ глазныхъ мышцъ, обусловленнымъ тѣмъ, что камбалы, съ переходомъ изъ пелагической личинки въ живущую у дна взрослую форму, начинаютъ плавать бокомъ и сообразно этому напрягаютъ мускулатуру того глаза, который оказался на нижней пигментированной сторонѣ (*Thilo*, 1908).

крѣпляется къ растеніямъ, которыми и питается. Органъ этотъ, позже являющийся парнымъ, провизорный и скоро исчезаетъ.

Вскорѣ послѣ вылупленія впереди передней жаберной щели возникаетъ складка кожи (подъ которой скрываются нѣкоторое время переднія конечности, почему и кажется, что онѣ появляются позже заднихъ). Эта складка, называемая оперкулярной, прикрываетъ наружныя жабры и жаберныя щели, оставляя съ каждой стороны по отверстію, какъ это и остается на всю жизнь у *Degomegata*.

У безхвостыхъ амфибій оба отверстія сближаются на брюхѣ, сливаются въ одно, или же, какъ у лягушки и другихъ, остается только одно лѣвое отверстіе, а съ правой полостью лѣвая соединена каналомъ, идущимъ поперекъ тѣла.

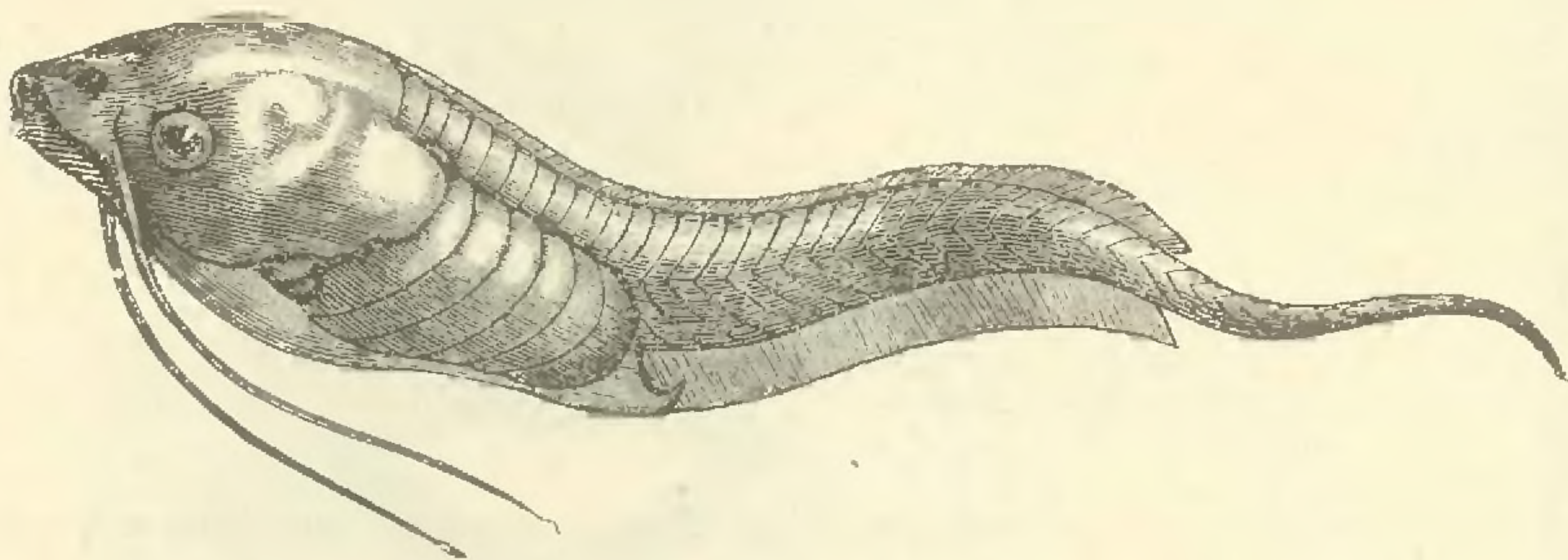


Рис. 69. Личинка хвостатой амфибій *Dactylethra*.
По Паркеру изъ Вальфура.

Наружныя жабры атрофируются сравнительно рано.

При превращеніи головастика въ зрѣлое животное, жаберныя щели облитерируются, оперкулярное отверстіе зарастаетъ, хвостъ атрофируется и дыханіе становится легочнымъ, клювь спадаетъ, и изъ травояднаго головастика, путемъ цѣлаго ряда линекъ, выходитъ уже хищная лягушка. Аксолотль (*Siredon pisciformis*) представляетъ собой половозрѣлую личинку мексиканской хвостатой амфибій *Amblystoma tigrinum*.

Вышнія позвоночныя развиваются безъ превращеній, хотя между млекопитающими сумчатые рожаютъ столь малоразвитыхъ зародышей, что они обладаютъ рядомъ провизорныхъ органовъ, у другихъ позвоночныхъ исчезающихъ еще до рожденія или до вылупленія изъ яйца, а равно зародышамъ сумчатыхъ свойственны и нѣкоторыя провизорныя приспособленія. Такъ какъ сначала они сосутъ молоко матери непрерывно, то является необходимымъ приспособленіе глотки для глотанія, одновременнаго съ дыханіемъ, а равно и приспособленіе формы рта, чтобы держаться за сосецъ матери (см. главу IX). Всѣ эти особенности впоследствии исчезаютъ, что и напоминаетъ явленія превращенія.

V.

Кожный покровъ и наружный скелетъ позвоночныхъ

Кожный покровъ позвоночныхъ, подобно таковому безчерепныхъ, представляетъ два ясно ограниченныхъ слоя: верхній — эпителиальный, эктодермическаго происхожденія и нижній — соединительно-тканый, мезодермическаго про-

исхожденія (рис. 70). Верхній или эпидермическій слой (*epidermis*), въ отличіе отъ такового безчешуныхъ, является многослойнымъ, причеиъ самый глубокий, прилежащій къ соединительно-тканному слою рядъ клѣтокъ, имѣетъ цилиндрическую форму и является источникомъ для образованія новыхъ клѣтокъ. У всѣхъ позвоночныхъ, кромѣ рыбъ, эпидермисъ дифференцируется на верхній роговой слой (*stratum corneum*) и нижній—Мальпигіевъ (*stratum Malpighii*).

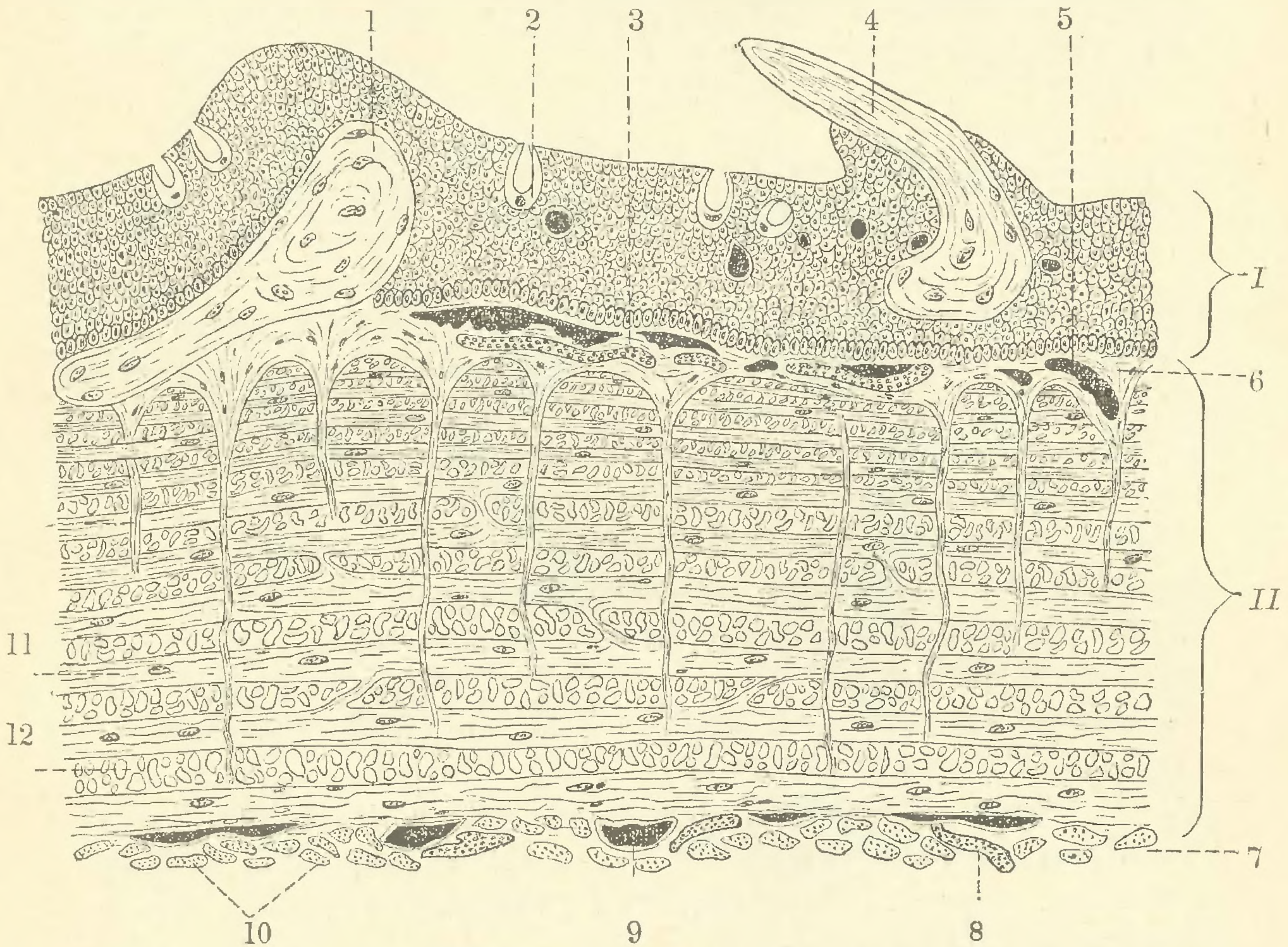


Рис. 70. Кожный покровь осетра (*Acipenser ruthenus*) въ разрѣзѣ. I — эпидермисъ II—*corium*; 1—костное отложеніе въ *corium*; 2 — бокаловидная железка; 3 — кровеносные сосуды; 4—костное отложеніе, образовавшееся въ *corium*, но перемѣстившееся въ эпидермисъ и частью обнажившееся; 5—пигментныя клѣтки; 6—пучки соединительной ткани, тянущіеся вертикально къ наружной поверхности; 7—подкожная соединительная ткань; 8—кровеносные сосуды; 9—пигментныя клѣтки; 10—мышцы (9 и 10—залегаютъ въ слоеъ рыхлой подкожной соединительной ткани); 11—пучки соединительной ткани, перерѣзанные въ поперечномъ направленіи; 12—пучки, перерѣзанные въ продольномъ направленіи. По Зографу.

Роговой слой постоянно возобновляется насчетъ Мальпигіева и верхніе слои его спадаютъ. Спаданіе это совершается или путемъ постояннаго отшелушиванія, или путемъ линьки, т.-е. періодическаго отдѣленія верхняго слоя то въ видѣ отдѣльных лоскутьевъ (змѣи и ящерицы), то въ видѣ цѣлаго чехла (нѣкоторыя змѣи). Нижній слой, или собственно кожа (*corium s. cutis*), состоитъ, главнымъ образомъ, изъ соединительно-тканныхъ волоконъ, пучки которыхъ у низшихъ формъ (рыбъ, амфибій, а также и рептилій) расположены довольно правильно,

тогда какъ у высшихъ (птицы и млекопитающія) идутъ въ безпорядкѣ. Въ первомъ случаѣ нѣкоторые пучки идутъ вертикально по отношенію къ поверхности тѣла, другіе—параллельно послѣдней и при томъ въ косомъ направленіи по отношенію къ продольной оси животного, взаимно перекрещиваясь другъ съ другомъ (рис. 70 и 71).

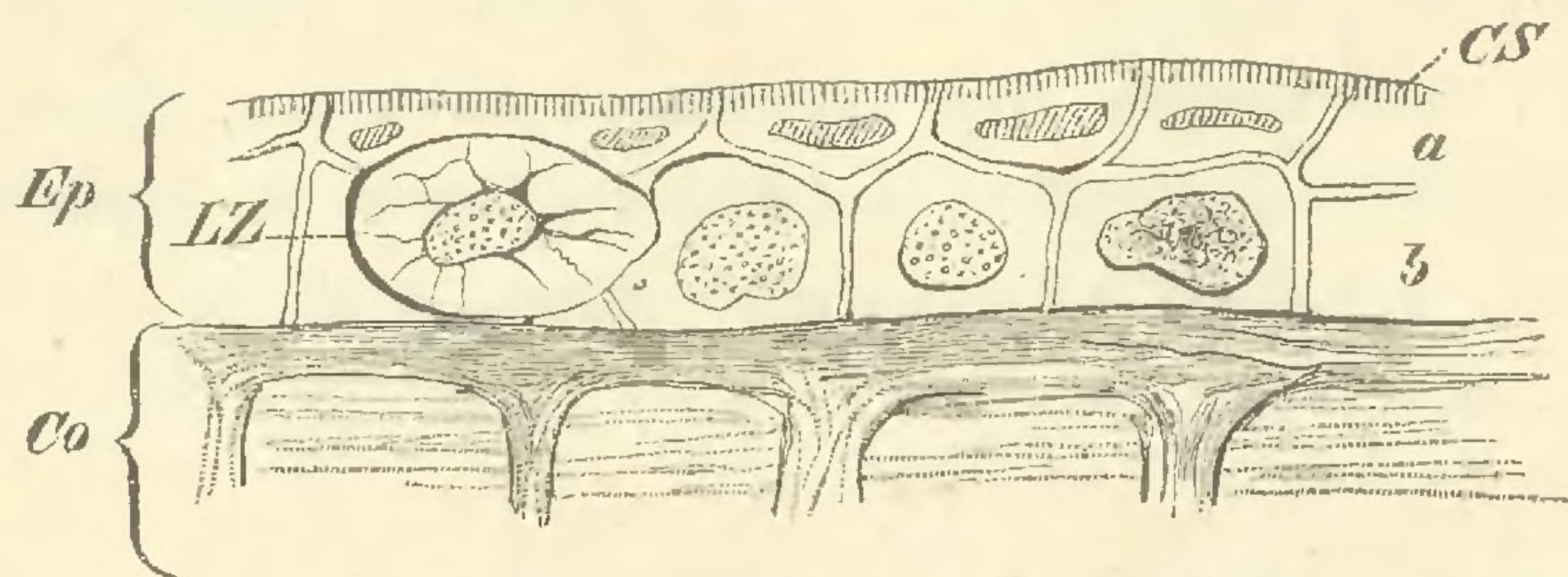


Рис. 71. Разрѣзъ черезъ кожу личинки саламандры (*Salamandra maculosa*). *Ep*—эпидермисъ; *Co*—*corium*; *a*—роговой слой съ кутикулярнымъ краемъ—*CS*; *b*—мальпигіевъ слой; *LZ*—слизистыя клѣтки. Изъ Видерсгейма.

железы, а равно въ немъ залегаютъ осязательные органы кожи, сосуды и окостенѣнія кожи, образующія такъ-называемый наружный скелетъ, хотя послѣднія нерѣдко перемѣщаются въ эпидермисъ. Верхній слой *corium* вдается въ эпидермисъ въ видѣ небольшихъ сосочковъ, слабо выраженныхъ у низшихъ формъ, а въ клѣткахъ его нижняго слоя, иначе въ подкожномъ слоѣ (*tela subcutanea*), отлагается обыкновенно жиръ. Какъ въ *corium*, такъ и въ эпидермисѣ находится пигментъ. Пигментъ развивается въ особыхъ, часто снабженныхъ вѣтвистыми отростками, клѣткахъ мезодермического происхожденія, или пигментныхъ, и можно думать, что въ тѣхъ случаяхъ, когда онъ встрѣчается свободно лежащимъ, онъ все-таки отложенъ мезодермическими клѣтками. У многихъ позвоночныхъ пигментъ въ клѣткахъ, вслѣдствіе сократимости протоплазмы клѣтки, можетъ перемѣщаться въ ней, то собираясь въ центрѣ ея, то распространяясь по всей клѣткѣ, причемъ, однако, сама клѣтка не измѣняетъ формы. Этимъ обуславливается то быстрое, то медленное измѣненіе цвѣта, наблюдаемое у многихъ позвоночныхъ, какъ подъ вліяніемъ зрительныхъ впечатлѣній, такъ и подъ вліяніемъ и непосредственнаго раздраженія кожи. То и другое измѣненіе, одинаково, стимулируется вліяніемъ подходящихъ къ пигментнымъ клѣткамъ нервовъ. Такія клѣтки, носящія названія хроматофоровъ, встрѣчаются у рыбъ, амфибій и рептилій, а именно у змѣй и ящерицъ. Особенно рѣзко выражена эта способность къ цвѣтоизмѣненію у хамелеоновъ, въ кожѣ которыхъ находятъ до пяти сортовъ различныхъ пигментныхъ клѣтокъ (Keller, 1895).

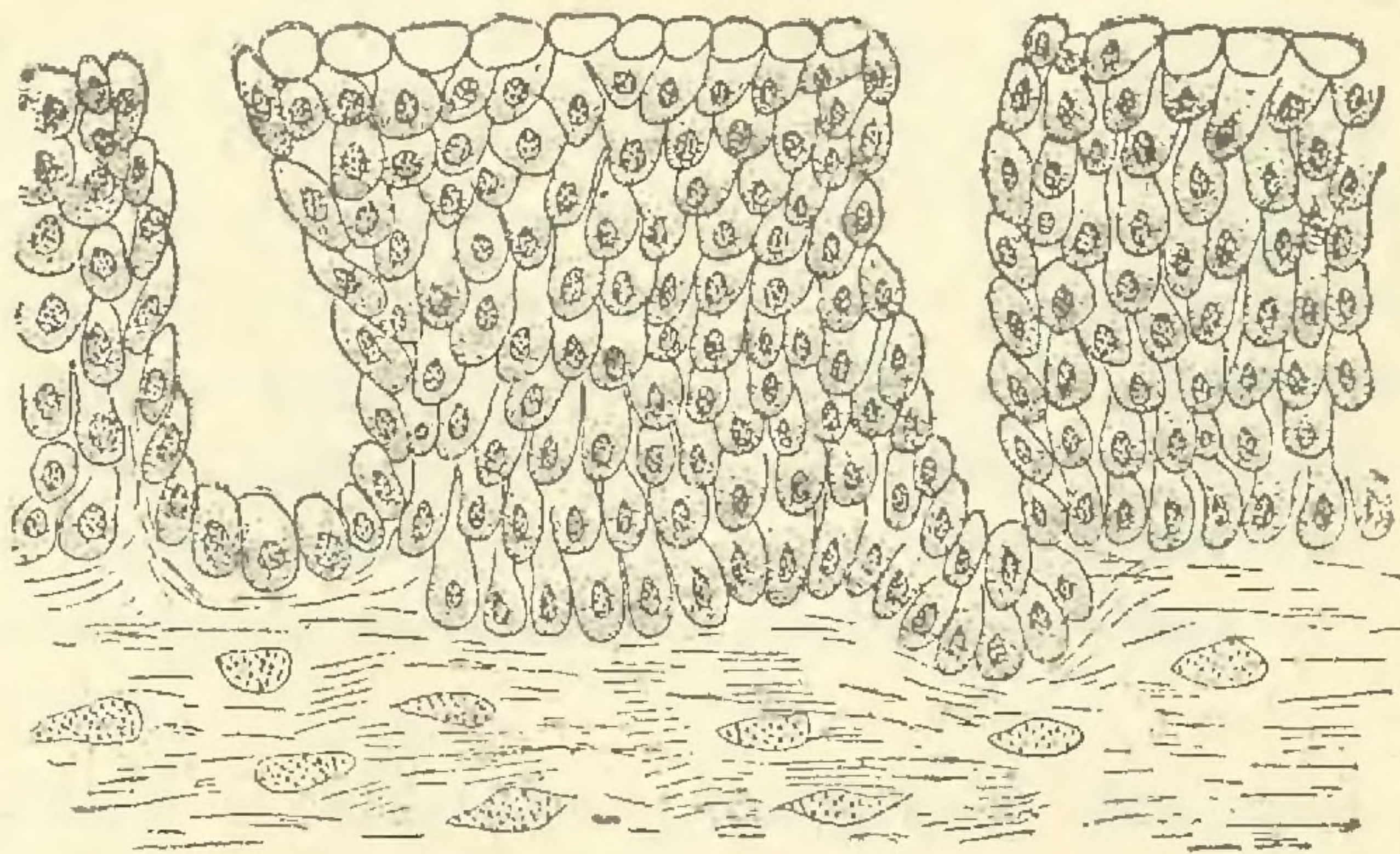


Рис. 72. Разрѣзъ кожи двудышщей рыбы *Ceratodus fosteri* съ углубленіями, уподобляемыми железамъ. Изъ Гстенбаура.

То обстоятельство, что личиночныя стадіи ланцетника имѣютъ мерцательный покровъ, говоритъ въ пользу предположенія, что предки безчерепныхъ и позвоночныхъ тоже имѣли таковую, подобно кишечножабернымъ (стр. 5).

Это предположеніе подтверждается тѣмъ фактомъ, что мерцательный покровъ наблюдается на яйцахъ костистыхъ рыбъ въ весьма раннихъ стадіяхъ (по окончаніи дробленія), а равно отдѣльно стоящіе участки мерцательнаго эпителия наблюдаются въ покровахъ головастика амфибій. У рыбъ и низшихъ амфибій, а также и у головастика, на поверхности эпидермиса наблюдается кутікулярная каемка, пронизанная каналцами (рис. 71). Такая-же каемка, какъ мы видѣли (стр. 6), свойственна и эпидермису ланцетника, и можно думать, что она представляетъ собой остатокъ кутікулы, служившей для прохожденія рѣсничекъ.

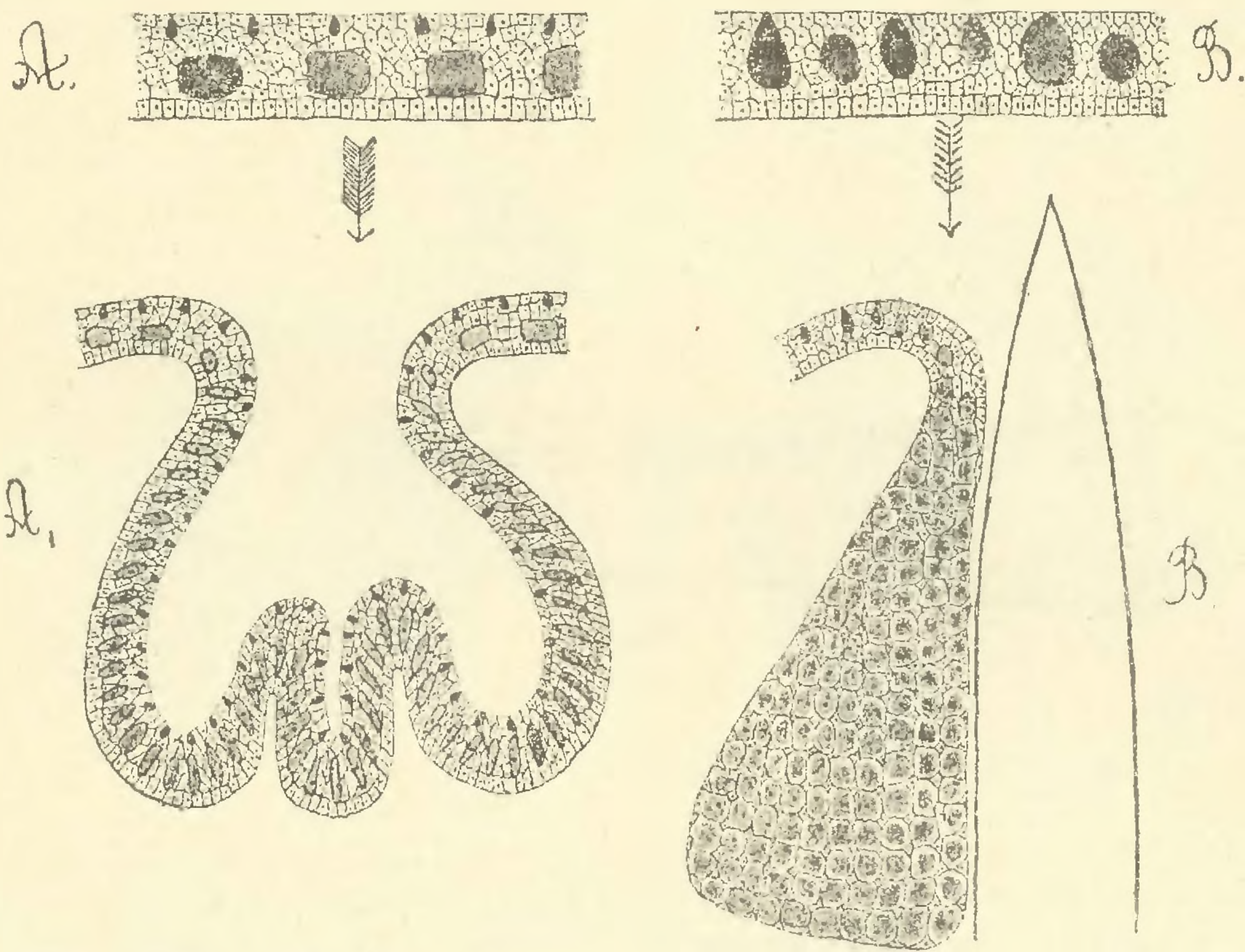


Рис. 73. Схематическое изображеніе эпидермиса и ядоотдѣлительныхъ железъ рыбъ. Слизистыя железы обозначены темнѣе, серозныя свѣтлѣе. А—эпидермисъ *Batrachus*, съ железами. А₁—углубленіе при основаніи переднихъ парныхъ плавней *Batrachus*; В—эпидермисъ *Trachinus*. В₁—ядоотдѣлительная железа *Trachinus* при основаніи иглы, сидящей на жаберной крышкѣ. По Павловскому.

У личинокъ амфибій эпидермисъ сначала является двуслойнымъ, причемъ верхній слой ороговѣваетъ (рис. 71), и возможно, что предкамъ позвоночныхъ былъ свойственъ такой-же однослойный эпителий, какъ и безчерепнымъ. Эпителий этотъ представленъ въ многослойномъ эпидермисѣ основнымъ рядомъ цилиндрическихъ клѣтокъ Мальпигіева слоя, а болѣе наружные ряды этого слоя, какъ и роговой покровъ, представляютъ позднѣйшее приобрѣтеніе. Равно и сильное развитіе *corium*, у позвоночныхъ, по сравненію съ безчерепными, представляетъ явленіе позднѣйшее. У позвоночныхъ также наблюдается подъ основнымъ слоемъ эпидермиса тонкая безструктурная основная перепонка (*membrana basilaris*), существующая и подъ эпидермисомъ ланцетника, какъ и во многихъ эпителияхъ вообще.

Покровы рыбъ содержатъ въ эпидермисѣ двоякаго рода одноклѣточные железы. На поверхности эпидермиса находятся обыкновенно слизеотдѣлительныя бокаловидныя клѣтки, которыя въ своей окончательной формѣ открываются на поверхности

эпидермиса (рис. 70), причемъ иногда (у *Muxinidae*) всѣ поверхностныя клѣтки эпидермиса являются железистыми. Кроме того имѣются болѣе глубоко лежащія, замкнутыя колбовидныя клѣтки, стоящія въ связи при помощи ножки съ основнымъ слоемъ эпидермиса, насчетъ котораго онѣ и развиваются. Послѣднія развиты у *Cyclostomi* и *Physostomi* (кроме сем. *Salmonidae*) и представляютъ собой серозныя железы, бѣлковый секретъ которыхъ достигаетъ поверхности по межклеточнымъ ходамъ, а не путемъ перемѣщенія клѣтки на поверхность и разрыва ея, какъ думали ранѣе (Nusbaum, 1905, 1906 и др.), хотя рядомъ съ этими железами встрѣчаются и такія серозныя железы, которыя въ своей окончатальной формѣ, дѣйствительно, открываются на поверхность эпидермиса

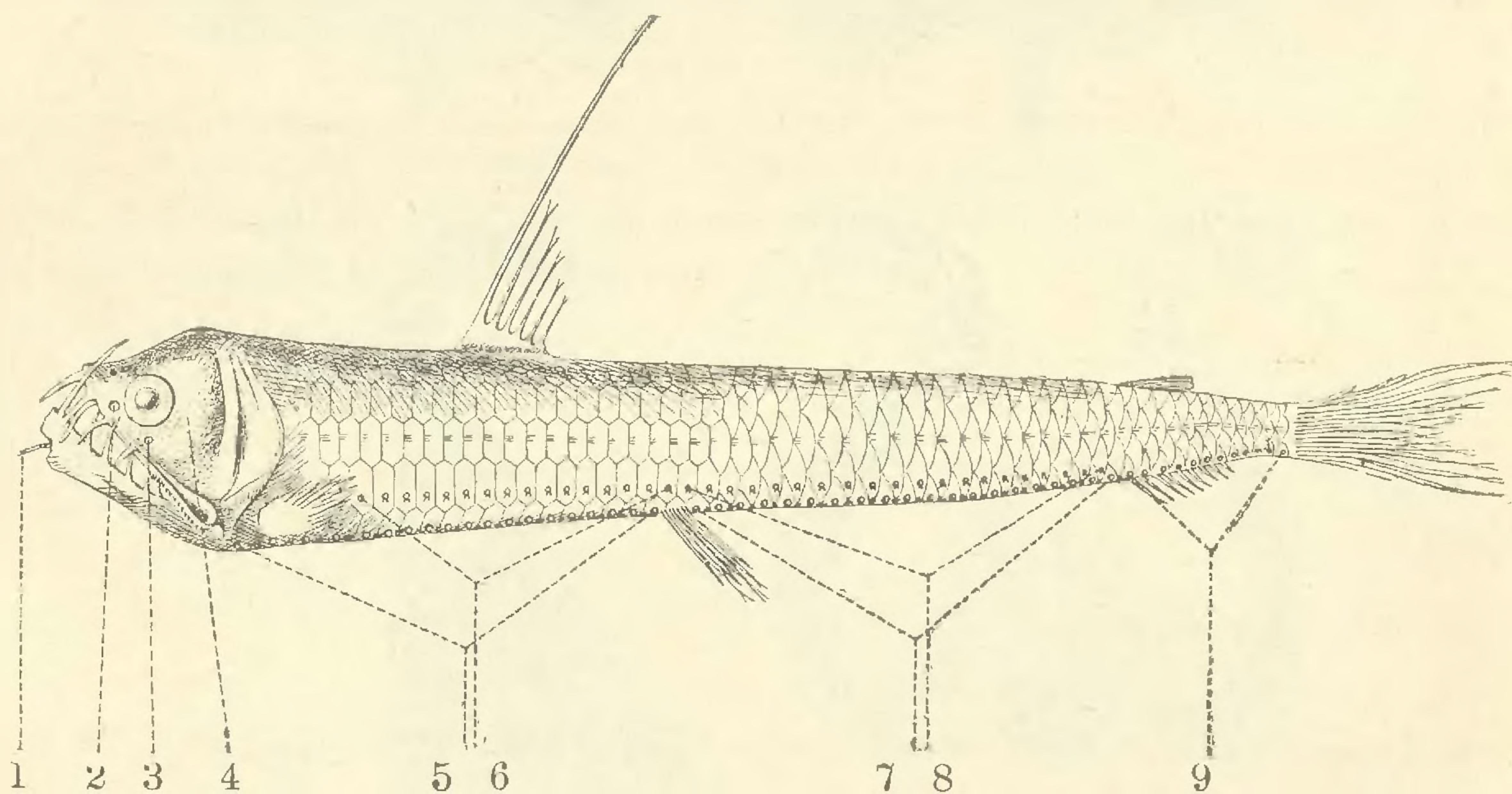


Рис. 74. Органы свѣченія *Chaulichodus barbatus*. 1—мелкіе органы, лежащіе на усико-видныхъ придаткахъ; 2—органы, лежащіе надъ глазами; 3—органы, лежащіе подъ глазами; 4—мелкіе органы головы; 5, 7 и 9—передніе, средніе и задніе органы брюшнаго ряда; 6 и 8—передніе и средніе органы бокового ряда. По Ленденфельду.

(Павловскій, 1905). Въ эпидермисѣ *Muxinidae* встрѣчаются еще шаровидныя или оvoidныя пузырьчатыя серозныя железы. У двудышащихъ рыбъ встрѣчаются на кожѣ особыя углубленія эпидермиса, которыя выстланы слизистыми клѣтками и которыя сравниваютъ съ многоклеточными железами, но сравненіе это отчасти сомнительно (рис. 72).

Напоминаютъ также многоклеточныя железы кожныя углубленія на совокупительномъ органѣ скатовъ (см. главу XIII) и ядоотдѣлительныя железы нѣкоторыхъ рыбъ.

Многія рыбы снабжены орудіями укола. Такъ, на хвостѣ нѣкоторыхъ скатовъ имѣется игла съ зазубринами или нѣсколько такихъ иглъ. У *Trachinus* иглы въ спинномъ плавникѣ и на жаберной крышкѣ имѣютъ такое же значеніе: онѣ снабжены желобками, причемъ на иглахъ спинного плавника желобки съ обѣихъ сторонъ (справа и слѣва), а на иглѣ жаберной крышки по желобку сверху и снизу. У рода *Synanceia* иглы спинного плавника тоже снабжены съ каждой стороны въ дистальной своей части желобкомъ. У *Scorpaena* желобчатыя иглы имѣются не только въ спинномъ, но и въ другихъ плавникахъ. У рода *Thalassorrhynchus* на жаберной крышкѣ сидитъ неподвижно острый, съ каналомъ

внутри, направленный назад шипъ, и т. п. Вообще, острия иглы могутъ находиться и въ спинномъ, и въ заднепроходномъ плавникѣ, и въ парныхъ плавникахъ (см. главу VI h). Во многихъ случаяхъ въ связи съ этими аппаратами описаны особыя ядоотдѣлительныя железы, то въ формѣ скопленій одноклѣточныхъ железъ, то въ видѣ углубленій или даже замкнутыхъ мѣшечковъ. Но большинство этихъ описаній требуетъ повѣрочнаго изслѣдованія. Изслѣдованія Павловскаго (1906, 1907, 1909) показали, что во многихъ случаяхъ органы, описанные за

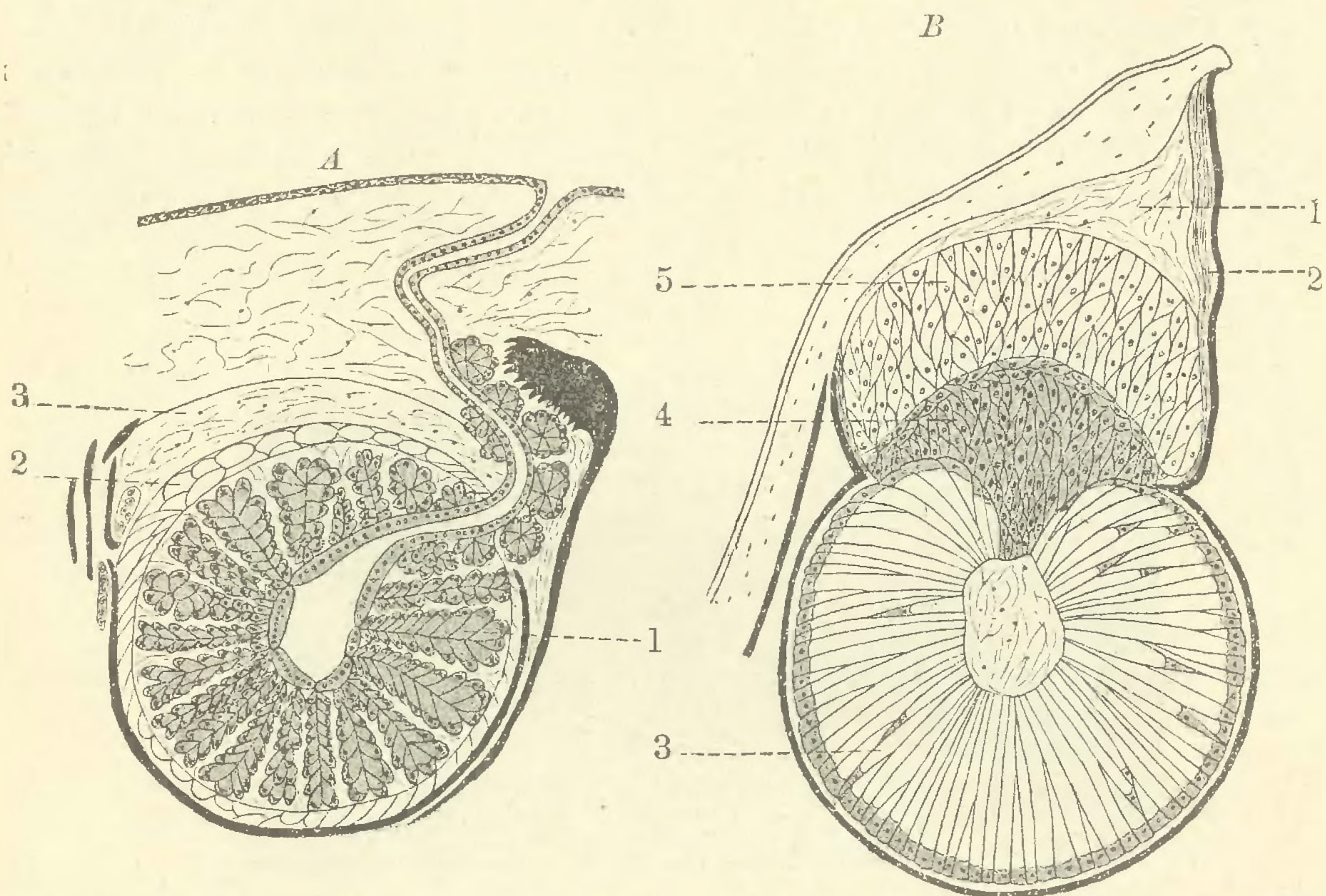


Рис. 75. Органы свѣченія рыбъ въ разрѣзѣ. *A*—*Gonostoma*; 1—железистая (фотогенная) часть; 2—слой, содержащій кристаллы (рефлекторъ); 3—скопленіе студенистой ткани. *B*—*Chaaliodus*; 1—скопленіе студенистой ткани; 2—слой, содержащій кристаллы (рефлекторъ); 3—железистая (фотогенная часть); 4—центральная; 5—наружная часть органа.

Обѣ железистаго характера. Скопленіе пигмента обозначено чернымъ. По Брауэру.

железистые, представляютъ просто мѣстныя скопленія соединительной ткани, пронизанныя сосудами. Къ числу такихъ ошибочно приравнявшихся за железы образований относятся, по видимому, скопленія на нижней поверхности хвостовой иглы скатовъ и скопленія при основаніи подвижныхъ зубовъ, сидящихъ на небѣ близкой къ угрямъ *Muraena* (группа *Apodes*). Самое присутствіе аппарата для укола и несомнѣнная иногда ядовитость послѣдняго, какъ напр., у скатовъ, еще не есть доказательство присутствія особыхъ железъ, такъ какъ ядоотдѣлительную функцію могутъ нести и нерѣдко, дѣйствительно, несутъ, серозныя кожныя железы. У другихъ рыбъ (*Trachinus*, *Scorpaena* и др.) при основаніи плавниковыхъ лучей, чаще всего спинного, а иногда заднепроходнаго, а также и при основаніи парныхъ плавней и шипа на жаберной крышкѣ, имѣются особыя железы, представляющія собой, можетъ быть, наиболѣе примитивную форму многоклѣточныхъ железъ вообще (рис. 73, B). Это плотныя набуханія эпидермиса, въ которыхъ сильное развитіе получили колбовидныя клѣтки, а обычныя эпидермическія играютъ роль опорныхъ. Первичный характеръ этихъ органовъ станетъ яснымъ, если вспомнить, что многія типичныя многоклѣточные железы вышестоящихъ формъ залагаются въ видѣ плотныхъ набуханій эпидермиса.

Кромѣ того, иногда, напр., у *Batracichus*, сзади каждаго изъ переднихъ парныхъ плавниковъ, имѣется полое углубленіе покрововъ, богатое какъ колбовидными, такъ и бокало-видными железами, но не имѣющее ядоотдѣлительной функціи (рис. 73, А).

Къ числу железистыхъ образований надо отнести органы свѣченія рыбъ (рис. 74 и 75). Встрѣчаются эти органы у селакій (акулы сем. *Spiracidae*) и костистыхъ рыбъ (*Chauliodus*, *Gonostoma*, *Scorelus*, *Argyropelecus* и др.), но строеніе ихъ до сихъ поръ съ точностью не выяснено. Во всякомъ случаѣ, въ такомъ органѣ, по виду напоминающемъ глазъ, можно отличить пигментную оболочку, за которой слѣдуетъ соединительно-тканная оболочка, содержащая игольчатые кристаллы гуанина. Она играетъ роль рефлєктора и иногда называется по аналогіи съ отражающей оболочкой глаза зеркальцемъ, или *tapetum*; затѣмъ слѣдуетъ внутренній отдѣлъ органа, который вырабатываетъ фотогенное вещество. Онъ можетъ состоять или изъ отдѣльныхъ клѣтокъ, лежащихъ въ соединительно-тканной

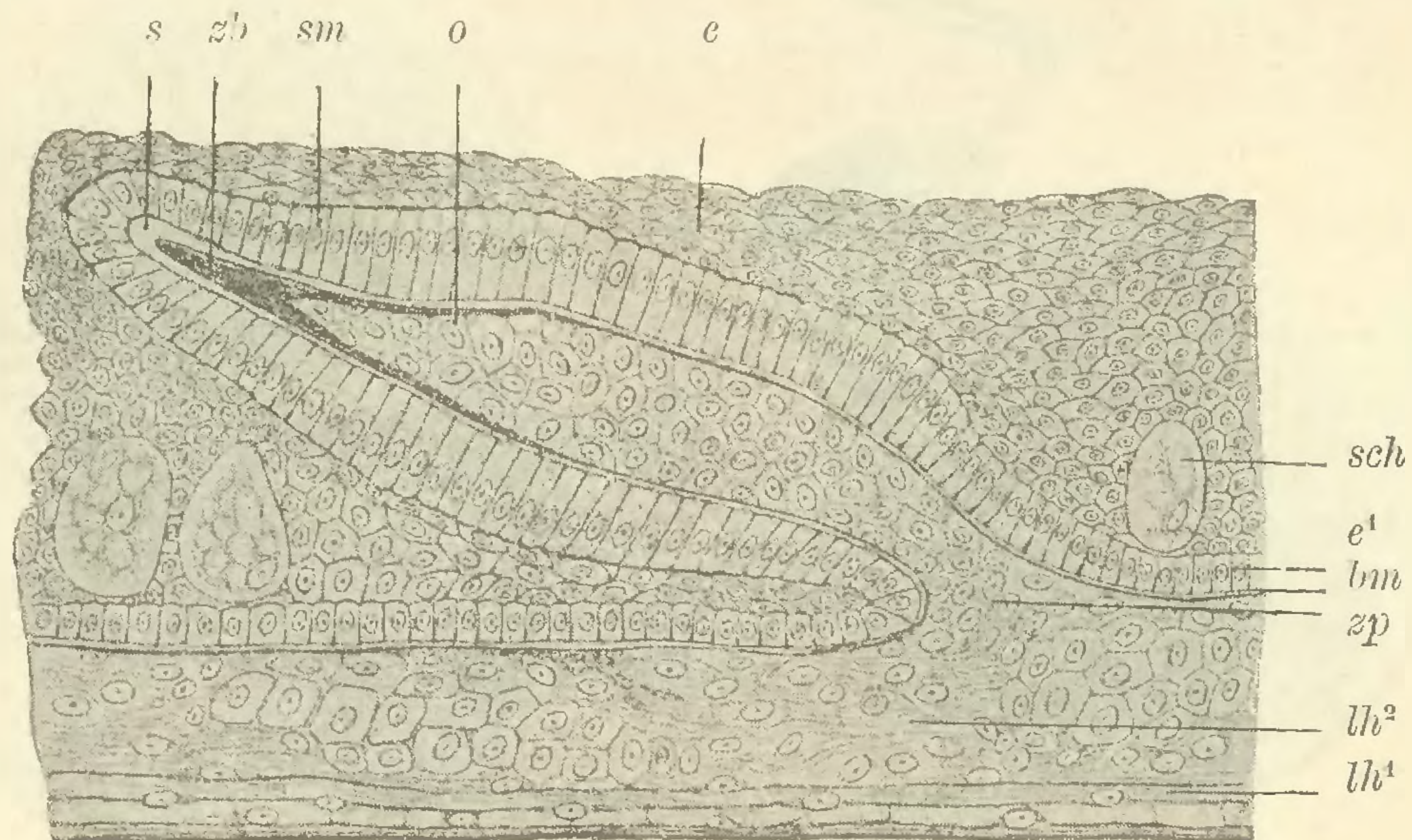


Рис. 76. Продольный разрѣзъ черезъ зачатокъ чешуи зародыша акулы. *bm*—основная перепонка; *e*—эпидермисъ; *e¹*—нижній слой цилиндрическихъ клѣтокъ эпидермиса; *lh¹*—*scorium*; *lh²*—его поверхностный слой; *o*—склеробласты; *sch*—слизистыя клѣтки; *s*—эмаль; *zb*—дентинъ; *zp*—зубной сосочекъ. По Гертвигу.

сѣти и вырабатывающихъ въ себѣ свѣтящееся вещество, или изъ трубчатыхъ железъ, расположенныхъ по радіусамъ. Иногда эти железы открываются въ центральную полость, выстланную кубическими клѣтками и полость эта въ нѣкоторыхъ случаяхъ сообщается съ наружной средой посредствомъ отверстія или канала (рис. 75, А), но чаще полость эта и вообще весь органъ съ наружной средой сообщенія не имѣетъ и выдѣляемое железами свѣтящееся вещество потребляется внутри органа. Кромѣ болѣе глубоко лежащей явственно железистой части, во внутреннемъ отдѣлѣ органа иногда можно отличить еще часть центральную и часть наружную (рис. 75, В), состоящую изъ сплоченныхъ клѣтокъ, но тоже, по видимому, железистаго характера (Brauer, 1904). Въ другихъ случаяхъ, кромѣ кристаллосодержащей оболочки, играющей роль рефлєктора, имѣются и еще добавочныя части того же значенія въ видѣ скопленія студенистой соединительной ткани и т. п. (Handrick, 1901). Органы свѣченія расположены то рядами на бокахъ тѣла, то на головѣ, то на особыхъ усиковидныхъ придаткахъ. Органы съ выводными отверстиями обыкновенно встрѣчаются или на головѣ, или на придаткахъ.

Характерной особенностью покрововъ рыбъ является присутствіе въ нихъ кожныхъ окостенѣній, въ частности чешуи. За исходную форму этихъ послѣднихъ принимаются такъ называемыя плакоидныя чешуи, или кожные зубы,

свойственные, главнымъ образомъ, селахіянь и обыкновенно располагающіеся на тѣлѣ животнаго діагональными рядами, совпадающими съ ходомъ пучковъ *corium* (стр. 62). Возникаютъ онѣ въ видѣ сосочковъ, вдающихся изъ *corium* въ Мальпигіевъ слой (рис. 76). Кѣтки послѣдняго, прилегающія къ сосочку и имѣющія цилиндрическую форму, выдѣляютъ на своей внутренней поверхности вещество, покрывающее чешую снаружи и называемое эмалью (*substantia adamantina*). Кѣтки *corium*, лежащія на поверхности сосочка, также становятся цилиндрическими и въ такомъ видѣ носятъ названіе склеробластовъ. Они выдѣляютъ на своей наружной поверхности, обращенной къ зачатку эмалеваго слоя, напоминающее кость вещество, называемое дентиномъ (*substantia eburnea*). Вещество это пронизано развѣтвленными каналами, въ которое заходятъ отростки склеробластовъ. Такъ формируется верхушечная часть плакоидной чешуи, полость которой выноляется сосочкомъ, или мякотью (*pulpa*). Насчетъ соединительной ткани *corium* развивается костная пластинка, на которой сидитъ зубецъ, и плакоидная чешуя является окончательно сформированной.

Такія чешуи залегаютъ въ кожѣ, но потомъ обнажаются и опадаютъ, замѣняясь новыми, тогда какъ замѣны чешуи прочихъ родовъ не происходитъ.

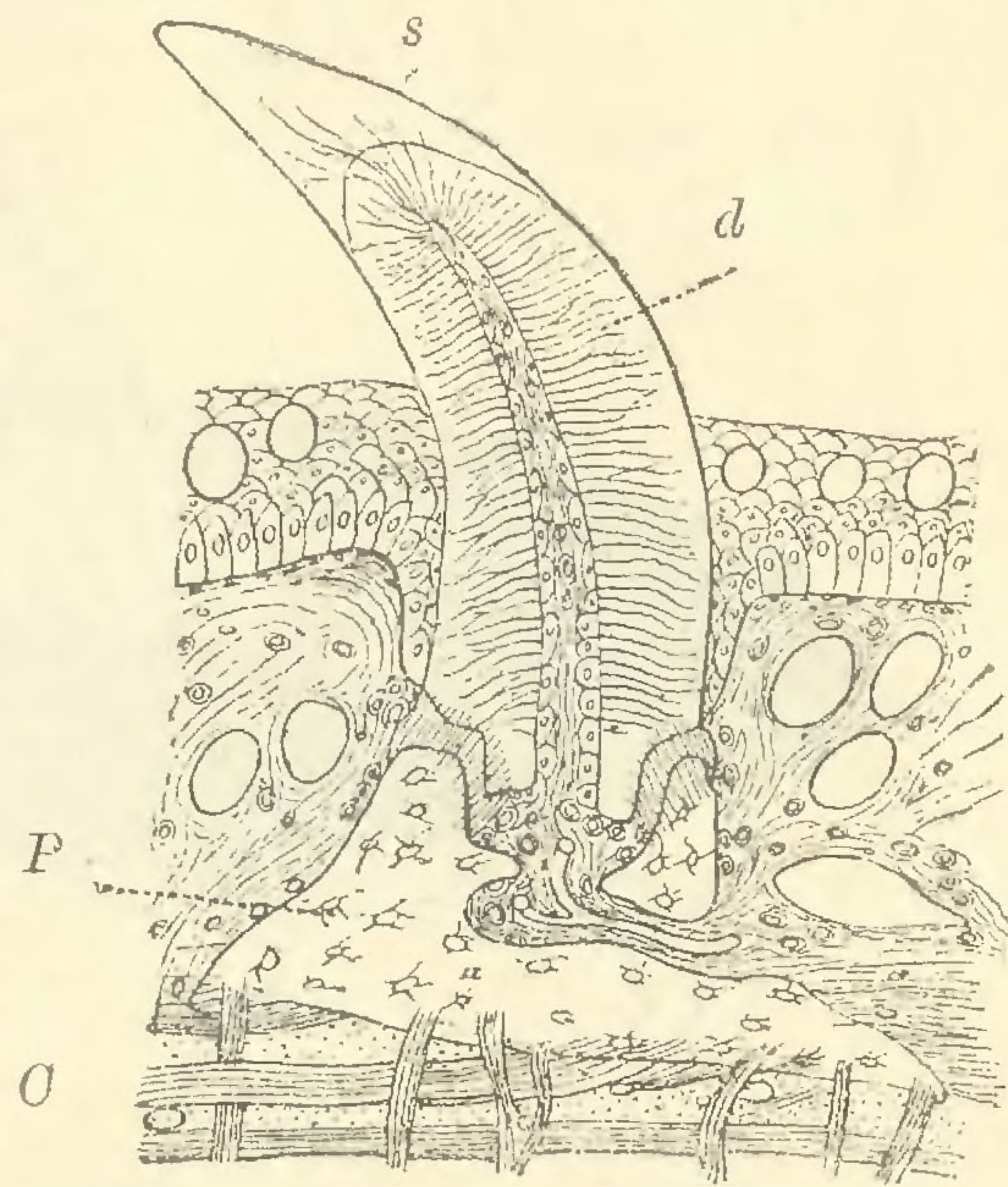


Рис. 77. Кожный зубъ *Hypostomus*. *C*—*corium*; *D*—зубецъ; *P*—основная пластинка. *s*—эмалевый слой; *d*—дентинъ. По Гертвигу.

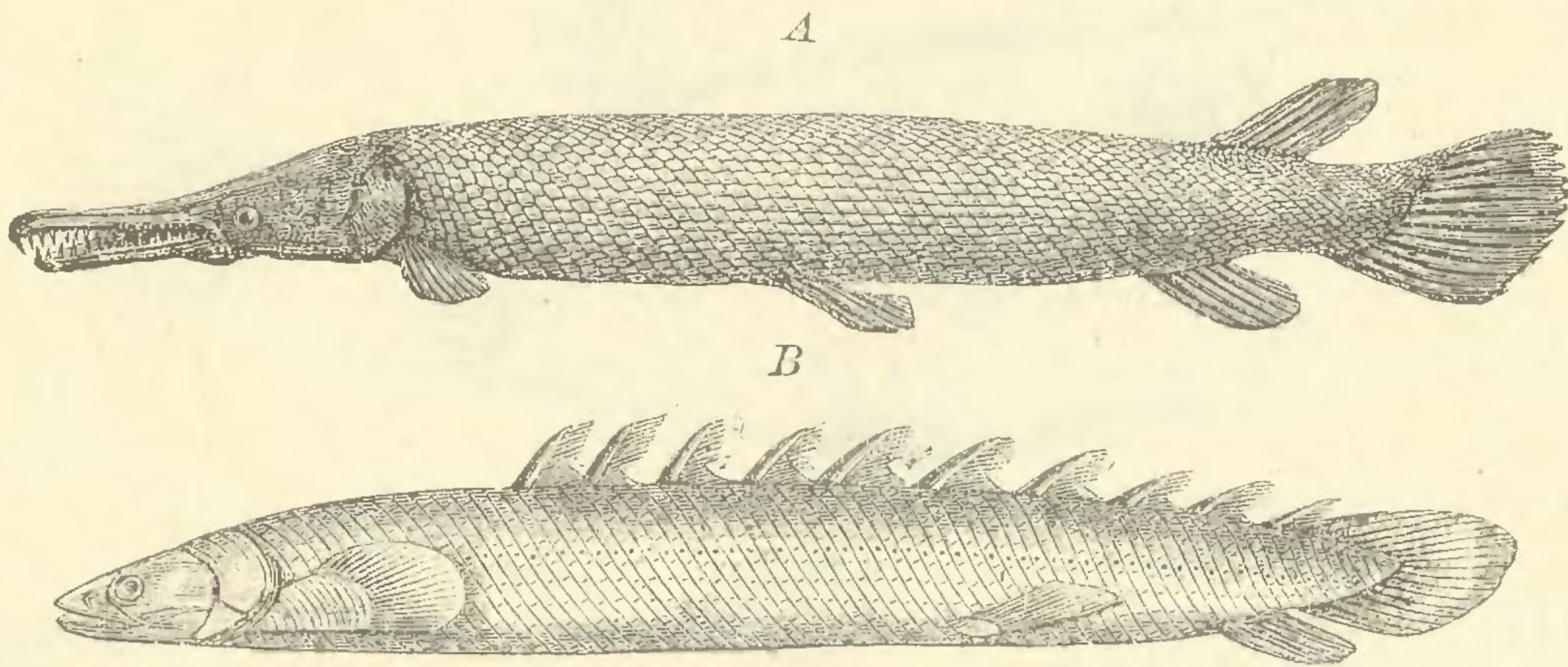


Рис. 78. Ганоиды: *A*—*Lepidosteus osseus*; *B*—*Polypterus bichir*. Изъ Клауса.

При закладкѣ чешуи у ганоидной рыбы *Lepidosteus* тоже образуется надъ каждой основной пластинкой по нѣскольку зубчиковъ, но они являются провизорными, а какъ постоянные органы зубцы изъ дентина и эмали свой-

ствены нѣкоторымъ сомовымъ (см. *Siluridae*), а именно такъ называемымъ панцирнымъ сомамъ, въ кожѣ которыхъ имѣются костныя пластинки (рис. 77). Зубцы соединены при этомъ съ костными пластинками подвижно, при помощи соеди-

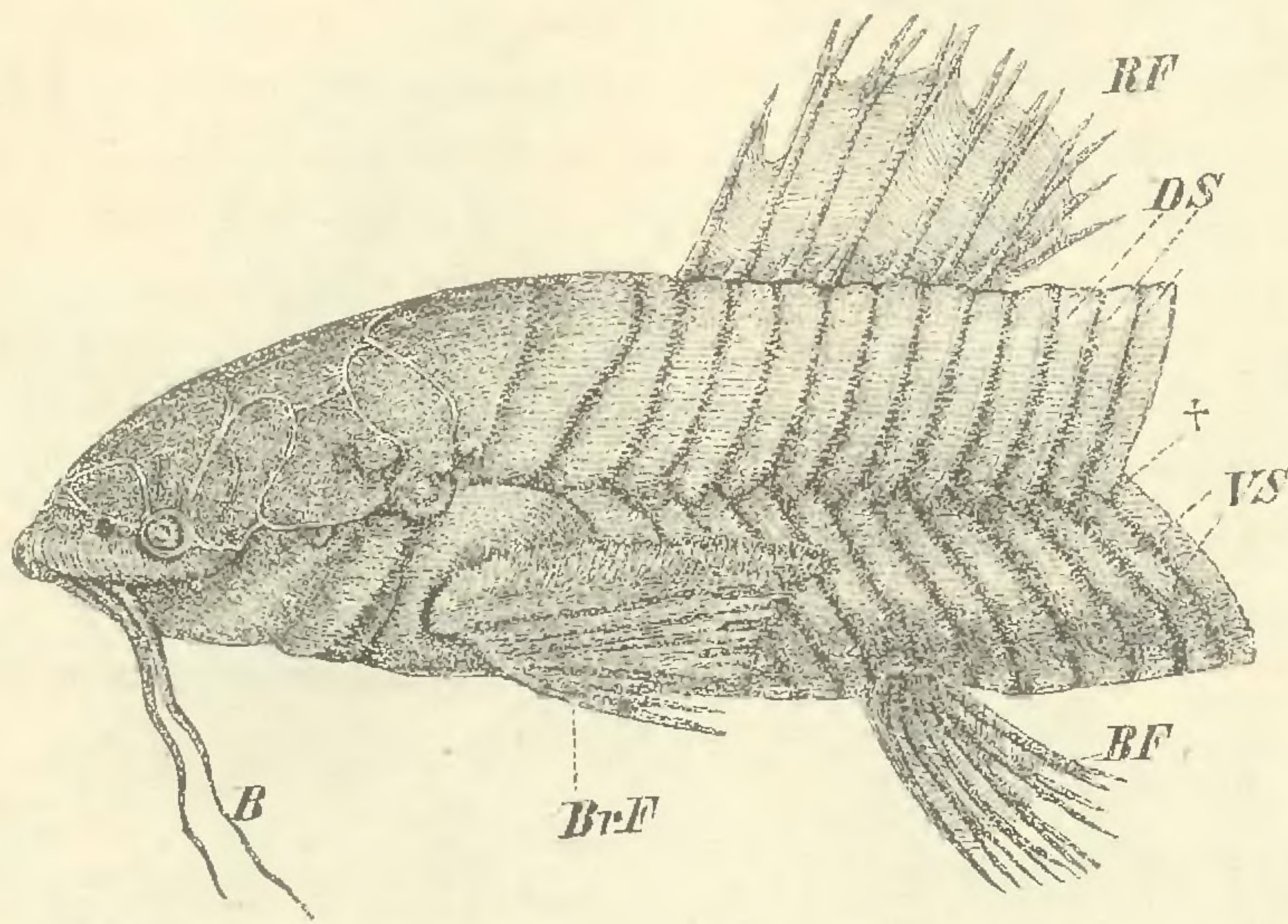


Рис. 79. Кожный панцирь *Callichthys*. *B* — усики; *BrF*, *BF* — грудные и брюшные плавники; *DS*, *VS* — спинная и брюшная костная пластинки панцыря; *RF* — спинной плавникъ; † — боковая линия. Изъ Видерстейма.

лительной ткани. Эти факты даютъ намъ право предположить, что чешуя другихъ рыбъ образовалась черезъ упрощеніе плакоидныхъ, при чемъ въ образованіи каждой чешуи ганоидныхъ и костистыхъ рыбъ, по мнѣнію нѣкоторыхъ, принимали участіе нѣсколько плакоидныхъ чешуй (Tims, 1905). Точно также костныя образования кожи — возникли, въ сомнѣніи, черезъ сліяніе нѣсколькихъ основныхъ пластинокъ плакоидныхъ чешуй.

У ганоидныхъ рыбъ мы встрѣчаемъ или костныя отложенія въ кожѣ (осетровыя), или же чешуи, называемыя ганоидными (рис. 78). Это ромбоидальныя, діагональными рядами расположенныя чешуи, состоящія изъ нижняго костнаго, содержащаго костныя клѣтки, слоя и верхняго, похожаго по виду на эмаль, представляющаго различную степень развитія, и даже вовсе отсутствующаго у

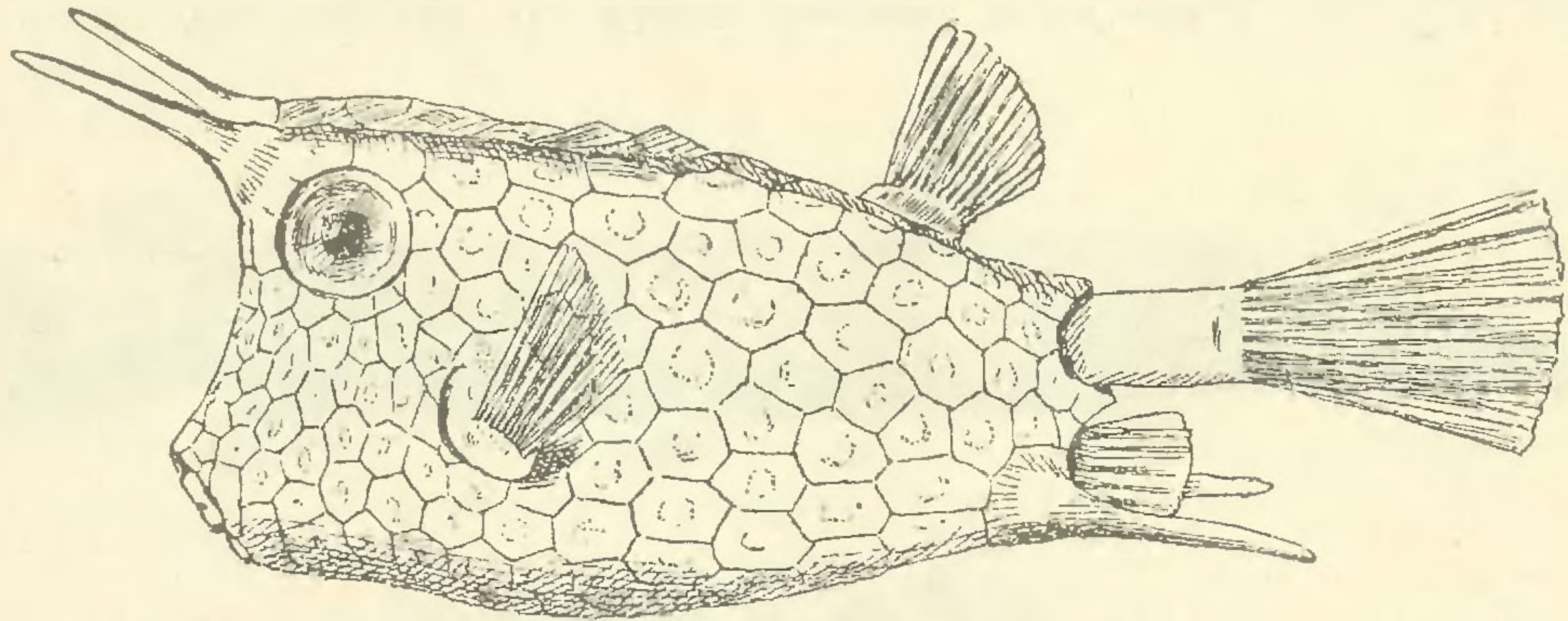


Рис. 80. Кузовокъ (*Ostracion*). (Ориг. рис.).

Astia, у которой чешуи имѣютъ округлую форму, и называемаго ганоидномъ, или ганоиднымъ слоемъ. Исторія развитія чешуй *Lepidosteus* показываетъ, что этотъ слой образованъ сліяніемъ дентина провизорныхъ зубцовъ и, слѣдовательно, соотвѣтствуетъ не эмалевому, а дентинному слою плакоидной чешуи, тогда какъ нижній слой ганоидной чешуи соотвѣтствуетъ основной пластинкѣ. Наконецъ у костистыхъ рыбъ мы встрѣчаемъ чешуи или съ округлымъ заднимъ

краемъ — циклоидныя, или съ гребенчато-зазубреннымъ краемъ — ктеноидныя. Такъ какъ съ одной стороны нѣкоторыя рыбы (*Mullus*) имѣютъ въ молодости чешуи циклоидныя, а во взросломъ состояніи ктеноидныя (Lo Bianco, 1905), а съ другой — чешуи *Amia* и нѣкоторыхъ другихъ ископаемыхъ ганойдовъ имѣютъ характеръ циклоидныхъ, то по всей вѣроятности, эти послѣднія представляютъ болѣе древнюю форму, а ктеноидныя — болѣе позднюю. Тѣ и другія лежатъ въ полостяхъ соединительно-тканнаго слоя, или въ карманкахъ, обыкновенно налегая своимъ выдающимся заднимъ краемъ на сзади лежащую чешую. Въ этихъ чешуяхъ

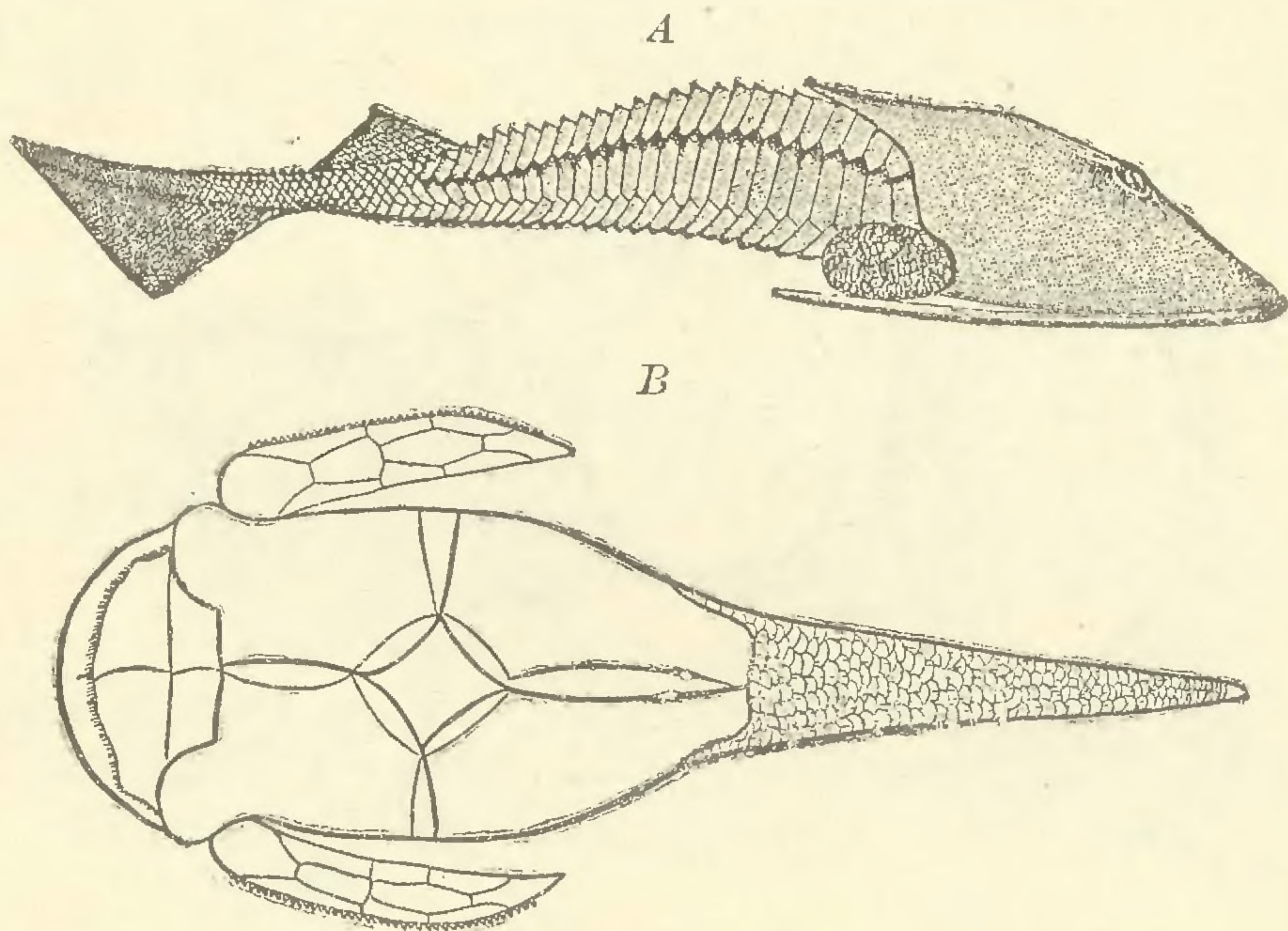


Рис. 51. Реставрація *Ostracodermi*: А — *Cephalaspis lyelli* сбоку по Рэ-Ленкстеру. В — *Pterichtys testudinarius* съ брюшной стороны по Тракуэру (Traquair).

можно различить два слоя: верхній, гомогенный, и нижній — состоящій изъ пропитанной известью соединительной ткани. Оба они клѣточныхъ элементовъ не содержатъ. По одному воззрѣнію верхній слой чешуи костистыхъ рыбъ сравниваютъ съ основной пластинкой плакоидныхъ чешуй, а нижній слой считаютъ новообразованіемъ, но по другому воззрѣнію чешуя этихъ рыбъ соотвѣтствуетъ не только основной пластинкѣ, но и дентинному слою, почему верхній слой чешуи костистыхъ рыбъ называютъ гиалодентиннымъ, такъ какъ, въ отличіе отъ настоящаго дентина, онъ не содержитъ канальцевъ (Nusbaum, 1906 — 1907). Довольно крупныя чешуи двудышащихъ рыбъ, напоминая нѣсколько циклоидныя чешуи, все-таки совершенно своеобразны: онѣ также состоятъ изъ нижняго слоя склерозированной соединительной ткани и костнаго слоя, представляющаго подобіе продыравленной пластинки, съ зубцами на поверхности, но эти зубцы, повидимому, не соотвѣтствуютъ таковымъ плакоидныхъ чешуй. Въ расположеніи чешуй на кожѣ рыбъ замѣчено нѣкоторое соотвѣтствіе съ метамеріей, а именно будто-бы чешуи иногда располагаются рядами сообразно мышечнымъ сегментамъ (см. главу VI, В) (Hase, 1907). Такое же метамерное расположеніе описывается и

для пигментныхъ клетокъ молодыхъ рыбокъ (Volk, 1908). Однако, другими всякая метамерія покрововъ позвоночныхъ отрицается вообще (Grosset, 1906).

Наконецъ, нѣкоторыя рыбы не имѣютъ чешуи въ кожѣ. У круглоротыхъ это, можетъ быть, явленіе первичное. Но у костистыхъ и ганноидовъ иногда все-таки наблюдаются рудиментарныя чешуи, явственно развитыя въ эмбриональномъ состояніи (нѣкоторыя угревыя, *Spatularia* s. *Polyodon* изъ ганноидовъ), что заставляетъ смотрѣть на отсутствіе чешуйчатого покрова у рыбъ вообще, какъ на явленіе вторичное.

Наконецъ, у нѣкоторыхъ сомовыхъ (рис. 79), а также у сротнотелюстныхъ (*Plectognathi*, рис. 80) и пучкожаберныхъ (*Lophobranchii*), а

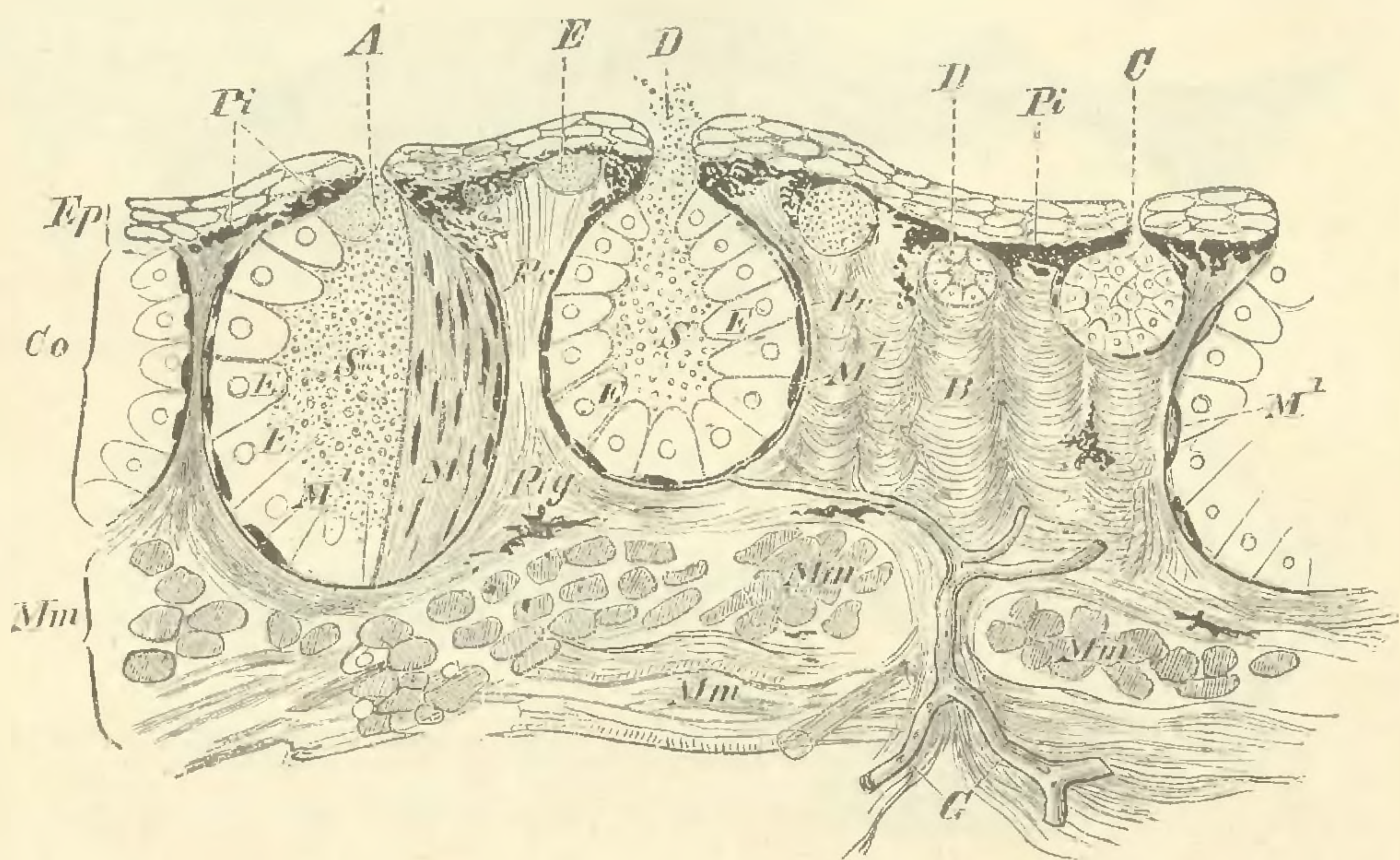


Рис. 82. Разрѣзъ черезъ кожу саламандры (*Salamandra maculosa*). *Ep*—эпидермисъ; *Co*—*corium*, соединительная ткань котораго (*B*) заключаетъ въ себѣ пигментъ—*Pi* и кожныя железы различной величины—*A*, *C*, *D*, *E*; *M₁*—мышечный слой железъ; *E*—клетки ихъ эпителия; *S*—секретъ железъ; *Mm*—подкожный слой мускуловъ съ кровеносными сосудами—*G*.

Изъ Видерсгейма.

равно у ископаемыхъ *Ostracodermi* (рис. 81) имѣется составленный изъ костныхъ пластинокъ панцырь. Иногда эти пластинки расположены весьма правильно, напримѣръ у *Callichthys* изъ сем. сомовыхъ въ два ряда съ каждой стороны (рис. 79).

Покровы амфибій характеризуются появленіемъ рогового слоя, и соотвѣтственно этому нѣкоторыя амфибіи имѣютъ уже когти въ ихъ простѣйшей формѣ, т.-е. въ видѣ роговыхъ чехликовъ, облегающихъ концы пальцевъ, а иногда эти чехлики являются уже слегка изогнутыми, и даже съ уплотненной болѣе тонкой подошвенной частью (Göppert, 1897).

Всѣмъ амфибіямъ свойственны мѣшковидныя многоклеточныя кожныя железы съ сильно развитымъ мышечнымъ слоемъ и во многихъ случаяхъ съ ядовитымъ секретомъ (рис. 82). Свообразнымъ органомъ является щупальцевидный втяжной

придаюкъ, лежащій съ каждой стороны головы между глазомъ и носовымъ отверстіемъ у безногихъ амфибій (*Gymnophiona*). На вершинѣ его открывається протокъ железы, а

втягивается внутрь онъ при помощи особаго мускула ретрактора. Отправленіе этого органа неизвѣстно. Чешуи между современными амфибіями встрѣчаются только у *Gymnophiona*, покровы которыхъ вообще своеобразны (рис. 83). Червеобразное тѣло ихъ является извнѣ кольчатымъ и въ каждомъ кольцѣ можно отличить два отдѣла: передній—занятый чрезвычайно развитыми, такъ называемыми, „гигантскими“ кожными железами, причемъ

рядомъ съ ними имѣются въ кожѣ и обычныя железы меньшей величины, и задній, представляющій собой полость, или карманъ, содержащій многочисленныя костныя чешуйки и образовавшійся филогенетически, вѣроятно, черезъ сліяніе карманковъ отдѣльныхъ чешуекъ. Такое смѣщеніе въ заднюю часть

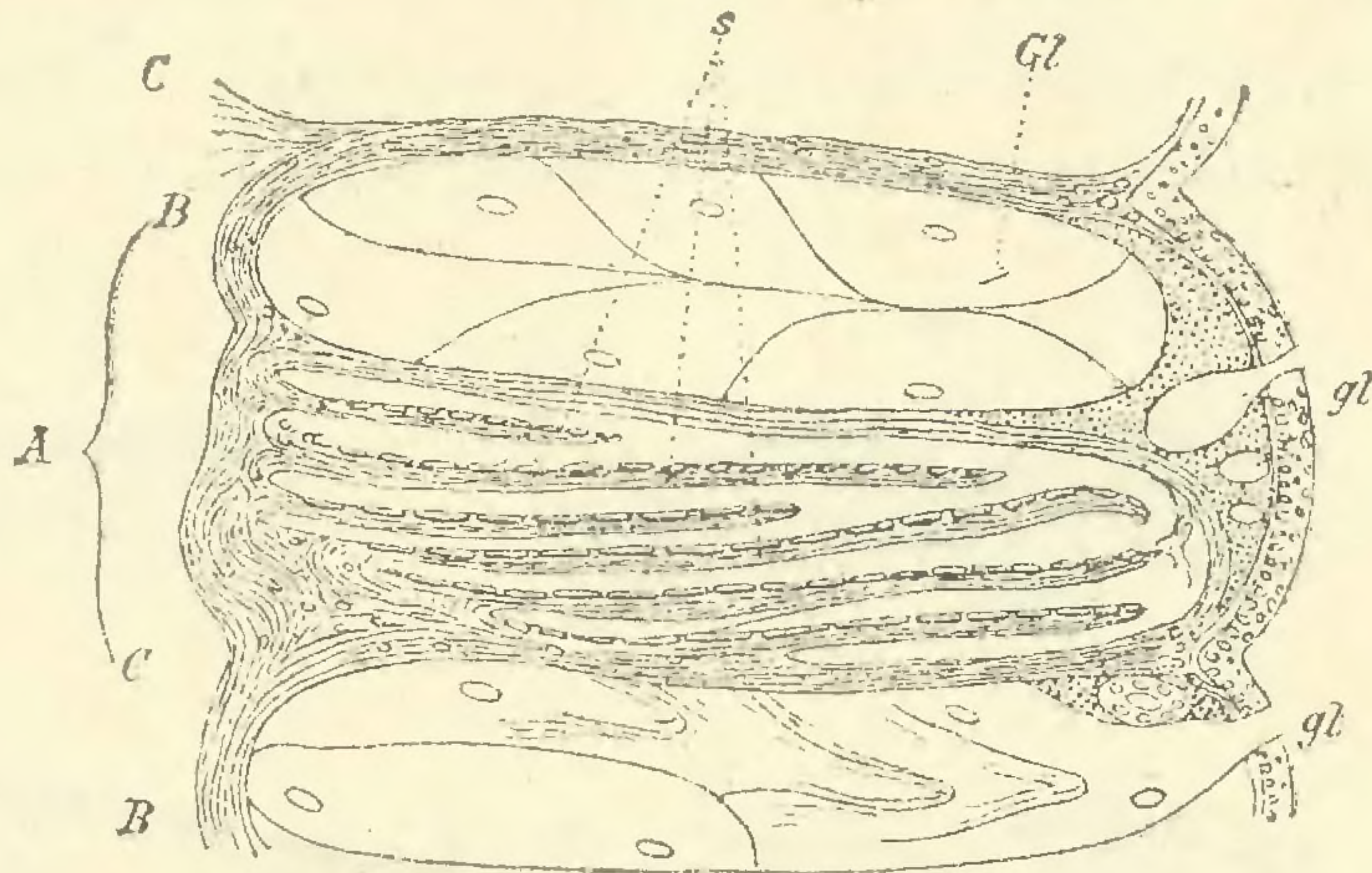


Рис. 83. Кожные покровы безногой амфибии *Ichthyophis glutinosa* въ продольномъ разрѣзѣ. А—кожное кольцо съ его двумя отдѣлами: В—железистымъ и С—содержащимъ чешуй. s—чешуй; gl—кожныя железы; Gl—железы изъ гигантскихъ клѣтокъ. По бр. Саразень.

кольца чешуй, первоначально, вѣроятно, распределенныхъ равномерно по всему тѣлу, а равно и сліяніе отдѣльныхъ карманковъ въ общую полость, какъ принимаетъ Гегенбауръ, вызвано чрезмѣрнымъ развитіемъ железнатаго аппарата, занявшаго собой всю переднюю часть кольца. Костныя отложенія свойственны кожнымъ покровамъ и нѣкоторыхъ нынѣ живущихъ безхвостыхъ амфибій (*Ceratophrys dorsata* и *Ephippifer aurantiacus*), а также были свойственны и ископаемымъ формамъ

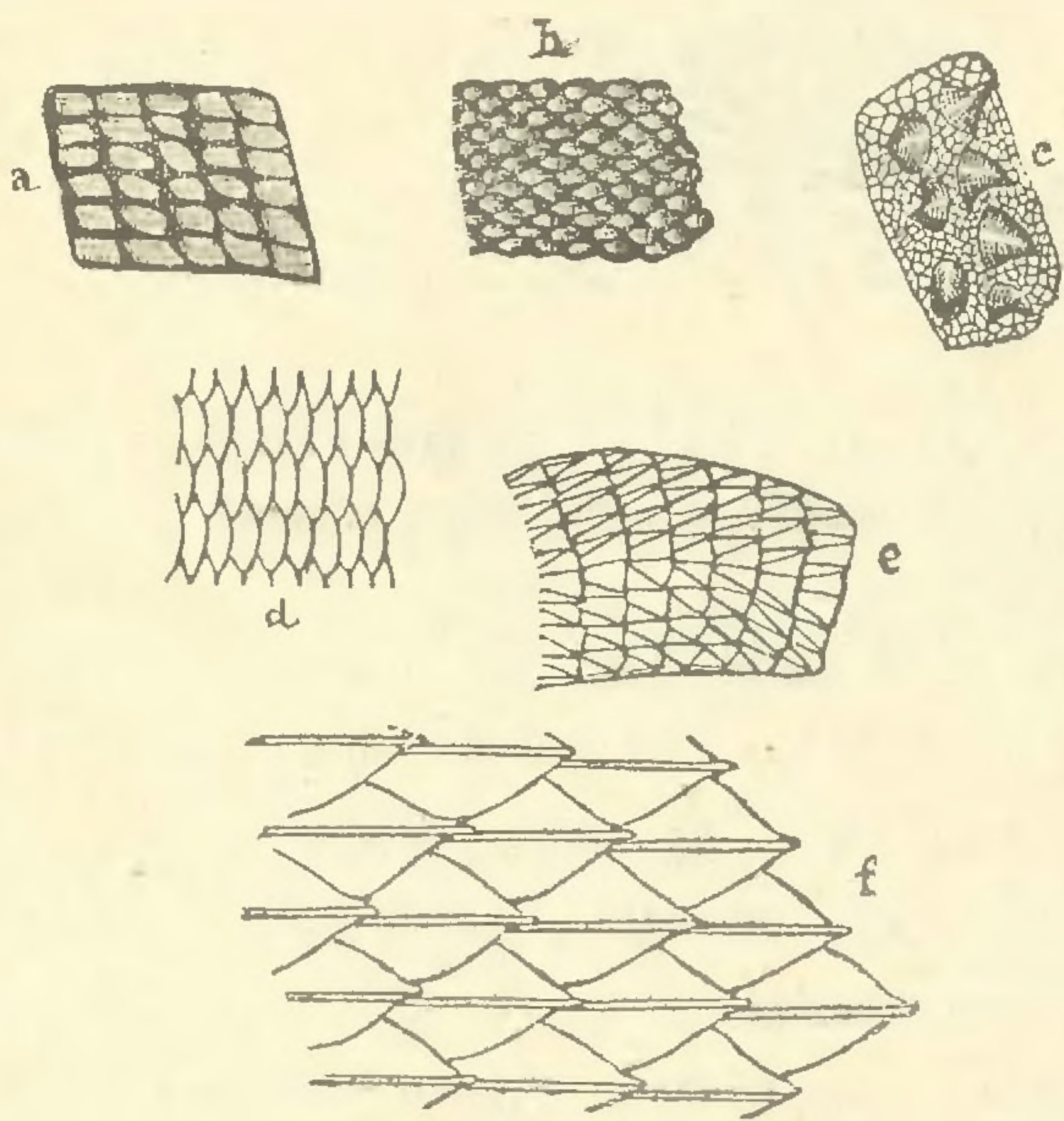


Рис. 84. Различныя формы чешуй ящерицъ: а—чешуй плоскія, б—бугорчатая; с—коническія; д—гладкія; е—килеватая; ф—черепацеобразныя. Изъ Шрейбера.

(*Stegoccephala*), изъ коихъ одни имѣли костныя отложенія въ кожѣ по всей поверхности тѣла, другія—только на брюшной сторонѣ и на конечис-

стяхъ. Возможно, что отсутствіе отложеній на спинной сторонѣ и въ этомъ случаѣ точно также стояло въ связи съ сильнымъ развитіемъ железистаго аппарата. На брюхѣ эти отложенія имѣли иногда характеръ то широкихъ, то палочкообразныхъ пластинокъ, расположенныхъ справа и слѣва косыми рядами, сходящимися на брюшной сторонѣ по срединной линіи.

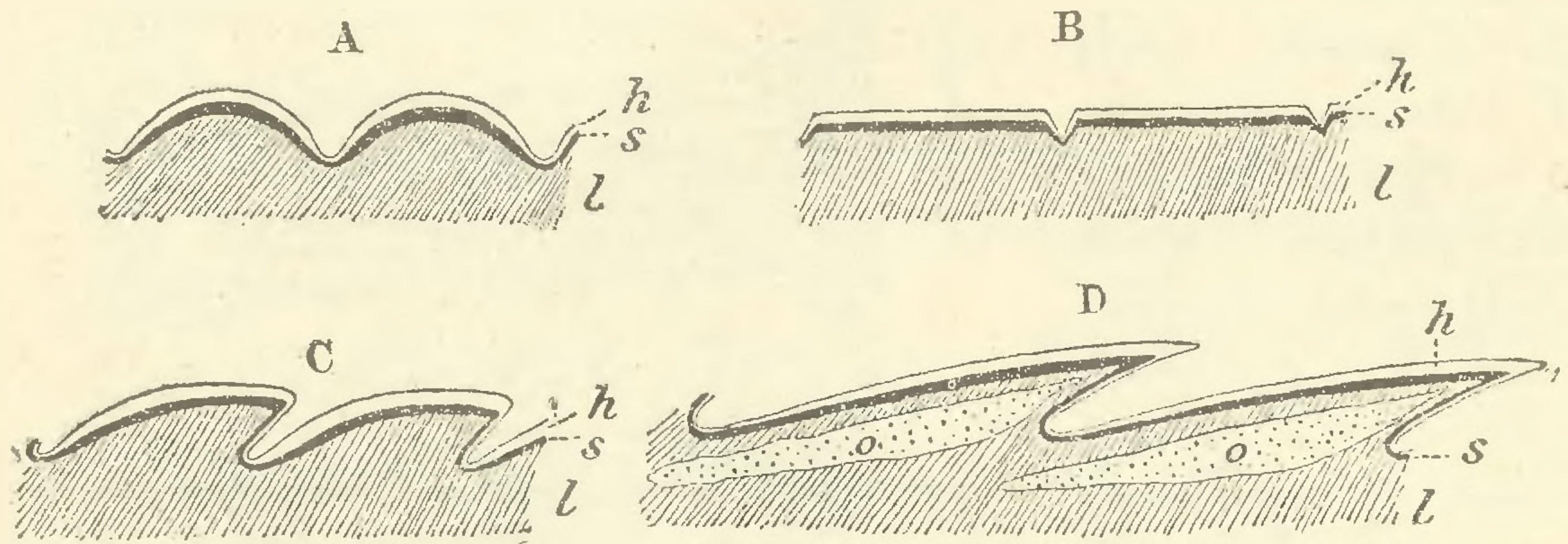


Рис. 85. Схематическое изображеніе кожныхъ образований рептилій: А—бугорчатая чешуя; В—щитки; С—черепицеобразная чешуя; D—таковыя-же съ окостенѣніемъ. *h*—роговой слой; *s*—мальпигіевъ слой; *l*—*corium*; *o*—окостенѣнія. По Боасу.

Покровы рептилій характеризуются сильнымъ развитіемъ рогового слоя, причемъ кожа образуетъ мѣстныя утолщенія, то плотно прилегающія другъ къ другу (бугорки, чешуи, щитки и пластинки), то налегающія другъ на друга черепицеобразно (черепицеобразная чешуя) (рис. 84 и 85).

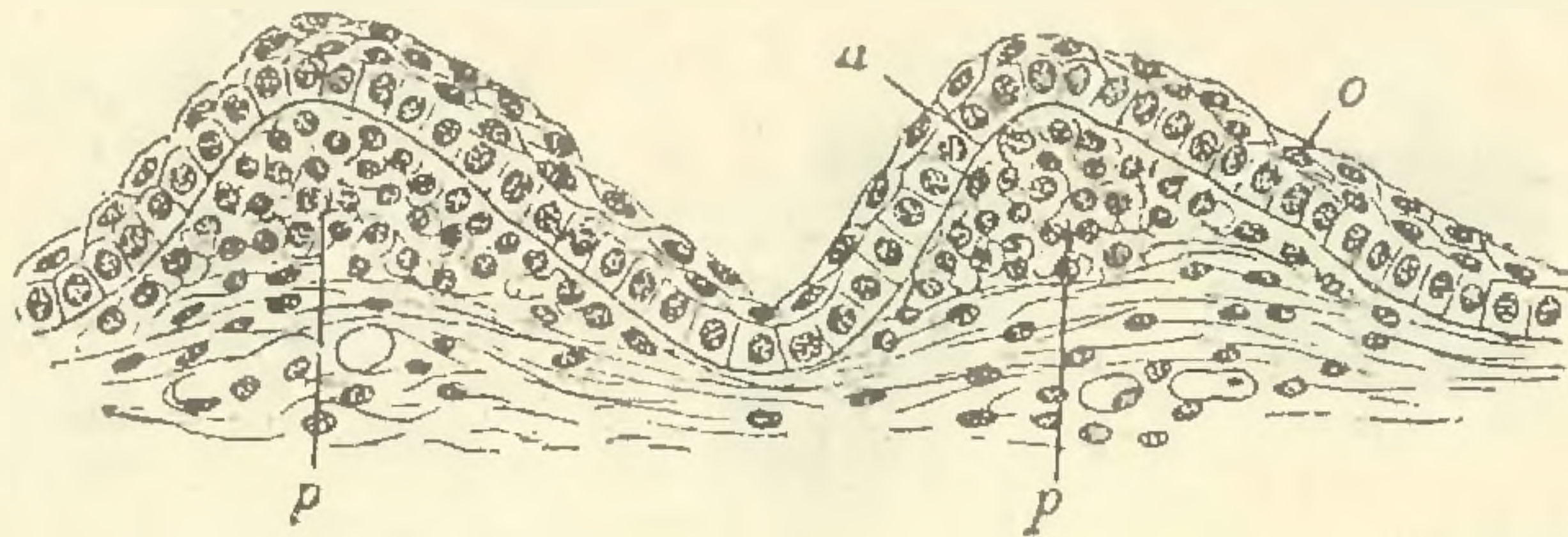


Рис. 86. Зачатокъ чешуи зародыша геккона *Platydistylus* незадолго до вылупленія, въ разрѣзѣ. *o* и *u*—верхній и нижній слои будущей чешуи; *p*—утолщеніе *corium*. По Мауреру.

За исходную форму такихъ образований надо считать сосочекъ *corium* съ утолщеніемъ на немъ рогового слоя (рис. 86). Въ такой формѣ мы находимъ кожныя образования у гекконовъ, хамелеоновъ и др. Изъ такого сосочка могли возникнуть, какъ придатки кожи, въ видѣ шиповъ, встрѣчаемые у нѣкоторыхъ ящерицъ, такъ и бугорки, пластинки, щитки и чешуи. Въ образованіи тѣхъ и другихъ принимаетъ участіе не только эпидермисъ, но и *corium*, ибо онъ также утолщается. Иногда расположеніе чешуй и щитковъ у рептилій носитъ метамерный характеръ. Такъ, напр., болѣе крупныя брюшныя пластинки змѣи и имъ соотвѣтствующіе ряды болѣе мелкихъ пластинокъ на бокахъ и на спинѣ располагаются соотвѣтственно числу позвонковъ и спинномозговыхъ нервовъ, т.-е. метамерно. Сильное развитіе рогового слоя представляетъ большинство черепахъ, у которыхъ, соотвѣтственно брюшному и спинному костнымъ щитамъ, имѣются такіе же роговые,

составленные изъ правильно расположенныхъ пластинокъ щиты. Расположеніе пластинокъ на нихъ отнюдь, однако, не соответствуетъ расположенію ниже ихъ лежащихъ костныхъ отложений. Нѣкоторыя черепахи, а именно *Sphargis* (рис. 89), составляющая группу мягкокожихъ (*Athesae*), и *Trionychidae* изъ твердокожихъ (*Thesornota*), имѣютъ мягкій верхній покровъ. Сильное развитіе рогового слоя на губахъ у большинства черепахъ и, вѣроятно, у нѣкоторыхъ ископаемыхъ рептилій (напр., *Scaptosidae* изъ *Dinosauria*) привело къ образованію клюва. Большинство рептилій имѣетъ хорошо сформированные слегка согнутые когти (см. стр. 94).

Кожныя железы почти отсутствуютъ у рептилій. У крокодиловъ на нижней челюсти съ каждой стороны находится функционирующая во время спариванія такъ называемая мускусная железа, которая можетъ выпячиваться подъ вліяніемъ мускулатуры. Точно также у крокодиловъ имѣется два ряда железъ на спинной сторонѣ вдоль всего туловища. У черепахъ въ мѣстѣ соединенія спинного и брюшного щитовъ также есть железы. Большого вниманія заслуживаютъ бедренныя поры (*pori femorales*), наблюдаемая только у нѣкоторыхъ ящерицъ, на внутренней поверхности бедра (рис. 87), а также впереди задняго прохода (*pori praeanales*). Это железистыя мѣшечки со складчатыми стѣнками. Секретъ ихъ состоитъ изъ плотныхъ, ороговѣвшихъ

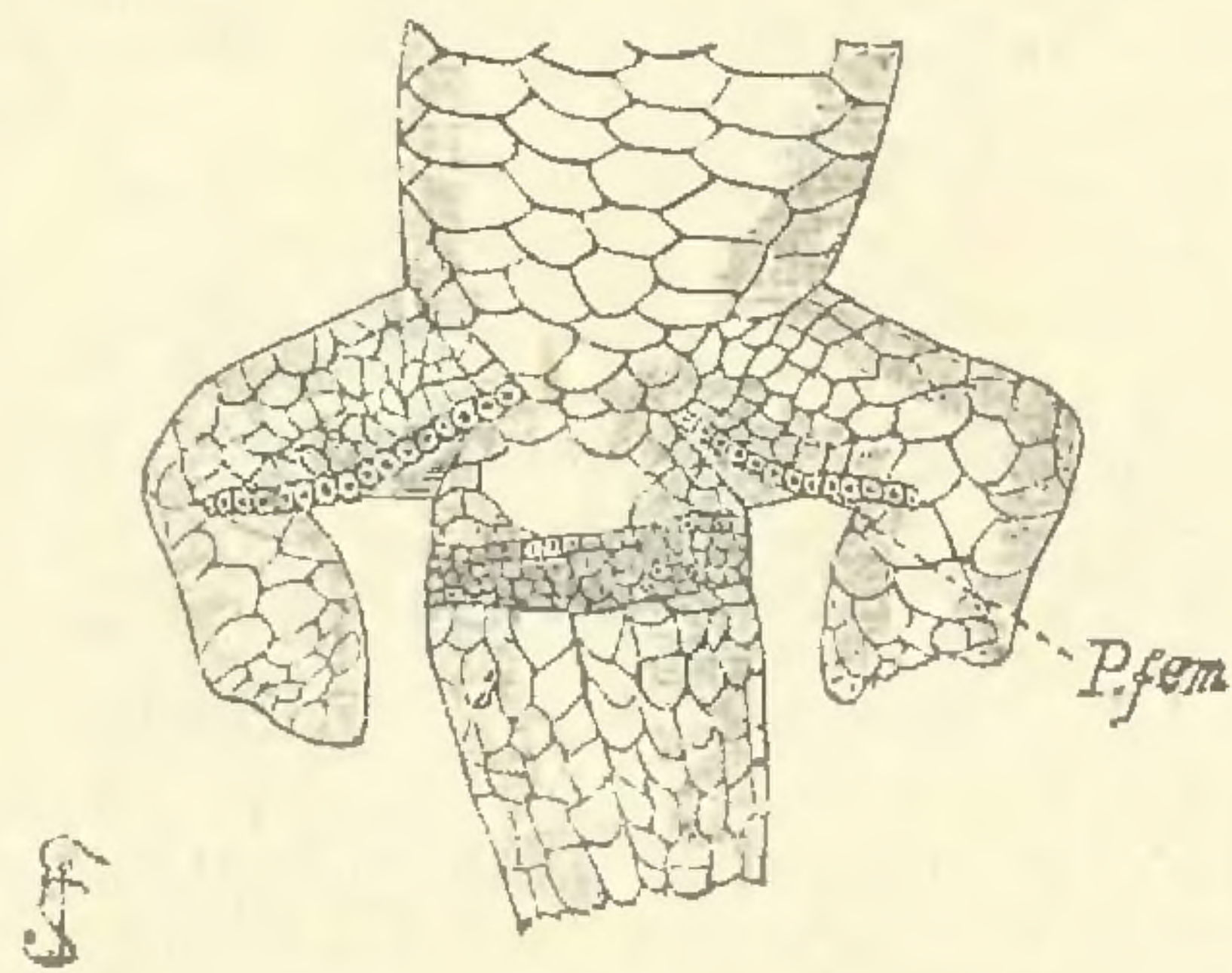


Рис. 87. Клоакальная область ящерицы *Lacerta agilis*. *P. fem* — *pori femorales*. Изъ Шрейбера.

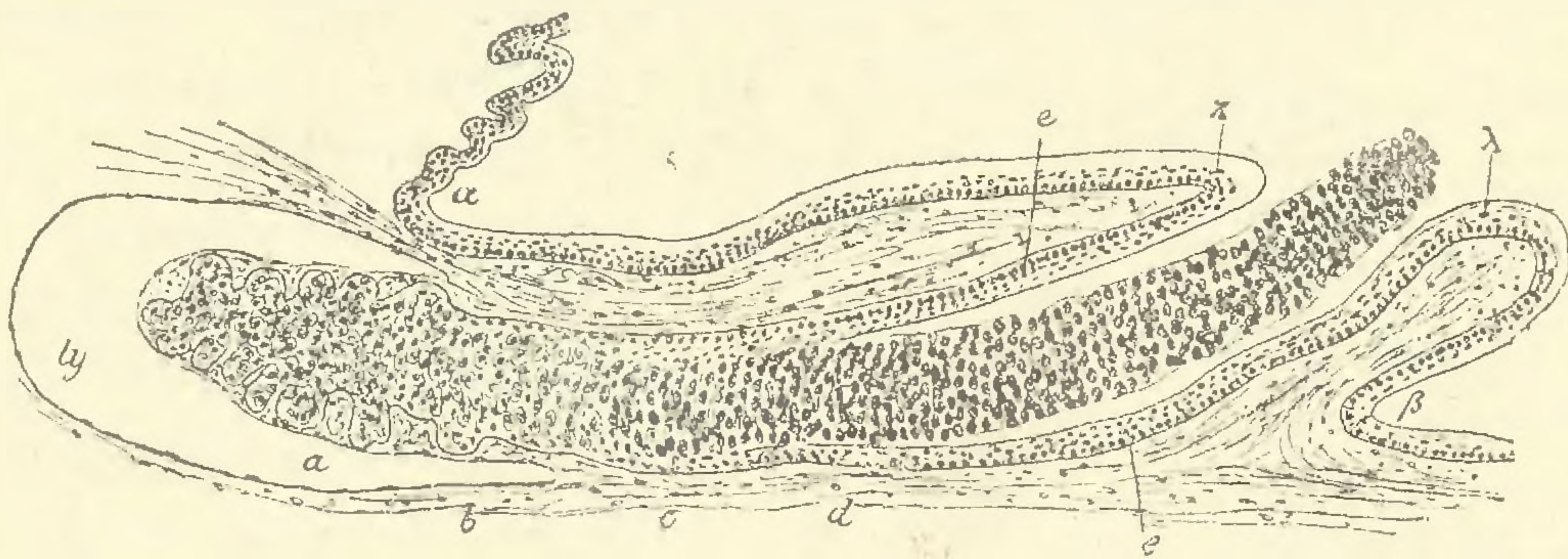


Рис. 88. Чешуя ящерицы *Lacerta agilis* съ бедреной порой. *a*—глубоколежащая часть железы; *ly*—лимфатическая полость; *a-β*—границы чешуи; *x-x*—края отверстія, изъ котораго выставляется бугорокъ ороговѣлыхъ кѣлокъ; *e*—эпителиальное влагалище бугорка; *b, c, d*—границы различныхъ отдѣловъ железы. По Мауреру.

кѣлокъ, выдающихся въ видѣ сосочка черезъ пору наружу (рис. 88). Нѣкоторыми эти органы сравнивались съ волосами.

Мы видѣли, что у ископаемыхъ амфибій на брюшной сторонѣ имѣются окостенѣнія. Такія же окостенѣнія, но потерявшія характеръ кожныхъ и внѣдрившіяся уже въ сухожилія брюшныхъ мышцъ, имѣются у крокодиловъ и

Наттерія, причемъ они носятъ нерациональное названіе брюшныхъ реберъ (см. главу VI, G). Точно также встрѣчаются мелкія окостенѣнія въ кожѣ нѣкоторыхъ ящерицъ и болѣе крупныя въ кожѣ крокодиловъ. Наибольшаго развитія достигаютъ эти окостенѣнія у черепахъ, у которыхъ мы находимъ два типа кожного скелета. У мягкокожихъ (*Sphargis*, рис. 89) въ кожѣ спинной, а также и брюшной поверхности находятся отдѣльныя мелкія окостенѣнія. Многочисленныя спинныя окостенѣнія при этомъ расположены плотными продольными рядами и образуютъ подобіе панцыря, тогда какъ слабо развитыя брюшныя пластинки, въ числѣ четырехъ паръ, образуютъ собой краевое кольцо. На спинной сторонѣ, однако,

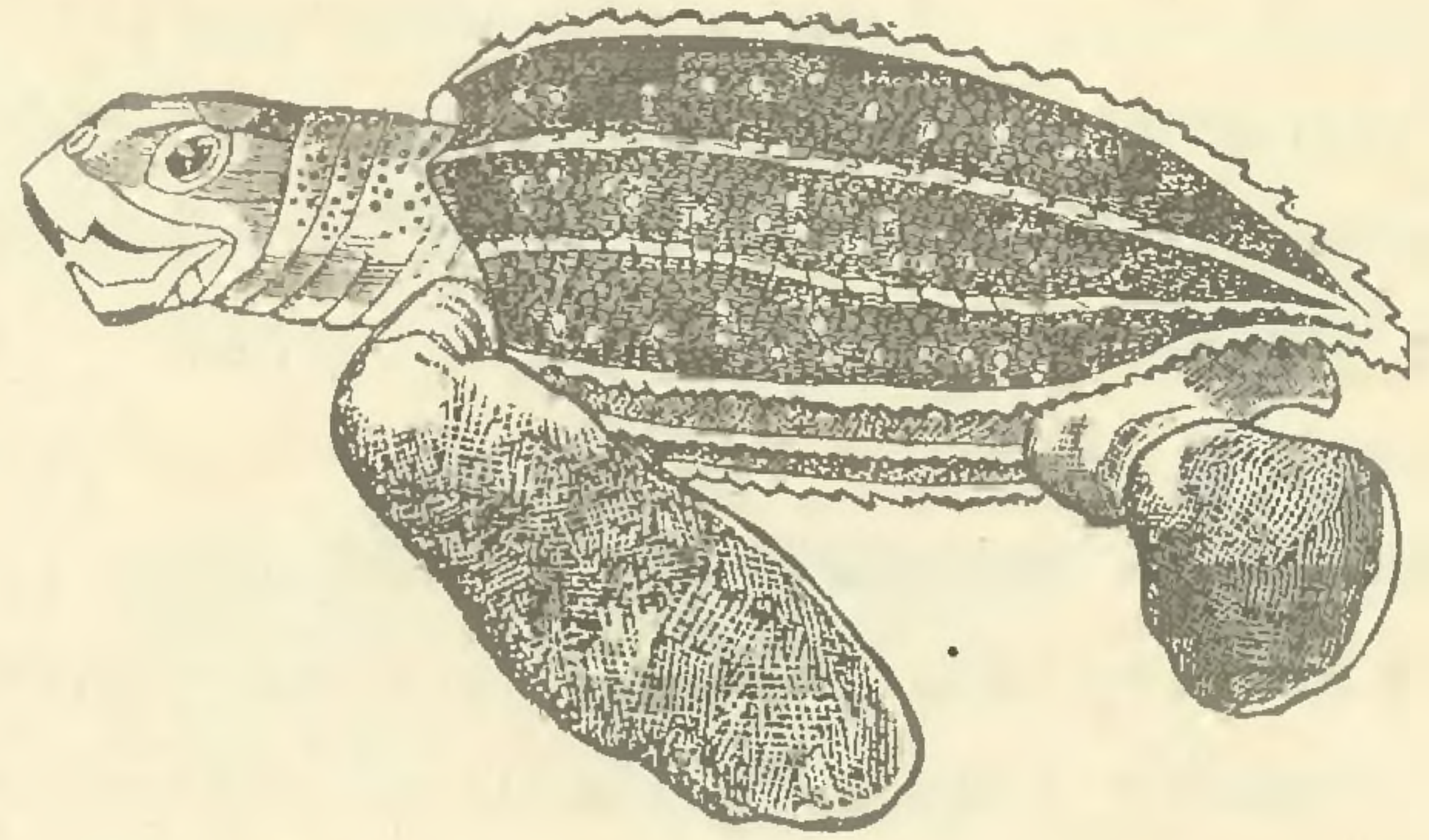


Рис. 89. Мягкокожая черепаха *Sphargis coriacea*. Изъ Лудвига.

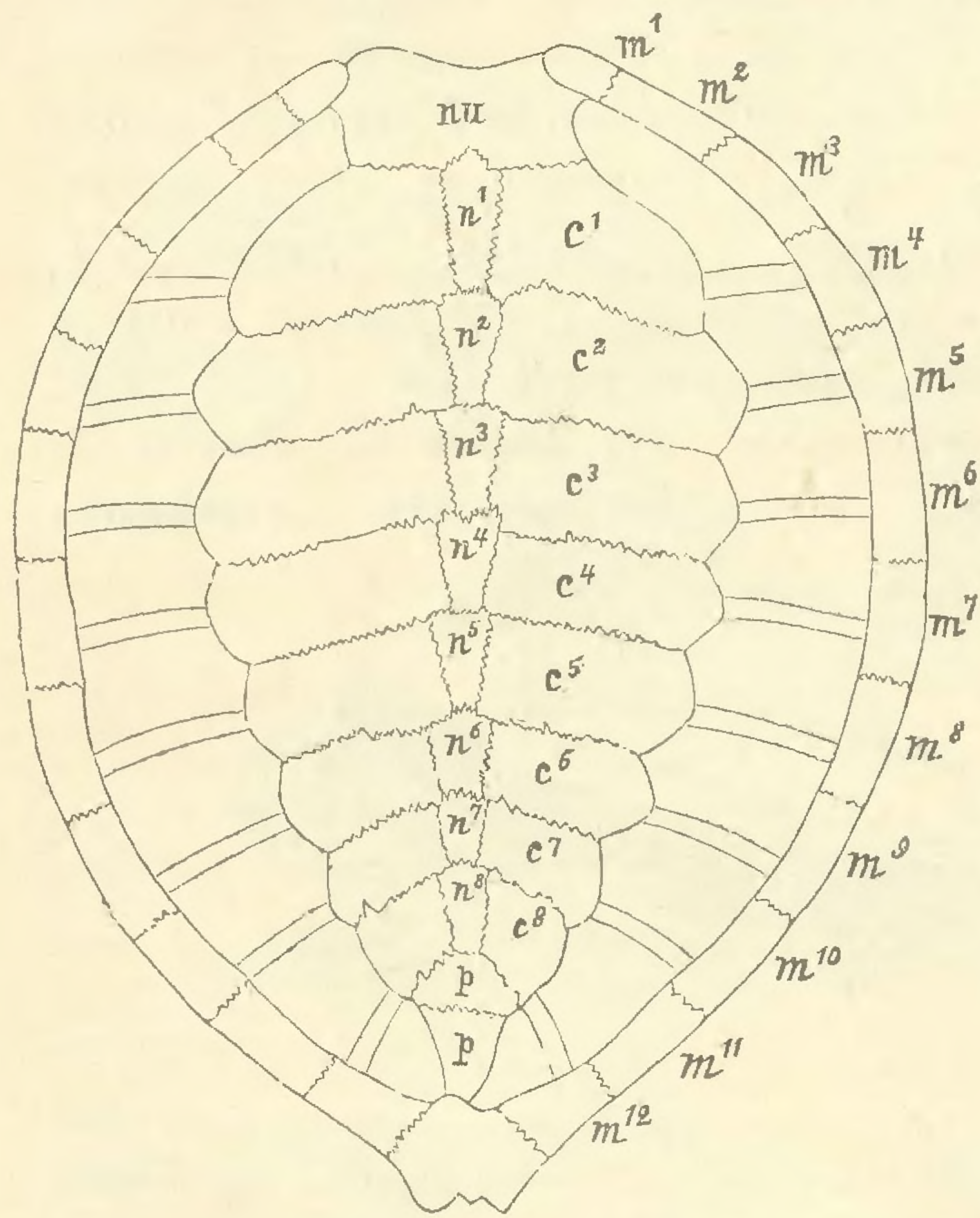


Рис. 90. Спинной щитъ морской черепахи *Chelone*. *ni*—*nuchale*; *n₁*—*n₈*—*neuralia*; *c₁*—*c₈*—*costalia*; *m₁*—*m₁₂*—*marginalia*; *p*, *p*—*pygalia*. Изъ Броуна.

и у этихъ черепахъ уже можно отличить одну шейную (*nuchale*) пластинку, лежащую глубже наружнаго слоя кожныхъ окостенѣній, да и брюшныя пластинки уже погружены въ кожу. Но у громаднаго большинства черепахъ мы видимъ костный панцырь, образованный двумя щитами: спиннымъ (*carapax*) и брюшнымъ (*plastron*).

Спинной щитъ (рис. 90) образованъ нѣсколькими лежащими на срединной линіи спинными пластинками (*neuralia*), впереди которыхъ лежитъ одна шейная (*nuchale*), а позади одна или нѣсколько хвостовыхъ (*pygalia*). Въ то время, какъ 8 спинныхъ пластинокъ срослись съ ниже-лежащими позвонками, шейная и хвостовая остаются свободными. Къ каждой спинной пластинкѣ примыкаютъ съ боковъ по одной съ каждой стороны реберной (*costale*), сросшейся съ соответствующимъ ребромъ. По краямъ щитъ образованъ 11—12 парами краевыхъ пластинокъ (*marginalia*).

Брюшной щитъ (рис. 91) образованъ нѣсколькими лежащими на срединной линіи брюшными пластинками (*pleuralia*), впереди которыхъ лежитъ одна шейная (*nuchale*), а позади одна или нѣсколько хвостовыхъ (*pygalia*). Въ то время, какъ 8 спинныхъ пластинокъ срослись съ ниже-лежащими позвонками, шейная и хвостовая остаются свободными. Къ каждой спинной пластинкѣ примыкаютъ съ боковъ по одной съ каждой стороны реберной (*costale*), сросшейся съ соответствующимъ ребромъ. По краямъ щитъ образованъ 11—12 парами краевыхъ пластинокъ (*marginalia*).

Многіе полагають, что *neuralia* представляют собой не что иное, какъ расширенные остистые отростки позвонковъ, а *costalia*—ребра, почему они и кажутся приросшими къ этимъ послѣднимъ (рис. 92)¹⁾. У морскихъ черепахъ, напр. у *Chelone* (рис. 90), концы реберъ еще остаются свободными и упи-

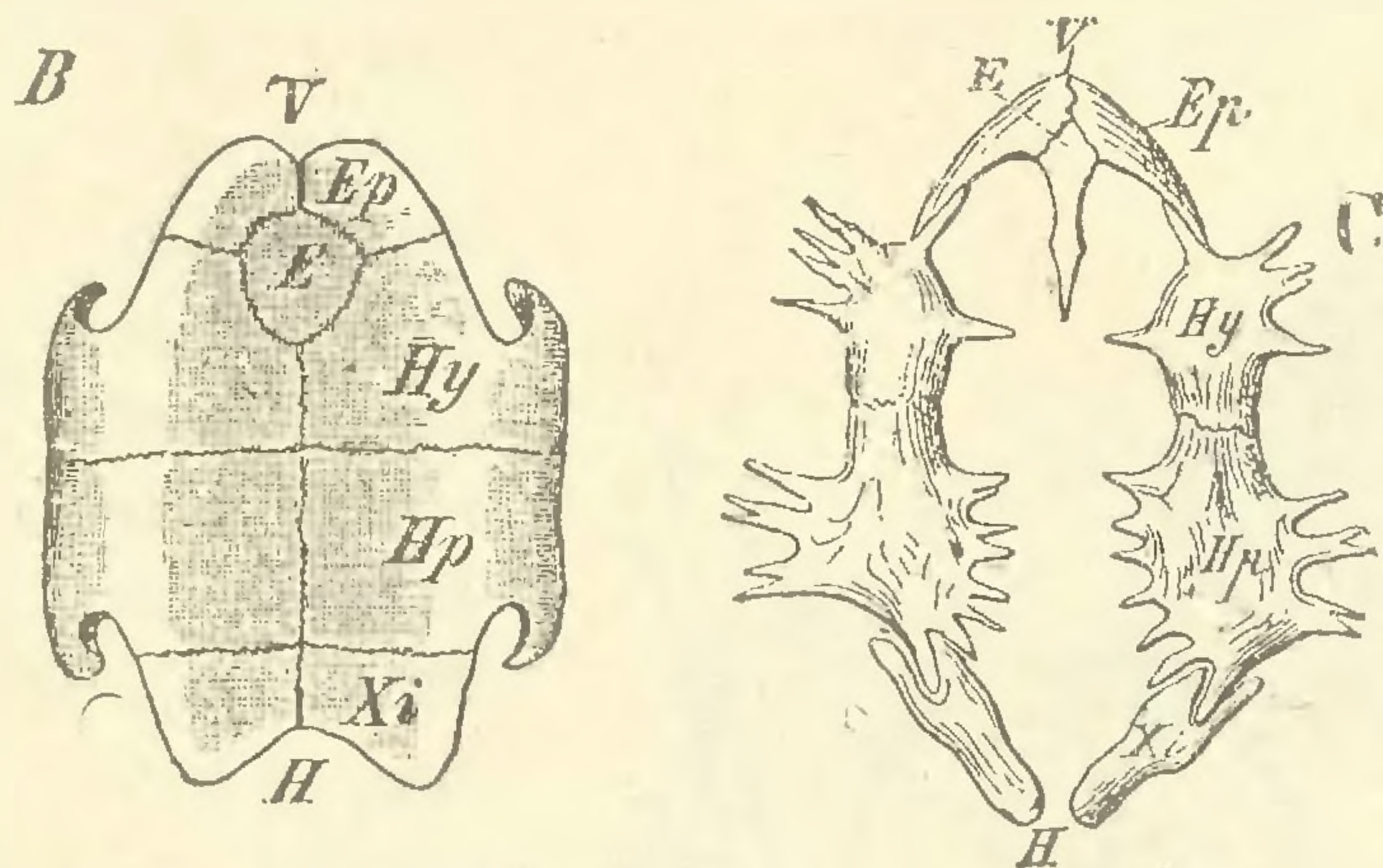


Рис. 91. Брюшные щиты черепахъ: B—*Testudo graeca*; C—*Chelone midas*. Ep—*epiplastron*; E—*endoplastron*; Hy—*hyoplastron*; Hp—*hypoplastron*; Xi—*xiphiplastron*; V—передній конецъ; H—задній конецъ. Изъ Видерсгейма.

раются въ *marginalia*. Но у большинства все ребро превращается въ широкую пластинку. У мягкокожихъ черепахъ, какъ у нырѣ живущихъ (*Sphargis*), такъ и у ископаемыхъ (*Protosphargis*)—*costalia* представлены расширенными ребрами. Затѣмъ въ брюшномъ щитѣ (рис. 91) различаемъ, кромѣ лежащей

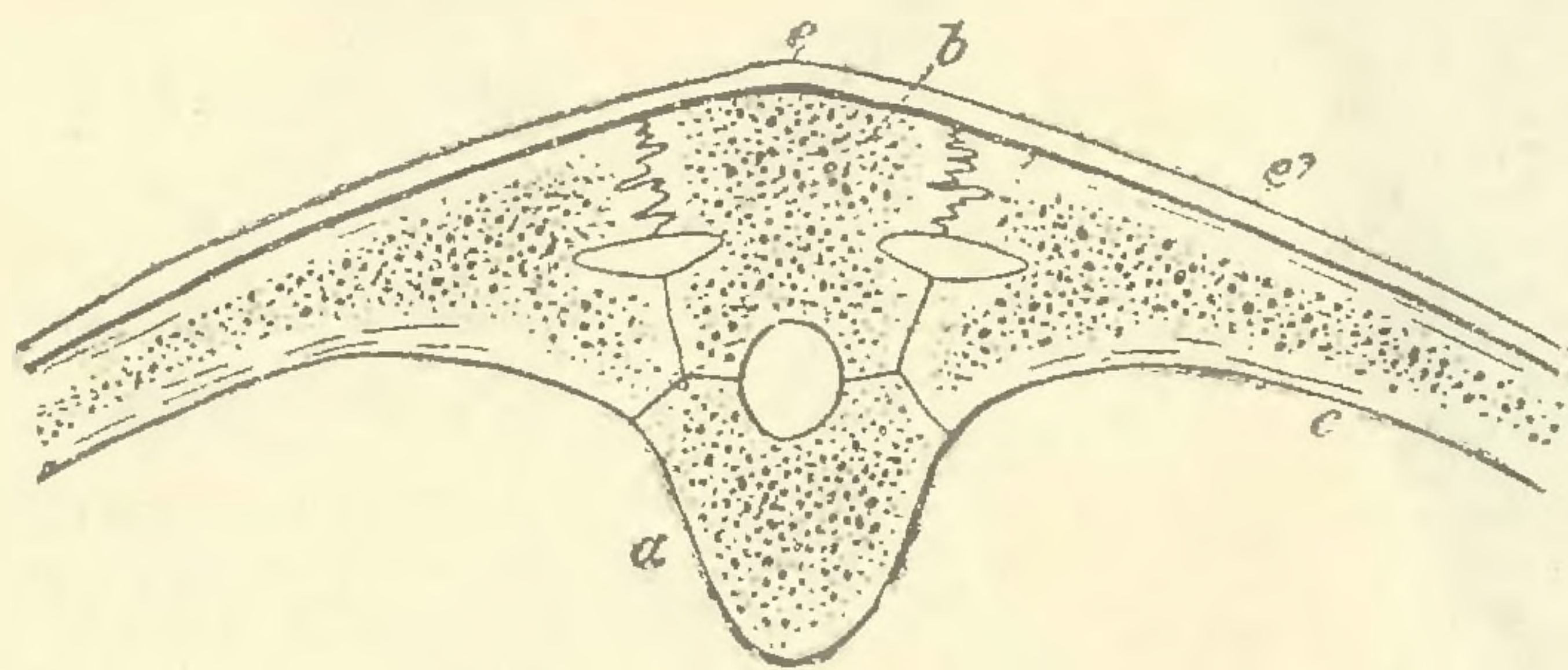


Рис. 92. Поперечный разрѣзъ середины части спинного щита морской черепахи *Chelone*. a—тѣло позвонка; b—спинная пластинка (*neurale*); c—ребра; e и e'—роговой покровъ. Изъ Гегенбаура.

впереди и носящей названіе *endoplastron* непарной пластинки, еще нѣсколько парныхъ, носящихъ названія (начиная спереди): *epi-*, *hyo-*, *hypo-* и *xiphi-plastron*. Возможно, что *endoplastron* соответствуетъ надгрудиннику, а *epi-plastron*—ключицамъ (см. главу VI, II). Такимъ образомъ, у твердокожихъ черепахъ въ образованіи панцыря принимаютъ участіе не только кожные окостенѣнія, которыя наблюдаются уже у мягкокожихъ, но и элементы внутренняго скелета. Сильно развиты были кожные окостенѣнія у нѣкоторыхъ ископаемыхъ

¹⁾ Если не все согласны съ означеннымъ предположеніемъ, то во всякомъ случаѣ въ развитіи *neuralia* и *costalia* играть главную роль надкостница остистыхъ отростковъ и реберъ (Goette, 1899).

Dinosauria. Нѣкоторыя изъ нихъ имѣли костные щиты и иногда съ длинными шипами.

Обратимся къ покровамъ птицъ. У птицъ мы имѣемъ единственную парную железу—кончиковую или надхвостную (*glandula uropygii*), открывающуюся надъ послѣднимъ хвостовымъ позвонкомъ. Железа эта возникаетъ въ видѣ двухъ углубленій эктодермы, которыя, каждое въ свою очередь, даютъ начало комплексу радиально расположенныхъ железистыхъ мѣшечковъ, составляющихъ железу, а углубленія получаютъ значеніе резервуаровъ. Обѣ лопасти железы могутъ быть то удалены одна отъ другой, то сближены, а у воробьевъ (*Passer*) сливаются въ одну лопасть. Иногда для обѣихъ лопастей имѣется одинъ общій резервуаръ, рѣдко онъ отсутствуетъ вовсе. Обыкновенно же каждый резервуаръ даетъ свой протокъ, который и открывается своимъ особымъ отверстіемъ наружу. Отверстія лежатъ на сосочкѣ, обыкновенно окруженномъ вѣнчикомъ перьевъ (Lunggetti, 1906; Paris, 1906). Рѣже оба отверстія сливаются въ одно. Секретъ этой железы маслянистый и служитъ для смазки перьевъ. Железа эта, наиболѣе развитая у плавающихъ птицъ, отсутствуетъ у безкилевыхъ (*Ratitae*), дрофѣ, попугаевъ и др.



Рис. 93. *Archaeopteryx maschii*; реставрація по берлинскому экземпляру. *c*—*carpus*; *cl*—*clavícula*; *co*—*coracoideum*; *h*—*humerus*; *r*—*radius*; *sc*—*scapula*; *u*—*ulna*. I—IV пальцы крыла и ноги. Изъ Дедерлейна.

Большая часть тѣла птицы покрыта перьями. Роговые пластинки покрываютъ лишь нижнія части ихъ ногъ, а также и челюсти одѣты роговымъ клювомъ. Всѣ пальцы ногъ несутъ когти, а пальцы крыла несутъ то одинъ коготь (первый палецъ шпорцевыхъ гусей—*Palmæda* и *Chauna*), то два (первый и второй палецъ нѣкоторыхъ *Ratitae*), то три (молодые страусы—*Struthio*, и

ланду—Rhea). Впрочемъ, пѣкоторыя формы, напр. крачки (Sterna), имѣютъ на крылѣ когти въ зародышевомъ состояніи, не имѣя ихъ во взросломъ. Своеобразная ю.-американская птица гоадинъ (Oristhosomus) имѣетъ когти на первомъ и второмъ пальцахъ и въ молодости пользуется ими при лазаніи, при чемъ когти съ конечной фалангой соединены подвижно. У взрослой птицы они предста-

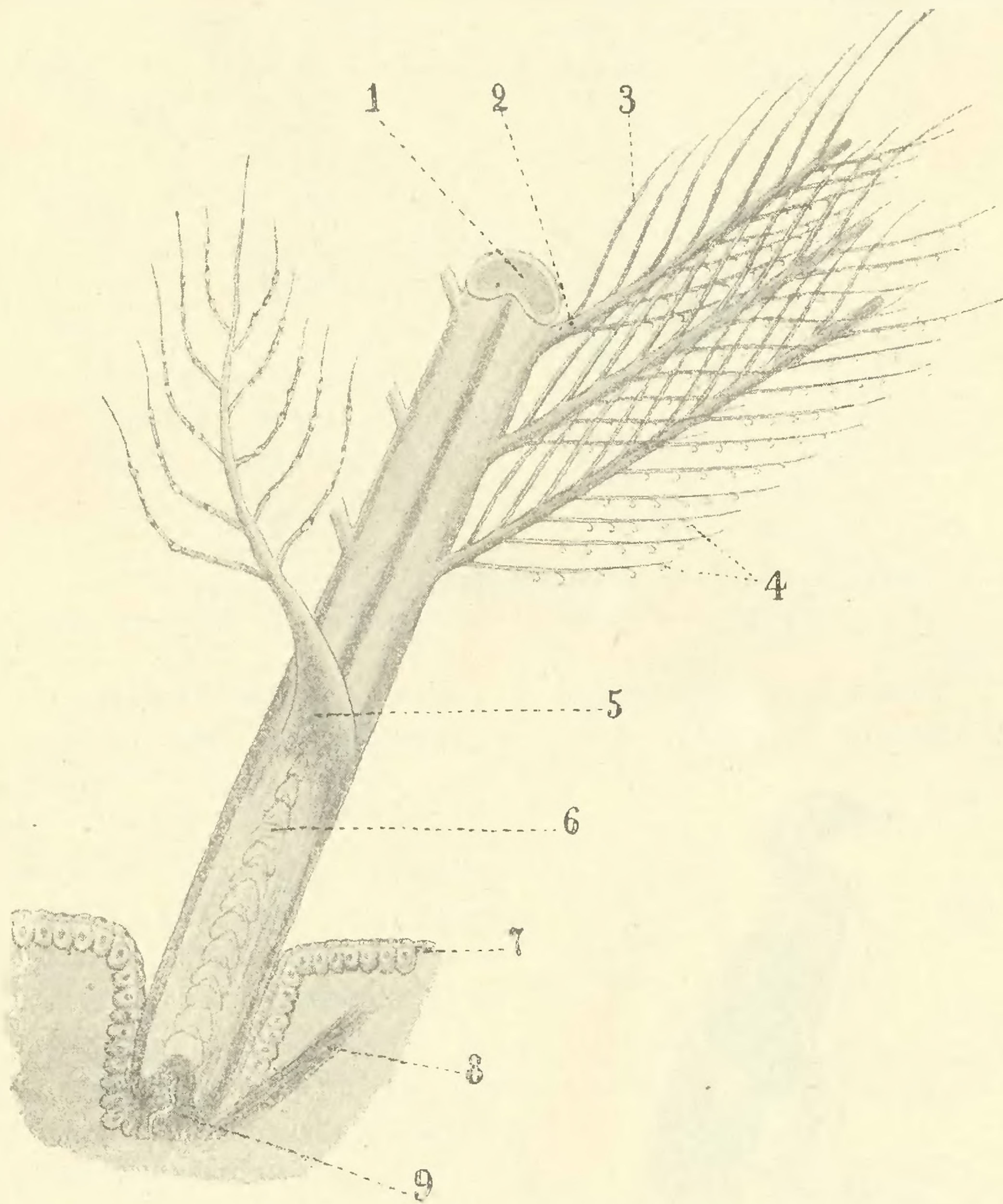


Рис. 94. Основная часть пера. Схематично. 1—стержень; 2—бородки; 3—бородочки; 4—крючки; 5—придаточное перо; 6—душка, лежащая внутри стержня; 7—эпителиальная часть покрововъ; 8—мышца, двигающая перомъ; 9—сесочекъ пера. (Ориг. рис.).

вляють собой небольшіе бугорки. Такимъ образомъ, молодой гоадинъ напоминаетъ отчасти ископаемую птицу Archaeopteryx (рис. 93), у которой всѣ три пальца крыла были съ когтями и были при этомъ свободны и подвижны, служа, вѣроятно, для лазанія. Къ строенію когтей мы еще вернемся при описаніи покрововъ млекопитающихъ. Какъ на ногахъ (на цѣвкѣ), такъ и на крыльяхъ

птицъ можетъ быть по одной или по нѣсколькѣ (на ногѣ до трехъ) шпоръ, т.-е. костныхъ выступовъ, одѣтыхъ, какъ и пальцы, роговымъ чехломъ.

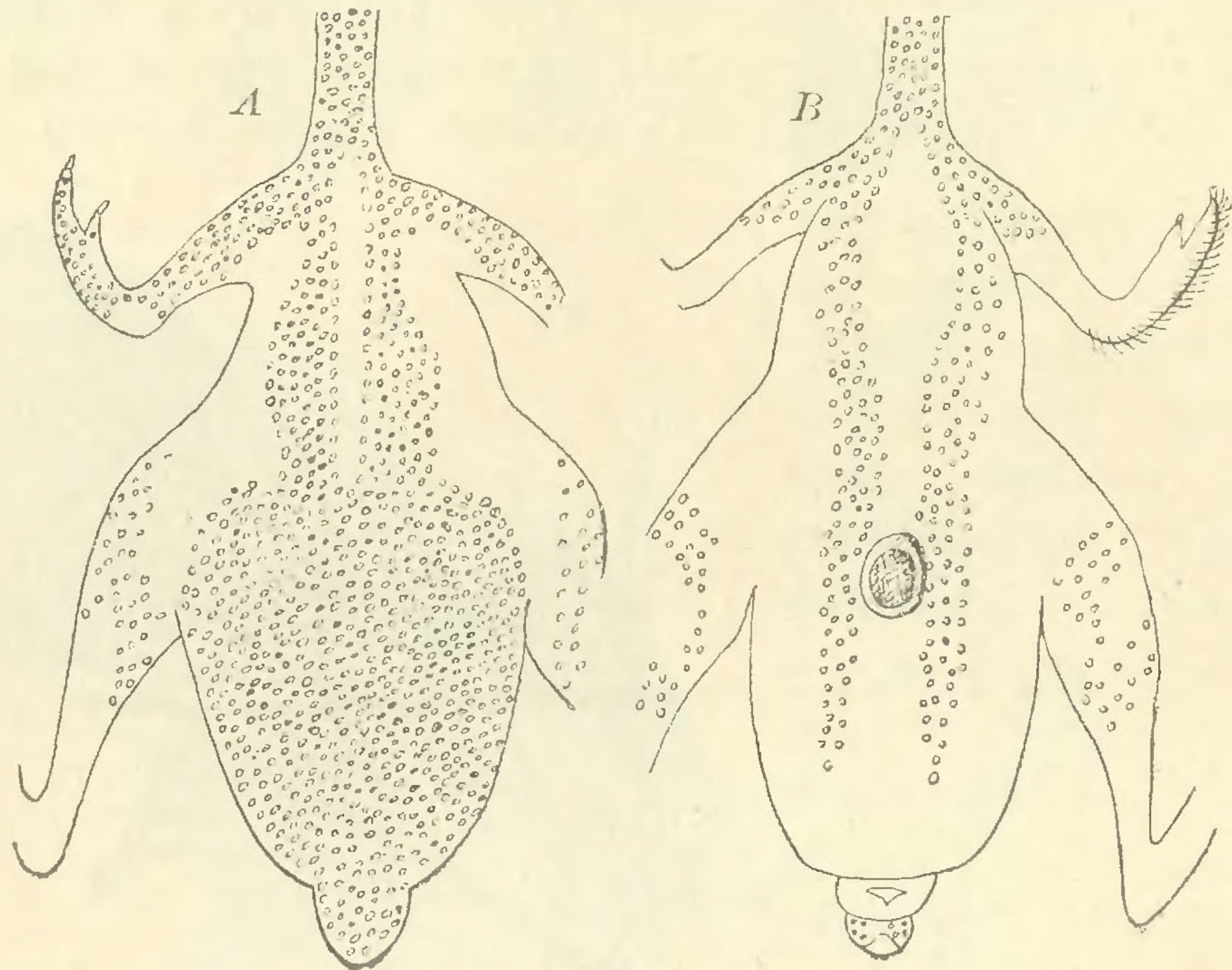


Рис. 95. Распределение перьевъ у зародыша африканскаго страуса (*Struthio camelus*): А—со спинной стороны; В—съ брюшной. По Насонову.

Характернымъ образованіемъ для птицъ является перо (рис. 94). Перо обыкновенно помѣщается въ углубленіи кожи, или во влагалищѣ. Сидящій въ кожѣ



Рис. 96. Пингвинъ (*Artenodytes patagonica*). Изъ Клауса.

отдѣлъ ствола называется очинюмъ (*calamus*), выдающійся наружу — стержнемъ (*rachis*), а сидящіе на немъ лучи, или бородки (*rami*), образуютъ всѣ вмѣстѣ опахало (*vexillum*). Внутри очина вдается сопочекъ, съ поверхности котораго періодически отдѣляющіяся оболочки образуютъ сердцевину, или душку пера. Бородки несутъ на себѣ вторичные двурядные лучи, или бородочки (*radii*), несущія въ свою очередь крючки (*hamuli*).

Стержень иногда имѣетъ придаточное перо (*hyporachis*), помѣщающееся въ желобкѣ стержня и достигающее у казуара (*Cassarius*) величины главнаго. Отъ верхнихъ слоевъ кожи къ влагалищу пера идутъ гладкіе мускулы (*arrectores plumarum*), обуславливающие выпрямленіе и приподниманіе пера.

Пухъ отличается отъ пера только большей мягкостью стержня и болѣе простымъ опахаломъ. Перья распределены на тѣлѣ птицы опредѣленнымъ обра-

зомъ, оставляя мѣста, лишенные перьевъ—*apteria*, а мѣста, покрытыя перьями, называются *pterylia*. Но у безкилевыхъ птицъ (*Ratitae*), а также у пингвиновъ (*Imppnes*, рис. 96), и *Palmadea* все тѣло птицы, исключая хвоста и крыльевъ, покрыто пухособразными перьями, распределенными по тѣлу равномерно. Однако, у страусовъ въ эмбриональномъ состояніи наблюдается распределеніе перьевъ по птерилямъ и аптеріямъ (рис. 95), такъ что равномерное распределеніе для утерывшихъ способность летать безкилевыхъ и для *Palmadea*, по крайней мѣрѣ, есть явленіе вторичное, приобрѣтенное впоследствии. У пингвиновъ, которыхъ нѣкоторые считаютъ за птицъ, никогда не имѣвшихъ способности къ полету, эта особенность можетъ быть первичной, и возможно, что они еще не приобрѣли этого характернаго распределенія. Перья подвергаются періодической смѣнѣ, или линькѣ.

Можно различить слѣдующія формы перьевъ (рис. 97). Контурныя или кроющія перья выдаются своей вершиной на поверхность и опредѣляютъ контуръ птичьяго тѣла; ихъ основныя части не имѣютъ крючковъ на своихъ мягкихъ бородавкахъ и, слѣдовательно, имѣютъ характеръ пуха. Контурныя перья иногда снабжены *hyporhachis*. Затѣмъ рулевыя перья расположены вѣерообразно на хвостѣ, а маховыя на наружномъ краѣ предплечья и кисти (рис. 98). Перья, сидяція на кисти, называются первичными махами и имѣются обыкновенно въ числѣ 10 большихъ (*remiges*) и одиннадцатаго—малого (*remiculus*), а перья предплечья—вторичными или локтевыми махами. Нѣсколько перьевъ на большомъ пальцѣ—составляютъ придаточное крыло (*alula*), а группа перьевъ на плечѣ—плечевое крыло (*parapterum*). Рулевыя и маховыя перья не имѣютъ пуховидной основной части и обыкновенно безъ *hyporhachis*. Пухъ всегда закрытъ кроющими перьями и его опахало состоитъ изъ длинныхъ, мягкихъ бородакъ съ бородавками безъ крючковъ, а стержень часто рудиментарный, такъ что бородаки кажутся выходящими изъ очина; часто пухъ снабженъ *hyporhachis*. У многихъ птицъ есть нитевидныя перья, съ длиннымъ стержнемъ и немногими бородавками на вершинѣ (*filoplumae*); щетинистыя перья, встрѣчающіяся на головѣ, снабжены лишь немногими бородавками при основаніи; нгловидныя перья (на крыльяхъ казуара)—въ видѣ твердыхъ иглъ безъ бородакъ. У *Archaeopteryx* (рис. 93)—перья сидѣли на шеѣ, крыльяхъ и на хвостѣ, причемъ на длинномъ хвостѣ рулевыя перья сидѣли не вѣерообразно, какъ у нынѣ живущихъ птицъ, а справа и слѣва попарно.

Развитіе пера указываетъ намъ на его сродство съ чешуями рептилій. Первоначальный зачатокъ пера (рис. 99, А) является въ видѣ сосочка, или

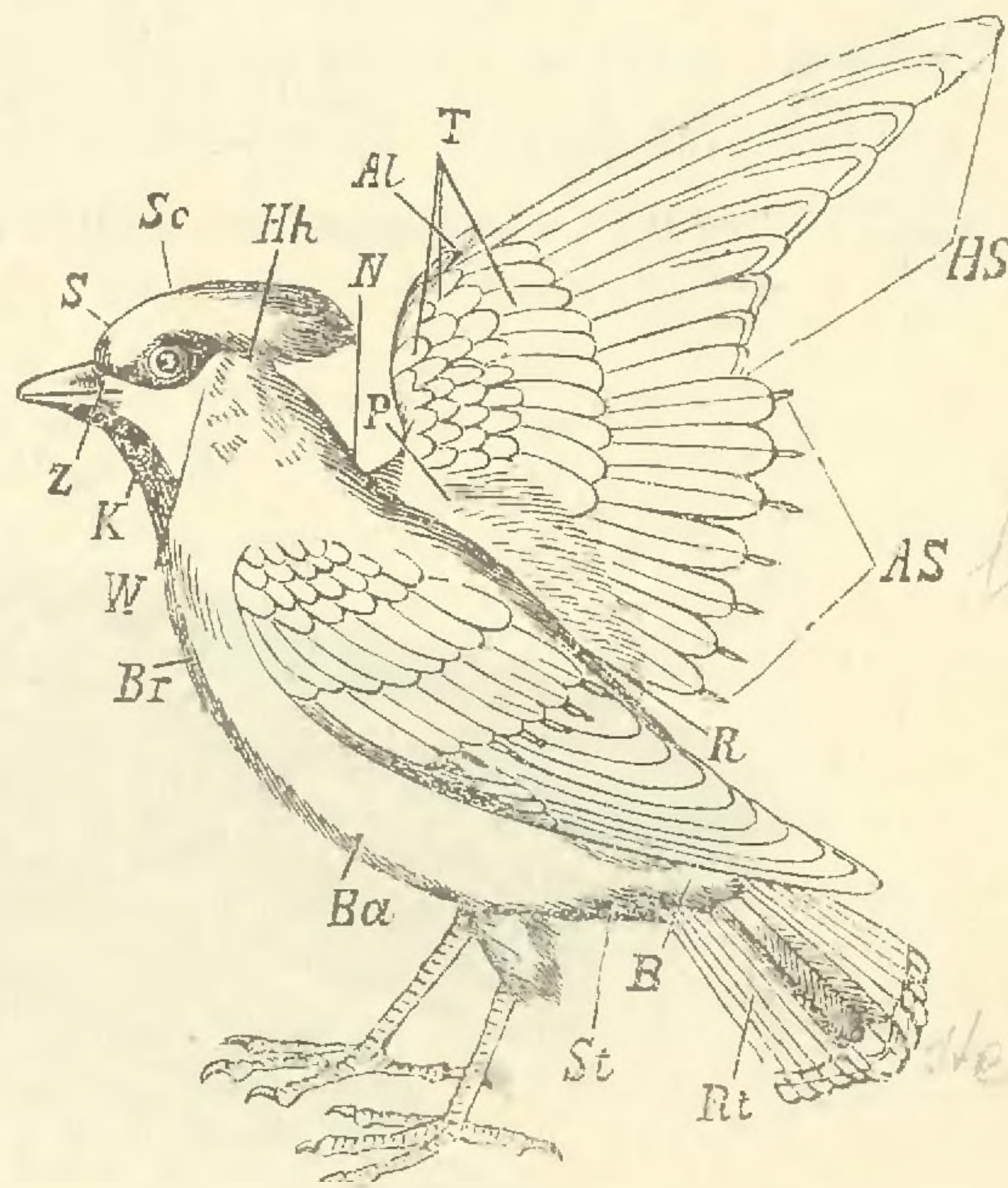


Рис. 97. Номенклатура перьевъ и различныхъ областей тѣла свиристеля (*Bombusilla garrula*). *Al*—*alula*; *As*—вторичныя маховыя перья; *B*—задъ; *Ba*—животъ; *Br*—грудь; *Hh*—*occiput*; *HS*—первичныя маховыя; *K*—горло; *L*—*lorum*; *N*—загылокъ; *P*—*parapterum*; *R*—спина; *Rt*—рулевыя перья хвоста; *S*—лобъ; *Sc*—*sinciput*; *T*—перья плеча, прикрывающія маховыя; *W*—щека. Изъ Клауса.

утолщенія *corium*, приподнимающаго эпидермисъ, причемъ эти утолщенія, подобно чешуямъ, направляются потомъ своими вершинами къ заднему концу животнаго. Кожа, окружающая основаніе сосочка, углубляется и образуетъ кругомъ него влагалище, причемъ, однако, поверхностный слой эпидермиса съ его роговымъ слоемъ не углубляется для образованія влагалища, а непосредственно переходитъ на сосочекъ. Въ основаніе сосочка вдается сосудъ. Въ такомъ видѣ (рис. 99, В) зачатокъ пера позволяетъ отличить центральную мезодермическую часть, или мякоть пера (*plura*), и периферическій слой, коего наиболѣе глубоколежащія клѣтки цилиндричны, самыя поверхностныя плоски, а между ними залегаетъ нѣсколько промежуточныхъ слоевъ округлыхъ клѣтокъ. Поверхностный слой получилъ названіе эпитрихіального по аналогіи съ отпадающимъ верхнимъ

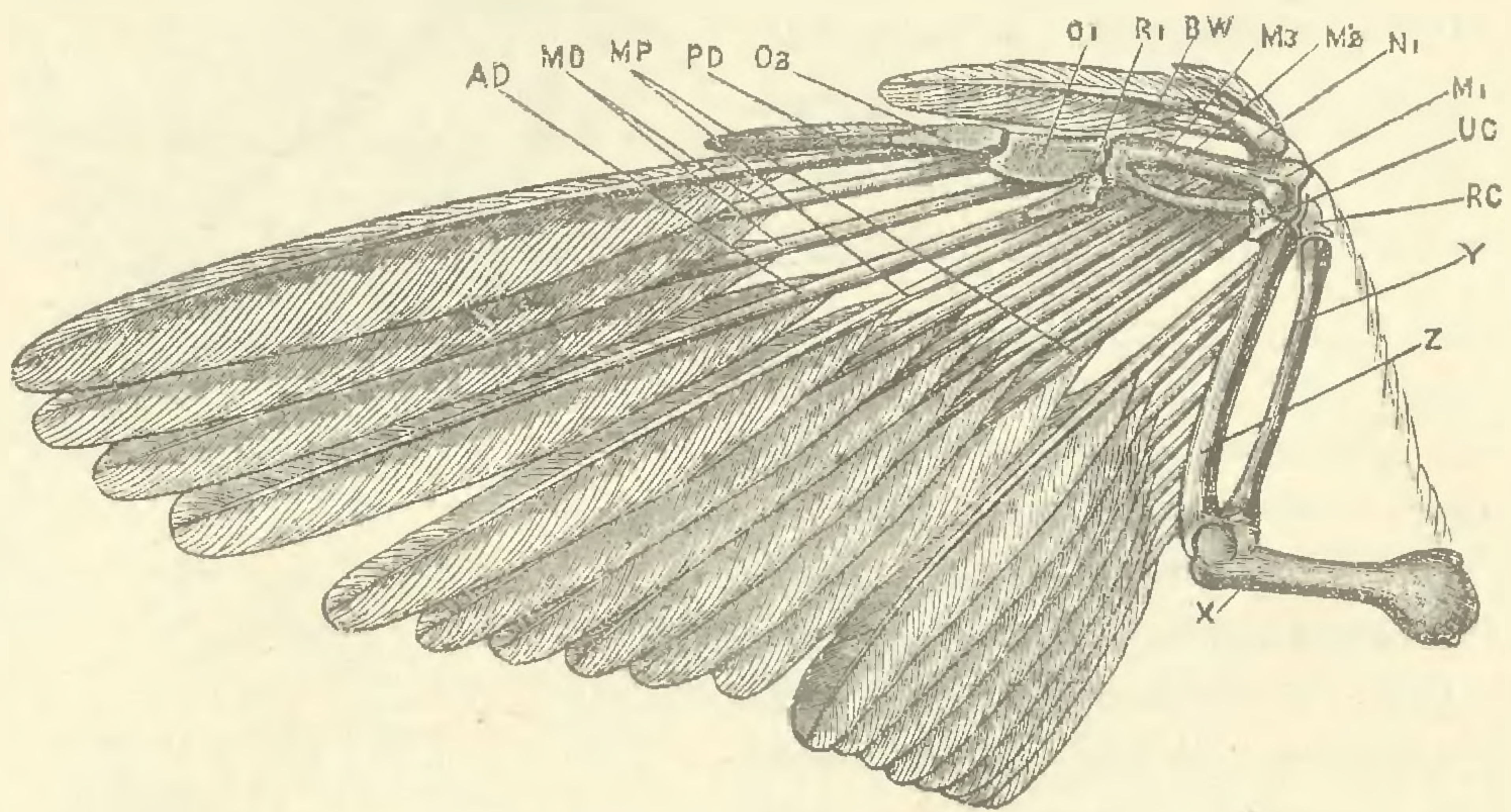


Рис. 98. Крыло птицы съ внутренней стороны, X—плечевая, Z, Y—локтевая и лучевая кости; Rc, Uc—*carpus*; M_1 , M_2 , M_3 —*metacarpus*; N_1 суставъ перваго, R_1 —третьяго пальца, O_1 , O_2 —суставы втораго пальца; Bw—*alula*; остальные буквы обозначаютъ перья, сидящія на кисти и локтевой кости. Изъ Мплнсъ Маршалля.

слой эпидермиса (*epitrichium*) у млекопитающихъ, у которыхъ наблюдается въ зародышевомъ состояніи настоящая линька, т.-е. спаденіе этого слоя. Этотъ слой, вмѣстѣ съ нѣсколькими слоями прилежащихъ къ нему округлыхъ клѣтокъ, образуетъ позже роговой чехликъ, покрывающій молодое перо въ видѣ колпачка, даже во многихъ случаяхъ при вылупленіи птенца, но впоследствии спадающій.

Подъ этимъ чехликомъ эпидермисъ образуетъ на сосочкѣ продольныя утолщенія, располагающіяся кругомъ вдающейся между ними мякоти (рис. 99, С и D). Эти утолщенія ороговѣваютъ и представляютъ собой бородки первичнаго пера, или такъ называемаго эмбриональнаго нуха. Вслѣдствіе ороговѣнія этихъ утолщеній самый сосочекъ, естественно, укорачивается, и по спаденіи чехлика первичное перо является въ видѣ короткаго стержня, на вершинѣ котораго вѣтчикомъ сидятъ лучи, или бородки (рис. 100). По мѣрѣ роста первичнаго пера его сосо-

чекъ отстаеъ отъ вершины, причемъ покрывающій его эпидермическій слой слѣдуетъ за нимъ, отдѣляя на своемъ пути роговые чехлики, образующіе душку первичнаго пера. Впослѣдствіи (у сорныхъ куръ—сем. *Megarodiidae* еще въ эмбриональномъ состояніи) первичное перо смѣняется вторичнымъ, или дефи-

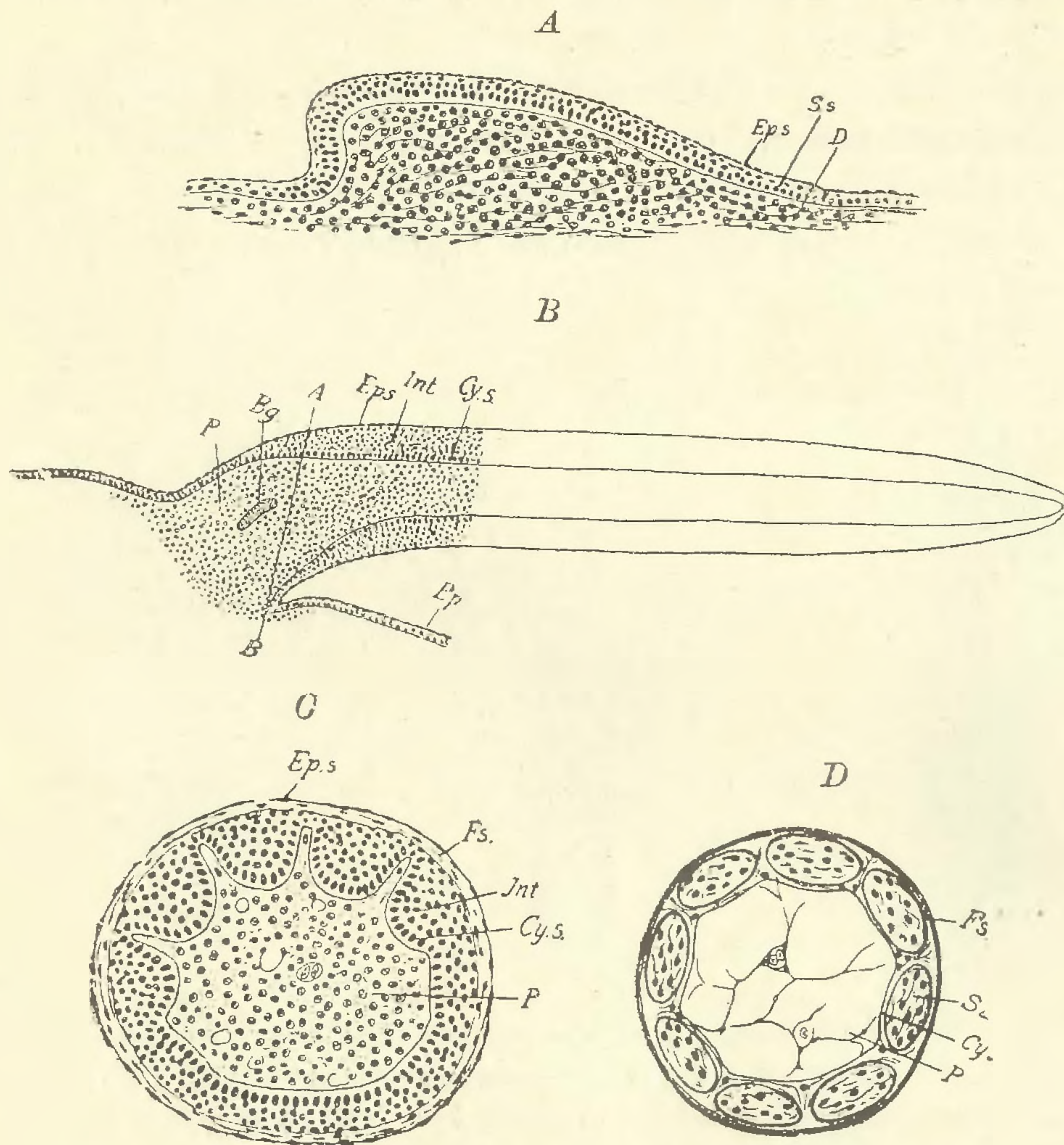


Рис. 99. Развитие пера: *A* — первый зачатокъ пера въ продольномъ разрѣзѣ; *B* — болѣе развитой зачатокъ въ такомъ же разрѣзѣ; *C* — косой поперечный разрѣзъ черезъ основаніе болѣе развитого зачатка пера (ср. на рис. *B*. линію *AB*) въ мѣстѣ образованія продольныхъ утолщеній; *D* — поперечный разрѣзъ черезъ верхнюю часть развитого зачатка передъ вылупленіемъ, когда лучи уже обособлены. *Bg* — сосудъ въ сосочкѣ; *Cys* — цилиндрической слой эпидермиса; *D* — *corium*; *Ep* — эпидермисъ; *Eps* — эпитрихіальный слой; *Fs* — лучи эмбриональнаго пуха; *Int* — промежуточные слои эпидермиса; *P* — *pulpa*; *Ss* — мальпигіевъ слой. По Дэвису.

нитивнымъ, развивающимся на томъ же сосочкѣ, такъ что вершина этого послѣдняго входитъ въ основаніе первичнаго пера и сталкиваетъ его (рис. 101). Вторичное перо отличается отъ первичнаго тѣмъ, что его стержень чрезвычайно развитъ и его бородки сидятъ уже не вѣнчикомъ, а вдоль и по бокамъ вытянувшася стержня (рис. 102). Развитие его во многомъ сходно съ развитіемъ первичнаго пера. Форма первоначальнаго зачатка пера говоритъ за то, что мы имѣемъ право разсматривать перо, какъ осложненную чешую рептилій.

Въ пользу этого предположенія говорить и еще одинъ замѣчательный фактъ, а именно своеобразная форма линьки перьевъ у пингвиновъ, у которыхъ на крыльяхъ нѣтъ маховыхъ перьевъ, а контурныя имѣютъ форму, напоминающую перисто зазубренныя по краямъ чешуйки (рис. 103). При линяннн эти перышки не замѣщаются новыми, а сбрасываютъ свой верхннй покровъ въ видѣ чехлика, т.-е. линяютъ подобно чешуямъ рептилнй ¹⁾.

Волосаной покровъ и обилне железъ—составляютъ характерные признаки покрововъ млекопитающихъ (рис. 104). Въ кожѣ млекопитающихъ мы различаемъ два главныхъ типа железъ: трубчатыя (*gl. tubuliformes*) и альвеолярныя (*gl. alveolares*), или ацинозныя. Къ трубчатымъ железамъ принадлежатъ

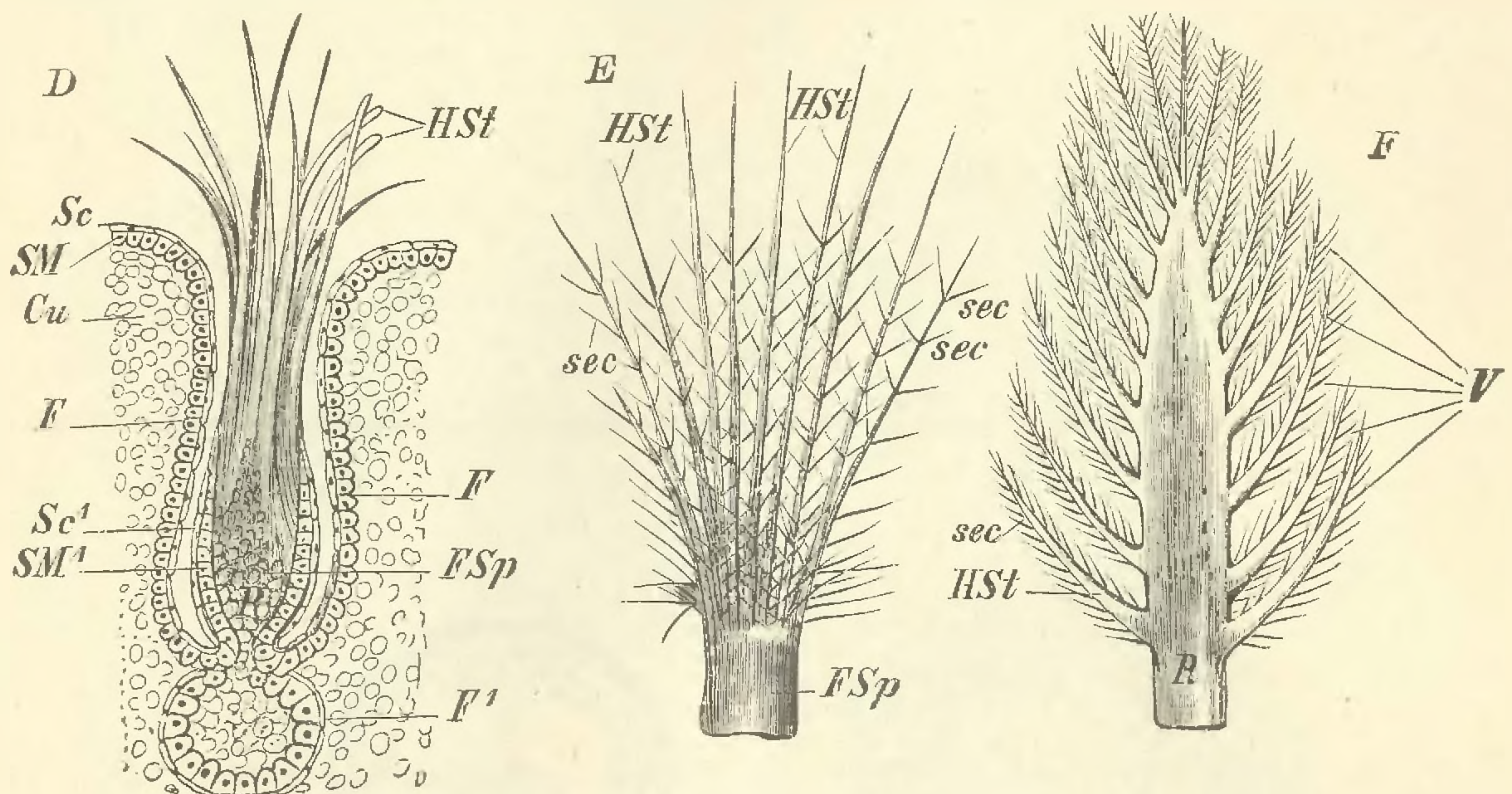


Рис. 100. Три стаднн развитнн пера. *D* и *E*—эмбрнональный пухъ; *F*—дефинитивное перо. *Cu*—*corium*; *F*, *F'*—влагалище пера; *FSp*—очинъ, расходящнйся кверху въ пучекъ лучей, или бородокъ—*HSt*; *sec*, *sec*—сидящне на послѣднихъ вторичные лучи, или бородачки; *SM*—Мальпнгиевъ, *Sc*—роговой слой эпидермиса; *SM'*, *Sc'*—тѣ же слои въ зачаткѣ пера; *R*—стержень; *V*—опахало. По Штудеру.

потовыя (*gl. sudoriporae*), которыя въ простѣйшемъ случаѣ представляютъ собой трубчатый мѣшечекъ, болѣе или менѣе рѣзко обособленный отъ болѣе узкаго протока. Обыкновенно мѣшечекъ является извилистымъ или свернутымъ на концѣ клубкомъ. Характернымъ для нихъ является присутствне мышечнаго слоя, что сближаетъ ихъ съ описанными выше кожными железами амфнбнй. Обыкновенно онѣ открываются на поверхности кожи, хотя иногда могутъ открываться въ волосанныя сумки. У бурога (*Ursus*) и бѣлаго медвѣдя (*Thalassarcos*) онѣ являются развѣтвленными. Потовыя железы часто отсутствуютъ на волосатыхъ частяхъ тѣла, ограничиваясь почти только подошвенными поверхностями конечностей, какъ напр. у сем. мышнныхъ (*Muridae*), дикообра-

¹⁾ При основаннн этихъ перышекъ почти всегда можно видѣть остатокъ слиявшаго покрова, въ видѣ небольшого кольцевого чехлика, облегающаго основанне стержня (рис. 103).

зовъ (*Hystrix*), или даже отсутствуют вовсе, какъ, напр., у китообразныхъ (*Cetacea*), сиреновыхъ (*Sirenia*) и крота (*Talpa*).

У землероекъ (*Soricidae*) на бокахъ тѣла съ каждой стороны имѣется по одному ряду крупныхъ потовыхъ железъ; у оленей (*Cervidae*) — хвостъ содержитъ многочисленныя потовыя железы.

Другой типъ железъ представляютъ собой сальныя (*gl. sebaceae*). Это гроздевидныя альвеолярныя железы, коихъ клѣтки, переполняясь жирнымъ отложеніемъ, превращаются въ секретъ железы. Обыкновенно эти железы открываются по одной или по нѣсколько въ сумки волосъ, хотя могутъ встрѣчаться и на частяхъ тѣла, лишенныхъ волосъ. Онѣ отсутствуютъ у китообразныхъ (*Cetacea*), лѣнивцевъ (*Choloeris*), нѣкоторыхъ насѣкомоядныхъ (*Chrysochlois*) и весьма малочисленны у сиреновыхъ (*Sirenia*).

Что касается до другихъ железъ, коихъ секретъ, въ случаѣ своей пахучести, иногда играетъ важную роль въ половой жизни животнаго, въ смыслѣ привлеченія половъ, а иногда представляется намъ загадочнымъ относительно своего значенія, то онѣ частью относятся къ альвеолярнымъ, рѣже къ трубчатымъ, а иногда представляютъ собой комплексъ тѣхъ и другихъ. Къ числу чисто альвеолярныхъ принадлежатъ железы на спинѣ у корня хвоста (*Violdrüse*) лисицы (*Canis vulpes*). Къ числу чисто трубчатыхъ надо отнести железы на задней сторонѣ кистевой части переднихъ ногъ свиньи (*Sus*), а также спинныя железы *Dendrohyrax*, представляющія дихотомически развѣтвленные мѣшки (*Mollison*, 1906). Къ числу смѣшанныхъ комплексовъ надо отнести железы, находящіяся по бокамъ головы у летучихъ мышей.

Обыкновенно въ комплексахъ смѣшаннаго типа имѣется мѣшковидное впяченіе покрововъ, въ которое открываются тѣ и другія железы. Къ числу такихъ железъ относятся копытныя железы, имѣющіяся у многихъ жвачныхъ между пальцами, глазничныя железы тѣхъ же жвачныхъ, паховыя у зайца, а также, вѣроятно, и у антилопъ. Къ числу такихъ-же сложныхъ железъ, открывающихся въ кожное углубленіе, играющее роль резервуара для секрета, выделяемаго железой, относятся анальныя железы, находящіяся у самаго задняго прохода въ числѣ одной или нѣсколькихъ паръ у многихъ хищниковъ (*Carnivora*) и др.; железы, выделяющія цибетинъ и открывающіяся въ одинъ мѣшокъ, лежащій между заднимъ проходомъ и половымъ отверстіемъ у самцовъ и самокъ виверровыхъ (сем. *Viverridae*); мускусная железа, находящаяся впереди *penis* у самцовъ мускусной кабарги (*Moschus moschiferus*); пренуциальныя железы у самцовъ грызуновъ, напр. у бобра (*Castor*), выделяющія бобровую струю и открывающіяся въ *praeputium* мужского органа, причемъ у самокъ имъ соотвѣтствуютъ железы, открывающіяся въ складку, окружающую клиторъ. Строенія нѣкоторыхъ железъ мы не знаемъ: такъ не изучены височныя железы слона (*Elephas*), железы на нижней челюсти яванскаго козелка (*Tragulus*), на корнѣ хвоста выхуоли (*Myogale*) и др.

Своеобразный аппаратъ наблюдается у самцовъ *Oviparans* *Monotremata*, т.-е. утконоса (*Ornithorhynchus*) и ехидны (*Echidna*). На задней поверхности ступни

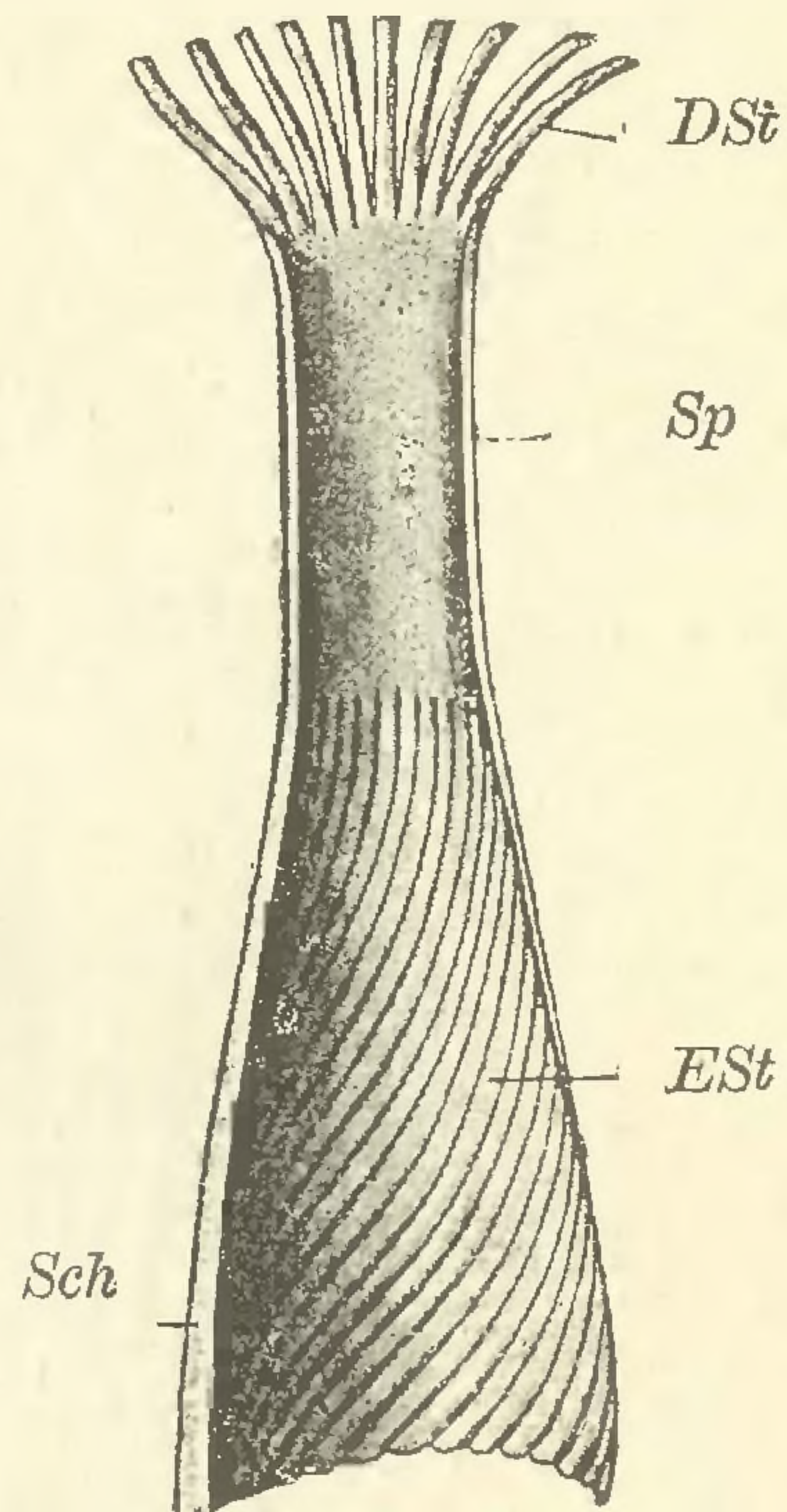


Рис. 101. Основаніе эмбриональнаго пуха, внутри коего развилось дефинитивное перо. *DSt*—лучи пуха; *EST*—лучи пера; *Sp*—очинъ пуха; *Sch*—опахало пера. По Дэвису.

заднихъ ногъ (на *tarsus*) имѣется шпора, на которой и открывается протокъ трубчатыхъ железъ, лежащихъ у утконоса въ тазовой области, у ехидны въ кольчатой и выдѣляющихъ

секретъ неизвѣстнаго значенія, по свойствамъ напоминающій змѣиный ядъ (Нос, 1904). Этотъ зачаточный органъ залагается и у самки, но рано редуцируется.

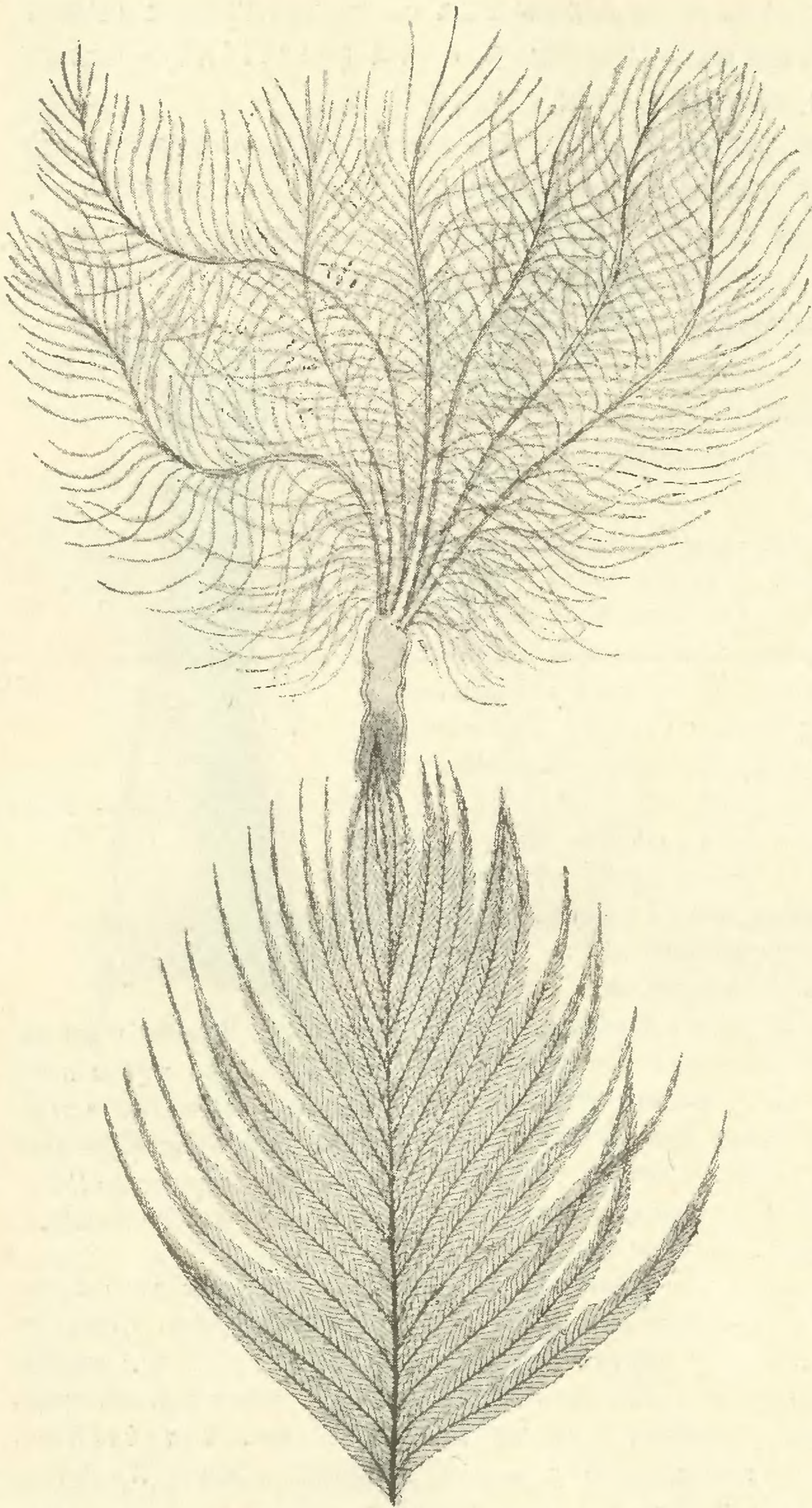


Рис. 102. Зародышевый пухъ сарыча (*Buteo vulgaris*), сидящій еще на верхушкѣ дефинитивнаго пера. (Ориг. рис.).

Млечныя железы представляютъ собой два типа: одинъ свойственъ яйцероднымъ (*Ovipara*) млекопитающимъ, другой — живородящимъ (*Vivipara*). У первыхъ на брюшной сторонѣ съ каждой стороны имѣется такъ называемое железистое поле, т.-е. участокъ покрововъ, на которомъ открываются железы и гдѣ сильно развиты гладкія мышцы. Железы представляютъ собой развѣтвленные трубчатые мѣшки и, подобно потовымъ, снабжены своей мускулатурой, но открываются въ сумки волосъ, не лишенныхъ, однако, и сальныхъ железъ. По волосамъ и стекаетъ еще неизученный секретъ железъ, выпрыскиваемый давленіемъ мышцъ

(*m. subcutaneus trunci*). Интересно, что у самцовъ ехидны млечный аппаратъ такъ-же сильно развитъ, и, вѣроятно, даже функционируетъ, какъ и у самокъ — явленіе, наблюдавшееся у человѣка, козловъ и другихъ только

въ видѣ аномалии (гипекомастія). Выдѣленіе секрета млечныхъ железъ наблюдается также не только у женщинъ, но и у мужчинъ при наступленіи половой зрѣлости (G. Meyer, 1901). У ехидны, которая носитъ яйца съ собой, ко времени яйцекладки въ области пупка подкожная мускулатура раздвигается и этотъ лишенный мускулатуры участокъ погружается вглубь, чему способствуетъ

связь пупка съ мочевымъ пузыремъ (стр. 54), и дальнѣйшее погруженіе влечетъ за собой образованіе на брюхѣ животнаго особаго углубленія—сумки (*marsu-*

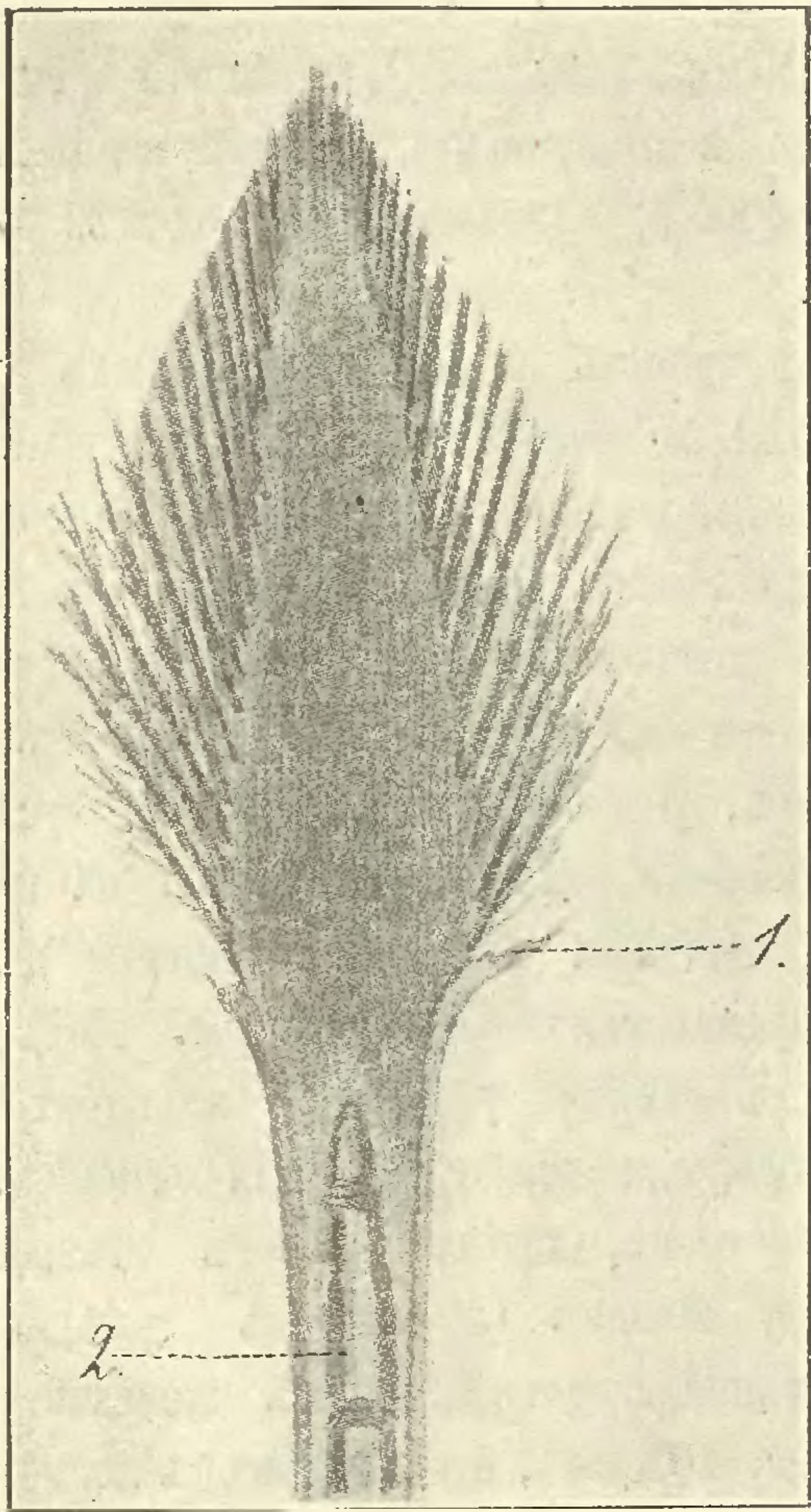


Рис. 103. Чешуевидное перо пингвина *Spheniscus demersus*. 1—остатокъ слинявшей верхней кожицы; 2 — пузырьки воздуха въ стержнѣ. (Ориг. рис.).

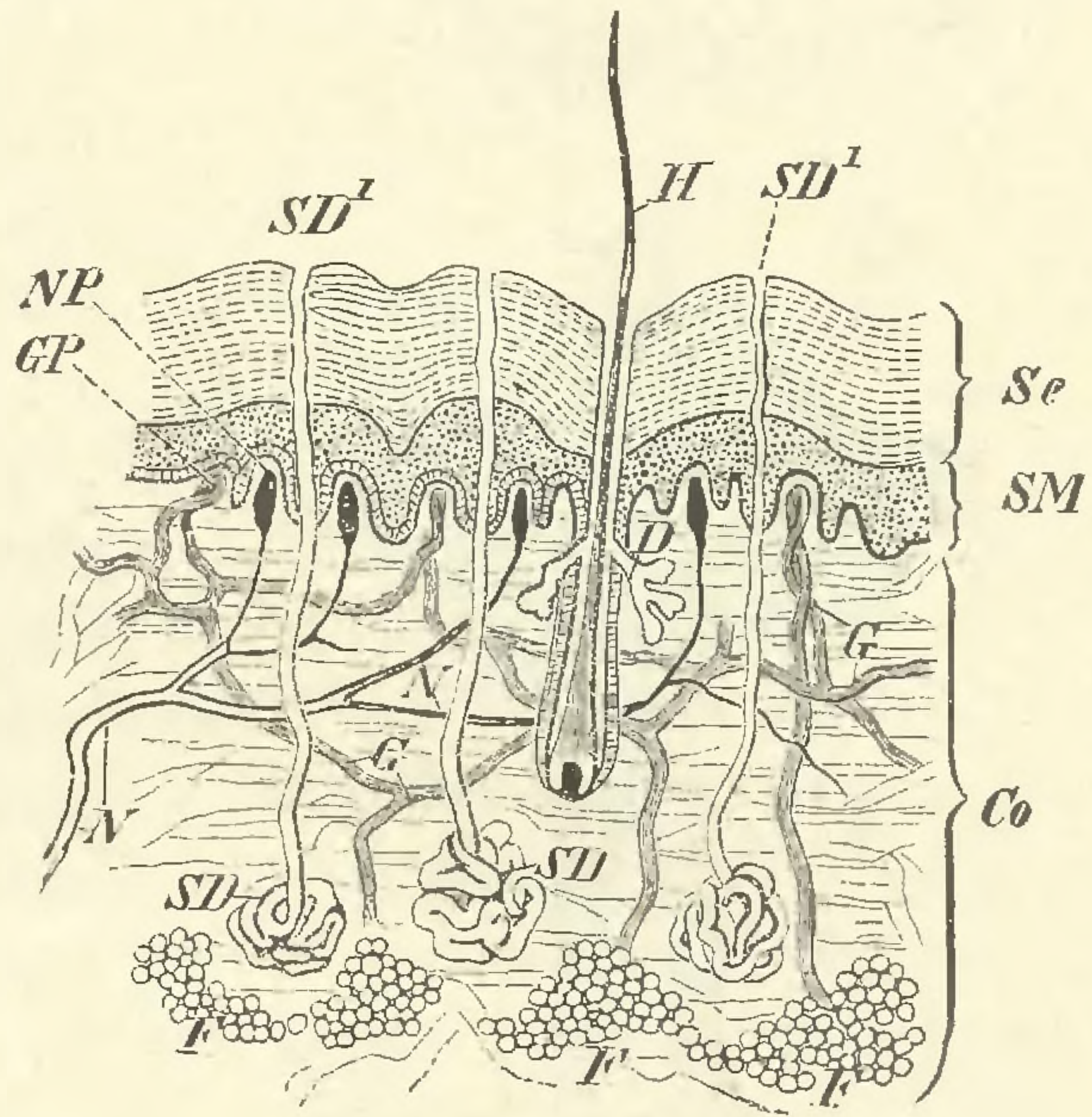


Рис. 104. Разрѣзь черезъ кожу человѣка. *Co*—*corium*; *D*—сальная железа; *F'*—подкожный жиръ; *G*—сосуды въ толщѣ *corium*; *GP*—сосудистыя петли; *H*—волось; *N*—нервы въ *corium*; *NP*—нервные сосочки; *SD*—потовыя железы; *SD'*—ихъ отверстія; *Se*—роговой слой; *SM*—Мальпигіевъ слой. Изъ Видерсгейма.

rium), въ которую открываются железы и въ которой вынашиваются яйца ¹⁾. У утконоса ничего подобнаго не наблюдается ²⁾.

Marsupium свойственъ самкамъ почти всѣхъ сумчатыхъ (*Marsupialia*) и его отверстіе направлено обыкновенно впередъ, а у самцовъ наблюдается въ видѣ рудиментарнаго органа лишь въ молодости.

¹⁾ Описывавшіяся ранѣе около млечныхъ железъ ехидны углубленія, или млечные карманы, повидимому, на самомъ дѣлѣ не существуютъ (Bresslau, 1906).

²⁾ Относительно утконоса Sixta (1899) сообщаетъ (по наблюденіямъ Toric), что дѣтеныши, которыхъ губы, какъ и у взрослого утконоса, одѣты клювомъ и которые не могутъ сосать, выдавливаютъ молоко клювомъ, причемъ оно стекаетъ въ желобокъ на срединной брюшной линіи матери, и оттуда лакуютъ.

У *Thylacinus* (сумчатый волкъ) это отверстіе посрединѣ сумки; у *Perameles*, *Choeropus* и *Notoryctes* (сумчатый кротъ) оно направлено назадъ; у *Didelphys dorsigera* (опоссумъ), вынашивающей дѣтенышей на спинѣ, сумка рудиментарна, а у *Murgescobius* (сумчатый муравьѣдъ) она вовсе отсутствуетъ. Развивается сумка сумчатыхъ, однако, иначе, чѣмъ сумка

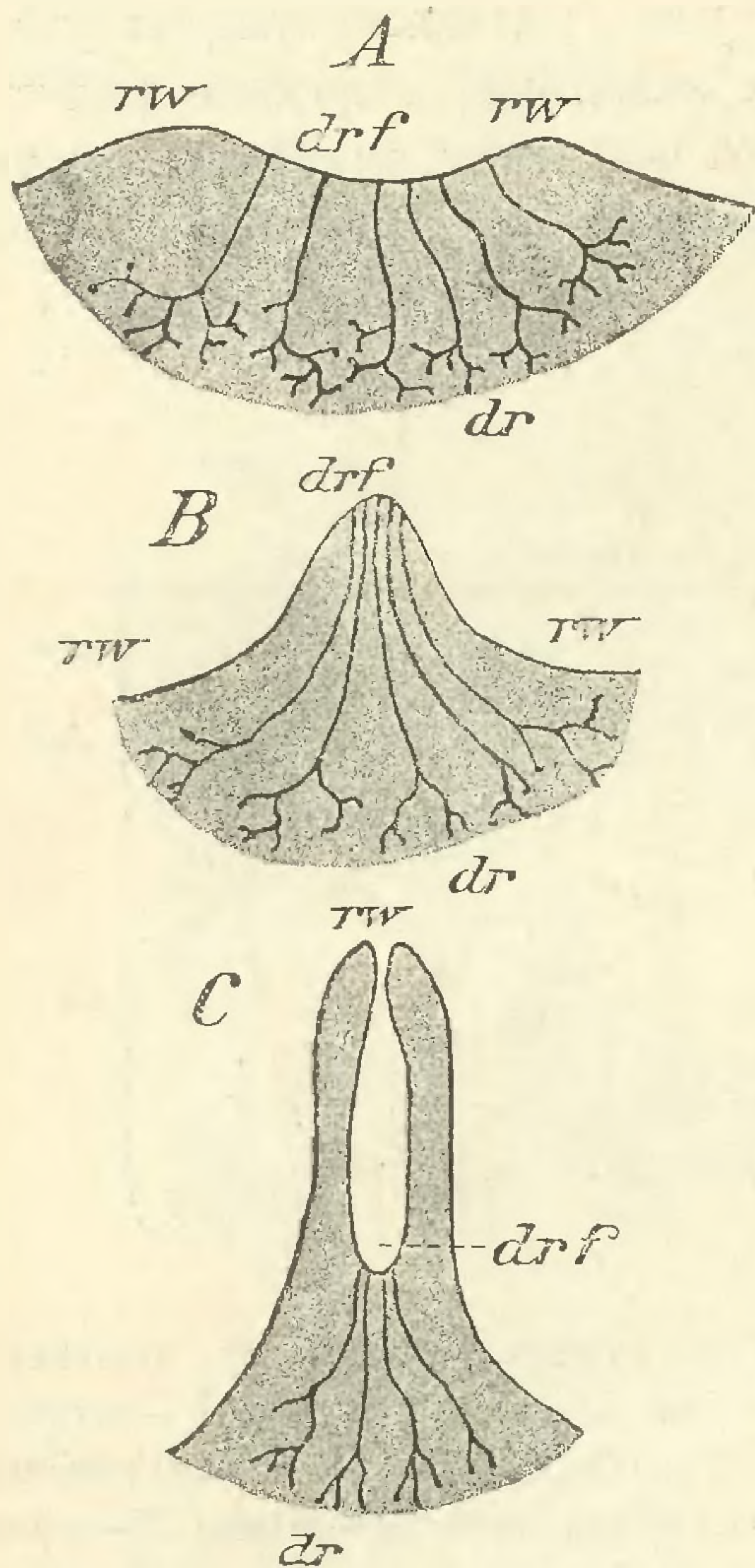


Рис. 105. Схема образованія сосцовъ по Гегенбауру (въ разрѣзѣ). *A*—индифферентная стадія; *B*—сосецъ перваго типа; *C*—сосецъ втораго типа. *dr*—железы; *drf*—железистое поле; *rw*—краевой валикъ.

или млечнаго кармана, приподнимаются и образуютъ собой сосокъ (рис. 105, *C*). Первый случай мы встрѣчаемъ у нѣкоторыхъ сумчатыхъ, а также и у грызуновъ, причемъ у тѣхъ и другихъ около сосца сохраняется карманъ, и сосецъ въ періодъ кормленія выпячивается изъ кармана, увеличивая свою поверхность на счетъ дна кармана. Точно такой же типъ образованія сосцовъ представляютъ полуобезьяны и приматы. Второй случай мы находимъ у хищниковъ, свиней, лошадей, жвачныхъ и тоже нѣкоторыхъ сумчатыхъ. Однако, означенная точка зрѣнія раздѣляется не всѣми. Нѣкоторые (Rein, 1882) считаютъ различіе между этими

ехидны, а именно въ видѣ двухъ боковыхъ складокъ (см. выше), и оба эти органа, несмотря на сходство ихъ функций, возникли, надо думать, независимо одинъ отъ другого.

Въ полость сумки у сумчатыхъ открываются и млечныя железы, которыя у всѣхъ млекопитающихъ, кромѣ яйцеродныхъ, являются альвеолярнаго типа и притомъ открываются не на поверхности железистаго поля, а на вершинѣ сосцовъ. У сумчатыхъ, у которыхъ собственная мускулатура железъ сохраняется только на протокахъ, млечныя железы подчинены дѣйствию произвольной мускулатуры. По сравненію съ ехидной у прочихъ млекопитающихъ наблюдаются слѣдующія отношенія. Та часть сосца, которая несетъ отверстія млечныхъ железъ (у мелкихъ грызуновъ единственное), соответствуетъ железистому полю (рис. 105, *A*), а самый сосокъ является новообразованіемъ и представляетъ приподнятый участокъ покрововъ, окружающихъ железистое поле, причемъ здѣсь возможны два случая: первый случай, когда сосецъ поднимается со дна углубленія, окруженнаго вальковатымъ утолщеніемъ кожи, или млечнаго кармана (рис. 105, *B*); второй—когда утолщенные края этого углубленія,

двумя типами сосцовъ не существеннымъ, рассматривая ихъ, какъ видоизмѣненіе одного и того же типа развитія (см. ниже). Число паръ сосцовъ и железъ бываетъ различно, и обыкновенно приблизительно соотвѣтствуетъ числу зародышей рождаемыхъ дѣтенышей. Располагаются они обыкновенно двумя парными рядами, тянущимися отъ подмышечной области до паховой. У сумчатыхъ встрѣчаются непарные сосцы и железы. У летучихъ мышей, приматовъ и сиреновыхъ остается лишь одна пара сосцовъ на груди, у китообразныхъ тоже одна пара, но въ паху около влагалища. Сосцы имѣются и у самцовъ, причемъ среди сумчатыхъ у однихъ самцы имѣютъ сосцы, а у другихъ—нѣтъ. Во всякомъ случаѣ, хотя железы яйцеродныхъ и живородящихъ млекопитающихъ построены различно, но тѣ и другія представляютъ видоизмѣненіе трубчатыхъ (т.-е. потовыхъ) железъ, тѣмъ болѣе, что у сумчатыхъ млечныя железы сохраняютъ на протокахъ свою мускулатуру, а у зародышей сумчатыхъ (Bresslau, 1904), а также и у зародышей плацентарныхъ, а именно даже у человѣка (Brouha, 1905), наблюдается связь зачатковъ железъ съ волосными сумками, какую мы видѣли у яйцеродныхъ въ теченіе всей жизни. У сумчатыхъ мать помогаетъ кормленію, выдавливая молоко дѣйствіемъ мышцъ. Прикрывая собой млечныя железы, проходитъ особая мышца (*m. compressor mammae*), представляющая собой обособившуюся часть *m. transversus abdominis*. Мышца эта своей сухожильной, обращенной къ срединной линіи, частью сходится съ мышцей

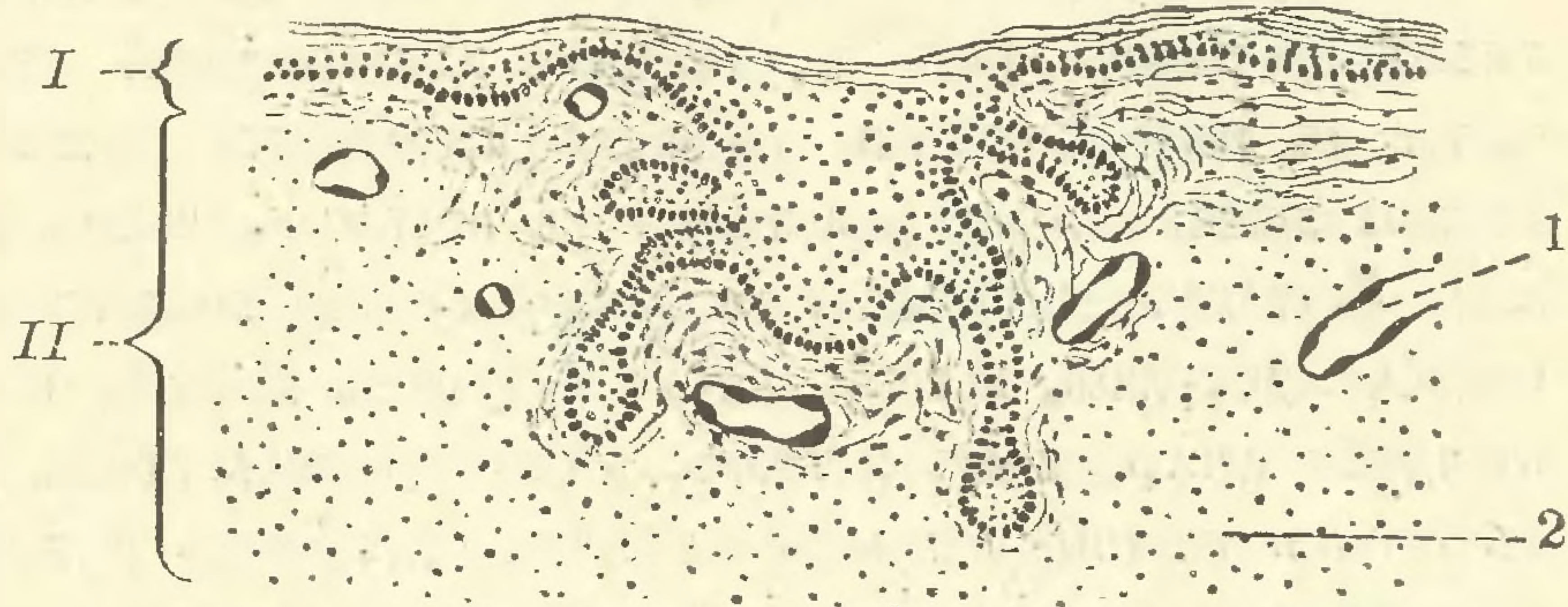


Рис. 106. Разрѣзъ черезъ зачатокъ млечной железы у человѣческаго зародыша въ видѣ набуханія эпидермиса (I), дающаго отпрыски въ *corium* (II), въ которомъ развиваются сосуды (1) и соединительно-тканная основа, или строма, железы (2). По Башу.

противоположной стороны. Сокращеніемъ этихъ мускуловъ млечныя железы придавливаются къ скелетнымъ частямъ, и молоко выпрыскивается въ ротъ зародыша. Точно также и у китообразныхъ въ началѣ кормленія дѣтенышъ не мо-

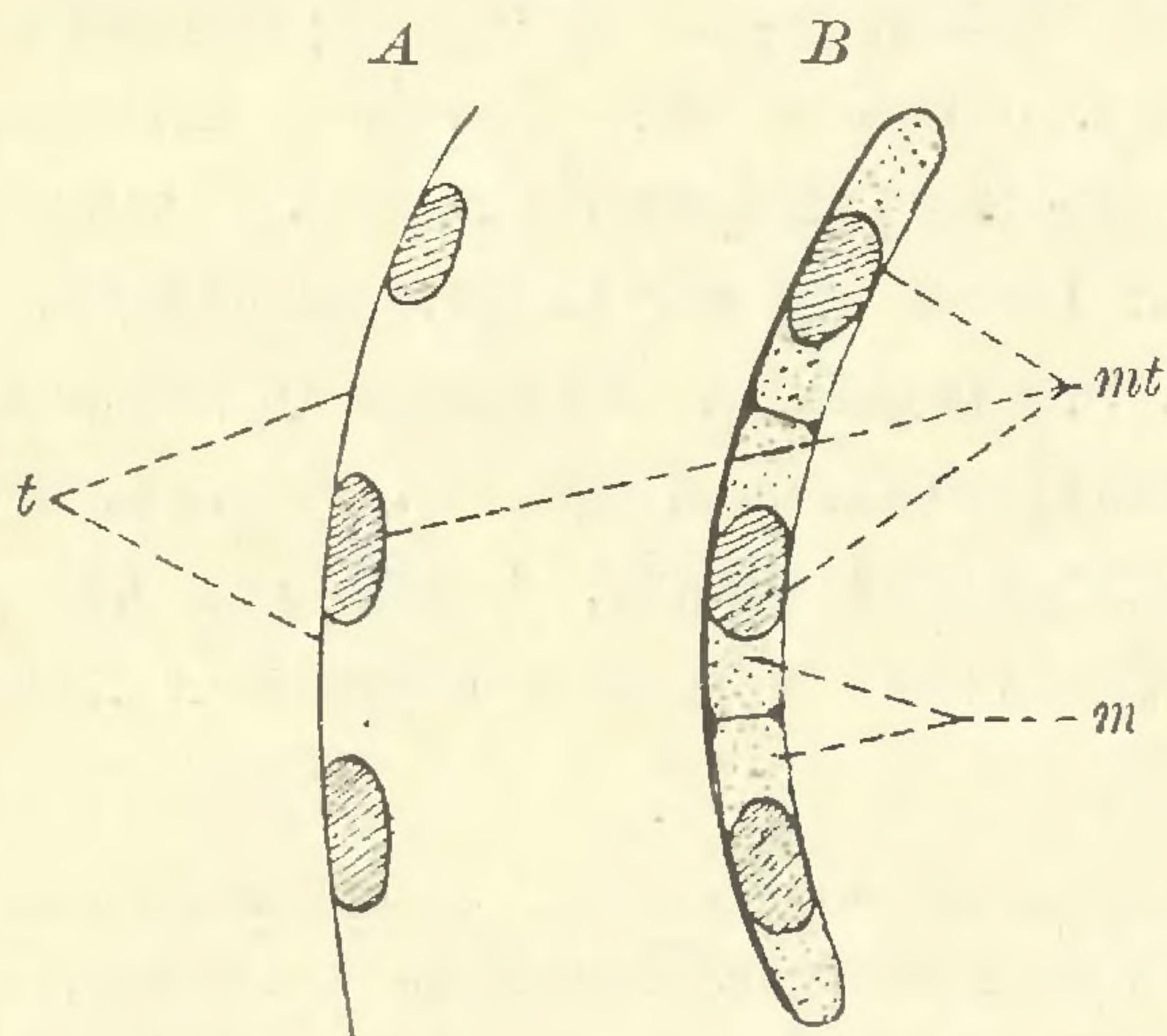


Рис. 107. Схема образованія *marsupium* у сумчатыхъ: А — по Клаачу, В — по Бреслау. *m*—полость сумки (млечная линія по Бреслау); *mt*—млечные карманы; *t*—складка, ограничивающая сумку (млечная линія по Клаачу). По Бреслау.

У летучихъ мышей, приматовъ и сиреновыхъ остается лишь одна пара сосцовъ на груди, у китообразныхъ тоже одна пара, но въ паху около влагалища. Сосцы имѣются и у самцовъ, причемъ среди сумчатыхъ у однихъ самцы имѣютъ сосцы, а у другихъ—нѣтъ. Во всякомъ случаѣ, хотя железы яйцеродныхъ и живородящихъ млекопитающихъ построены различно, но тѣ и другія представляютъ видоизмѣненіе трубчатыхъ (т.-е. потовыхъ) железъ, тѣмъ болѣе, что у сумчатыхъ млечныя железы сохраняютъ на протокахъ свою мускулатуру, а у зародышей сумчатыхъ (Bresslau, 1904), а также и у зародышей плацентарныхъ, а именно даже у человѣка (Brouha, 1905), наблюдается связь зачатковъ железъ съ волосными сумками, какую мы видѣли у яйцеродныхъ въ теченіе всей жизни. У сумчатыхъ мать помогаетъ кормленію, выдавливая молоко дѣйствіемъ мышцъ. Прикрывая собой млечныя железы, проходитъ особая мышца (*m. compressor mammae*), представляющая собой обособившуюся часть *m. transversus abdominis*. Мышца эта своей сухожильной, обращенной къ срединной линіи, частью сходится съ мышцей

противоположной стороны. Сокращеніемъ этихъ мускуловъ млечныя железы придавливаются къ скелетнымъ частямъ, и молоко выпрыскивается въ ротъ зародыша. Точно также и у китообразныхъ въ началѣ кормленія дѣтенышъ не мо-

жетъ сосать, и молоко выпрыскивается матерью при помощи той же мышцы (*compressor mammae*).

Отмѣтимъ, что первоначальная закладка млечныхъ железъ какъ у нѣкоторыхъ сумчатыхъ, такъ и у многихъ плацентарныхъ млекопитающихъ обозначается съ каждой стороны въ видѣ продольнаго эпителиальнаго утолщенія — млечной линіи, которая разбивается на отдѣльные зачатки, сообразно числу железъ. Первоначальный зачатокъ каждой железы является въ видѣ плотнаго набуханія эпидермиса, которое потомъ получаетъ полость, вслѣдствіе ороговѣнія и отпаденія центральныхъ клѣтокъ, а отъ глубокихъ слоевъ набуханія виѣдряются въ *corium* плотные отпрыски — зачатки отдѣльныхъ железокъ (рис. 106). Пустота зачатка представляетъ собой млечный карманъ, который и даетъ начало сосцу. Если процессъ разрушенія центральныхъ клѣтокъ идетъ далеко, и возникающая при этомъ полость сильно выражена, то получается второй случай образованія сосцовъ; если же этотъ процессъ выраженъ слабо и полость мала, то получается первый случай развитія сосцовъ. Такимъ образомъ, различіе между обоими типами сосцовъ вовсе не такъ глубоко. Такъ какъ сами железы возникаютъ въ видѣ плотныхъ эпителиальныхъ набуханій, то центральныя клѣтки зачатка при образованіи въ немъ полости подвергаются перерожденію и образуютъ выдѣляемое вскорѣ послѣ рожденія, а также при наступленіи половой зрѣлости (какъ у мальчиковъ, такъ и у дѣвочекъ) дѣвичье молоко, или молозиво (*colostrum*). Хотя у приматовъ число железъ это низводится до одной пары, но по наблюденіямъ надъ человѣческими зародышами, а равно и зародышами другихъ млекопитающихъ, число паръ зачатковъ, на которые разбивается млечная линія, сначала значительно больше. Этимъ и объясняются аномальные случаи излишнихъ сосцовъ (гипертелія) и железъ (гипермастія), какъ у самокъ и женщинъ, такъ и у самцовъ и мужчинъ. Сосцы эти могутъ быть расположены на всемъ протяженіи млечной линіи, т.-е. отъ подмышечной области до паховой, но иногда, впрочемъ, встрѣчаются на спинѣ, локтяхъ и другихъ мѣстахъ. Въ послѣднемъ случаѣ мы имѣемъ дѣло съ гетеротопіей органа. Отмѣтимъ, что у лошади одинъ сосецъ соответствуетъ двумъ сосцамъ коровы и образуется чрезъ слияніе двухъ зачатковъ (Profé, 1898).

Клаатчъ (Klaatsch, 1893) высказалъ предположеніе, что складки, составляющія *marsupium* сумчатыхъ, образовались черезъ слияніе краевъ млечныхъ кармановъ и что млечная линія представляетъ собой остатокъ двухъ боковыхъ складокъ *marsupium* (рис. 107, А). Это предположеніе во всякомъ случаѣ нуждается въ нѣкоторой поправкѣ, внесенной Бреслау (Bresslau, 1902; рис. 107, В), показавшимъ присутствіе гомолога млечной линіи и у сумчатыхъ.

Marsupium сумчатыхъ можетъ быть разсматриваемъ, какъ результатъ слиянія отдѣльныхъ окружающихъ сосцы млечныхъ кармановъ, а млечная линія представляетъ собой рудиментъ не только складки, образующей стѣнку *marsupium*, но всего *marsupium*, т.-е. совокупности млечныхъ кармановъ правой или лѣвой стороны, и лишь только наружный край млечной линіи можно считать соответствующимъ складкѣ, образующей стѣнку *marsupium*. У самцовъ нѣкоторыхъ сумчатыхъ описываются на брюшной поверхности складки, считаемыя за рудиментъ сумки. Мошонку самцовъ сумчатыхъ, лежащую у нихъ впереди *penis*, нѣкоторые также разсматриваютъ, какъ гомологъ сумки. Точно также, какъ рудименты сумки, описы-

ваются нѣкоторыми у насѣкомоядныхъ и полуобезьянъ складки на брюшной поверхности (одна задняя и иногда еще двѣ боковыхъ; Ruge, 1892 и Beddard, 1902), но достовѣрность этого сравненія недостаточно еще выяснена. Во всякомъ случаѣ, у плацентарныхъ иногда остается мускуль, соответствующій мускулу замыкателю (сфинктеру) сумки, причемъ у самцовъ этотъ мускуль, повидимому, даетъ *m. protractor praeputii penis*.

Челюсти ехидны и утконоса одѣты роговымъ клювомъ. Затѣмъ нѣкоторыя млекопитающія имѣютъ роговыя чешуи. У панголина (*Manis*) изъ неполнозубыхъ онѣ покрываютъ все тѣло, у нѣкоторыхъ млекопитающихъ чешуи наблюдаются на хвостѣ: у бобра (*Castor*), выхуоли (*Myogale*), двуутробки, (*Didelphys*) и др. Нѣкоторыя неполнозубыя, а именно броненосцы (*Dasy-*

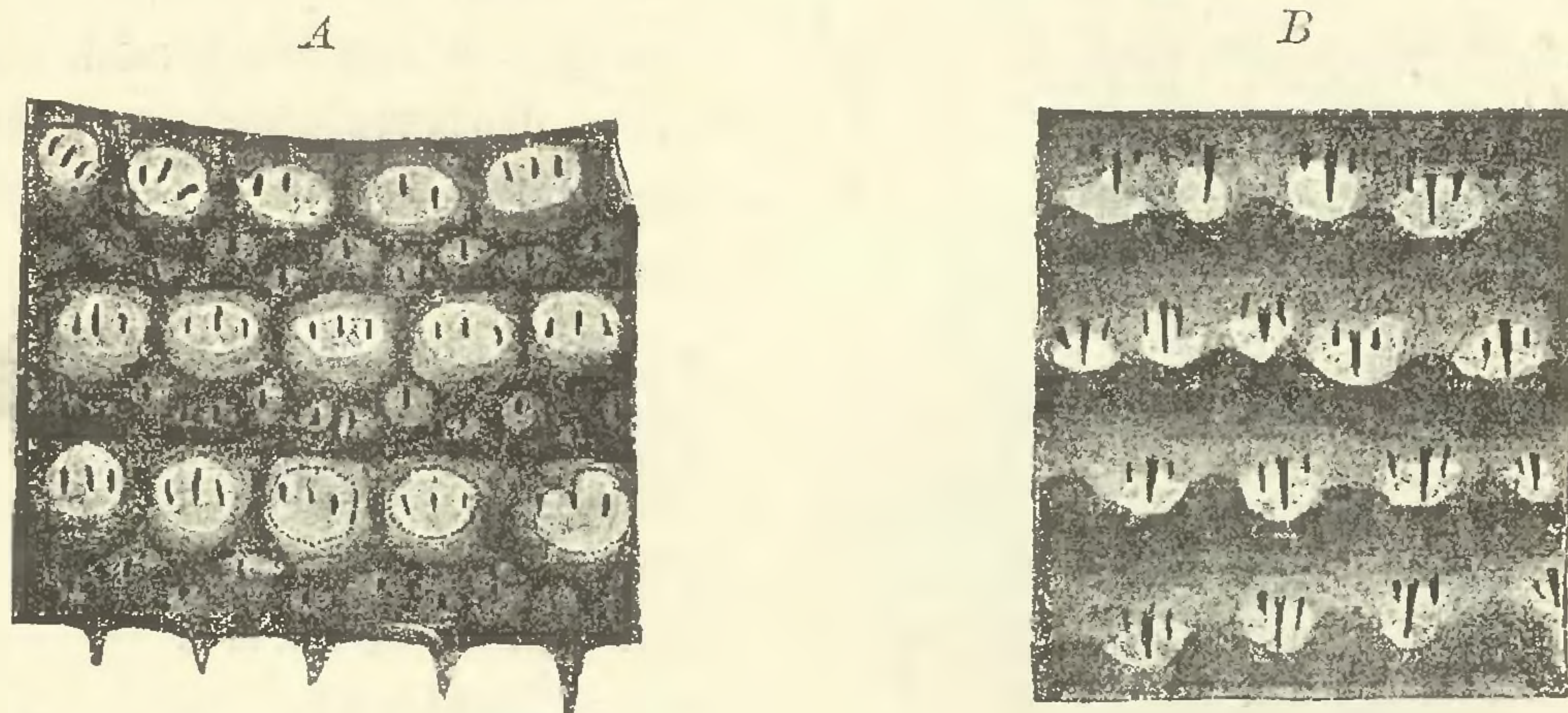


Рис. 108. *A*—кожа голени зародыша броненосца (*Dasyurus novemcinctus*). Видны поперечные ряды большихъ и малыхъ чешуй, несущихъ большія по 3, а малыя по 1, рѣже по 2, волоса. *B*—кожа спины зародыша насѣкомояднаго *Centetes* съ провизорными чешуями, несущими по три волоса. По Эмери.

rodidae) и ископаемый *Glyptodon* имѣютъ, кромѣ роговыхъ пластинокъ, еще и костныя пластинки въ кожѣ (головы, туловища и хвоста), при чемъ у броненосцевъ на туловищѣ онѣ расположены поперечными поясами и соединены подвижно, а у *Glyptodon*—были соединены неподвижно. Слѣды чешуйчатого покрова въ видѣ утолщеній кожи наблюдаются на спинной сторонѣ китообразныхъ (у *Neomeris phocaenoides* въ видѣ четверугольныхъ утолщеній съ бугорками, у *Phocaena*—въ видѣ бугорковъ), а равно въ видѣ провизорныхъ образований у насѣкомоядныхъ (на хвостѣ мадагаскарскаго *Centetes*; рис. 108, *B*). Одновременно съ чешуйчатымъ покровомъ можетъ присутствовать и волосная, при чемъ обыкновенно волосы у взрослого животного сидятъ между чешуями. Что касается до строенія **волоса** (рис. 109), то онъ позволяетъ отличить двѣ части: нижнюю, глубокосидящую и расширенную часть, или луковицу, и верхнюю—стержень. Луковица и нижняя часть стержня сидитъ въ углубленіи кожи—волосной сумкѣ, въ которую открываются и сальныя железы, если ими волосъ снабженъ. Въ сумкѣ волоса можно отличить: соединительно-тканый наружный мѣшокъ, затѣмъ наружное влагалище, коего эпителиальная часть представляетъ собой непосредственное продолженіе эпидермиса, и, наконецъ, внутреннее влагалище, представляющее собой какъ-бы заворотъ эпителиальныхъ

слоевъ наружнаго влагалища на поверхность стержня. Наружное влагалище состоитъ изъ наружнаго ряда цилиндрическихъ клѣтокъ, средняго слоя округлыхъ

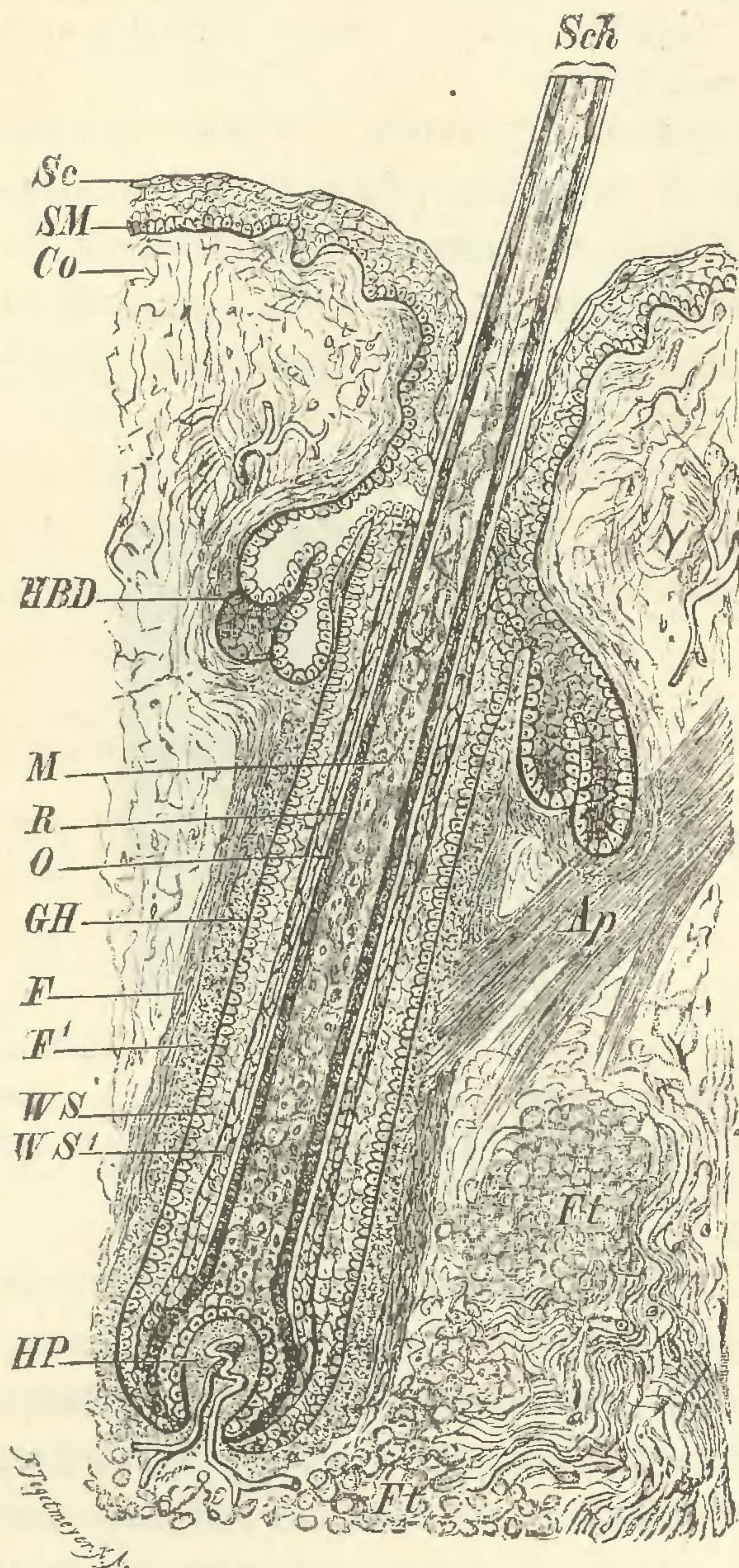


Рис. 109. Строеіе волоса *Sch*; *Sc* — роговой слой; *SM* — Мальпигіевъ слой; *Co* — *corium*; *HBD* — сальная железка; *M* — сердцевина волоса; *R* — его корковое вещество; *O* — его верхняя кожица; *GH* — основная перепонка; *F* и *F'* — соединительно-тканная части сумки; *WS* и *WS'* — наружное и внутреннее влагалище; *HP* — сосочекъ волоса; *Ft* — подкожный жиръ; *Ap* — *arrectores pili*. Изъ Видерстейма.

клѣтокъ и внутренняго ряда плоскихъ клѣтокъ. Эти слои составляютъ продолженіе соответствующихъ слоевъ мальпигіева и рогового слоевъ кожи. Во внутреннемъ влагалищѣ можно отличить два слоя клѣтокъ: внутренній (Гекслевскій слой) и средній (Генлевскій слой) и еще внутренній, непосредственно прилежащій къ волосу слой плоскихъ клѣтокъ (кутикулу влагалища). Со дна волосной сумки вдается содержащій сосуды сосочекъ *corium (pulpa)*, на которомъ и сидитъ луковица, состоящая изъ однородныхъ, индифферентныхъ элементовъ. Но далѣе отъ сосочка въ стержнѣ можно отличить три слоя: поверхностный — изъ одного слоя черепицеобразно налегающихъ другъ на друга клѣтокъ и образующій верхнюю кожицу, называемую иногда кутикулой волоса; средній — изъ клѣтокъ, вытянутыхъ по продольной оси волоса и образующихъ корковое вещество волоса; центральный — изъ клѣтокъ, вытянутыхъ по поперечной оси волоса и образующихъ его сердцевину. Впрочемъ, встрѣчаются волосы и безъ сердцевиннаго вещества. Въ сердцевинномъ веществѣ волоса встрѣчаются пузырьки воздуха, а въ корковомъ — пигментъ, развивающійся въ самихъ клѣткахъ этого слоя, а не заносимый сюда странствующими мезодермическими клѣтками, какъ ранѣе думали. Клѣтки волоса, а иногда и влагалища, ороговѣваютъ. Мечниковъ

(1901) доказываетъ, что при сѣдѣніи клѣтки сердцевиннаго вещества частью превращаются въ фагоциты и поѣдаютъ пигментъ, а выходя изъ волоса въ кожу — уносятъ его. Точно такой же процессъ описывается при измѣненіи окраски.

на зиму у зайца бѣляка (*Lepus variabilis*), бѣлки (*Sciurus*) и др. и даже у птицъ, напр., у бѣлой куропатки (*Lagopus albus*). Однако, другіе изслѣдователи держатся того мнѣнія, что сѣдѣніе обусловливается или смѣной волосъ, а именно пигментированныхъ — непигментированными, или же видоизмѣненіемъ роста, а именно вмѣсто пигментированныхъ частей начинаютъ расти непигментированныя (Stieda, 1910).

Когда волосъ перестаетъ расти, то, вслѣдствіе размноженія клѣтокъ коркового слоя, его луковица превращается въ плотное ороговѣвшее утолщеніе (замкнутую луковицу) и спадаетъ съ сосочка, а новый замѣщающій его волосъ возникаетъ на другомъ сосочкѣ, образуемомъ однако изъ старой волосной сумки (см. ниже). Волосы сидятъ наклонно къ поверхности кожи и къ ихъ сумкамъ подходят изъ верхнихъ слоевъ *corium* пучки гладкихъ мышцъ (*arrectores pilorum*), обуславливающіе выпрямленіе и слабое приподниманіе волосъ (рис. 109).

Подобно тому, какъ въ кожномъ покровѣ птицъ мы различаемъ перья и пухъ, такъ и у многихъ млекопитающихъ можно различить шерсть и подшерстокъ, при чемъ элементы первой и второго очень часто различнаго цвѣта. Въ другихъ случаяхъ всѣ волосы одинаковаго свойства. Какъ на особую модификацію волосъ нужно, между прочимъ, указать на щетины (кабанъ, барсукъ) и иглы (дикообразъ, ежъ, ехидна). Отъ волосъ иглы отличаются тѣмъ, что ихъ корковое вещество образуетъ по направленію къ сердцевинѣ продольные выступы; кромѣ того волосы обыкновенно эластичны, гибки, тонки, иглы же плотны, толсты и почти не могутъ сгибаться; щетины въ этомъ отношеніи занимаютъ середину. Такъ-называемые осязательные волосы (*Sinushaaren*), образующіе усы на верхней губѣ многихъ млекопитающихъ и отсутствующіе у человѣка, характеризуются обиліемъ подходящихъ нервныхъ вѣтвей (тройничнаго нерва) и присутствіемъ венозныхъ лакунъ кругомъ ихъ мѣшка. Волосы бываютъ иногда очень рѣдки и немногочисленны (носороги, слоны, бегемоты, сиреновые), а у китообразныхъ волосы имѣются лишь на головѣ (у *Mystacoceti*) или въ видѣ немногихъ щетинокъ на верхней губѣ, да и то обыкновенно лишь въ эмбриональномъ состояніи. Впрочемъ, иногда у китообразныхъ немногочисленные волосы сохраняются и у *Odontoceti*. Такъ имѣются волосы на тѣлѣ у прѣсноводнаго дельфина *Inia* и на головѣ обыкновеннаго дельфина (*Delphinus delphis*) (Kükenthal, 1909). Физиологическую роль волосъ — защищать животное отъ потери внутренней теплоты — принимаетъ на себя въ случаѣ ихъ отсутствія или необычайно утолщенный слой эпидермиса, или (у *Cetacea*) — особый слой подкожнаго жира, или ворвань.

Во всякомъ случаѣ исчезновеніе или ослабленіе волосяного покрова представляетъ позднѣйшее явленіе. У сиреновыхъ въ эмбриональномъ состояніи наблюдаются зачатки волосъ болѣе многочисленныхъ, чѣмъ у взрослой формы, причемъ эти зачатки превращаются въ эпителиальные сосочки. Вообще млекопитающимъ свойственна смѣна зародышеваго волосяного покрова (*lanugo foetalis*) и она совершается въ значительной мѣрѣ еще во время утробной жизни. У человѣка въ эмбриональномъ состояніи наблюдается волосяной покровъ, одѣвающий почти все тѣло, не исключая и лица. Нормальнымъ образомъ покровъ этотъ спадаетъ, но въ аномальныхъ случаяхъ онъ можетъ удерживаться и во взросломъ состояніи (волосатые люди; Ecker, 1878; Brandt, 1889 и 1897).

Первый зачатокъ волоса возникаетъ не въ *corium*, какъ это наблюдается при закладкѣ зачатковъ чешуи и пера, а въ эпидермисѣ, причемъ зачатокъ этотъ иногда имѣетъ форму кучки цилиндрическихъ клѣтокъ, достигающихъ однимъ концомъ до *corium*, а другимъ выходящихъ на поверхность (Mauger,

1892—3). Въ такомъ видѣ этотъ зачатокъ напоминаетъ зачатокъ органовъ кожного чувства рыбъ и водныхъ амфибій (см. главу VIII). Подъ этимъ зачаткомъ въ *corium* залагается кучка клѣтокъ — будущій волосной сосочекъ и

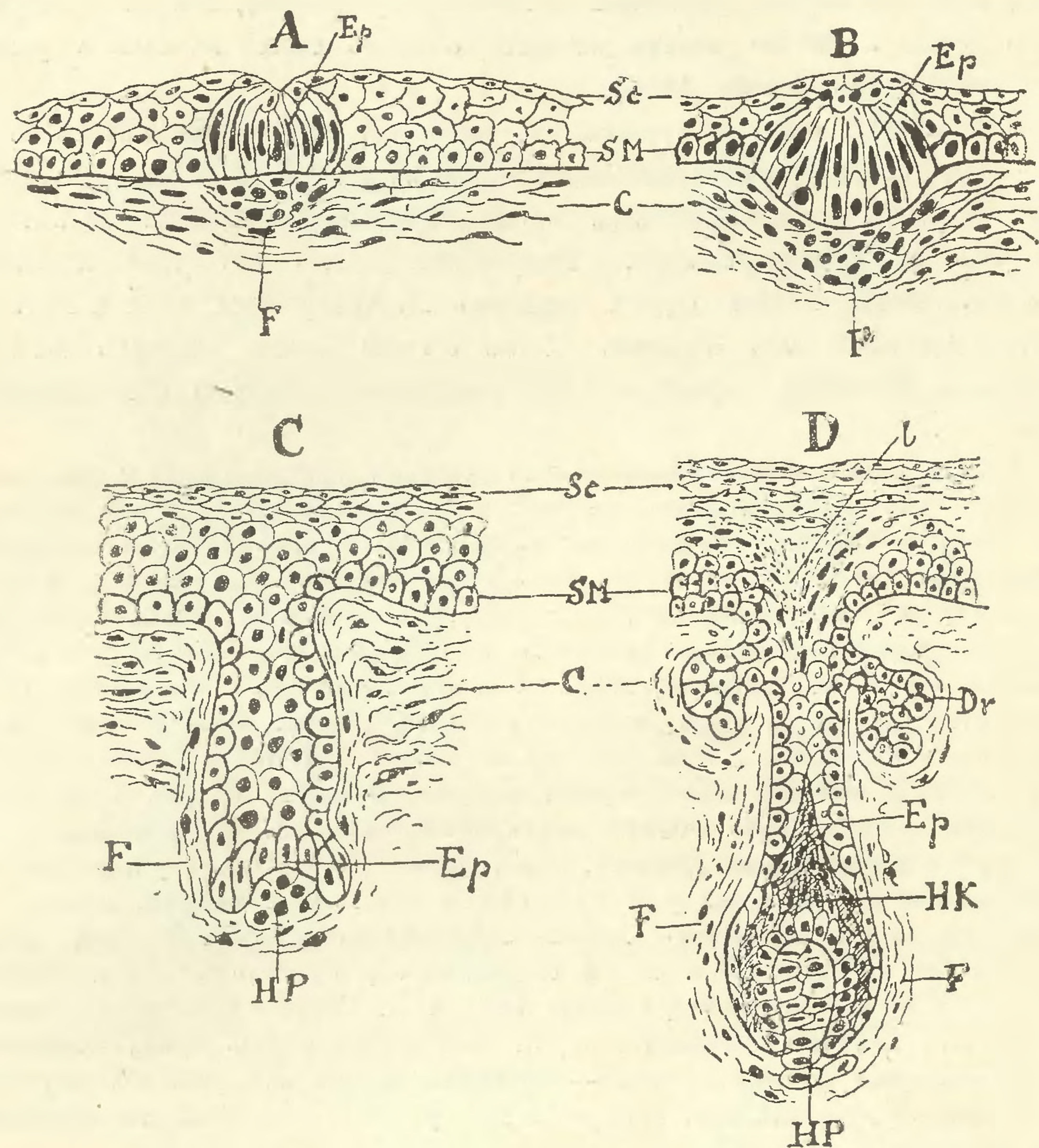


Рис. 110. Четыре стадіи развитія волоса (A, B, C, D). C—*corium*; Dr — зачатокъ сальныхъ железъ; Er — эпителиальный зачатокъ, образованный Мальпигіевымъ слоемъ — SM; F—волосной мѣшокъ; НК — зачатокъ волоса; Нр — волосной сосочекъ; Sc—роговой слой.

Изъ Видерсгейма по Мауреру.

волосной мѣшокъ (рис. 110, A и B). Затѣмъ, зачатокъ углубляется въ *corium*, клѣтки его размножаются, причемъ периферическія сохраняютъ цилиндрическую форму, и мало-по-малу обособляются въ немъ слои: наружный — зачатокъ наружнаго и внутренняго влагалища и внутренній — зачатокъ волоса, сидящій на врастающемъ въ дно зачатка сосочкѣ *corium*, около котораго долгое время наблюдаются цилиндрическія клѣтки. Потомъ зачатокъ волоса пробивается наружу, а насчетъ периферическихъ клѣтокъ наружнаго влагалища возникаютъ

первоначально плотные зачатки сальныхъ железъ. На обращенной къзади сторонѣ волосного зачатка имѣется небольшой валикъ, или точнѣе плотное набуханіе, который потомъ подраздѣляется на два зачатка: верхній — вышеупомянутый зачатокъ сальной железы и нижній — зачатокъ будущаго замѣстителя. Этотъ послѣдній зачатокъ потомъ вдается въ *corium* въ видѣ эпидермическаго отростка, представляя собой зачатокъ и влагалища, и самаго волоса, замѣщающаго прежній, а на днѣ этого зачатка изъ *corium* вдается сосочекъ. При смѣнѣ волосъ старое влагалище значительно укорачивается (Stieda, 1910).

Вообще волосные зачатки могутъ размножаться, давая отпрыски, обыкновенно въ той части, гдѣ волосная сумка переходитъ въ наружный покровъ и такимъ образомъ одинъ зачатокъ можетъ дать начало цѣлой группѣ волосъ. Въ этомъ отношеніи тоже сказывается сходство съ зачатками органовъ кожного чувства, способными къ такому же размноженію.

Сходство перваго зачатка волоса съ зачатками органовъ кожного чувства дало поводъ Мауреру высказать предположеніе, что волосы представляютъ собой видоизмѣненіе означенныхъ органовъ. Самый органъ съ его опорными и покровными клѣтками приравниваютъ волосу, а окружающія его эпидермическія клѣтки элементамъ влагалища. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ дѣйствительно замѣчается ороговѣніе опорныхъ клѣтокъ кожныхъ органовъ и даже смѣна такихъ ороговѣвшихъ органовъ новообразующимися (см. главу VIII). Присоединеніе къ волосу сальной железы представляетъ, по этой гипотезѣ, позднѣйшее явленіе. Возраженія, которыя были сдѣланы противъ этой гипотезы, сводятся къ тому, что органы чувствъ кромѣ мелкихъ нервныхъ вѣтокъ, подходящихъ и къ сумкѣ волоса, имѣютъ всегда главный нервъ, идущій къ перципирующимъ клѣткамъ и совершенно отсутствующій въ волосѣ. Затѣмъ ближайшими предками млекопитающихъ являются ископаемая рептилія, а не амфибія, а у рептилій органы кожного чувства, послужившіе для сравненія, являются въ весьма редуцированной формѣ и, слѣд., при этомъ сравненіи приходится перескочить рептилій. Еще болѣе скачокъ дѣлаютъ защитники гипотезы, сравнивающей волосъ съ плакоидной чешуей (О. Гертвигъ, 1888; А. Брандтъ, 1900). Костные чешуи отсутствуютъ не только у рептилій, но и у амфибій, и мы должны допустить, что онѣ, исчезнувъ у этихъ формъ, вновь появились въ видоизмѣненной формѣ у млекопитающихъ.

Наиболѣе вѣроятнымъ все-таки намъ представляется старое сравненіе Лейдига волосъ съ бедренными порами ящерицъ (стр. 67).

Волосную сумку можно разсматривать, какъ зачатокъ железы, которой одна часть сохранила типичную железистую функцію въ видѣ сальной железы, а другая — выдѣляетъ волосъ въ видѣ скопленія ороговѣвшихъ клѣтокъ, напоминающаго выдѣленія железъ бедренныхъ поръ. Во всякомъ случаѣ предки млекопитающихъ имѣли чешуйчатый покровъ. Такъ у зародышей броненосцевъ (*Dasyurus*) и у насѣкомояднаго *Centetes*, у котораго на хвостѣ имѣются провизорныя чешуи (рис. 108), каждая чешуя несетъ по 3 волоска (иногда по 2 или даже по 1). Одни думаютъ, что волосы возникли на поверхности чешуй, и, если наблюдается, что, напр., у броненосцевъ они сидятъ между чешуями, а не на чешуяхъ, то это позднѣйшее явленіе. По другимъ (Römers, Loweg, 1900) волосы съ самаго своего возникновенія сидѣли позади задняго свободнаго края чешуй. Интересно отмѣтить, что расположеніе волосъ группами сохранилось у многихъ млекопитающихъ, утратившихъ совершенно чешуйчатый покровъ (Emeru, 1893; de Meijere, 1894). При этомъ расположеніе группами, конечно, можетъ подвергаться различнымъ измѣненіямъ, хотя часто сохраняется расположеніе волосъ по три въ группѣ. У ехидны средней волосъ каждой группы превращается въ иглу. Иногда группа состоитъ изъ центрального волоса и многихъ периферическихъ. Иногда группы соединяются вмѣстѣ по нѣскольку или же отъ каждой группы остается одинъ центральный волосъ. Иногда боковые волосы,

а въ другихъ случаяхъ и центральный, могутъ замѣщаться пучкомъ волосъ, сидящимъ въ общей сумкѣ. Вообще, вслѣдствіе размноженія уже имѣющихся зачатковъ или вслѣдствіе возникновенія новыхъ, групповое расположеніе можетъ подвергнуться различнымъ видоизмѣненіямъ и перейти въ равномерное. У гориллы въ составъ группы входятъ 6 — 7 волосъ, а у шимпанзе и человѣка—тоже мѣстами наблюдаются группы изъ 3, а также 2 и 5 волосъ, но въ большинствѣ случаевъ у этихъ послѣднихъ распределеніе волосъ равномерное. Но у четырехмѣсячнаго человѣческаго зародыша зачатки волосъ расположены явственными группами изъ 3 и 5 волосъ, причемъ средній волосъ больше другихъ.

Къ числу **роговыхъ образованій** у млекопитающихъ относится клювъ ехидны и утконоса, рогъ носорога, копыта, когти и ногти, а также верхній слой нѣкоторыхъ роговъ.

Рогъ носорога (у нѣкоторыхъ видовъ два непарныхъ рога) является чисто роговымъ образованіемъ и представляетъ собой совокупность полыхъ роговыхъ столбиковъ, расположенныхъ соотвѣтственно сосочкамъ *corium*. Кожа на томъ

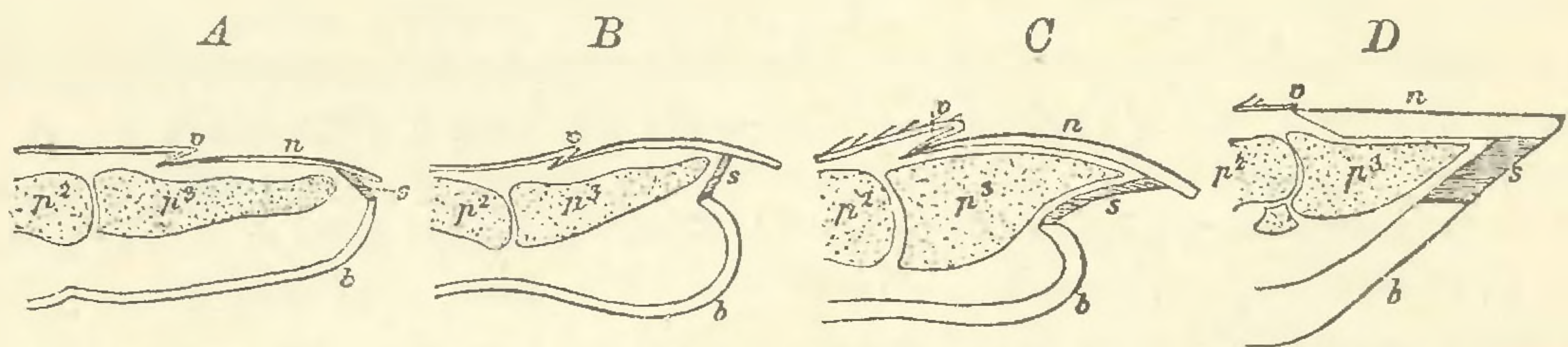


Рис. 111. Продольный разрѣзъ черезъ палецъ: *A* — человѣка, *B* — обезьяны, *C* — хищника, *D* — лошади. *b* — подушечка; *n* — когтевая или ногтевая пластинка; *p²*, *p³* — послѣдній и предпослѣдній суставы пальца; *s* — подошвенная пластинка; *v* — когтевой или ногтевой валикъ.

Изъ Боаса.

мѣстѣ, гдѣ сидитъ рогъ, прирастаетъ къ надкостницѣ носовыхъ или лобныхъ костей, оставляя на нихъ явственный слѣдъ срастанія. Такой же непарный рогъ имѣетъ одна порода быковъ (*Bos triseros* въ Сенегамбѣ). Подобныя же образованія встрѣчаются и на другихъ частяхъ кожи носорога и другихъ млекопитающихъ, а какъ аномалія могутъ возникать и на кожѣ человѣка *), при чемъ кожа въ этомъ мѣстѣ можетъ также прирастать къ надкостницѣ ближайшей кости. Мы видѣли, что коготь возникаетъ у амфибій въ видѣ рогового чехлика на концѣ пальцевъ и даже приобретаетъ характерный для него изгибъ. Уже у крокодила, а равно и у млекопитающихъ, въ когтѣ можно отличить двѣ части: верхнюю стѣнку — выпуклую и болѣе твердую, или когтевую пластинку, и нижнюю стѣнку — вогнутую, болѣе рыхлую, или подошвенную пластинку. Сверху когтя у основанія когтевой пластинки выступаетъ кожистая оторочка — когтевой валикъ, а снизу за основаніемъ подошвенной пластинки выступаетъ подушечка пальца. Сравнивъ продольные разрѣзы когтей хищника съ таковыми ногтями приматовъ (рис. 111), мы видимъ, что въ ногтѣ находятся тѣ же самыя части, но только

*) Въ видѣ аномаліи наблюдаемое у человѣка и другихъ млекопитающихъ (напр. у телятъ) сильное развитіе рогового слоя, съ образованіемъ пластинокъ различной величины и неправильной формы, носитъ названіе ихтиоза (*Ichthyosis*), каковое названіе является совершенно нерациональнымъ, пбо рыбы (*ichthyon*) вовсе лишены рогового слоя.

подошвенная пластинка низведена на небольшой участок рыхлой роговой ткани, соединяющей когтевую пластинку съ подушечкой и особенно сильно редуциро-

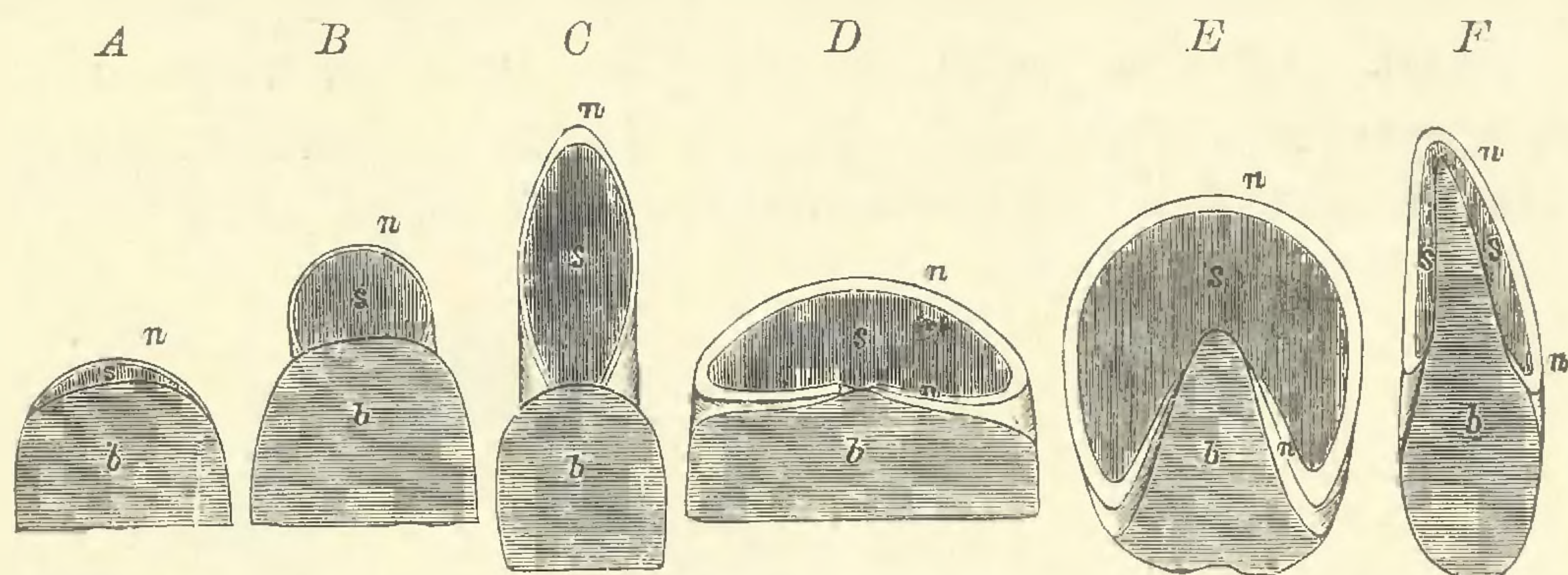


Рис. 112. Конецъ пальца снизу: *A* — человека, *B* — обезьяны, *C* — хищника, *D* — носорога, *E* — лошади, *F* — оленя; полусхематично. *b* — подушечка; *n* — край когтевой пластинки; *s* — подошвенная пластинка. Изъ Боаса.

ванный у человека. Сравнивая коготь съ копытомъ лошади (рис. 112), мы видимъ, что стѣнка копыта соотвѣтствуетъ когтевой пластинкѣ, подошва копыта — подошвенной пластинкѣ, стрѣлка, вдающаяся въ подошву сзади, — подушечкѣ, а часть, соотвѣтствующая когтевому валлику, не выражена. Во всякомъ случаѣ, всѣ формы копытъ могутъ быть выведены изъ когтя (Boas, 1894; Goerpert, 1896). У *Cetacea* когти отсутствуютъ или бываютъ зачаточными.

Рога по своему происхожденію являются загадочными образованиями. Впервые, рога съ костной основой появляются у ископаемыхъ гадювъ (*Scratopsidae* изъ *Dinosauria*), при чемъ рога сидятъ не на лобныхъ костяхъ, какъ у млекопитающихъ, а на *postfrontalia*, а равно встрѣчаются непарные костные выступы въ носовой области. Можно съ увѣренностью сказать, что эти костные



Рис. 113. *A* — голова американской антилопы (*Antilocapra americana*). *B* — голова альпійскаго козла (*Capra ibex*).

выступы были снабжены роговымъ чехломъ. Среди нынѣ живущихъ рептилій только у нѣкоторыхъ видовъ хамелеоновъ имѣются рогоподобные выступы на го-

ловѣ. Присутствіе роговъ у ископаемыхъ рептилій, отдаленныхъ предковъ млекопитающихъ, объясняетъ намъ появленіе въ видѣ аномаліи роговъ у лошади (Blanc, 1895), ближайшіе предки которой роговъ не имѣли. У млекопитающихъ мы встрѣчаемъ нѣсколько типовъ роговъ, — но всегда они снабжены костной основой. У полорогихъ копытныхъ (*Cavicornia*, къ которымъ относятся быки, козы, овцы и антилопы) рога образованы отростками лобной кости (рис. 114),

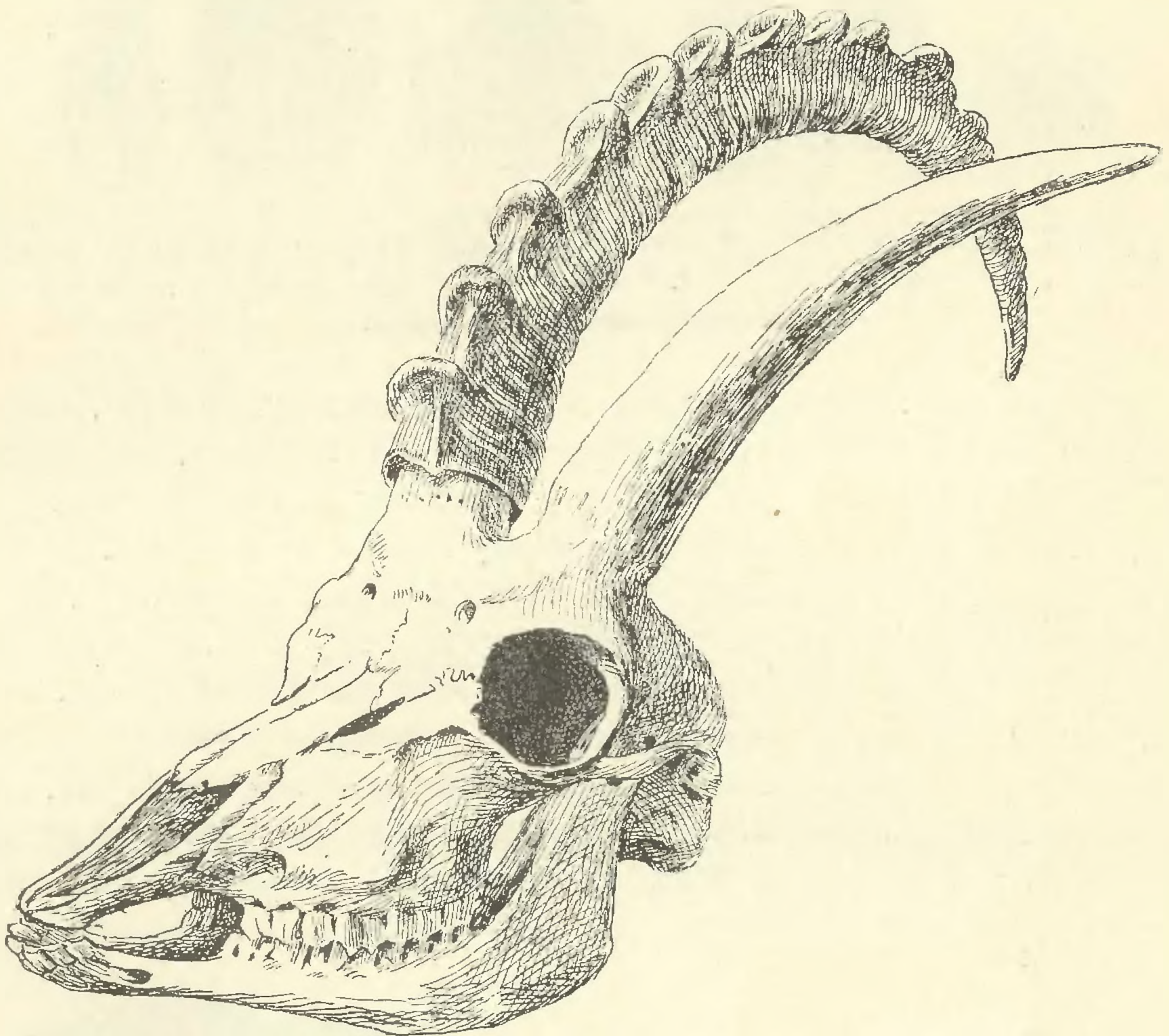


Рис. 114. Голова *Saiga tatarica*. Съ лѣвой стороны роговой чехоль удаленъ. (Ориг. рис.).

въ которые обыкновенно (кроме антилопъ) заходитъ лобная пазуха. Эти выросты одѣты роговымъ чехломъ, клѣтки котораго или спадаютъ и возобновляются непрерывно, или же (только у *Antilocapra americana*, рис. 113, а по инымъ наблюденіямъ, будто-бы и у *Saiga tatarica*) онъ подвергается періодической линькѣ. У жирафъ и оленей костная часть роговъ одѣта мягкой кожей, у жирафъ въ теченіе всей жизни, а у оленей только, покуда рога молодые. Рога жирафъ и полорогихъ, являясь постоянными, обыкновенно не вѣтвисты и свойственны въ большинствѣ случаевъ обоимъ поламъ, а у оленей рога вѣтвистые (рис. 115), при чемъ, за исключеніемъ сѣвернаго оленя (*Rangifer*), имѣются только у самцовъ и сбѣняются ежегодно. Они сидятъ на невысокихъ отросткахъ лобныхъ костей и первоначально представляютъ

мягкое, богатое кровеносными сосудами образование, покрытое кожей и волосами. Развитие роговъ начинается уже на первомъ году жизни и приводитъ къ образованію относительно невысокихъ коническихъ выступовъ, сбрасываемыхъ къ концу второго года (рис. 115, *A*). Рога, развивающіеся на третьемъ году жизни, имѣютъ уже добавочный вилкообразный отростокъ; на вырастающихъ годъ спустя прибавляется еще одна вѣтвь и т. д. (рис. 115, *B*), или же, въ другихъ случаяхъ, дальнѣйшихъ вѣтвей съ годами на рогахъ не прибавляется. Периодическое образование роговъ находится въ тѣсной связи съ половой жизнью, такъ что возобновляющіеся рога указываютъ на предстоящее наступленіе течки. У оленей, подвергшихся кастраціи, рога вновь не развиваются, образовавшіеся же раньше не сбрасываются. Обыкновенно въ мѣстѣ образованія роговъ *corium* тѣсно срастается съ надкостницей нижележащихъ костей, которая даетъ начало окостенѣнію рога, но съ другой стороны имѣются указанія, что у полорогихъ (*Cavicornia*) и жирафъ (*Giraffa*) рога образуются въ видѣ особой кости (*os cornu*) кожного происхожденія (см. главу VI).

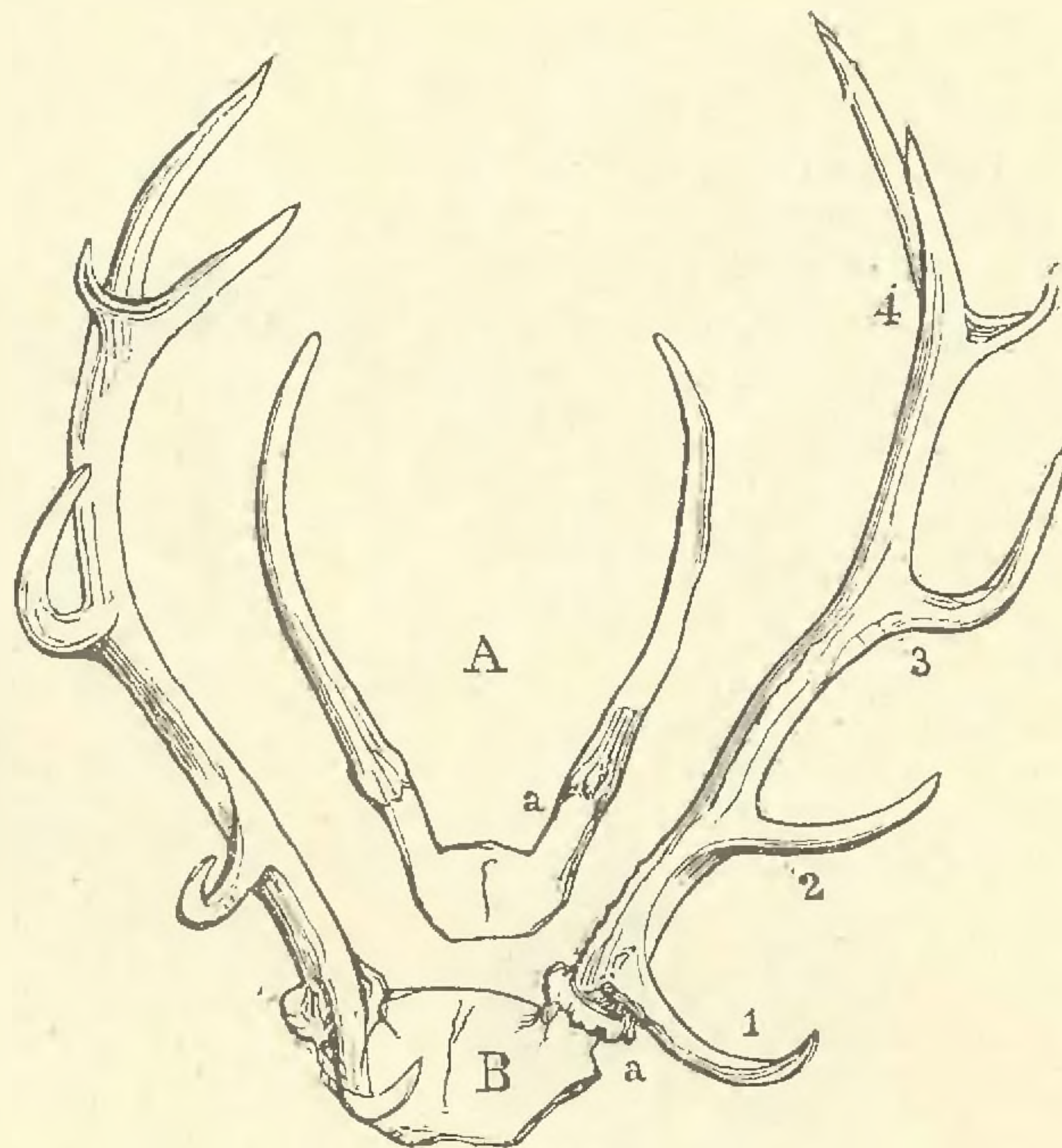


Рис. 115. Рога благороднаго оленя (*Cervus elaphus*). *A* — на первомъ году жизни; *B* — на шестомъ; 1—4 вѣтви роговъ; *a* — основная, не сбрасываемая часть рога. Изъ Лудвига.

Что касается до послѣдней, то въ однихъ случаяхъ она залагается, какъ настоящая кость кожного происхожденія, и потомъ прирастаетъ къ выступу лобной кости, образуя собою основаніе рога и возникающему подъ надкостницей лобной кости, какъ ея выростъ, сначала плотный, а потомъ дѣлающійся полымъ. Въ другихъ случаяхъ, какъ напр. у козы (*Capra*), *os cornu* залагается при участіи надкостницы лобной кости, а именно костеобразующія клѣтки (остеобласты) проникаютъ черезъ надкостницу въ *corium* и даютъ начало *os cornu*. Наконецъ, въ третьемъ случаѣ, какъ напр. у коровы (*Bos*), *os cornu* не залагается вовсе или же наблюдается лишь у немногихъ особей, рано срастаясь съ основнымъ выступомъ лобной кости. Рога оленей (сем. *Cervidae*) развиваются исключительно на счетъ надкостницы лобной кости и притомъ подъ надкостницей, т.-е. соотвѣтствуютъ лишь основнымъ выступамъ роговъ полорогихъ (Fambach, 1909). Вообще, что касается до происхожденія роговъ, то возможно, что костная ихъ часть первоначально принадлежала кож-

ному скелету и приросла къ черепу впоследствии (Lataste, 1895). Имѣвшіеся на тѣлѣ ископаемыхъ рептилій, напр. тѣхъ же *Ceratopsidae*, костные шипы, вѣроятно, также сопровождались усиленнымъ отложеніемъ рогового слоя на ихъ верхушкѣ и могутъ быть разсматриваемы, какъ прототипъ роговъ. Такимъ образомъ, рога представляютъ органы первоначально кожного происхожденія, но замѣщающіеся часто у полорогихъ и оленей отростками лобныхъ костей. Возможно, что въ данномъ случаѣ при филогенетическомъ развитіи

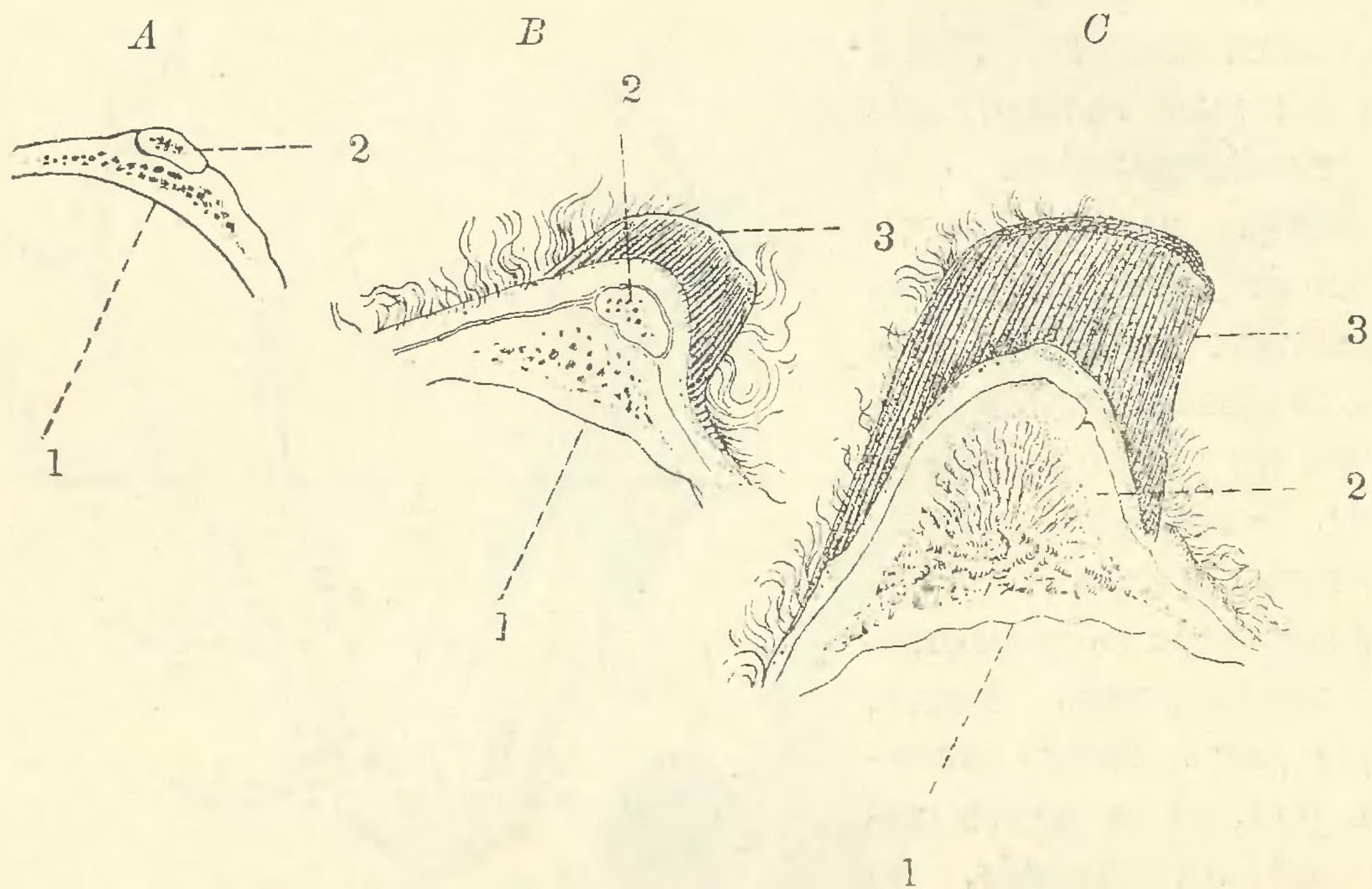


Рис. 116. А. В. С. Последовательное развитіе роговъ у овцы (*Ovis aries*) (въ разрѣзѣ). 1—лобная кость; 2 — *os cornu*, срастающееся потомъ съ лобной; 3—роговой чехоль.

По А. Брандту.

происходило постепенное замѣщеніе одного зачатка (кожного происхожденія) другимъ (черепного происхожденія) и окончательное вытѣсненіе перваго, т. е. явленіе меторизиса (Шимкевичъ, 1909).

VI

Мускулатура и внутренній скелетъ позвоночныхъ

Во внутреннемъ скелетѣ позвоночныхъ можно различить осевую часть, представленную черепомъ (*cranium*) и позвоночникомъ (*columna vertebralis*) съ его придатками, и периферическую, состоящую изъ конечностей и ихъ поясовъ, т.-е. частей скелета, къ которымъ конечности причленяются. Какъ скелетъ, такъ и вся мускулатура являются производными мезодермы, а такъ какъ электрическіе органы рыбъ (стр. 105) представляютъ собой тоже результатъ

видоизмѣненія мускулатуры, то они, естественно, являются тоже мезодермическими производными.

А. Дифференцировка мезодермы.

Мы видѣли (стр. 45), что мезодерма зародыша, прилежащая къ хордѣ и позвоночнику, распадается съ каждой стороны на рядъ участковъ, или сомитовъ. Процессъ этотъ начинается отъ средней части туловища и постепенно распространяется къзади. Подобное-же явленіе наблюдается и въ головѣ, хотя тамъ сомиты часто остаются рудиментарными. Въ это-же время, какъ было уже указано, прочая мезодерма зародыша, или боковыя пластинки, раздѣляется на два слоя, наружный—кожно-волокнистый или паріетальный листокъ и внутренний—кишечно-волокнистый или висцеральный листокъ, между коими имѣется полость—спланхоцель, или целомъ взрослого. Такія же полости, или міоцель, имѣются и въ сомитахъ и въ большинствѣ случаевъ первоначально онѣ стоятъ въ сообщеніи съ целомической полостью. Отношенія этихъ полостей, однако, на дѣлѣ нѣсколько сложнѣе. Для примѣра возьмемъ то, что наблюдается у селахий. У нихъ каждый сегментъ мезодермы позволяетъ отличить съ каждой стороны рядъ отдѣльныхъ участковъ (рис. 117). Верхній участокъ, или міотомъ, даетъ начало мускулатурѣ животнаго, а именно его внутренняя стѣнка утолщается и впоследствии, при разрастаніи міотома, это утолщеніе, носящее названіе мышечной пластинки, даетъ продольныя мышцы. Такъ какъ эти мышцы развиваются изъ ряда міотомовъ, то, естественно, онѣ являются сегментированными, подобно продольнымъ мышцамъ безчерепныхъ, и таковое расположеніе сохраняютъ у низшихъ позвоночныхъ (рис. 122). За міотомомъ слѣдуетъ участокъ, который у селахий является двойственнымъ по назначенію и носитъ названіе склеро-нефротомы. Отъ этого участка отдѣляется масса клѣтокъ, направляющихся внутрь къ хордѣ и нервной трубкѣ и дающихъ впоследствии начало скелету и соединительно-тканному производному, а съ другой стороны изъ этого-же участка образуется впоследствии зачатокъ нефридіевъ, т.-е. мочеотдѣлительныхъ органовъ.

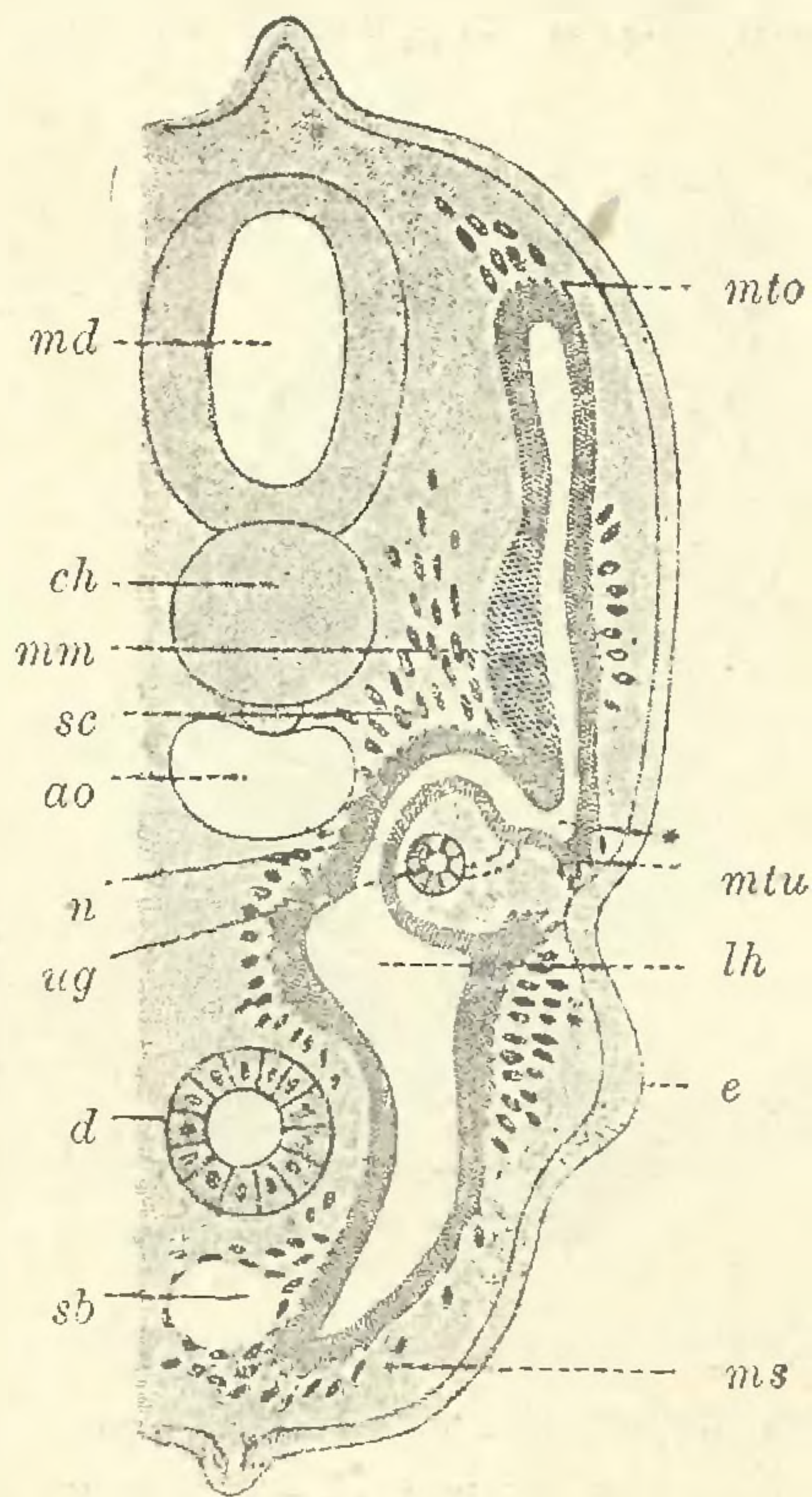


Рис. 117. Схематическій поперечный разрѣзъ зародыша селахий. *ao*—аорта; *ch*—хорда; *d*—кишечникъ; *e*—конечность; *lh*—целомъ; *mm*—мышечная пластинка; *md*—нервная трубка; *ms*—клетки мезенхимы; *mto* и *mtu*—верхній и нижній концы міотома; *n*—склеронефротомъ; *sb*—подкишечная вена; *sc*—зачатокъ скелетогеннаго слоя; *ug*—первично-почечный протокъ. По Циглеру.

Иногда здѣсь наблюдается небольшая складка, образуемая мезодермической стѣнкой по направленію къ хордѣ (рис. 118). Складка эта вполне соответствует склеротомной складкѣ зародыша ланцетника (ср. рис. 32), но она не растетъ далѣе въ видѣ складки, какъ это имѣетъ мѣсто у этого послѣдняго, а въ видѣ плотнаго выступа (рис. 119), клѣтки котораго и являются матерьяломъ для образованія скелетныхъ и соединительно-тканыхъ образований. При отдѣленіи элементовъ склеротома соединеніе полостей міотома и нефротомы прерывается, и нефротомъ является въ видѣ слѣпного канальца.

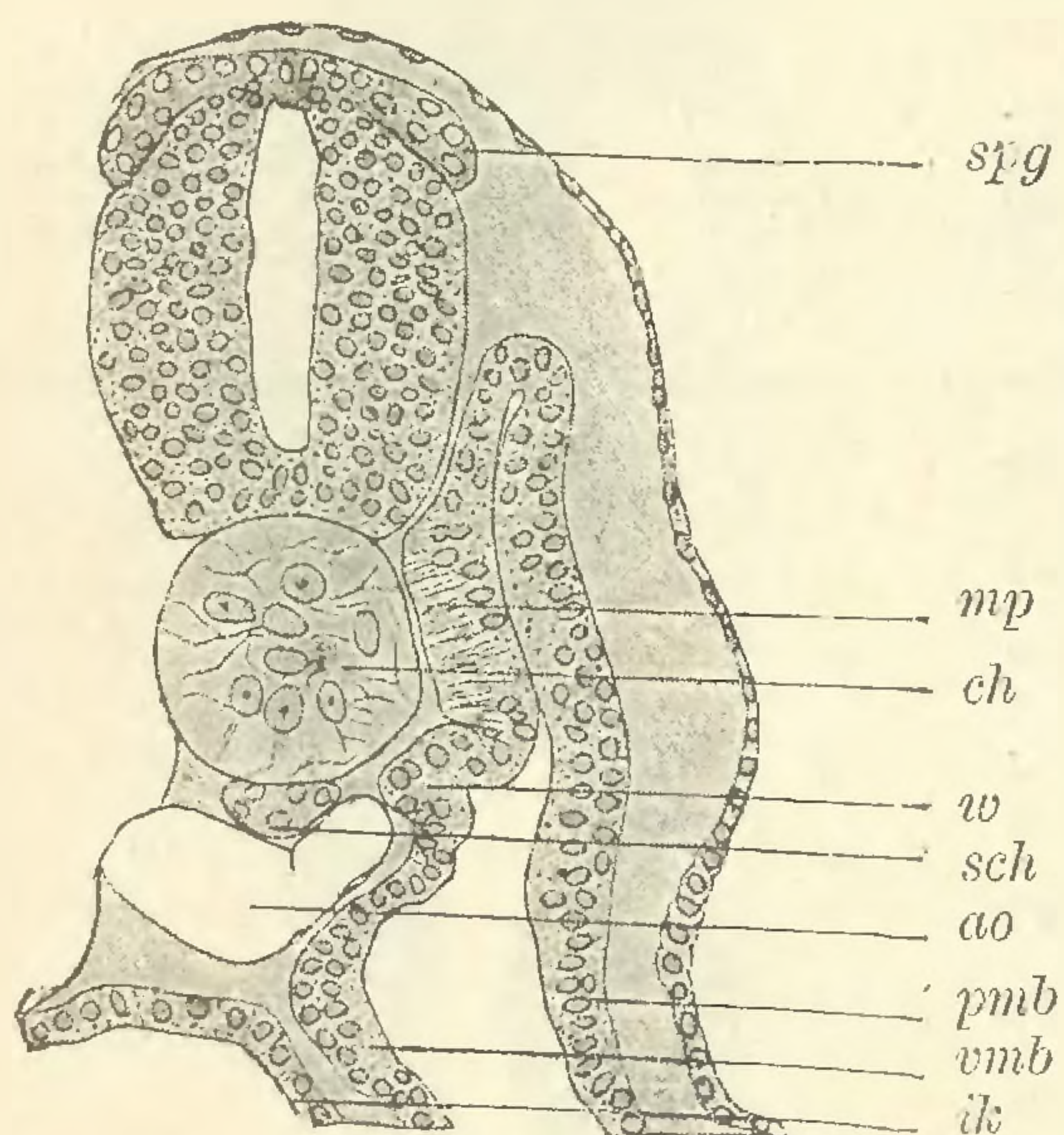


Рис. 118. Поперечный разрѣзь черезъ зародышъ акулы (*Pristiurus*). *ao*—аорта; *сѣ*—синяя струна; *ик*—энтодерма кишечника; *mp*—мышечная пластинка; *sch*—*hyranchorda* (см. главу VI, D); *spg*—ганглиозная пластинка, на счетъ которой развиваются спинномозговые ганглии; *pmb* и *vmb*—париетальный и висцеральный листки мезодермы; *w*—склеротомная складка внутренней стѣнки сомита. По Раблю.

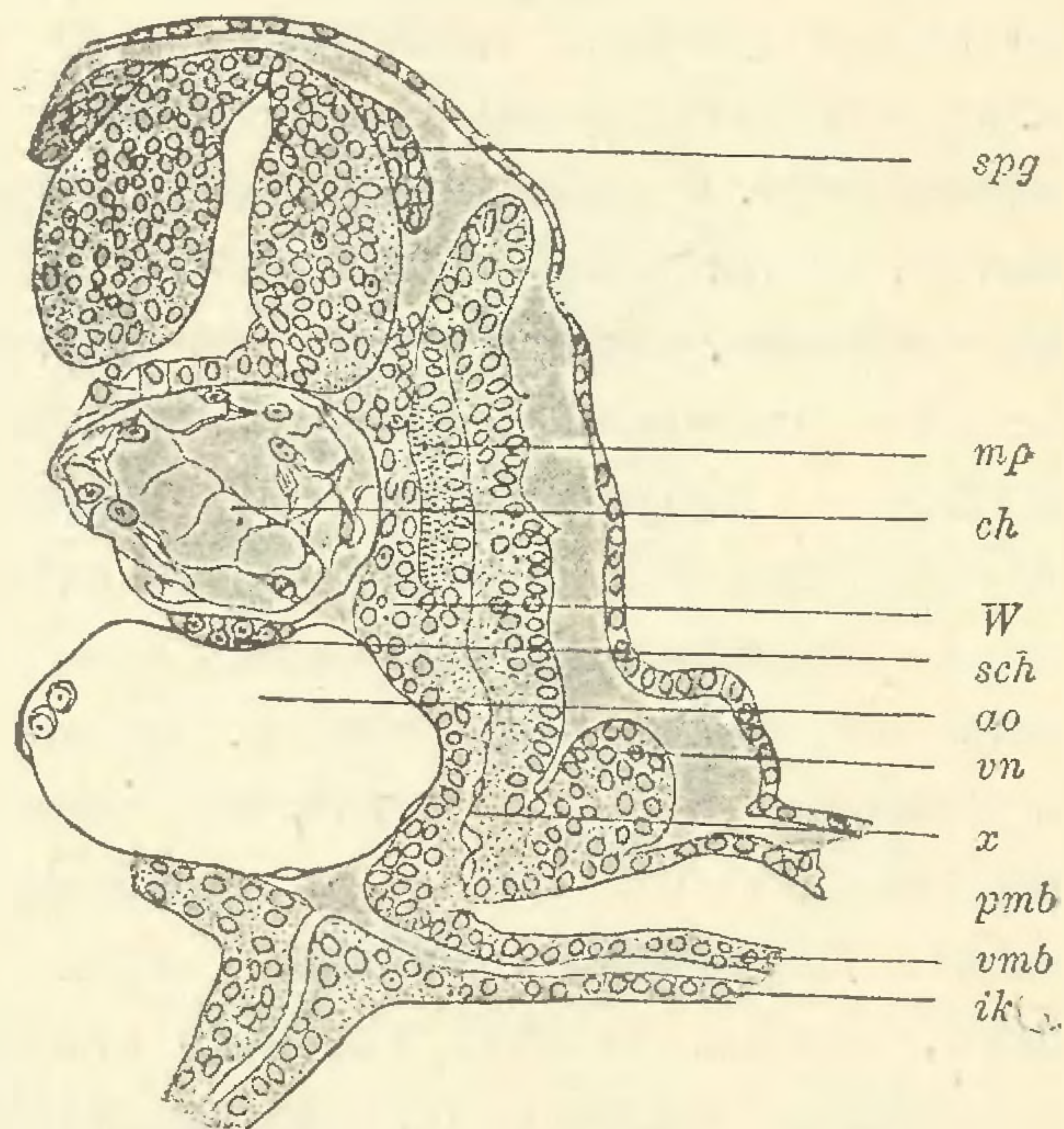


Рис. 119. Части поперечнаго разрѣза зародыша акулы (*Pristiurus*) нѣсколько болѣе развитого, чѣмъ изображенный на рис. 118; *ao*—аорта; *ch*—хорда; *ик*—энтодерма; *mp*—мышечная пластинка сомита; *sch*—*hyranchorda*; *spg*—спинные ганглии; *pmb* и *vmb*—париетальный и висцеральный листки мезодермы; *vn*—зачатокъ нефридиевъ (*pronephros*); *W*—склеротомная часть сомита. По Раблю.

Затѣмъ, дальше книзу, мы различаемъ еще участокъ мезодермы, уже неясно отграниченный отъ соответствующихъ участковъ сосѣднихъ сегментовъ и являющийся мѣстомъ развитія половыхъ зачатковъ, почему онъ и получаетъ названіе гонотома. Прочая часть мезодермическаго зачатка представляетъ собой эпителий будущей полости тѣла, или целома. Во многихъ частяхъ мезодермическаго зачатка его клѣтки мигрируютъ въ промежутки между прочими органами и даютъ начало соединительно-тканымъ производнымъ, а также и мышцамъ. Какъ элементы склеротома, такъ и эти мигрирующія клѣтки, какъ мы видѣли (ср. 46), получили названіе вторичной мезенхимы. Изученіе развитія *Amniota* показываетъ, что тотъ участокъ, который у нихъ мы называемъ сомитомъ, даетъ

начало скелету, мускулатурѣ и соединительно-тканнымъ производнымъ, и что, слѣдовательно, въ составъ его входятъ міотомъ и склеротомъ. Боковыя-же пластинки этихъ формъ даютъ начало, кромѣ нѣкоторыхъ мышечныхъ и соединительно-тканныхъ зачатковъ, нефридіямъ, половымъ органамъ и эпителию полости тѣла, и, слѣдовательно, въ составъ ихъ входятъ, кромѣ стѣнокъ спланхоцеля, еще нефротомы и гонотомы. Впрочемъ, при раздѣленіи сомитовъ и боковыхъ пластинокъ наблюдается и у *Amniota* плотная кучка клѣтокъ, которая даетъ начало нефридіямъ и такимъ образомъ соотвѣтствуетъ нефротому.

Напомнимъ, что у ланцетника наблюдается иное отношеніе, а именно гонотомы остаются въ связи съ міотомами и обособляются отъ нихъ гораздо позже (стр. 23).

Элементы мезенхимы, группирующіеся около хорды и нервной трубки, и элементы, заходящіе въ конечности, являются матерьяломъ для образованія **внутренняго скелета**. Первоначально скелетъ состоитъ изъ мезодермическихъ клѣтокъ, сходныхъ съ соединительно-тканными, и можно сказать, что каждая часть скелета проходитъ въ своемъ развитіи соединительно-тканную стадію, какую она проходила, повидимому, при своемъ филогенетическомъ развитіи.

Поэтому-то не только у низшихъ, но и у высшихъ формъ тѣ или другія части скелета могутъ оставаться въ видѣ соединительно-тканныхъ тяжей и пластинокъ. У низшихъ формъ, естественно, число такихъ частей болѣе, чѣмъ у высшихъ. Затѣмъ, въ своемъ развитіи внутренній скелетъ проходитъ стадію, въ которой онъ является исключительно хрящевымъ и въ каковой стадіи онъ удерживается у круглоротыхъ рыбъ и селакій. Предшествующая стадія тѣхъ частей, которыя потомъ состоятъ изъ хряща, характеризующаяся нѣсколько отличнымъ расположеніемъ клѣтокъ, можетъ быть названа—предхрящевымъ или прохондральнымъ состояніемъ. У селакій большая плотность скелета достигается вслѣдствіе появленія въ хрящѣ отложеній известковыхъ солей. Эти отложенія могутъ имѣть видъ неправильной формы пластинокъ и т. п. Затѣмъ, послѣ этой стадіи скелетъ переходитъ въ стадію окостенѣнія, но при этомъ замѣчается, что кости возникаютъ двумя путями: одни развиваются въ непосредственной близости около хряща, насчетъ элементовъ надхрящницы, вытѣсняя и замѣщая собой хрящъ, и называются хондральными, причемъ въ зависимости отъ того, начинается-ли развиваться костное вещество внутри хряща или на его периферіи, онѣ называются эндохондральными или перихондральными; другія—развиваются независимо отъ хряща изъ соединительной ткани и называются накладными, или покровными. Чтобы уяснить себѣ различіе между этими двумя типами, обратимся къ ганойднымъ рыбамъ, въ частности къ осетровымъ (*Acipenser*). У нихъ къ хрящевымъ частямъ скелета головы (рис. 120) и передняго пояса принадлежатъ кости совершенно такого-же вида и происхожденія, какъ и тѣ костныя пластинки, которыя покрываютъ ихъ тѣло. Тѣ и другія развиваются въ соединительно-тканномъ слоѣ покрововъ. Кости эти принадлежатъ къ хрящевымъ частямъ скелета и сравнительно легко могутъ быть отъ нихъ отдѣлены. Но,

кромѣ того, въ скелетѣ головы у этихъ рыбъ все-таки встрѣчаются окостенѣнія, развившіяся на мѣстѣ хряща и легко отличаема отъ этихъ кожныхъ костей. Въ скелетѣ вышестоящихъ формъ накладныя кости являются также производными кожного покрова, но онѣ уже гораздо тѣснѣе примыкаютъ къ внутреннему скелету, уподобляются его элементамъ—однимъ словомъ, дѣлаются его составными частями, и только исторія развитія показываетъ, что онѣ иного происхожденія, нежели хондральныя. На основаніи того, что было изложено выше по

поводу наружнаго скелета (стр. 68), можно думать, что всѣ накладныя кости представляютъ собой не что иное, какъ результатъ сліянія отдѣльныхъ основныхъ пластинокъ плакоидныхъ чешуй. Дѣйствительно, у

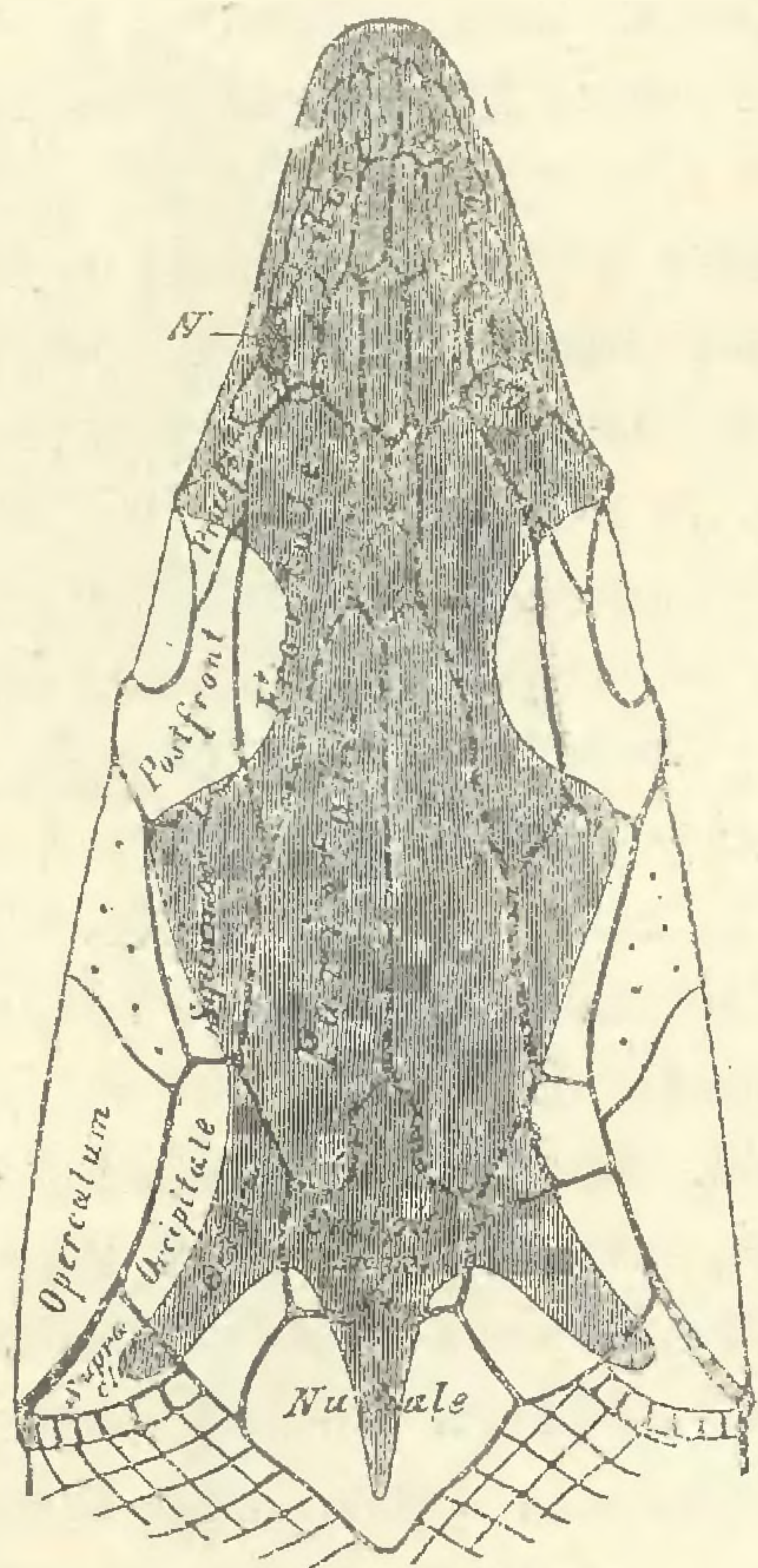


Рис. 120. Черепъ осетра нѣмецкаго (*Acipenser sturio*). Темнымъ обозначенъ хрящевой черепъ. *N*—носое отверстие; *Na*—*nasalia*. Изъ Гегенбаура.

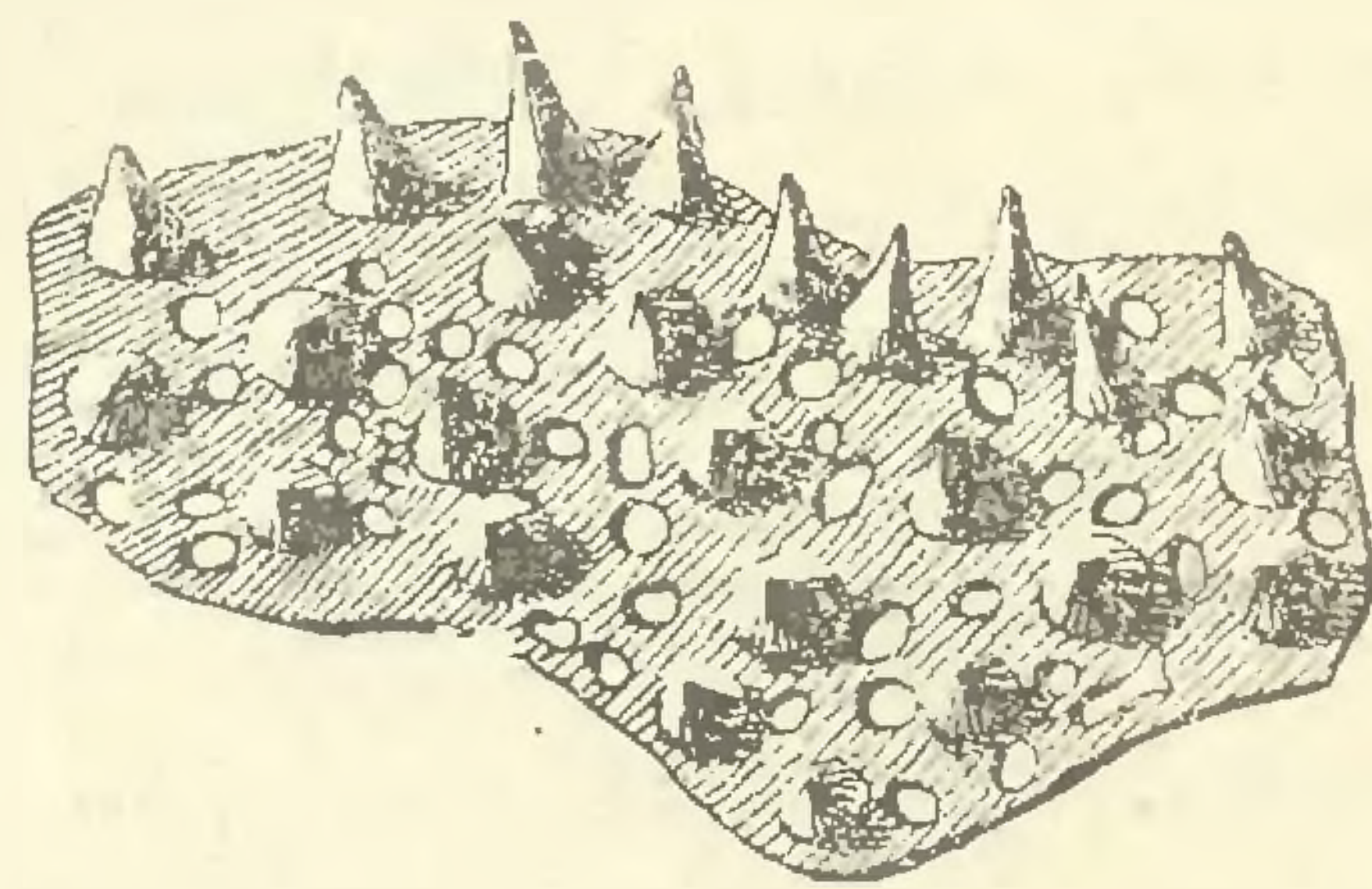


Рис. 121. Сошникъ акулота (*Siredon pisciformis*). По Р. Гертвигу.

амфибій наблюдалось, что нѣкоторыя накладныя кости (напр. сошникъ, небныя) возникаютъ первоначально въ видѣ отдѣльныхъ, снабженныхъ зубцомъ отложеній, позже сливающихся вмѣстѣ (рис. 121), а у двудышащихъ рыбъ образованіе костей на челюстяхъ путемъ сліянія основныхъ частей зубовъ еще яснѣе (Semon, 1891).

Такимъ образомъ, слѣдующая стадія развитія внутренняго скелета характеризуется замѣщеніемъ хряща костями, развивающимися изъ надхрящницы, и присоединеніемъ къ этимъ костямъ элементовъ, по происхожденію сходныхъ съ наружнымъ скелетомъ. Нѣкоторыя части скелета, естественно, могутъ оставаться на стадіи хряща даже и у самыхъ высшихъ позвоночныхъ.

Впрочемъ указанное различіе между костями накладными и перихондральными не можетъ быть проведено съ полной рѣзкостью. Существуютъ кости, которыя начинаютъ возникать въ соединительной ткани, а потомъ къ нимъ присоединяются зачатки костей хондральныхъ и составляютъ съ ними одно цѣлое. Таковы нѣкоторыя кости черепа костистыхъ рыбъ, ключица млекопитающихъ и др.

Вообще было-бы правильнѣе различать кости, возникающія въ нѣкоторомъ отдаленіи отъ хряща въ связи съ кожнымъ покровомъ, или мантийныя (*Dermatostosen* s. *Mantelknochen*); затѣмъ кости, возникающія въ непосредственной близости хряща насчетъ его надхрящницы и его замѣщающія (*Chondrostosen* s. *Ersatzknochen*), и, наконецъ, кости возникающія тѣмъ и другимъ способомъ одновременно, или смѣшанныя (*Dermatochondrostosen* s. *Mischknochen*). (Gaupp, 1903, Fuchs, 1909).

В. Мышечная система.

Почти вся мускулатура происхожденія мезодермическаго. Только для гладкихъ мышцъ потовыхъ и млечныхъ железъ и радужины глаза доказываютъ эпителиальное происхожденіе, являющееся воспоминаніемъ объ эпителиальномъ происхожденіи мускулатуры весьма отдаленныхъ предковъ (*Coelenterata*). Гладкая мускулатура кожи, сосудовъ и внутреннихъ органовъ частью мезенхиматическаго происхожденія (въ сосудахъ), частью развивается насчетъ сомитовъ (въ кожѣ) и насчетъ боковыхъ пластинокъ (въ стѣнкахъ кишечника).

Что касается до мускулатуры поперечно-полосатой, то мы можемъ различать въ ней слѣдующія части (рис. 122).

I. Паріетальная мускулатура образуется при разрастаніи сомитовъ, точнѣе міотомовъ, изъ ихъ внутренней стѣнки, или мышечной пластинки, тогда какъ ихъ наружная стѣнка даетъ начало элементамъ *corium*. Развиваясь изъ сегментированныхъ участковъ мезодермы, паріетальная мускулатура носитъ у низшихъ позвоночныхъ въ главныхъ своихъ частяхъ явственно метамерный характеръ.

II. Висцеральная мускулатура развивается изъ боковыхъ пластинокъ въ головной области. Къ этой категоріи принадлежитъ большинство головныхъ мышцъ, исключая мускулы, двигающіе глазное яблоко, и мускуль, идущій отъ передняго пояса къ гондной дугѣ (*m. coraco-hyoideus* s. *sterno-hyoideus*) и его производныя. Эти мышцы берутъ начало отъ сомитовъ и должны быть отнесены къ паріетальной мускулатурѣ.

Что касается до этой послѣдней, то главную ея часть составляетъ туловищная мускулатура, которая представляетъ собой четыре продольныхъ ленты, подѣленные преслойками соединительной ткани, или міокоммами, на участки, или міомеры, соответствующія эмбриональнымъ міотомамъ, но уже у рыбъ на брюшной сторонѣ обособляются мышцы, идущія на протяженіи многихъ метамеръ то въ прямомъ (*m. abdominis rectus*), то въ косомъ (*m. abdominis obliquus*) направленіи, а дальнѣйшее обособленіе различныхъ мышцъ приводитъ къ нарушенію метамеріи.

Затѣмъ мы увидимъ ниже, что отъ различныхъ міотомовъ беретъ начало, въ видѣ такъ называемыхъ мускульныхъ почекъ, мускулатура конечностей. По мѣрѣ развитія конечностей и ихъ поясовъ эта мускулатура получаетъ все большую и большую сложность. Наконецъ, у млекопитающихъ при раздѣленіи полости тѣла на два участка—грудной и брюшной, въ простѣнкѣ между ними разви-

вается мускульная перегородка съ сухожильнымъ центромъ по срединѣ, или діафрагма, играющая важную рольъ при дыханіи.

У тѣхъ-же млекопитающихъ получаетъ сильное развитіе такъ называемая кожная мускулатура, т.-е. мышцы, которыя прикрѣпляются не къ внутреннему скелету, а берутъ начало въ *corium*. Зачатки такой мускулатуры имѣются у нижестоящихъ формъ. Такъ, напр., при движеніи у змѣй, вопреки распространенному мнѣнію, ребра не играютъ никакой роли, а перемѣщеніе обусловли-

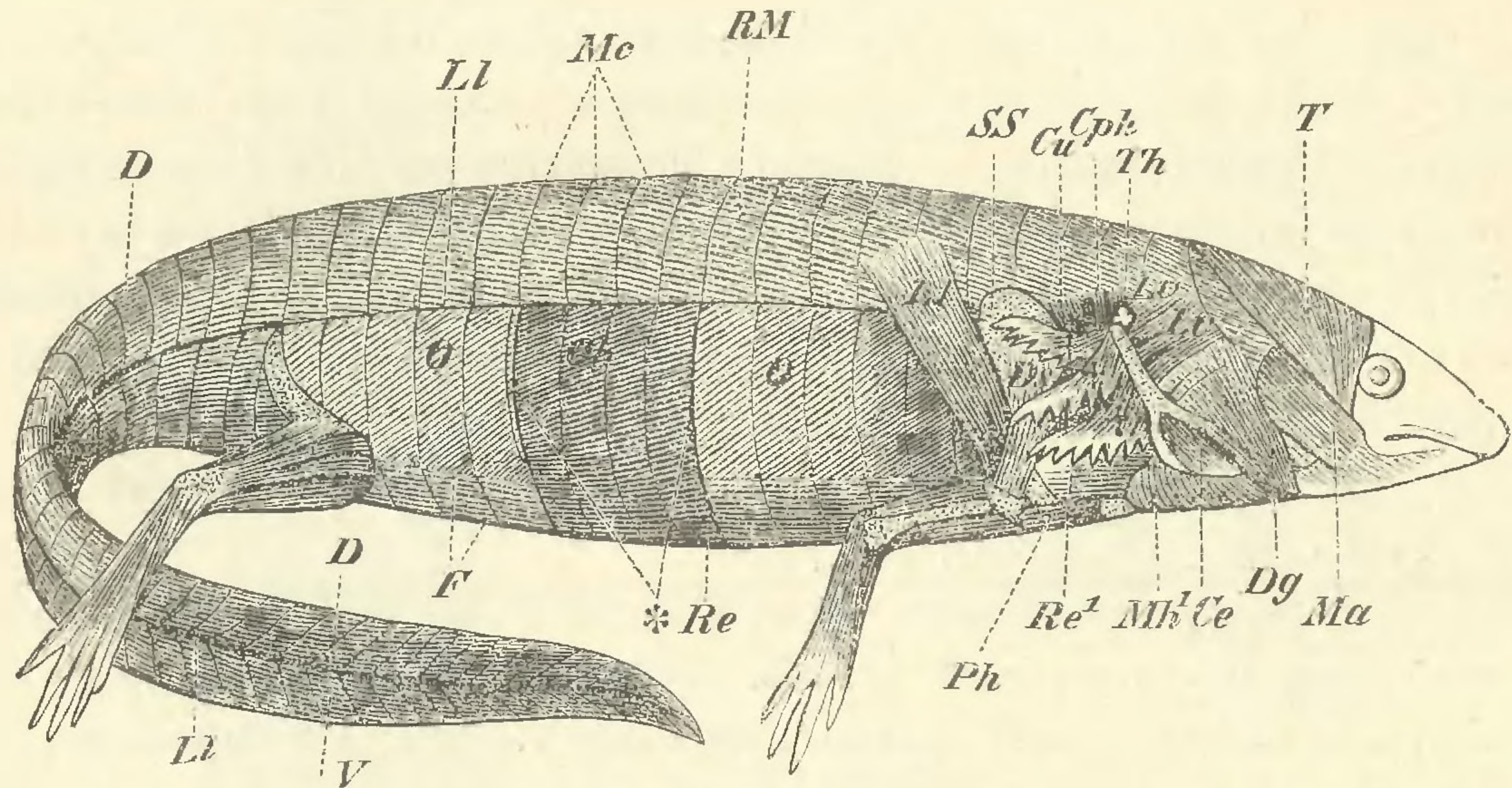


Рис. 122. Мускулатура аксолота (*Siredon pisciformis*). Ll—боковая линия; D и V—спинная и брюшная половина мускулатуры хвоста; RM—спинной отдѣлъ продольныхъ мышцъ туловища; O—наружный слой всѣхъ мышцъ, идущихъ отъ боковой линии по направлению къ брюшной сторонѣ и переходящихъ въ фасцію—F; эти косо-идущія волокна представляютъ собой начало обособленія *m. abdominis obliquus externus*; при*—часть этого слоя снята, чтобы видѣть внутренній слой—Ob; направление волоконъ послѣдняго при Re дѣлается прямымъ и такимъ образомъ начинаетъ обособляться *musculus abdominis rectus*; при Re¹ эти прямые волокна прикрѣпляются къ висцеральному скелету; Ce—*musculus kerato-hyoideus externus*; Sph—*constrictor pharyngis*; Cu—*cucullaris*; Dg—*digastricus*, Lv—подниматель жаберныхъ дугъ; Lt—*latissimus dorsi*; +++—подниматель жабръ; Ma—жевательный мускуль; Me—миокомма; Mh¹—*mylo-hyoideus*; Ph—*procoraco-humeralis*; SS—*os supra-scapulare*; T—височный мускуль; Th—зобная железа. Изъ Ендерсгейма.

вается движеніемъ чешуи, совершающимся вслѣдствіе дѣятельности кожной мускулатуры и мышцъ, идущихъ отъ концовъ реберъ къ чешуямъ (*m. costocutanei*). У млекопитающихъ, особенно у свертывающихся формъ, какъ ехидна, броненосцы, ежъ и др., кожная мускулатура достигаетъ громаднаго развитія. У приматовъ ея остатки имѣются на шеѣ (*platysma myoides*), но главнымъ образомъ она представлена такъ называемой мимической мускулатурой лица. Кожная мускулатура также, вѣроятно, обособилась частью отъ паріетальной, частью отъ висцеральной мускулатуры.

Все означенныя измѣненія вызываютъ нарушение метамернаго расположенія паріетальныхъ мускуловъ и приводятъ къ совершенно иному расположенію мускулатуры.

С. Электрическіе органы.

Какъ одно изъ измѣненій мышечной ткани, могутъ быть разсматриваемы **электрическіе органы**, производящіе электрическій разрядъ при раздраженіи животнаго прикосновеніемъ или по его волѣ.

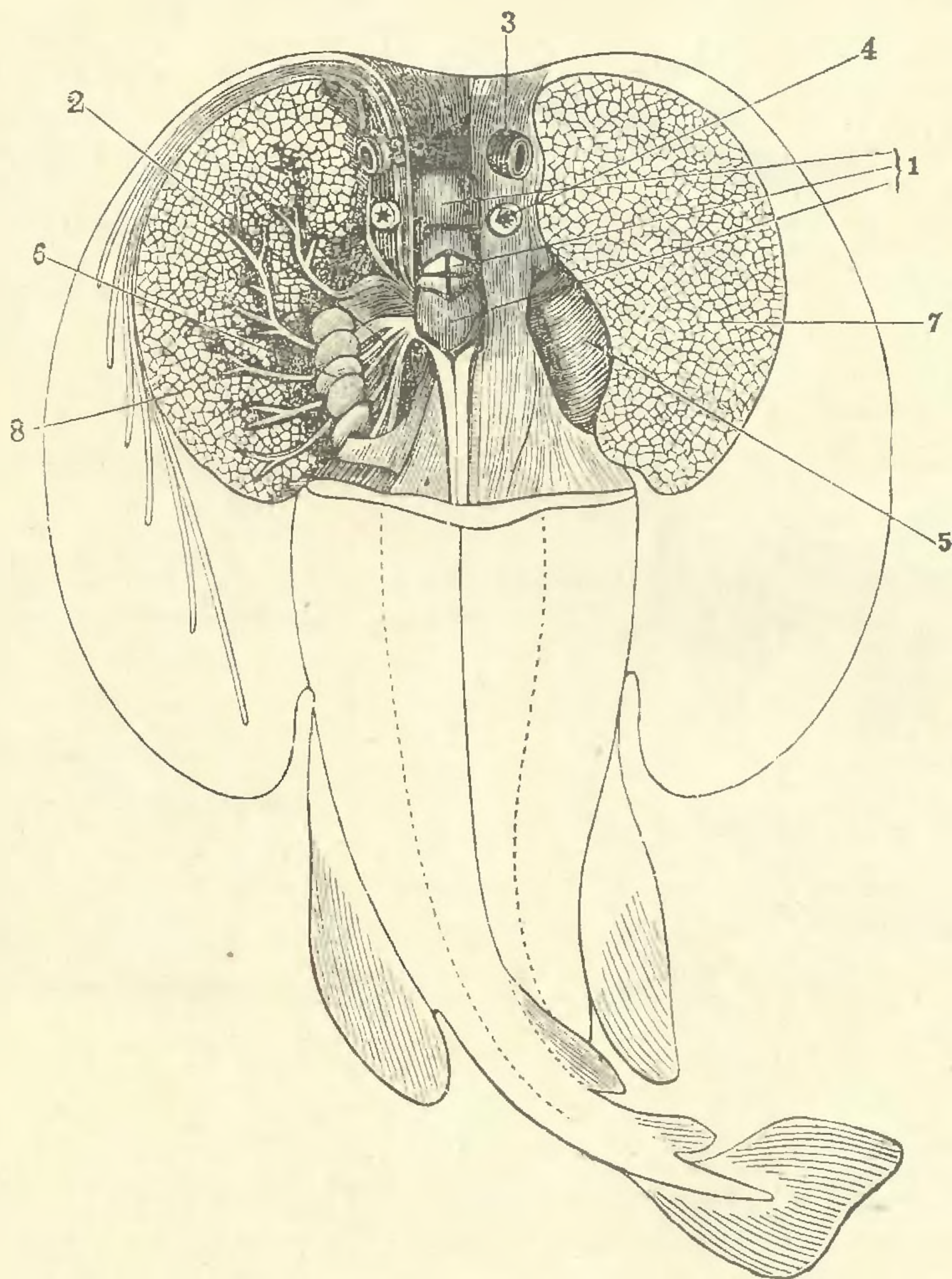


Рис. 123. Электрическій скать (*Torpedo marmorata*), вскрытый сверху такимъ образомъ, что видны головной мозгъ и электрическіе органы. 1—головной мозгъ; 2—нервы, направляющіеся къ электрическому органу лѣвой стороны (справа они не отпрепарированы); 3—глазь; 4—брызгальце; 5—мышечный слой, прикрывающій жаберныя мѣшки сверху; 6—жаберныя мѣшки лѣвой стороны (справа не отпрепарированы); 7—правый и 8 лѣвый электрическій органъ. Изъ Лудвига.

Электрическіе органы свойственны только нѣкоторымъ рыбамъ, а именно: видамъ р. *Torpedo* (электрическіе скаты), *Gymnotus electricus* (электрическій угорь), *Malapterurus electricus* (электрическій сомъ) и американскому р. *Astroscopus* (звѣздочетъ). Многимъ другимъ скатамъ и нѣкоторымъ видамъ *Mormyrus* и *Gymnarchus* (сем. сомовыхъ, *Siluridae*)

свойственны столь слабые по эффекту электрические органы, что они получили название псевдоэлектрических.

У упомянутых представителей электрических рыб эти органы расположены в различных местах туловища: у скатов р. *Togredo* между жаберными мѣшками и конечностями, у электрического угря в брюшной половине громаднаго хвоста, у электрического сома они помещены в окружности всего тѣла и одѣваютъ животное наподобіе плаща (рис. 123 и 124). У *Astros-*

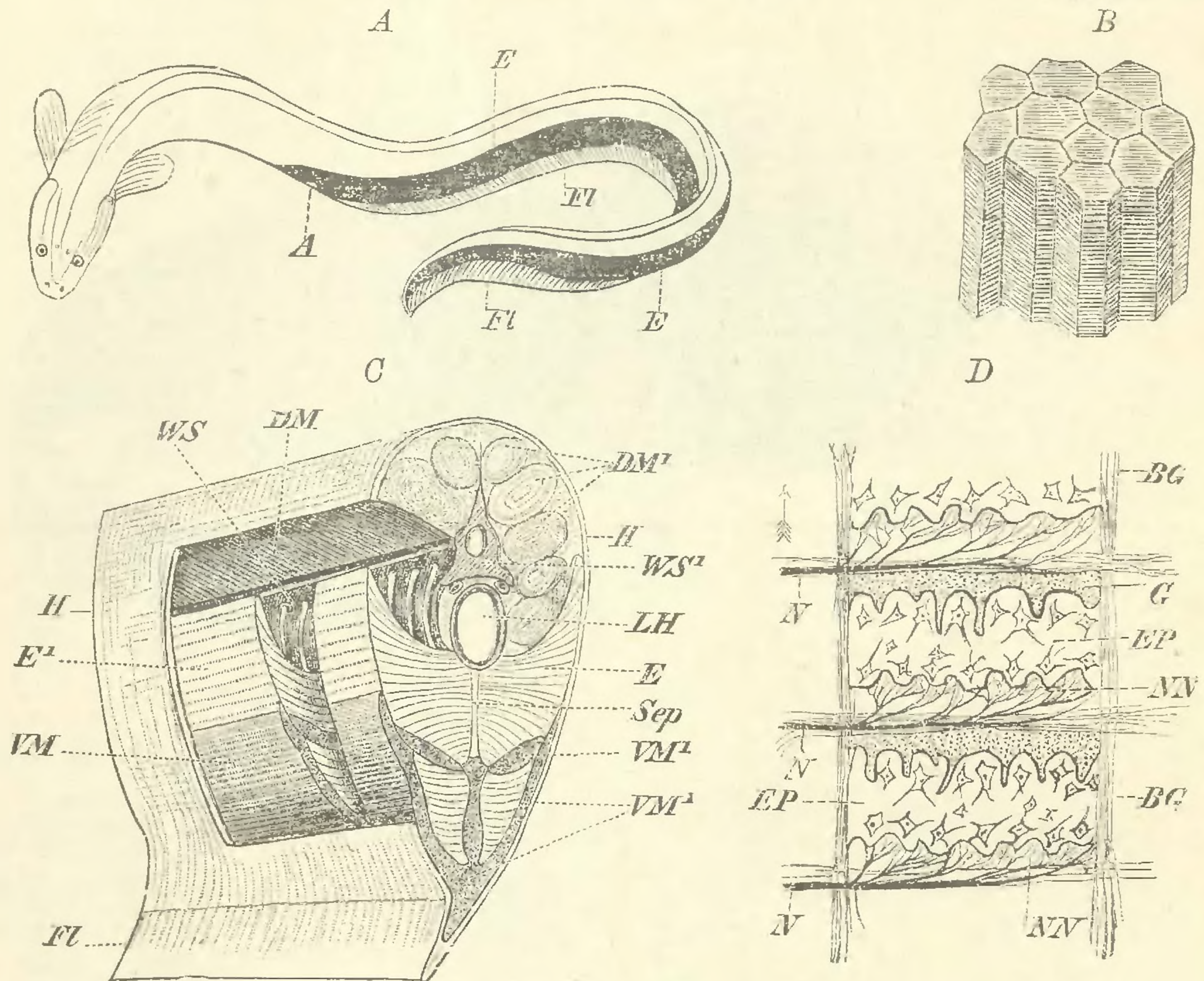


Рис. 124. *A*—Электрический угорь (*Gymnotus electricus*). *A* — заднепроходное отверстие; *E*—электрический органъ; *Fl*—плавникъ. *B*—Электрические столбики электрическаго ската (*Togredo maritima*). *C*—часть тѣла электрическаго угря. *DM*, *DM'* и *VM*, *VM'*—спинные и брюшные пучки боковыхъ туловищныхъ мускуловъ; *E*—электрический органъ въ разрѣзѣ, *E'*—сбоку; *Fl*—плавникъ; *LH*—полость тѣла; *Sep*—фиброзная перепонка, дѣлящая электрический органъ на правую и лѣвую половину; *WS*, *WS'*—позвоночникъ. *D*—строение электрическаго столбика ската въ разрѣзѣ (схема). *BG* — соединительно-тканый остовъ; *G*—промежуточное вещество съ разсыянными въ немъ ядрами; *EP*—электрическія пластинки; *N*—подходящій нервъ; *NN*—его послѣднія развѣтвленія. Всѣ четыре рисунка изъ Видерсгейма.

сorus они лежатъ позади глазъ въ видѣ пары вертикальныхъ столбиковъ, тянущихся отъ кожного покрова до верхней стѣнки ротовой полости (Dahlgren и Silvester, 1906). У скатовъ р. *Raja* псевдоэлектрические органы расположены по бокамъ позвоночника въ двухъ заднихъ третяхъ хвоста. У *Gymnarchus* и *Mormyrus* псевдоэлектрические органы расположены тоже по обѣимъ

сторонамъ хвоста, причемъ у *Mormyrus* имѣются двѣ пары органовъ: верхняя и нижняя. Электрическіе органы состоятъ изъ совокупности, отдѣльныхъ пластинокъ, называемыхъ электрическими. Пластинки эти одѣты соединительно-тканной оболочкой и раздѣлены прослойками соединительной же ткани на правильно расположенные ряды (рис. 124, *B*). У скатовъ р. *Torpedo* и у р. *Astrosorus* эти ряды тянутся въ видѣ призмъ, стоящихъ дорзовентрально. У скатовъ р. *Raja*, электрическаго угря, сома и др. эти ряды тянутся по продольной оси животнаго. У электрическаго угря ряды эти расположены въ нѣсколько слоевъ съ каждой стороны и имѣютъ видъ лежащихъ горизонтально въ видѣ листовъ книги пластинокъ (рис. 124, *C*). Каждая пластинка вполне соответствуетъ призмѣ, но сильно вытянутой по продольной оси тѣла и сплющенной въ дорзовентральномъ направленіи.

Но электрическая пластинка, состоящая изъ плазматической массы съ ядрами (*Schultze*, 1906), занимаетъ не всю ячею: у *Torpedo*, напр., верхняя часть ячей выполнена студенистой массой, или промежуточнымъ веществомъ, содержащимъ многочисленныя большія ядра и сильно преломляющія свѣтъ тѣльца. Электрическая пластинка принимаетъ у *Torpedo* сбразующія въ ней свѣтъ развѣтвленія нерва снизу (рис. 124, *D*), а въ промежуточномъ веществѣ нервныхъ окончаній не найдено. Подобныя же отношенія существуютъ и въ электрическихъ органахъ другихъ рыбъ. Та сторона электрической пластинки, на которой распространяется нервъ, въ моментъ разряда электроотрицательна; противоположная—электроположительна. Развитие органа показываетъ, что электрическая пластинка можетъ быть приравнена поперечно-полосатому мышечному волокну, преимущественно его концевой пластинкѣ, при помощи которой нервное волокно обыкновенно оканчивается въ поперечнополосатой мышцѣ. Весь органъ является такимъ образомъ совокупностью концевыхъ пластинокъ, сочетаемыхъ съ прослойками студенистой массы (мѣдь и цинкъ столба Вольты), и можетъ быть разсматриваемъ, какъ измѣненіе мышечной ткани. Въ хвостѣ электрическаго угря и у скатовъ р. *Raja* эти органы и занимаютъ какъ-разъ то положеніе, которое должны занимать мускулы хвоста. Точно также у *Gymnarchus* и *Mormyrus* эти органы являются непосредственнымъ продолженіемъ метамерно расположенной туловищной мускулатуры. У скатовъ *Torpedo* они представляютъ видоизмѣненіе мускуловъ челюстей и жабернаго аппарата. Сходство электрическихъ пластинокъ съ мышечными волокнами особенно замѣтно у скатовъ р. *Raja*, у которыхъ электрическія пластинки сохраняютъ слѣды поперечной полосатости и способность къ сократимости. Такимъ образомъ, электрическіе органы являются видоизмѣненіемъ мускулатуры (*Бабухинъ*, 1870).

Эти органы иннервируются у различныхъ рыбъ различными нервами. Такъ, у *Torpedo* они иннервируются вѣтвями блуждающаго нерва, берущими начало изъ особыхъ частей продолговатаго мозга—электрическихъ лопастей (см. главу VII), и одною вѣтвью тройничнаго (рис. 123); у электрическаго угря и у всѣхъ псевдоэлектрическихъ рыбъ они иннервируются множествомъ (до 200) спинно-

мозговыхъ нервовъ; у электрическаго сома между 2 и 3-мъ спинными нервами залегаетъ огромная мультиполярная ганглиозная клетка, отъ которой отходитъ нервъ, состоящій изъ одного сравнительно громадной толщины осевого цилиндра и иннервирующій электрическій органъ.

и строение
D. Развитие черепа.

Въ то время какъ метамерія тѣла безчерепныхъ болѣе или менѣе однообразна на всемъ его протяженіи, у Craniota передней отдѣлъ является нѣсколько иначе сегментированнымъ и представляетъ собой голову, заключающую въ себѣ черепъ, т.-е. хрящевую или костную коробку, для помѣщенія головного мозга, главнѣйшихъ органовъ чувствъ (обонянія, зрѣнія и слуха) и передней части кишечнаго пути. Въ черепѣ мы различаемъ двѣ части: верхнюю — кра-ниальную, или лучше нейральную (*neurocranium*), являющуюся вмѣстительницей органовъ чувствъ и головного мозга, и нижнюю висцеральную (*splanchnocranium*), охватывающую собой переднюю часть кишечника и состоящую изъ нѣсколькихъ паръ скелетныхъ дугъ, возникшихъ въ простѣнкахъ между жаберными щелями и называемыхъ висцеральными. Въ туловищѣ каждая метамера опредѣляется парой сомитовъ, затѣмъ парой нервовъ, представляющихъ каждый соединеніе брюшной и спинной вѣтви, и позвонкомъ. Такимъ образомъ, какъ въ мускулатурѣ, развивающейся изъ міотомовъ, такъ въ скелетѣ и нервной системѣ, мы можемъ найти критерій для опредѣленія числа метамеръ, входящихъ въ составъ головы, если мы зададимся этимъ вопросомъ. Однако, на дѣлѣ рѣшеніе этого вопроса оказывается чрезвычайно сложнымъ. Въ настоящее время приходятъ къ тому заключенію, что число метамеръ, участвующихъ въ образованіи головы, различно у различныхъ группъ позвоночныхъ (Frozier, 1882 — 1885), и менѣе всего оно у круглоротыхъ рыбъ, самой низшей группы изъ всѣхъ нынѣ живущихъ позвоночныхъ. Такимъ образомъ, отвѣтъ на этотъ вопросъ будетъ далеко не одинаковъ, смотря по тому, какую группу мы будемъ имѣть въ виду (Сѣверцовъ, 1895; Fürbringer, 1897). Мало того, возможно допустить, что при филогенетическомъ формированіи головы и при увеличеніи числа составляющихъ ее метамеръ, число мезодермическихъ метамеръ, вошедшихъ въ составъ головы не будетъ въ соотвѣтствіи съ числомъ вошедшихъ въ ея составъ метамеръ нервныхъ или скелетныхъ (Кольцовъ, 1901). Такъ что и съ этой точки зрѣнія, отвѣтъ на поставленный вопросъ можетъ быть довольно сложнымъ. Мы пока остановимся на мезодермической и скелетной метамеріи головы, отлагая вопросъ о нервной метамеріи до изученія нервной системы. Въ головѣ, точно такъ-же, какъ и въ туловищѣ, образуются сомиты и боковыя пластинки (рис. 125), но въ то время, какъ боковыя пластинки туловища обыкновенно не сегментируются, въ головѣ и въ шейной области онѣ распадаются на сегменты, въ зависимости отъ образованія жаберныхъ мѣшковъ въ видѣ парныхъ выступовъ кишечника, достигающихъ потомъ до эктодермы и

прорывающихся наружу при помощи жаберныхъ щелей. Эти мѣшны раздѣляютъ боковую пластинку своей стороны на участки, которые по положенію не вполне соотвѣтствуютъ сомитамъ, или, какъ говорятъ, бранхіомерія, т.-е. сегментация, стоящая въ зависимости отъ образованій жаберныхъ мѣшковъ, не совпадаетъ съ метамеріей. Даже у низшихъ позвоночныхъ (круглоротыхъ рыбъ) нѣтъ полного совпаденія, но весьма возможно, что первоначально это совпаденіе существовало.

При образованіи мезодермы въ головѣ низшихъ позвоночныхъ (селахій, по Platt, 1891; круглоротыхъ, по Кольцову, 1901) наблюдается замѣчательная особенность, а именно одинъ или два переднихъ сегмента обособляются непосредственно отъ энтодермы, подобно мезодерми-

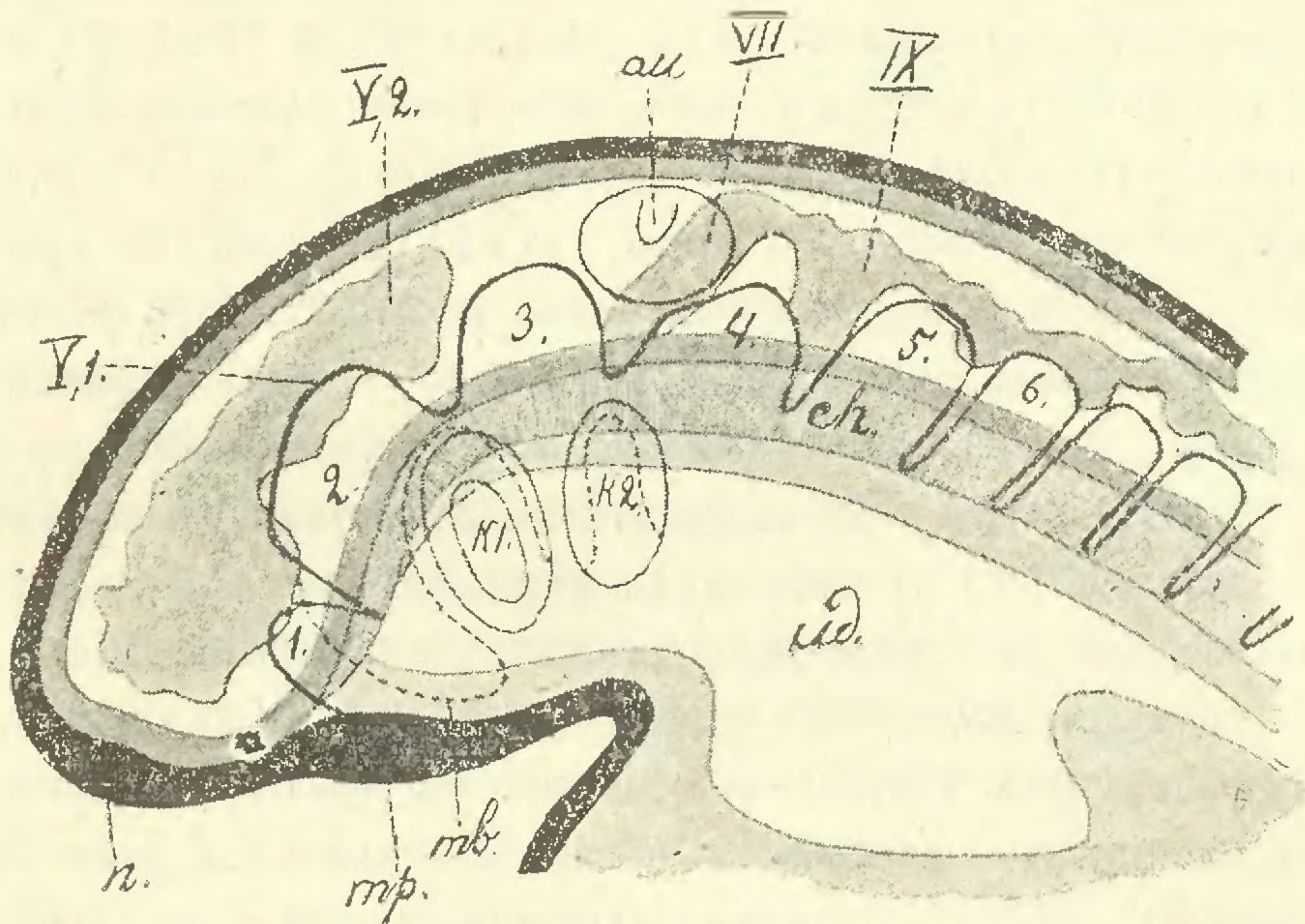


Рис. 125. Схематическое изображеніе головы 9-тидневнаго зародыша мшного, воспроизведенное на основаніи разрѣзовъ (реконструкція). 1—6 сомиты; *K1* и *K2*—жаберные мѣшки; *V,1* и *V,2*—участки ганглиозной пластинки, соотвѣтствующіе двумъ отдѣламъ тройничнаго нерва; *VII*—участокъ, соотвѣтствующій *n. acustico-facialis*; *IX*—участокъ, соотвѣтствующій языкоглоточному нерву; *au*—слуховой пузырь; *ch*—хорда; *mb*—челюстная дужка; *mp*—зачатокъ ротовой полости (ротовая плакода); *n*—зачатокъ обонятельнаго органа (обонятельная плакода) *id*—кишечникъ. По Кольцову.

ческимъ сегментамъ ланцетника, и полости этихъ сегментовъ являются первоначально выступами первично-кишечной полости. Передняя пара этихъ сомитовъ (не имѣющая соотвѣтствующихъ ей участковъ боковыхъ пластинокъ) представлена у ланцетника, вѣроятно, его головной полостью (стр. 20).

Впереди слуховыхъ пузырей въ головѣ позвоночныхъ, повидимому, образуется три пары сомитовъ. Первый сомить по своему положенію носитъ названіе предчелюстного (*praemandibularis*), второй — челюстного (*mandibularis*), третій—зачелюстного (*postmandibularis*). Всѣ эти сомиты, какъ лежащіе впереди слуховаго пузыря, носятъ названіе предушныхъ (*prootici*), а послѣдующіе, лежащіе позади слуховаго пузыря,—заушныхъ (*metotici*). Предушные сомиты, подобно слѣдующимъ за слуховыми пузырями парамъ, распадаются каждый на склеротомъ и міотомъ, причемъ міотомы этихъ трехъ сомитовъ идутъ на образованіе мышцъ, двигающихъ глазъ.

У круглоротыхъ, строго говоря, въ составъ черепа входятъ склеротомы только этихъ трехъ паръ предущихъ сомитовъ, но, на основаніи сравненія съ распредѣленіемъ головныхъ нервовъ, надо принять, что въ составъ головы круглоротыхъ входитъ еще по крайней мѣрѣ три пары заушныхъ сомитовъ, изъ коихъ двумъ заднимъ соотвѣтствуетъ X пара головныхъ нервовъ (блуждающій, *n. vagus*). У селажій въ составъ черепа входятъ уже нѣсколько паръ заушныхъ сомитовъ, а именно, повидимому, шесть паръ, такъ что общее число метамеръ, образовавшихъ у селажій черепъ, равно девяти (Van-Wihe, 1882). У двудышащихъ рыбъ присоединяется семь паръ заушныхъ сомитовъ, у осетровыхъ исключительнымъ образомъ одиннадцать (Сѣверцовъ, 1895 и 1902), тогда какъ у высшихъ ганондовъ и у костистыхъ рыбъ число присоединяющихся паръ сомитовъ немного болѣе, чѣмъ у селажій (точно—не опредѣлено). Число сомитовъ черепа амфибій равно таковому селажій, а у всѣхъ *Amniota* кромѣ того присоединяется еще три пары сомитовъ, соотвѣтствующіе коимъ нервы образуютъ у нихъ XII пару нервовъ, а именно подъязычный (*n. hypoglossus*), неясно выраженную у предыдущихъ формъ. Однако означенныя цифры, вѣроятно, далеко не выражаютъ истиннаго положенія вещей. Наблюдалась иногда редукція возникшихъ уже сомитовъ, но возможно, что сомиты иногда исчезаютъ настолько безслѣдно, что и не проявляются даже въ теченіе развитія животнаго. Поэтому опредѣленіе числа сомитовъ, вошедшихъ въ составъ головы у высшихъ позвоночныхъ, является весьма затруднительнымъ и врядъ-ли точнымъ. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ можно найтн слѣдъ сліянія затылочной части черепа съ однимъ или даже съ большимъ числомъ позвонковъ, соотвѣтствующихъ переднимъ туловищнымъ метамерамъ (см. ниже). Слѣдъ этотъ можетъ выражаться въ присутствіи на черепѣ остистыхъ отростковъ или ихъ рудиментовъ, а иногда даже и реберъ, этимъ позвонкамъ соотвѣтствующихъ (у двудышащихъ), или рудиментарнаго позвонка (*proatlas*), лежащаго впереди перваго шейнаго (*atlas*). Этотъ рудиментъ является то въ видѣ самостоятельныхъ рудиментарныхъ косточекъ, лежащихъ между первымъ позвонкомъ и затылочной костью, какъ напр., у крокодиловъ, *Hatteria*, ежа (*Echinaceus*), а при аномалии и у человѣка (Schumacher, 1907), то въ видѣ косточекъ, прирастающихъ къ затылочной кости, какъ напр., при аномалии же у человѣка (Kollmann, 1905). Въ эмбриональномъ состояніи зачатокъ особаго позвонка впереди перваго шейнаго найденъ у цѣлаго ряда млекопитающихъ (Levi, 1909). Въ то время какъ у круглоротыхъ, какъ сказано, X пара нервовъ является задней головной парой, у большинства прочихъ *Amniota* имѣется позади X пары нервовъ различная, по числу входящихъ въ составъ ея нервовъ, группа, которая представляетъ собой нервы туловищные по природѣ, но вошедшіе уже частью или цѣликомъ въ составъ головы. У *Amniota* на мѣстѣ этой группы находимъ настоящую, именно XII пару типичныхъ головныхъ нервовъ. Такимъ образомъ, изъ этого обстоятельства можно извлечь тоже ясное указаніе на то, что у позвоночныхъ дѣйствительно совершается процессъ присоединенія переднихъ туловищныхъ метамеръ къ головѣ.

Такое направлѣніе приняла въ настоящее время имѣвшая громадное историческое значеніе **позвоночная теорія черепа**. Высказанная Гете (1791) и Океномъ (1807) въ видѣ предположенія, что черепъ представляетъ собой видоизмѣненіе позвоночника, она была сначала разработана Оуэномъ на почвѣ его ученія объ архитипѣ, какъ творческомъ замыслѣ при созданіи той или другой группы. Естественно, что при этомъ она сводилась къ отысканію сходственныхъ съ позвонокъ частей въ черепѣ. Гексли (1864) поставилъ эту теорію на эволюціонную почву, высказавъ положеніе, что черепъ вовсе не представляетъ собой видоизмѣненія позвоночника, какъ и позвоночникъ—черепа, а оба они представляютъ видоизмѣненіе въ двухъ различныхъ направленіяхъ одного индифферентнаго сначала зачатка. Гегенбауръ (1872) свелъ вопросъ на почву метамернаго строенія черепа и пытался опредѣлить характеръ метамеріи, на основаніи чисто-сравнительно анатомическихъ данныхъ, а именно числа висцеральныхъ дугъ и расположенія головныхъ нервовъ. Въ трудѣ Гегенбаура гипотеза эта сдѣлала громадный шагъ впередъ, хотя его выводы, послѣ того какъ вопросъ былъ перенесенъ на почву эмбриологіи и связанъ съ вопросомъ о метамеріи мезодермы Бальфуromъ (1878) и van-Wijhe (1882), подверглись значительному измѣненію.

Такимъ образомъ, около передняго конца хорды и впереди его образуется изъ склеротомовъ головныхъ сомитовъ скопленіе мезодермы, которое и служитъ матерьяломъ для **развитія черепа**, задняя часть коего формируется такимъ образомъ кругомъ хорды (хордальная часть), а передняя—впереди ея (прехордальная часть). Въ нейральной части ни у взрослыхъ формъ, ни у зародышей нѣтъ метамернаго расположенія элементовъ, если не считать слабыхъ намековъ на метамерію въ самой задней (затылочной) части хрящевого зачатка, и уже по одному этому первоначальная гипотеза, разсматривавшая черепъ, какъ рядъ видоизмѣненныхъ позвонокъ, должна быть оставлена.

Закладка черепа обозначается появленіемъ въ области его будущей нижней стѣнки двухъ паръ хрящей, изъ коихъ передняя пара лежитъ значительно впереди хорды и только у круглоротыхъ, двудышащихъ и амфибій задними концами примыкаетъ къ ней (Сѣверцовъ, 1899, 1902), а задняя лежитъ по бокамъ передней части хорды (рис. 126). Передняя пара, представляющая собой зачатокъ прехордальной части черепа, носитъ названіе черепныхъ трабекулъ (*trabeculae cranii*), а задняя пара, представляющая собой зачатокъ хордальной части черепа и иногда даже являющаяся въ видѣ общаго зачатка съ хрящевыми капсулами, облекающими слуховые пузыри, называется парохордальными пластинками (*parachordalia*). Трабекулы могутъ лежать то горизонтально, то отклоняются значительно внизъ, въ зависимости отъ того, какъ изогнутъ, во времени ихъ появленія зачатокъ головного мозга, который онѣ отчасти подстилаютъ (рис. 127). Кроме того часто наблюдается еще пара хрящей, залегающихъ въ подглазничной области и называемыхъ сфено-латеральными (*spheno-lateralia*). Затѣмъ трабекулы и парохордальныя пластинки сливаются въ общую пластинку (рис. 126), обрастающую собой хорду и продырявленную между трабекулами отверстіемъ, носящимъ названіе *fenestra basicranialis anterior*, а потомъ, по мѣрѣ суженія, — гипофизарнаго или питунтарнаго, ибо въ этой области залегаютъ придатокъ мозга—гипофизъ (*hypophysis s. glandula pituitaria*); а впереди отверстія сросшіяся трабекулы образуютъ пластинку, представляющую

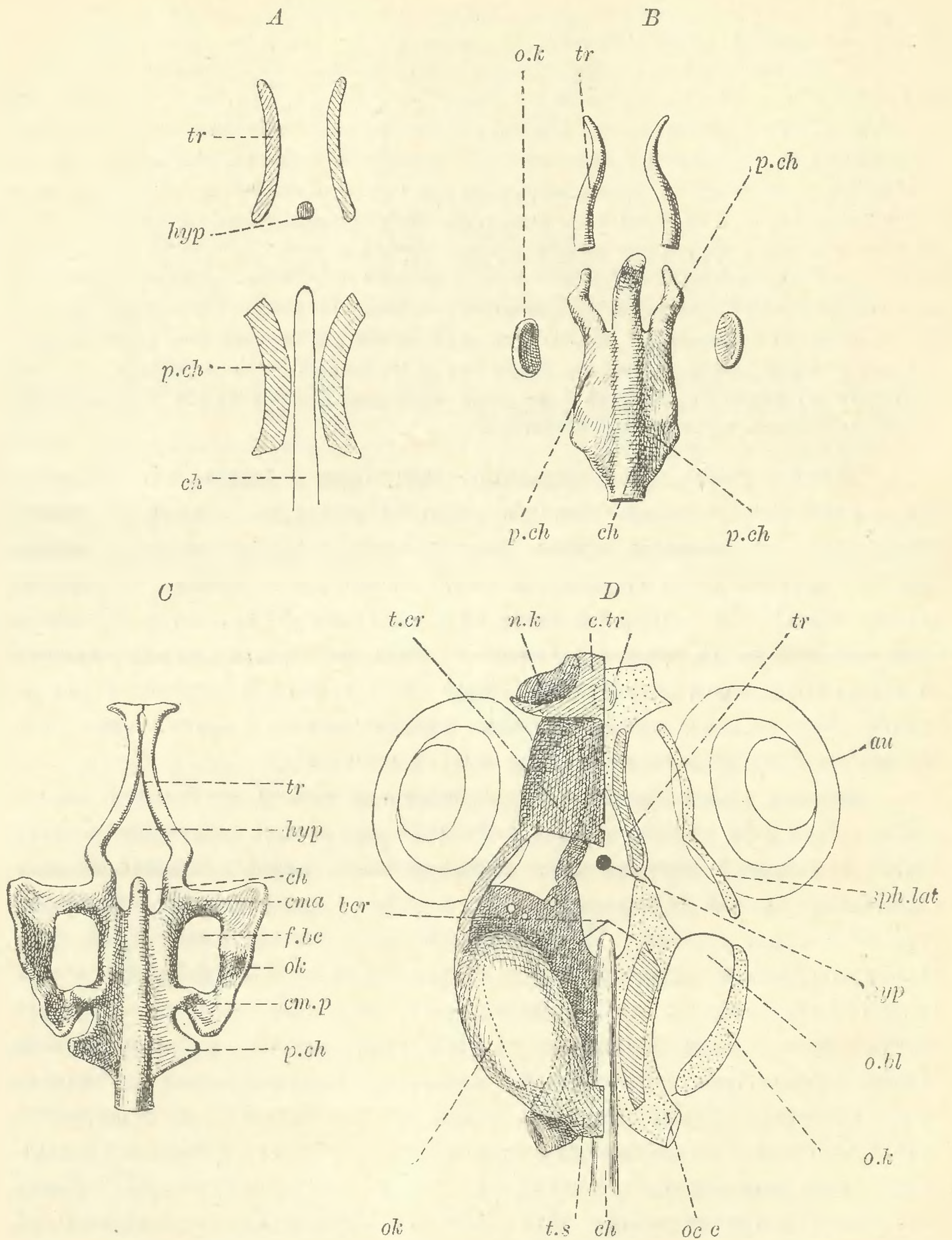


Рис. 126. Развитие черепа у р. *Salmo*. А, В, С, D—четыре последовательные стадии при разсматривании сверху. *au*—глазь; *ber*—основание черепа; *sm.a* и *sm.p*—передняя и задняя хрящевая перемычка; *c.tr*—выступы трабекуль; *hyp*—гинофизарное отверстие; *nk*—посевая капсула; *o.bl*—слуховой пузырь; *o.k*—слуховая капсула; *oc.c*—затылочная область; *p.ch*—*parachordalia*; *sph. lat*—*spheno-lateralis*; *t.cr*—верхняя стенка черепа; *t.s.*—*tectum synoticum*; *tr*—*trabeculae cranii*. На рис. D зачатки первой стадии косо заштрихованы; зачатки второй стадии — пунктированы; зачатки третьей стадии — затушеваны и справа не изображены. А и D по Воскобойникову, В и С по Гауппу по модели Шгёра.

v.f. + bc — отверстие отграниченное слуховую капсулу.

собой носо-рѣшетчатый или назо-этмоидальный отдѣлъ (*pars naso-ethmoidea*). Дѣйствительно, по бокамъ ея образуются капсулы, въ которыхъ помѣщаются органы обонянія. За этимъ отдѣломъ кзади слѣдуетъ слуховой (*pars otica*) и наконецъ задній—затылочный (*pars occipitalis*). Послѣдній отдѣлъ при закладкѣ своей по присутствію перетяжекъ представляетъ нѣкоторые намеки на метамерию. Этотъ хрящевой зачатокъ черепа, первоначально охватывающій нижнюю поверхность мозга, сливаясь съ *spheno-lateralia*, постепенно разрастается на бока ея, а затѣмъ закрываетъ и верхнюю поверх-

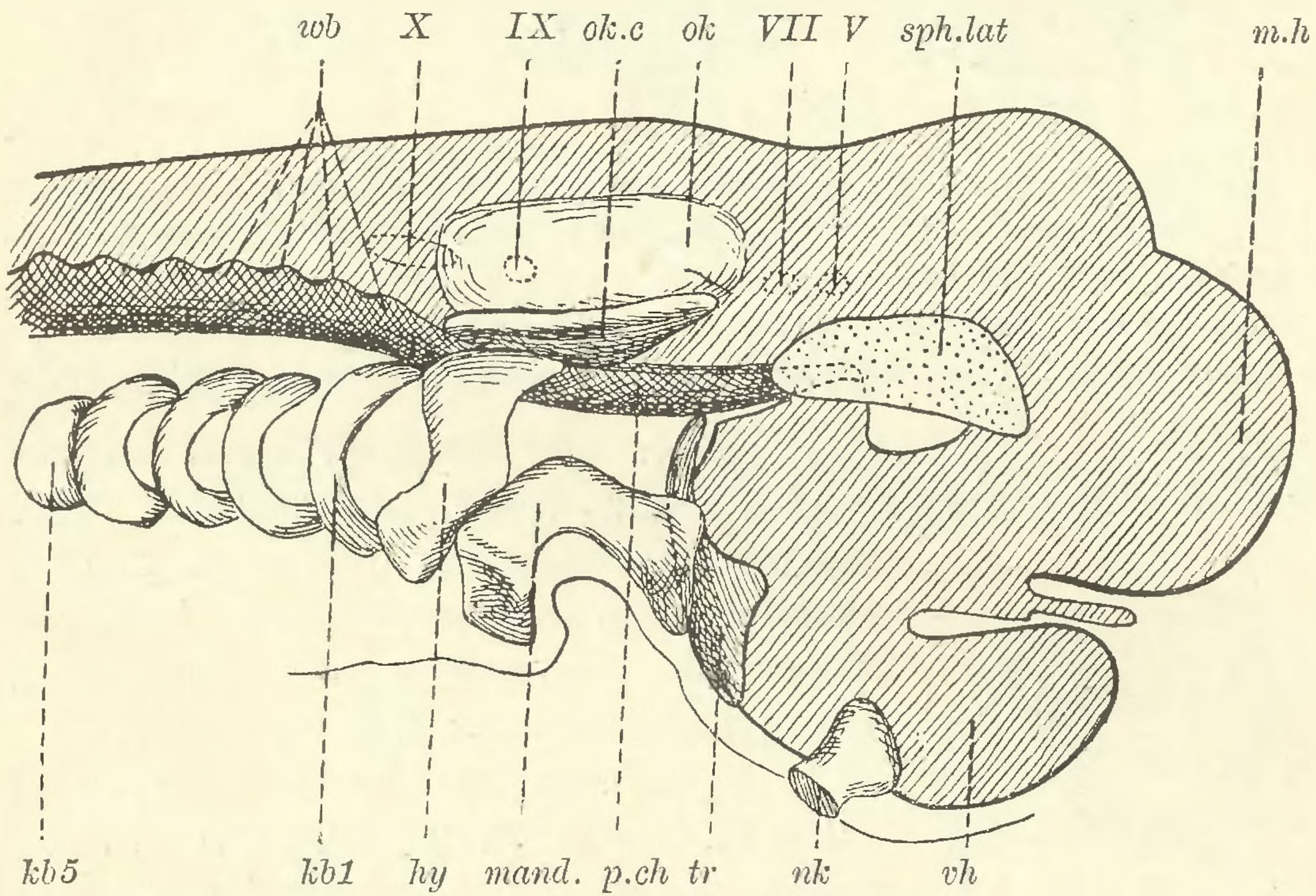


Рис. 127. Головной мозгъ (заштрихованъ косо) и зачатокъ черепа акулы (*Acanthias*) въ профиль. V, VII, IX и X—отверстія для выхода соответствующихъ нервовъ; *hy*—гиоидная дуга; *kb1*—*kb5*—жаберныя дуги; *mand*—мандибулярная дуга; *mk*—средній мозгъ; *nk*—посовая капсула; *ok*—слуховая капсула; *ok.c*—ея хрящевой зачатокъ; *p.ch*—*parachordalia*; *sph. lat.*—*spheno-lateralia*; *tr*—*trabeculae*; *vh*—передній мозгъ; *wb*—хрящевые зачатки позвонковъ. По Сѣверцову.

ность, образуя съ каждой стороны три капсулы для помѣщенія органовъ обонянія, зрѣнія и слуха. Этотъ хрящевой или первичный черепъ залагается у всѣхъ позвоночныхъ, но далеко не всегда представляетъ болѣе или менѣе замкнутую коробку. Такъ у высшихъ позвоночныхъ верхняя стѣнка можетъ не охрящевѣвать вовсе на значительномъ протяженіи, и отъ нея остается лишь небольшая перемычка въ области слуховыхъ капсулъ (*tectum synoticum*). Отверстія могутъ оставаться и въ нижней стѣнкѣ черепа (вышеупомянутое *fenestra basicranialis anterior*, или питунтарѣе, и еще *fenestra basicranialis posterior*), а равно въ области носовыхъ капсулъ, глазницъ и слуховыхъ капсулъ. Питунтарное отверстие можетъ закрыться еще въ хрящевомъ черепѣ или же позже закрывается накладной костью парасфеноидной (*parasphenoideum*). Отверстія для выхода нервовъ обра-

зуются еще частью въ хрящевомъ черепѣ и сохраняются при окостенѣніи, частью-же между элементами развивающагося позже костяного черепа.

Всѣ черепа могутъ быть раздѣлены на два типа. Въ одномъ случаѣ (рис. 128, *C*) правая и лѣвая стѣнки межглазничной части черепа, обыкновенно вслѣдствіе сильнаго развитія глазницъ, сближаются между собой на-

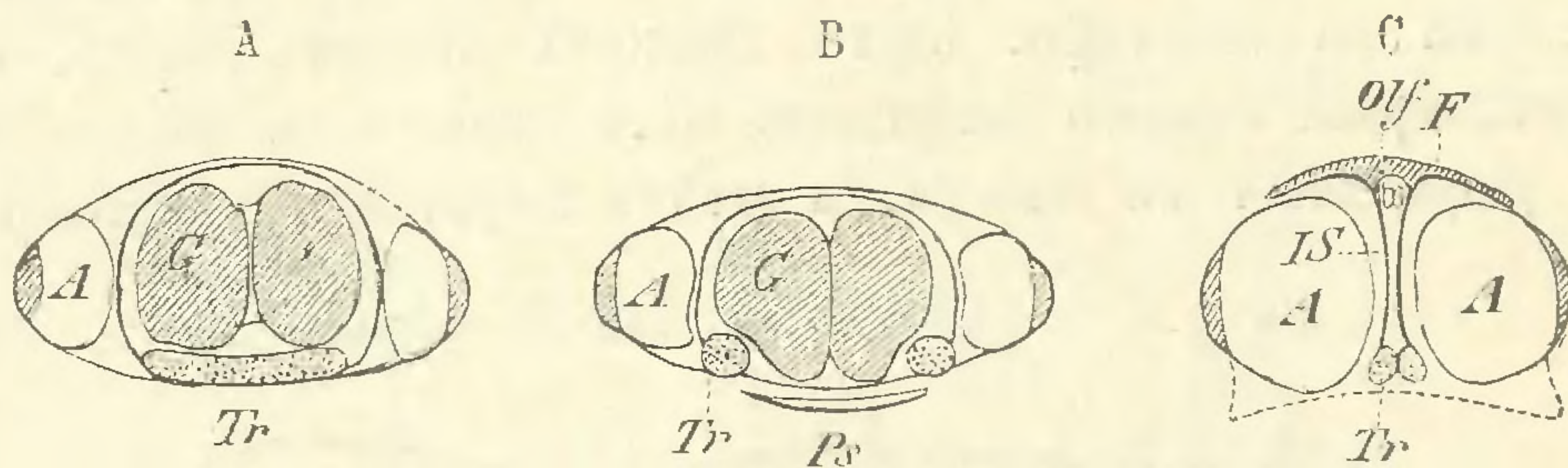


Рис. 128. Схематическіе поперечные разрѣзы черезъ голову зародышей, изображающіе различные типы развитія черепа: *A* и *B*—безъ образованія межглазничной перегородки, но *B*—съ образованіемъ *parasphenoideum*; *C*—съ образованіемъ межглазничной перегородки. *A*—глаза; *G*—головной мозгъ; *F*—лобная кость; *IS*—межглазничная перегородка; *Olf*—обонятельные нервы; *Pr*—*parasphenoideum*; *Tr*—*trabeculae cranii*. Изъ Видерстейма.

столько, что эта часть уже не служитъ для помѣщенія мозга, какъ-бы отступившаго къзади. Сближеніе этихъ стѣнокъ можетъ быть настолько тѣсно, что нерѣдко здѣсь образуется тонкая перегородка, называемая межглазничной (*septum interorbitale*). Черепа этого типа имѣютъ узкое основаніе и называются тропибазальными (*tropibasische*).

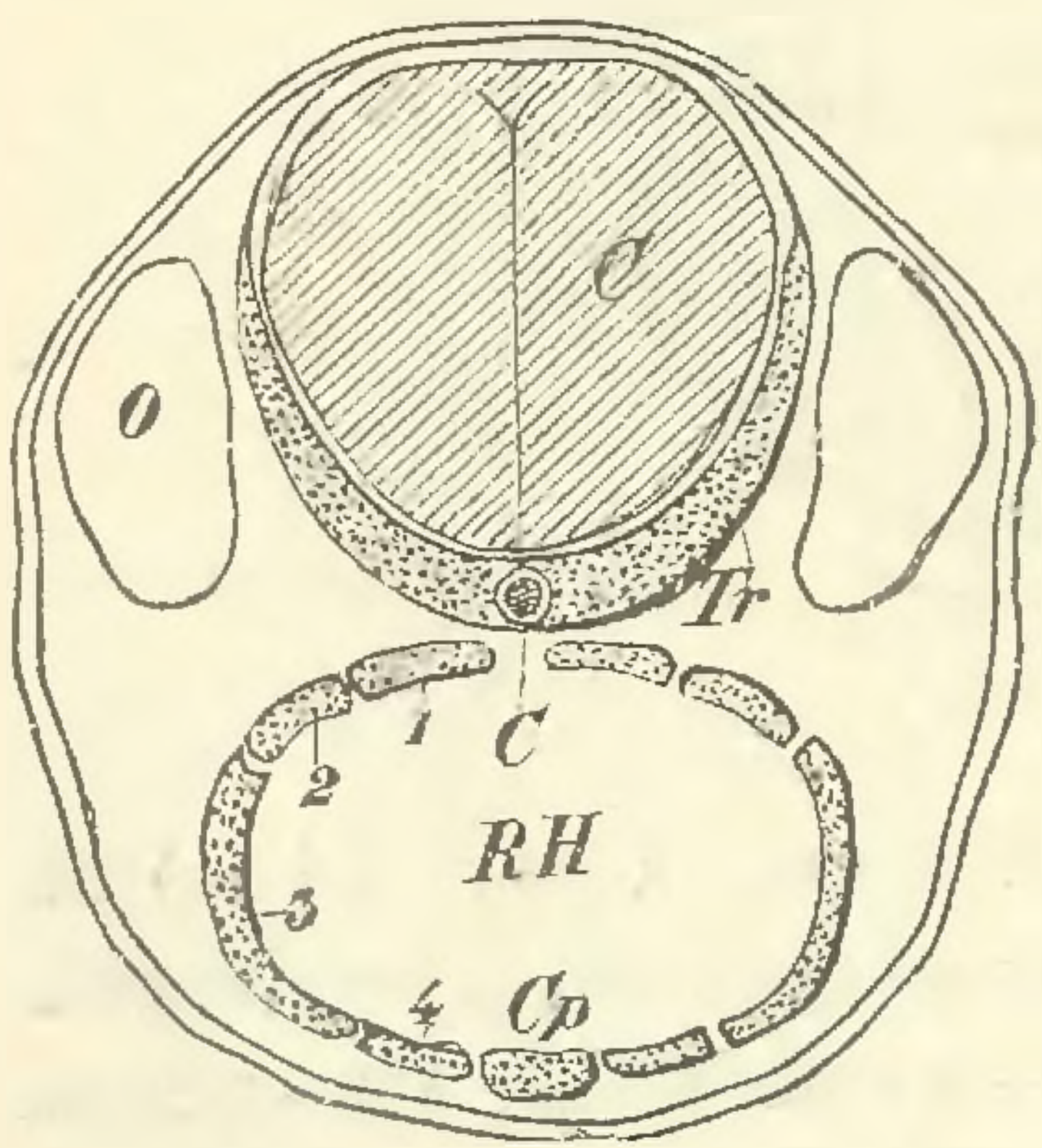


Рис. 129. Схематическое изображение органовъ головы при развитіи хрящевочерепа въ поперечномъ разрѣзѣ. *C*—хорда; *Sp*—непарная часть жаберной дуги (*scapula*); *G*—головной мозгъ; *O*—слуховые пузыри; *RH*—полость глотки; *Tr*—*trabeculae cranii*, разрастающіяся и образующія боковую стѣнку черепа; 1—4—части жаберной дуги.

По Видерстейму.

Другой типъ характеризуется широко разставленными стѣнками межглазничной части, заключающими въ себѣ передній отдѣлъ мозга (рис. 128, *A* и *B*). Черепа этого типа имѣютъ широкое основаніе и называются платибазальными (*platibasische*). Въ первомъ случаѣ обѣ трабекулы рано сливаются впереди гипофизарнаго отверстія вмѣстѣ въ одну общую (*tr. communis*), а во второмъ онѣ остаются раздѣленными на большей части своего протяженія. Ко второму типу принадлежатъ черепа круглоротыхъ, части селажій и всѣхъ амфибій, къ первому—прочихъ позвоночныхъ (Gaupp, 1892—1900).

Затѣмъ хрящевой или первичный черепъ можетъ замѣщаться хондральными или накладными костями, образующими во всей своей совокупности костный или вторичный черепъ, а первичный обыкновенно подвергается значительной редукціи. Обратимся теперь къ висцеральной части.

Висцеральная часть черепа представляетъ собой, какъ указано, рядъ парныхъ хрящевыхъ или костныхъ дужекъ (рис. 129 и 130).

Передняя изъ этихъ дугъ или мандибулярная дѣлится на два участка: нижній, носящій названіе мандибулярнаго (*mandibulare*) или Меккелева хряща (*cartilago Meckelii*); и верхній — небноквадратный хрящъ (*palato - qua-*

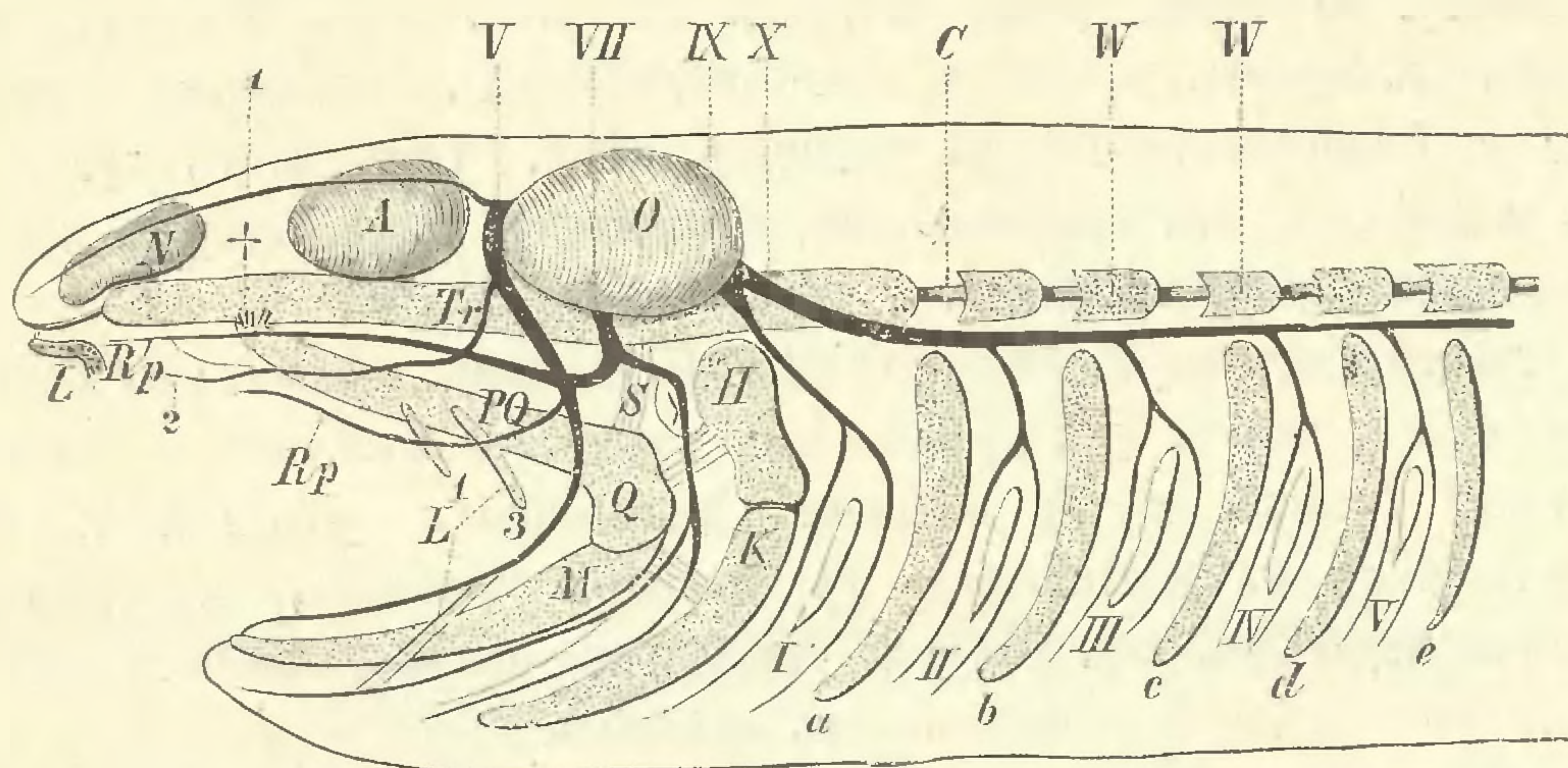


Рис. 130. Зачатокъ черепа и висцеральныхъ дугъ зародыша акулы. *N, A, O* — капсулы органовъ обонянія, зрѣнія и слуха; *L, L'* — губные хрящи; *Tr* — *trabeculae cranii*; *PQ* — *palatoquadratum*, при † скрѣпленное съ *trabeculae* при помощи соединительно-тканной связки — *S*; *Q* — *quadratum*; *M* — нижняя челюсть (*mandibulare*), или Меккелевъ хрящъ; *H* — *hyomandibulare*; *K* — *hyoideum*; *C* — спинная струна; *W* — тѣла позвонковъ; *a, b, c, d, e* — жаберныя дуги и между ними жаберныя щели (*I—V*); *V* — *n. trigeminus*; *1, 2, 3* — его главныя вѣтви; *Rp* — его небная вѣтвь; *VII* — *n. facialis*; *Rp'* — его небная вѣтвь; *IX* — *n. hypoglossus*; *X* — *n. vagus*. По Видерсгейму.

dratum). У низшихъ позвоночныхъ первый является въ видѣ нижней челюсти, а второй — въ видѣ верхней. Впереди этой дуги, такимъ образомъ, лежитъ ро-

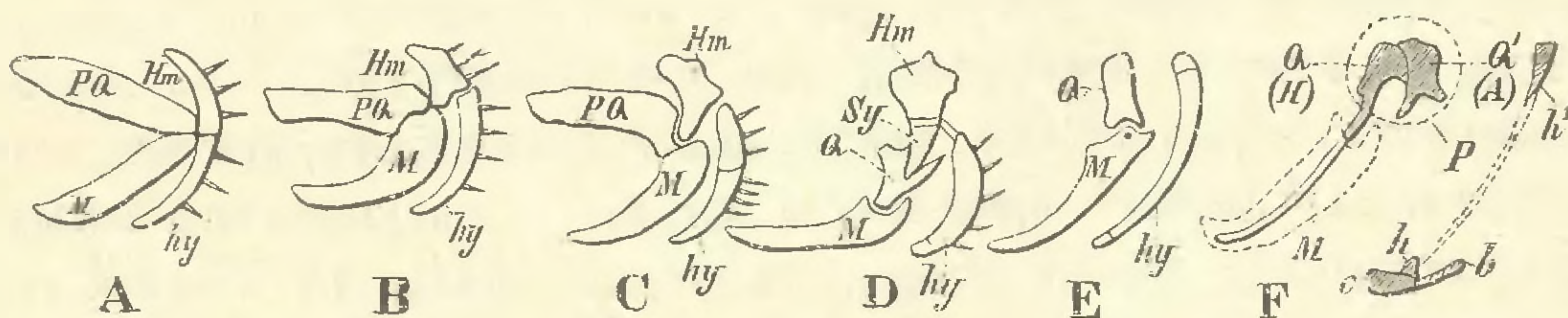


Рис. 131. Взаимоотношеніе двухъ первыхъ висцеральныхъ дугъ (схема). *A* — *Protoselachii*; *B* — остальные акулы; *C* — нѣкоторые скаты; *D* — костистыя рыбы; *E* — амфибіи и *Sauropsida*; *F* — млекопитающія. *PQ* — *palato-quadratum*; *M* — Меккелевъ хрящъ; *Hm* — *hyomandibulare*; *hy* — *hyoideum*; *Sy* — *symplecticum*; *Q* — *quadratum*, расчленяющееся у млекопитающихъ на молоточекъ и наковальню *Q* (*H*) и *Q'* (*A*), лежащія въ барабанной полости (*P*); *h'* — *processus styloideus* черепа, соединенный при помощи *lig. stylohyoideum* (пунктиръ рис. *F'*) съ *h* — малымъ рожкомъ подъязычной кости (*c*); *b* — ея большой рожокъ у млекопитающихъ. Изъ Видерсгейма по Гегенбауру.

товое отверстіе. Вторая дуга, гюндная, тоже представляетъ два участка: верхній — гюмандибулярный (*hyomandibulare*) и нижній — гюндный (*hyoideum*), соединенные еще непарнымъ хрящикомъ (*basihyale s. corula*) внизу (рис. 131). Многие (*Van Wijhe, Dohrn*) разсматриваютъ эти два участка, какъ двѣ самостоятельныя дуги, первоначально лежавшія одна за другой и раздѣленныя ис-

чезнувшей жаберной щелью. Между мандибулярной и гюидной дугой лежитъ первая жаберная щель, которая является или рудиментарной (круглоротыя), или видоизмѣненной (брызгальце, или *spiraculum*, рыбъ и среднее ухо прочихъ позвоночныхъ). За этими дугами слѣдуетъ нѣсколько дугъ, лежащихъ позади настоящихъ жаберныхъ щелей и тоже соединенныхъ непарными хрящиками (*copulae s. basibranchialia*) на срединной линіи. Число этихъ дугъ, называемыхъ жаберными, или бранхіальными, обыкновенно соотвѣтствуетъ числу закладывающихся жаберныхъ щелей.

У древнѣйшихъ акулъ (*Protoselachii*), какъ *Chlamydoselache* и *Hexanchus*, ихъ 6, у *Heptanchus* даже 7, а обыкновенно бываетъ 5.

Можно думать, что у предковъ позвоночныхъ расположеніе жаберныхъ дугъ было въ соотвѣтствіи съ таковымъ метамеръ, и бранхіомерія совпадала съ метамеріей (стр. 109), но соотвѣтствіе это нарушилось не вслѣдствіе увеличенія числа дугъ, а вслѣдствіе ихъ смѣщенія.

Въ черепахъ съ большимъ числомъ метамеръ всѣ висцеральныя дуги могутъ быть отнесены къ метамерамъ черепа; въ черепахъ съ малымъ числомъ метамеръ (напр. у круглоротыхъ рыбъ) значительная часть висцеральныхъ дугъ соотвѣтствуетъ переднимъ туловищнымъ метамерамъ. Изъ этого ясно, что судить о числѣ метамеръ черепа по числу висцеральныхъ дугъ, т.-е. на основаніи одной скелетной метамеріи, не представляется возможнымъ. Поскольку возможно сравненіе висцеральныхъ дугъ съ ребрами или нижними дугами позвонковъ (см. ниже), какъ это допускалось Гегенбауромъ, до сихъ поръ не выяснено.

Вышеописанное расположеніе висцеральнаго аппарата является въ значительной мѣрѣ схематизированнымъ и въ наиболѣе чистомъ видѣ наблюдается только у низшихъ формъ, причемъ уже и у нихъ *hyomandibulare* играетъ роль подвѣска, къ которому причленяется челюстной аппаратъ (рис. 131, *A—D*), а у большинства это расположеніе является сильно измѣненнымъ, причемъ, конечно, хрящевыя части первичнаго черепа могутъ замѣщаться хондральными и накладными костями вторичнаго. Вообще говоря, первичный черепъ, въ большей степени удерживается у низшихъ позвоночныхъ, а у высшихъ онъ сводится къ незначительнымъ остаткамъ. Что касается до костей вторичнаго черепа, то уже было указано, что нѣкоторыя изъ нихъ являются костями двойственнаго происхожденія, т.-е. въ ихъ образованіи принимаютъ участіе, какъ хондральные, такъ и накладные элементы. Такъ какъ при филогенетическомъ развитіи черепа возможно, что въ такихъ двойственныхъ костяхъ одинъ зачатокъ (хондральный) постепенно вытѣсняется другой (накладной), и даже замѣняетъ его окончательно, то мыслимы такіе случаи, когда кость, занимающая одно и то же положеніе въ черепѣ и имѣющая одно и то же морфологическое значеніе, у различныхъ формъ имѣетъ различное происхожденіе. Съ подобными случаями замѣщенія зачатковъ, или съ меторизисомъ (Шимкевичъ, 1909), мы уже встрѣчались (стр. 98) и еще встрѣтимся и при изученіи другихъ системъ. Къ разсмотрѣнію строенія черепа различныхъ представителей мы теперь и перейдемъ.

Черепъ круглоротыхъ рыбъ отличается отъ черепа всѣхъ прочихъ позвоночныхъ отсутствіемъ челюстей (откуда и названіе этой группы—*Agatha*). Это отсутствіе, конечно, стоитъ въ связи съ образомъ питанія этихъ рыбъ (высасываніе добычи). Черепъ платибазального типа и является хрящевымъ или даже въ верхней своей части перепончатымъ, олицетворяя такимъ образомъ ту стадію эмбриональнаго развитія черепа, когда его верхняя стѣнка еще не успѣла развить хряща (стр. 113). Съ этой хрящевой коробкой сраслась непарная носовая капсула, у *Muxine* вытянутая впередъ въ длинную трубку, и двѣ слуховыя капсулы, сохраняющія, впрочемъ, у круглоротыхъ значительную степень само-

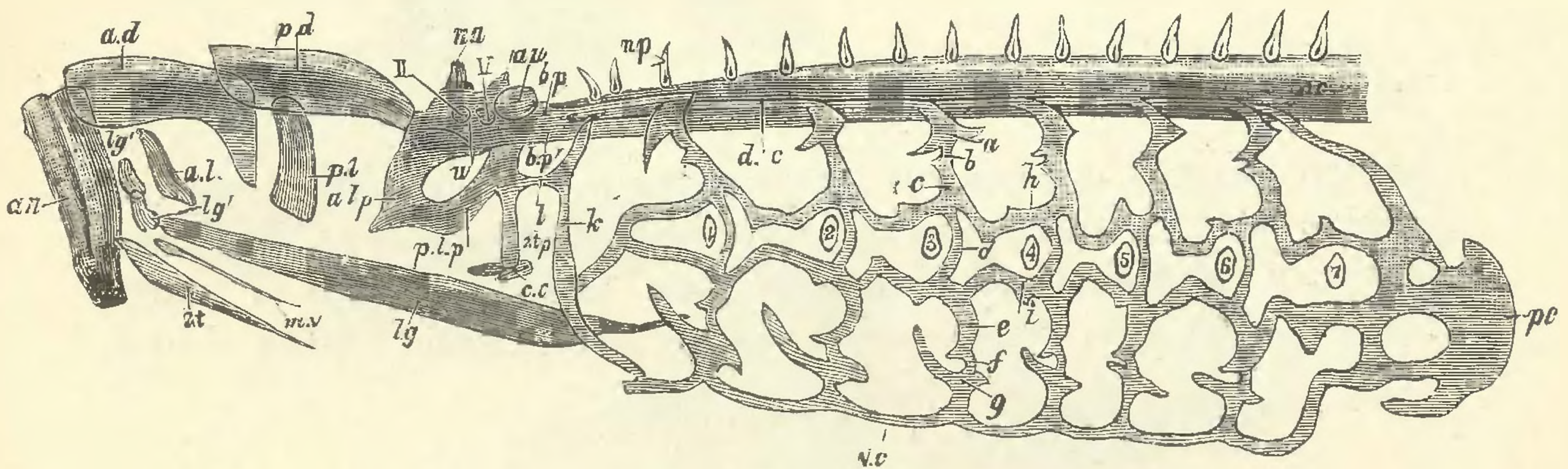


Рис. 132. Черепъ морской миноги (*Petromyzon marinus*) съ переднимъ отдѣломъ позвоночника и жабернымъ скелетомъ. *nc*—спинная струна съ ея оболочками; *pr*—остистые отростки; *au*—слуховая, *na*—носовая капсула; *br*, *br'*—хордальный, *w*—прехордальный отдѣлы черепа; II, V—отверстія для выхода зрительнаго и тройничнаго нервовъ; *an*—кольцевидный хрящъ ротового отверстія; *ad*, *pd'*, *pl*—добавочныя подпорки послѣдняго; *zt*, *m.v*—губные хрящи; *alr*, *plr*—элементы *palato-quadratum*; *str*, *cc*, *lg*, *lg'*, *al*—элементы гіоидной дуги; 1—7 наружныя жаберныя отверстія; *a*—*k* части жабернаго скелета; *d.c*, *v.c*—его спинной и брюшной хрящи, параллельные спинной струнѣ; *pe*—хрящевая капсула, одѣвающая сердце. Изъ Паркера.

стоятельности. На черепъ *Petromyzon* можно замѣтить съ каждой стороны небольшую дужку, отходящую отъ задней области черепа и сливающуюся переднимъ концомъ съ передней областью (рис. 132). Эту дужку рассматриваютъ, какъ гомологъ *palato-quadratum*. Надъ этой дужкой помѣщается глазъ, и она занимаетъ положеніе скуловой дуги хрящевого черепа безхвостыхъ амфибій, какъ это замѣтилъ еще Гексли. У *Muxine* соответствующіе этимъ дужкамъ элементы вытянуты впередъ и впереди соединяются въ одну пластинку, лежащую на небѣ. Съ каждой стороны черепа позади небо-квадратной дужки отходитъ еще дужка—гіоидная (*hyoideum*), а подъ ними лежитъ непарный хрящъ (*basihyale*), подпирающій языкъ и являющійся у *Muxine* въ видѣ сложнаго изъ нѣсколькихъ хрящей составленнаго аппарата. Эта особенность опять-таки стоитъ въ связи съ развитіемъ мускулатуры языка, играющаго важную роль

при сосаніи¹⁾). Бранхіальныя дужки хотя и соединены съ черепомъ, но почти всецѣло лежатъ въ туловищной части, что объясняется малымъ числомъ метамеръ, вошедшихъ въ составъ черепа. У *Petromyzontidae* дужки соединены между собой продольными трабекулами, такъ что образуютъ цѣльную

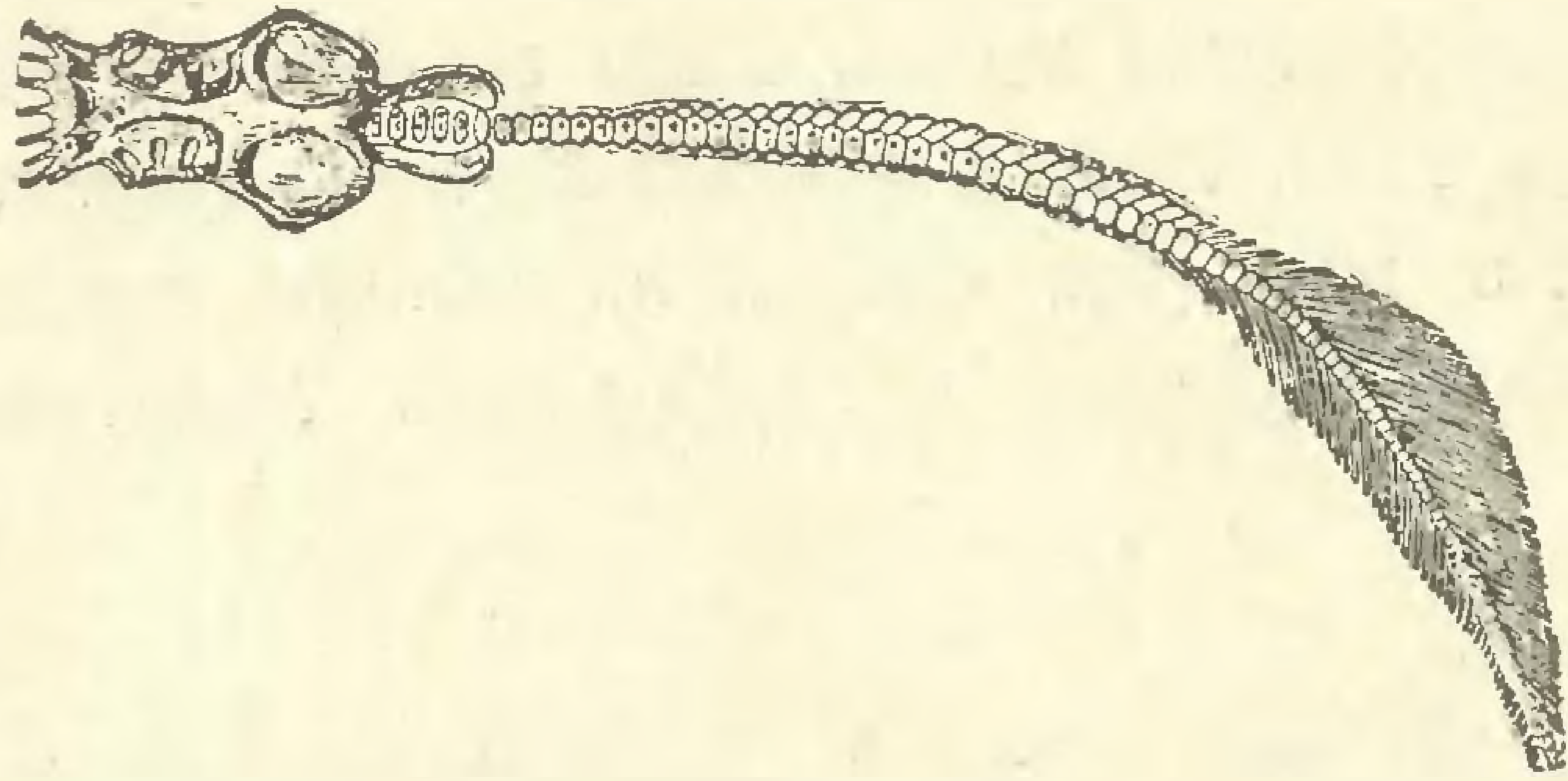


Рис. 133. Девонская ископаемая рыба *Palaeospondylus gunni*. По Тракуэру изъ Дина.

хрящевую рѣшетку, подпирющую жаберный аппаратъ, а сзади переходящую въ хрящевую капсулу, охватывающую кругомъ сердце. У *Muxinidae* нѣтъ такой рѣшетки, а наблюдаются лишь нѣсколько слабо развитыхъ хрящей съ каждой стороны. Кроме того, у круглоротыхъ для поддержки сильно развитой ротовой

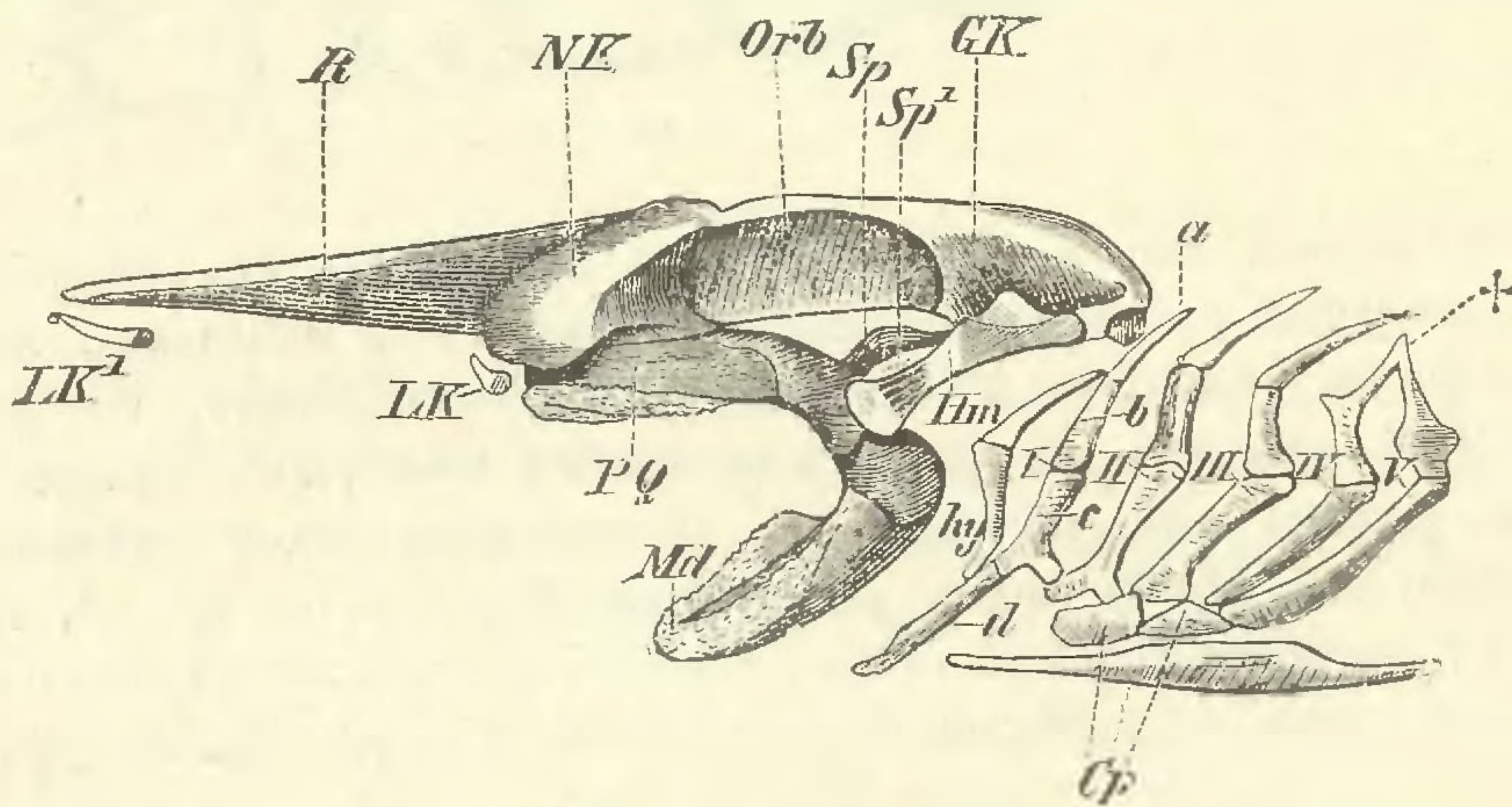


Рис. 134. Черепъ ската. *GK*—слуховая капсула; *Hm*—*hyomandibulare*; *hy*—*hyoidem*; *LK*, *LK*²—губные хрящи; *Md*—*mandibulare*; *NK*—обонятельная капсула; *Orb*—глазничная впадина; *PQ*—*palato-quadratum*; *R*—*rostrum*; *Sp*—хрящъ, лежащій около брызгальца—*Sp*¹; *I*—*V*—жаберныя дуги; *a*, *b*, *c*, *d*—ихъ членики (*pharyngo*-, *epi*-, *kerato*- и *hypo*-*branchiale*); +—мѣсто срастанія послѣдней и предпослѣдней жаберныхъ дугъ; *Cp*—*corulae*.
Изъ Видерсгейма.

воронки, имѣется нѣсколько хорошо развитыхъ губныхъ хрящей. У *Petromyzontidae* самый передній хрящъ, залегающій на краю ротовой воронки, имѣетъ форму кольца, а у *Muxinidae* около рта сидитъ съ каждой стороны по 4 подпертыхъ внутри хрящами щупальца, причемъ хрящи 3 переднихъ паръ тоже соединены хрящевымъ или соединительно-тканнымъ тяжемъ. Такой же аппаратъ

¹⁾ По своимъ отношеніямъ къ мускулатурѣ и иннерваціи подъязычный аппаратъ *Muxinidae*, по мнѣнію нѣкоторыхъ (Stockard, 1906), соответствуетъ нижней челюсти *Gnathostomi*.

изъ вѣнчика щупалець, окружающихъ ротовое отверстие, имѣла ископаемая, родственная круглоротымъ форма—*Palaeospondylus* (рис. 133). Съ одной стороны эти щупальца напоминаютъ *cirri*, окружающіе ротъ ланцетника, а съ другой съ ними могутъ быть сравнены усиковидные придатки у осетровыхъ и сомовыхъ рыбъ.

Черепъ селакій то плати-, то тропибазального типа, и снабженный подобно черепу всѣхъ вышестоящихъ формъ челюстнымъ аппаратомъ (*Gnathostomi*), представляетъ собой хрящевую коробку, спереди вытянутую въ

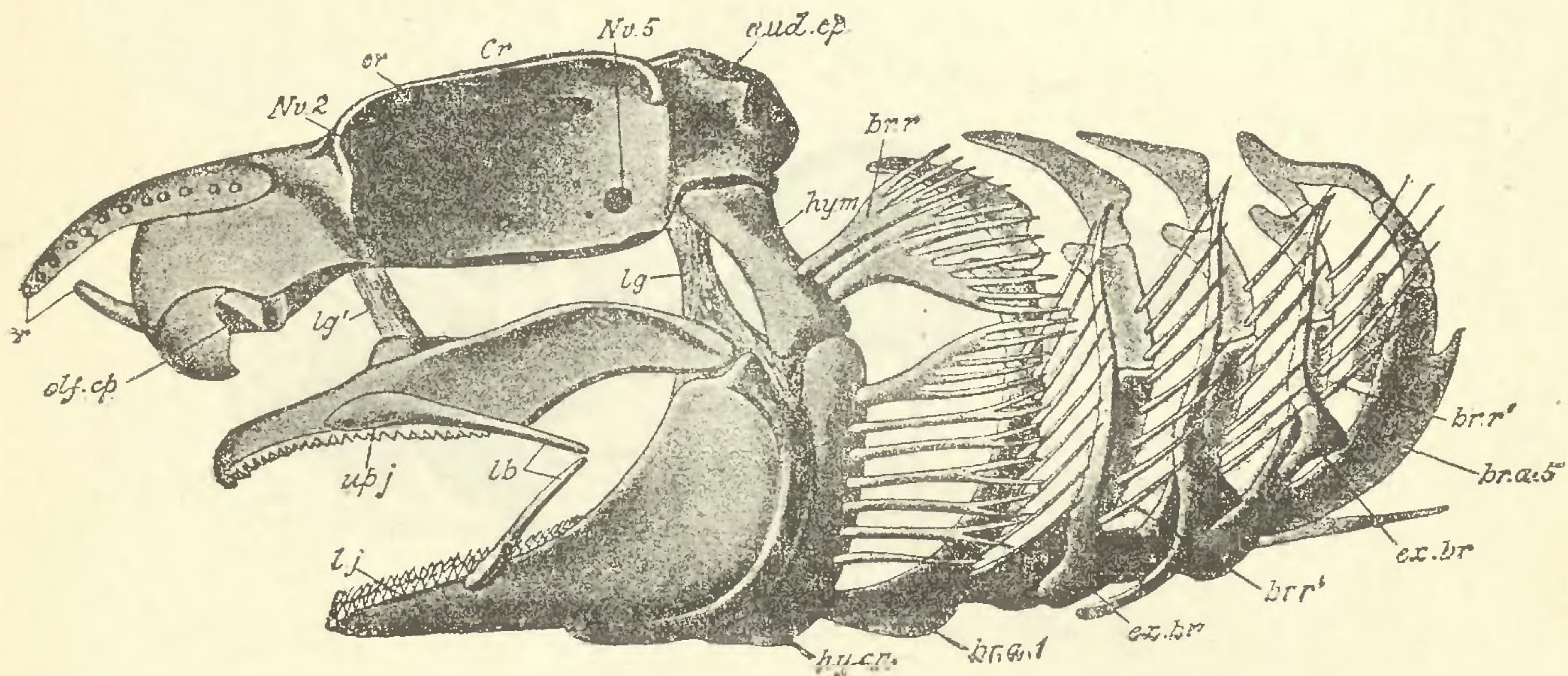


Рис. 135. Черепъ акулы (*Scyllium canicula*). *aud. cp.*—слуховая капсула; *br. a.1—br. a.5* жаберныя дуги съ лучами (*br. r.*); *Cr*—черепная коробка; *ex. br*—наружныя жаберныя хрящи; *hu. cp*—*hyoideum* и *hum*—*hyomandibulare* съ лучами (*br. r.*); *lb*—губныя хрящи; *lg, lg'*—связки, на которыхъ подвѣшенъ челюстной аппаратъ; *l.j*—Меккелевъ хрящъ; *Nu.2*—отверстие II пары нервовъ; *Nu.5*—отверстие V и VII парь; *olf. cp*—обонятельная капсула; *or*—глазница; *r*—*rostrum*; *р. j*—*palato-quadratum*. По Паркеру.

клювообразный выступъ — *rostrum*, причѣмъ верхняя стѣнка передней (предлобной) части черепа остается часто перепончатой и тѣмъ напоминаетъ перепончатый характеръ верхней части черепа круглоротыхъ (рис. 134 и 135). Снизу къ *rostrum* прирастаетъ пара носовыхъ капсулъ, а слуховыя капсулы включены въ толщу стѣнки задней части черепа и обозначаются снаружи лишь небольшими выпуклостями (рис. 136). Между носовой и слуховой капсулами находится съ каждой стороны выемка для помѣщенія глаза, впереди коей выступаетъ анторбитальный или предглазничный, позади—посторбитальный или заднеглазничный отростки. Сзади черепъ соединяется съ позвоночникомъ или подвижнымъ сочлененіемъ (скаты и *Holoscephali*), или соединенъ менѣе подвижно связками наподобіе того, какъ соединены другъ съ другомъ позвонки, или даже срастается съ нѣсколькими тоже сросшимися вмѣстѣ позвонками (акулы). Мандибулярная дуга состоитъ изъ небо-квадратнаго хряща (*palato-quadratum*), слитаго съ таковымъ же противоположной стороны и играющаго

роль верхней челюсти, и мандибулярного (*mandibulare*), играющего роль нижней челюсти (рис. 135). Небно-квадратный хрящ обыкновенно причленяется къ черепу посредствомъ связокъ, но у *Holoscephali*, т. е. сrostноголовыхъ, онъ срастается неподвижно съ черепомъ, откуда и произошло названіе этой группы.

Гіондная дуга представляетъ рядъ интересныхъ градацій. У болѣе древнихъ акулъ *Protoselachii* *hyomandibulare* лежитъ надъ *hyoideum* и оба хряща составляютъ какъ-бы одну дужку, несущую, подобно жабернымъ дужкамъ, хрящевые лучи (*radii branchiostegi*). На жаберныхъ дужкахъ эти лучи подпираютъ жаберные мѣшки.

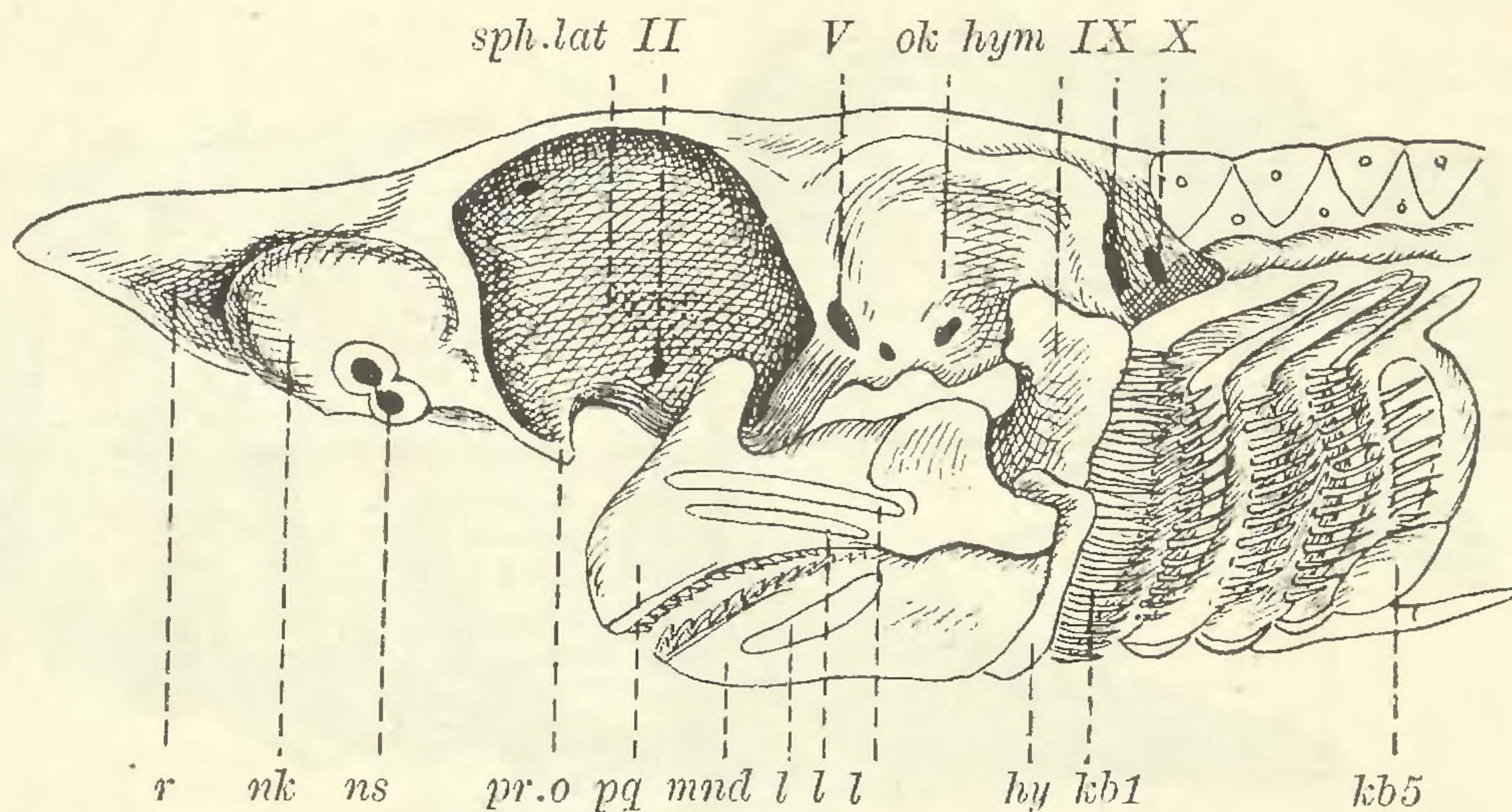


Рис. 136. Черепъ акулы (*Acanthias*) (ср. рис. 127). II, V, IX и X—отверстія для выхода соответствующихъ нервовъ; *hy*—*hyoideum*; *hym*—*hyomandibulare*; *kb*¹, *kb*⁵—жаберныя дуги съ сидящими на нихъ лучами; *mnd*—*mandibulare*; *nk*—носовая капсула; *ns*—носовое отверстие; *pq*—*palato-quadratum*; *pr.o*—предглазничный отростокъ; *r*—*rostrum*; *sph. lat*—сфенолатеральная часть черепа; *ok*—слуховая капсула. По Сѣверцеву.

У другихъ акулъ уже начинается постепенно смѣщеніе нижней части дуги, т.-е. *hyoideum*, назадъ, а у нѣкоторыхъ скатовъ (*Rajidae*) она ложится позади *hyomandibulare* (рис. 131 и ср. 134 и 135). Это послѣднее соединено съ мандибулярной дугой связкой и у *Rajidae* является исключительно въ видѣ подвѣсочнаго аппарата для мандибулярной дуги, ибо *hyoideum* подвѣшивается къ черепу самостоятельно. У *Holoscephali* *hyomandibulare* сливается съ черепомъ.

Гіондная дуга распадается, начиная сверху, на *epihyale*, *keratohyale* и *hypohyale*, а жаберныя дуги распадаются на *pharyngobranchiale*, *epibranchiale*, *keratobranchiale* и *hypobranchiale*. На брюшной сторонѣ гіондная и жаберныя дуги замыкаются непарными хрящами (*copulae*); изъ нихъ передній, *basihyale*, соответствуетъ гіондной дугѣ, а задній изъ жаберныхъ, *basibranchialia*, расширяется и облегаетъ съ боковъ и снизу сердце (рис. 134; ср. круглоротыхъ, рис. 132). Число жаберныхъ дугъ у селакій обыкновенно пять, но у *Protoselachii* ихъ болѣе: шесть у *Hexanchus*, семь у *Heptan-*

chus и также шесть у *Chlamydoselache*. Лучами гюидной дуги у *Holocephali* и *Chlamydoselache* подпирается складка кожи, прикрывающая

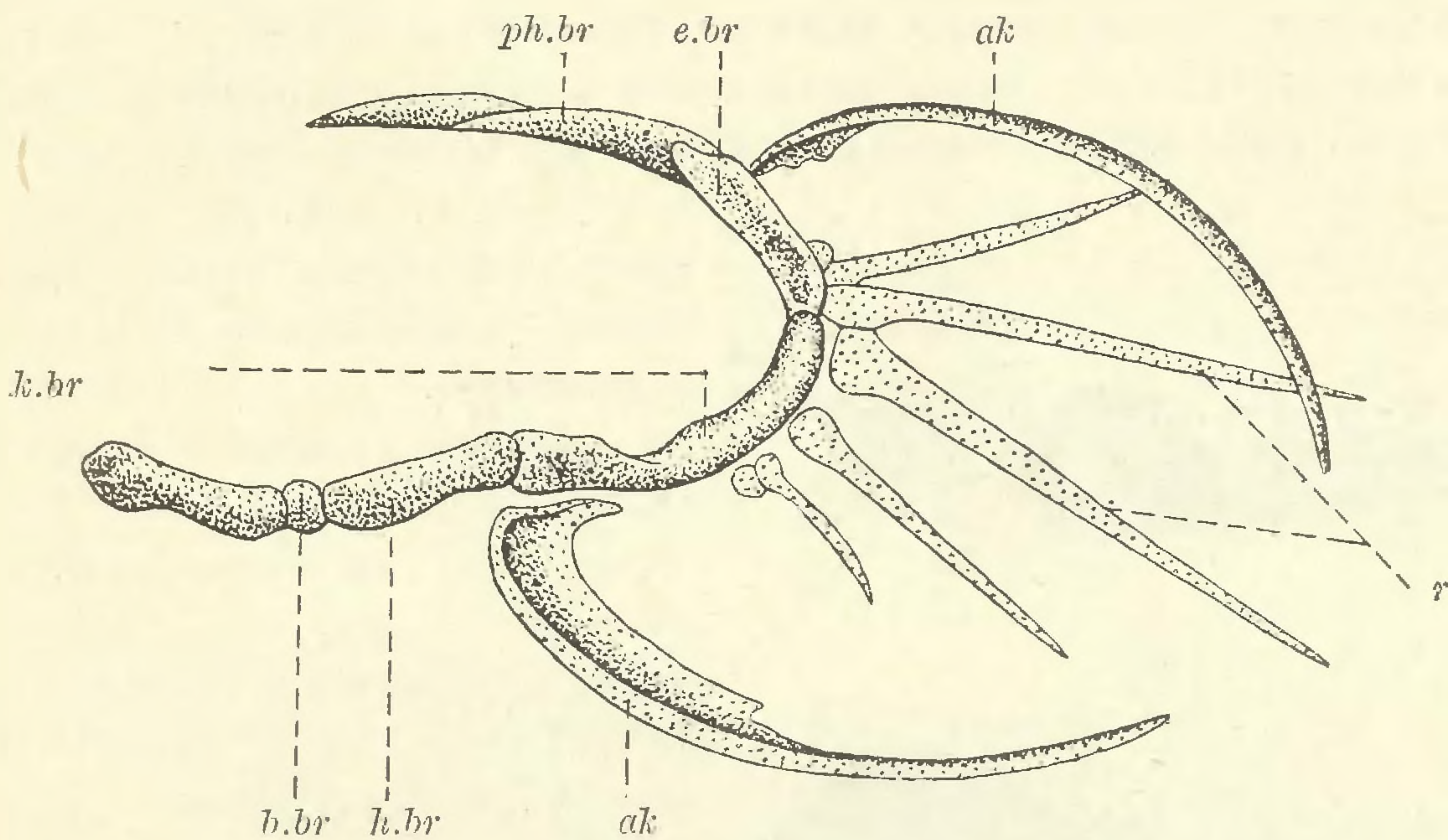


Рис. 137. Третья жаберная дуга акулы *Laemargus microcephalus* съ лучами; *ak*—*exobranchiale*; *br*—*basibranchiale*; *e.br*—*epibranchiale*; *h.br*—*hypobranchiale*; *k.br*—*keratobranchiale*; *ph.br*—*pharyngobranchiale*; *r*—*radii*. По Уайту (White).

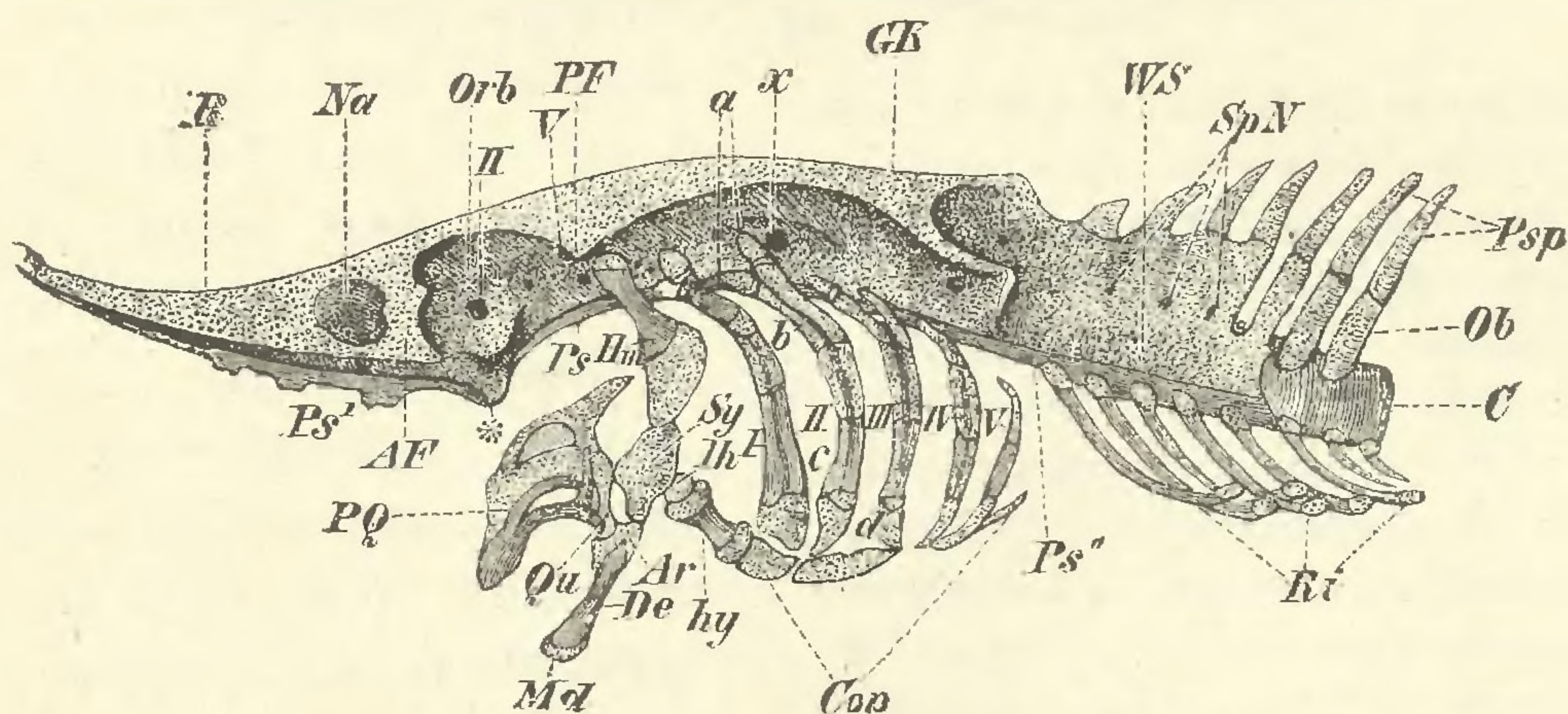


Рис. 138. Черепъ осетра (*Acipenser sturio*); кожица кости удалены. *AF*—предглазничный отростокъ; *Ar*—*articulare*; *C*—спинная струна; *Cop*—*copulae*; *De*—*dentale*; *GK*—слуховая капсула; *Hm*—*hyomandibulare*; *Ih*—*stylohyale*; *hy*—*hyoideum*; *Md*—нижняя челюсть; *Na*—носовая полость; *R*—*rostrum*; *Ob*—верхняя дуги; *Orb*—глазничная впадина; *PF*—заднеглазничный отростокъ; *Ps*, *Ps'*, *Ps''*—*parasphenoideum*; *PQ*—*palatoquadratum*; *Psp*—остистые отростки; *Q*—*quadratum*; *Ri*—ребра; *SpN*—отверстия для выхода спинномозговыхъ нервовъ; *Sy*—*symplecticum*; *WS*—часть позвоночника, сросшаяся съ черепомъ; *I—V*—жаберныя дуги; *a*, *b*, *c*, *d*—ихъ членики (*pharyngo*-, *epi*-, *kerato*- и *hypobranchiale*); *II*—отверстие для зрительнаго, *x*—для блуждающаго нервовъ. Изъ Вилдерсгейма.

жаберныя отверстія у этихъ формъ и называемая оперкулярной или жаберной крышкой. У прочихъ селажій этой складки нѣтъ. Свойственныя селажіямъ т. наз. наружныя жаберныя дуги (*exobranchialia*) не что иное, какъ разросшіеся

лучи жаберныхъ дугъ. Самый верхній изъ этихъ лучей и самый нижній растутъ навстрѣчу другъ другу и образуютъ подобіе дужки (рис. 137). Около челюстныхъ хрящей у селакій имѣются рудименты губныхъ хрящей, представляющихъ, можетъ быть, остатокъ хрящей, подпиравшихъ у предковъ селакій окolorотовыя щупальца, подобныя таковымъ Мухіне, а по другому предположенію, можетъ

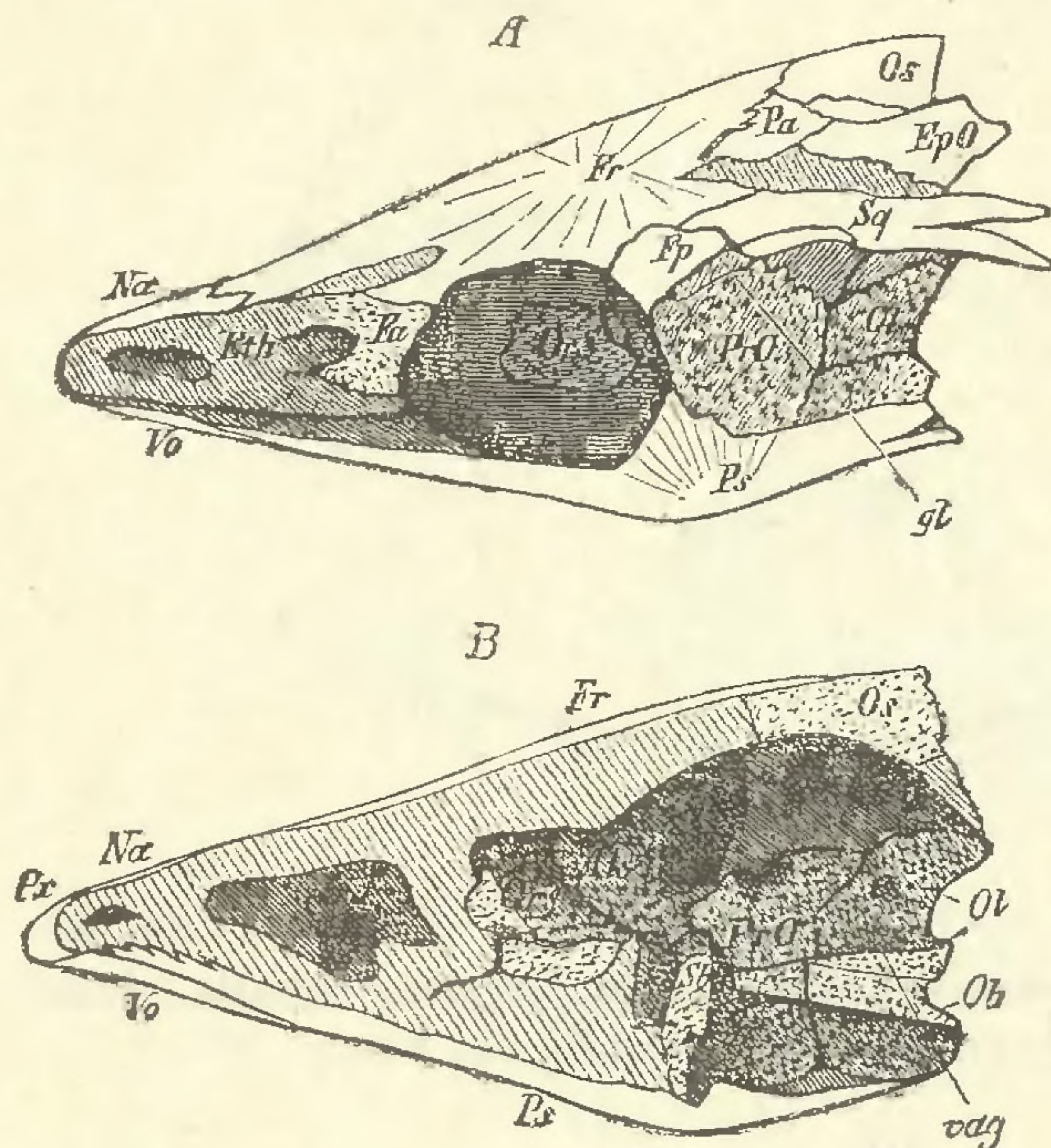


Рис. 139. Черепъ лосося (*Salmo salar*): А—сбоку, В—въ срединномъ продольномъ разрѣзѣ; хрящъ косо заштрихованъ, а хондральные кости — изображены пунктиромъ. *Als*—*alisphenoideum*; *Eth*—хрящъ этmoidальной области; *EpO*—*epioticum*; *Fa*—*ethmoidale laterale*; *Fr*—*frontale*; *gl*—сочленовная поверхность для *hyomandibulare*; *Na*—*nasale*; *Ob*—*occipitale basilare*; *Ol*—*o. laterale*; *Ors*—*orbitosphenoideum*; *Os*—*o. superius*; *Ps*—*parasphenoideum*; *Px*—*praemaxillare*; *PrO*—*prooticum*; *Sb*—*basisphenoideum*; *Sq*—*squamosum*; *vag*—отверстіе для выхода *n. vagus*; *Vo*—*vomer*. Изъ Гегенбаура.

такія, подобныхъ которымъ мы не находимъ у этихъ формъ (*nuchale*, *rostralia* и др.). Связь этихъ костей съ хрящевымъ черепомъ весьма слабая. Однако, на нижней поверхности черепа у осетровыхъ имѣются настоящія черепныя кости, но тоже накладныя (рис. 138). Это двѣ длинныя, виѣдренныя въ массу хряща, кости, изъ коихъ задняя, тянущаяся отъ *rostrum* до передней части позвоночника, сросшейся съ черепомъ, носитъ названіе парасфеноидной (*parasphenoideum*), а налегающая на нее спереди и подстилающая *rostrum*, болѣе короткая—сошника (*vomer*). Въ висцеральномъ скелетѣ развиваются какъ накладныя, такъ и перихондральные кости. У осетровыхъ небо-квадратный хрящъ играетъ

быть, остатки дугъ, нѣкогда существовавшихъ впереди мандибулярной. Однако у древнѣйшихъ акулъ они рудиментарны.

Хрящевой черепъ ганойдовъ тропибазального типа и тѣсно примыкаетъ къ таковому селакій, но онъ является замкнутымъ и перепончатого пространства не наблюдается. Спереди онъ также вытянутъ въ *rostrum*, а сзади срастается съ позвоночникомъ. Но къ этому первичному черепу примыкаетъ рядъ накладныхъ костей, кожный характеръ которыхъ сохраняется съ большою ясностью у осетровыхъ рыбъ (*Acipenseridae*). Накладныя кости впрочемъ, были свойственны черепу нѣкоторыхъ ископаемыхъ селакій. У осетровыхъ въ кожѣ на головѣ мы видимъ многочисленныя костныя отложенія, изъ которыхъ нѣкоторыя занимаютъ то же положеніе, какъ и затылочные (*occipitalia*), теменные (*parietalia*), лобныя (*frontalia*), носовыя (*nasalia*) и др. накладныя кости вышестоящихъ формъ (рис. 120), но рядомъ съ этими костями имѣются и

еще роль верхней челюсти, какъ и мандибулярный—роль нижней, но они одѣты уже накладными костями. Наиболее существенной особенностью висцерального аппарата является то, что мандибулярная дуга прицленяется къ *hyomandibulare* и *hyoideum* посредствомъ особаго хрящика, носящаго названіе *symplecticum* и представляющаго собой, вѣроятно, обособившійся и получившій самостоятельность отростокъ *hyomandibulare*, къ которому прицленяется челюстной аппаратъ у селажій. У другихъ ганноидовъ (*Lepidosteus*) *symplecticum* можетъ быть не обособлено, а равно *palato-quadratum* можетъ прицленяться къ особому отростку черепа непосредственно, а не черезъ *hyomandibulare*. Жаберныя

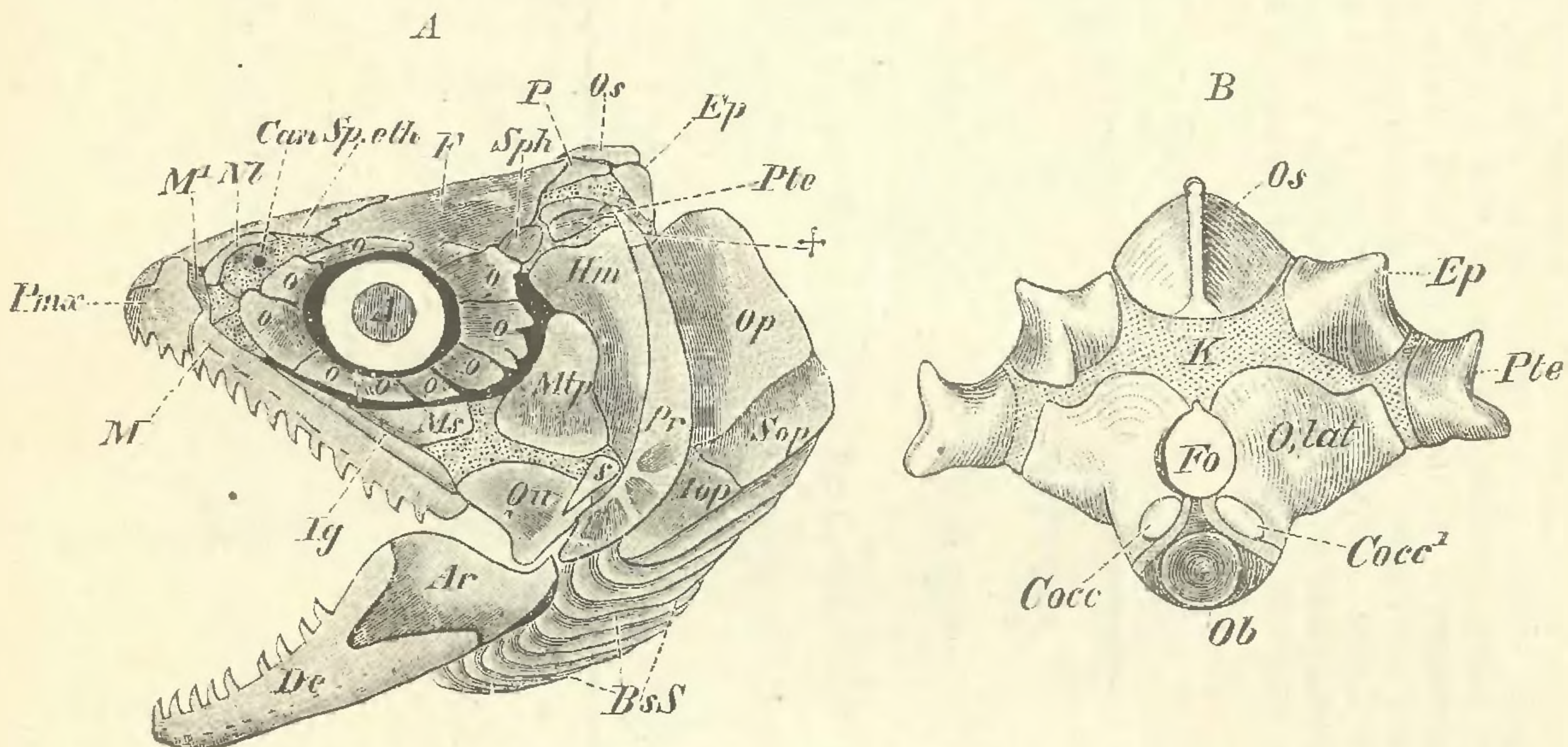


Рис. 140. Черепъ форели (*Salmo fario*): А—сбоку; В—сзади (увеличено); А—глазь; *Ar*—*articulare*; *BsS*—*radii branchiostegi*; *Can*—каналъ обонятельнаго нерва; *Cocc*¹—поверхности для сочлененія съ первымъ позвонкомъ; *De*—*dentale*; *Ep*—*epioticum*; *F*—*frontale*; *Fo*—*foramen occipitale*; *Hm*—*hyomandibulare*; *Ig*—*ectopterygoideum*; *Iop*—*interoperculum*; *M*—*maxillare*; *Ms*—*endo (s. meso)- pterygoideum*; *Mtp*—*metapterygoideum*; *Nl*—*nasale*; *o*—косточки, кольцомъ окружающія орбиту; *Ob*—*occipitale basilare*; *O. lat*—*occipitale laterale*; *Op*—*operculum*; *Os*—*occipitale superius*; *P*—*parietale*; *Pmx*—*praemaxillare*; *Pr*—*praeoperculum*; *Pte*—*squamosum*; *Qu*—*quadratum*; *s*—*symplecticum*; *Sop*—*suboperculum*; *Sph*—*sphenoticum (s. postfrontale)*; *Sp. eth*—*ethmoidale medium*. Изъ Видерстейма.

дужки также частью уже окостенѣваютъ, а въ хорошо развитой оперкулярной складкѣ образуется окостенѣніе—*operculum*. Вообще черепъ осетровыхъ рыбъ занимаетъ болѣе низкое мѣсто, чѣмъ черепа другихъ ганноидовъ, у которыхъ дальнѣйшее осложненіе выражается въ томъ, что покровныя кости теряютъ свой кожный характеръ и приходятъ въ болѣе тѣсную связь съ хрящевымъ черепомъ, причемъ число ихъ увеличивается. Такъ, вмѣсто одной напр. оперкулярной кости развиваются четыре и т. д. Черепъ т. наз. костистыхъ ганноидовъ (называемыхъ такъ за сильное развитіе костнаго скелета) при этомъ можетъ осложняться въ двухъ направленіяхъ: или онъ приближается къ черепу костистыхъ рыбъ (а именно всѣхъ болѣе у р. *Amia*), или-же приближается къ черепу амфибій (въ группѣ *Crossopterygii*, а именно у *Polypterus*).

IV	III	P a r a s p h e n o i d e u m		II	I
Nasale	Frontale	Р	а	р	и
(обонятельный органъ)	<i>Orbitosphenoidium</i>	а	р	и	о
	(глазь)	с	п	д	и
	<i>Infraorbitalia</i>	п	о	и	д
		и	д	е	у
		е	у	м	м
<i>Ethmoidale medium</i> *)	<i>Ethmoidale laterale</i> *	<i>Hyomandibulare</i>		<i>Prooticum Intercalare</i> *)	<i>Occipitale basilare.</i>
		<i>Præmaxillare Palatinum</i> *)	<i>Entopterygoideum Metaptere</i>		
		Maxillare	<i>Еctopterygoideum</i>	<i>Operculum</i>	
		(ротъ)	<i>Quadratum</i>	<i>Suboperculum</i>	
			<i>Symplecticum</i>	<i>Interoperculum</i>	
		<i>Dentale</i> *)	<i>Articulare</i>		
		<i>Angulare</i> *)			

¹⁾ У двудышащихъ рыбъ и вышестоящихъ формъ *angulare* является накладной костью. Хондральное *ethmoidale laterale*, именуемое также *praefrontale*, повидимому, не соответствуетъ накладной кости этого наименованія у вышестоящихъ формъ, какъ хондральное *sphenoticum*, именуемое также *rostrifrontale*, не соответствуетъ накладной кости этого послѣдняго наименованія вышестоящихъ формъ, а накладное *intercalare*, именуемое также *opisthoticum*, не соответствуетъ перихондральной кости этого послѣдняго наименованія у вышестоящихъ формъ. Поэтому лучше для обозначенія этихъ костей у рыбъ и у вышестоящихъ формъ употребить различныя наименованія. Однакого накладное *ethmoidale medium* s. *supraethmoidale* не соответствуетъ хондральному *ethmoidium* птицъ или млекопитающихъ. Бромъ того у некоторыхъ рыбъ встрѣчается непарное хондральное *praethmoidale* и другія менѣе постоянныя кости, которыя не вошли въ эту таблицу. Двойственное происхожденіе всего рѣзче выражается при образованіи *squamosum*, *palatinum* и *dentale*, а также *omer* и др.

Хрящевой черепь костистыхъ рыбъ построенъ по тому-же типу, какъ ганноидовъ, т.-е. тропи базального типа. Редукція хрящевого черепа у костистыхъ рыбъ идетъ далѣе, чѣмъ у какого-либо другого отряда (рис. 139), и только въ видѣ исключенія (у глубоководныхъ *Argyropelecus*, *Cyclothone*), краниальная часть черепа (какъ и позвоночникъ) можетъ оставаться хрящевой.

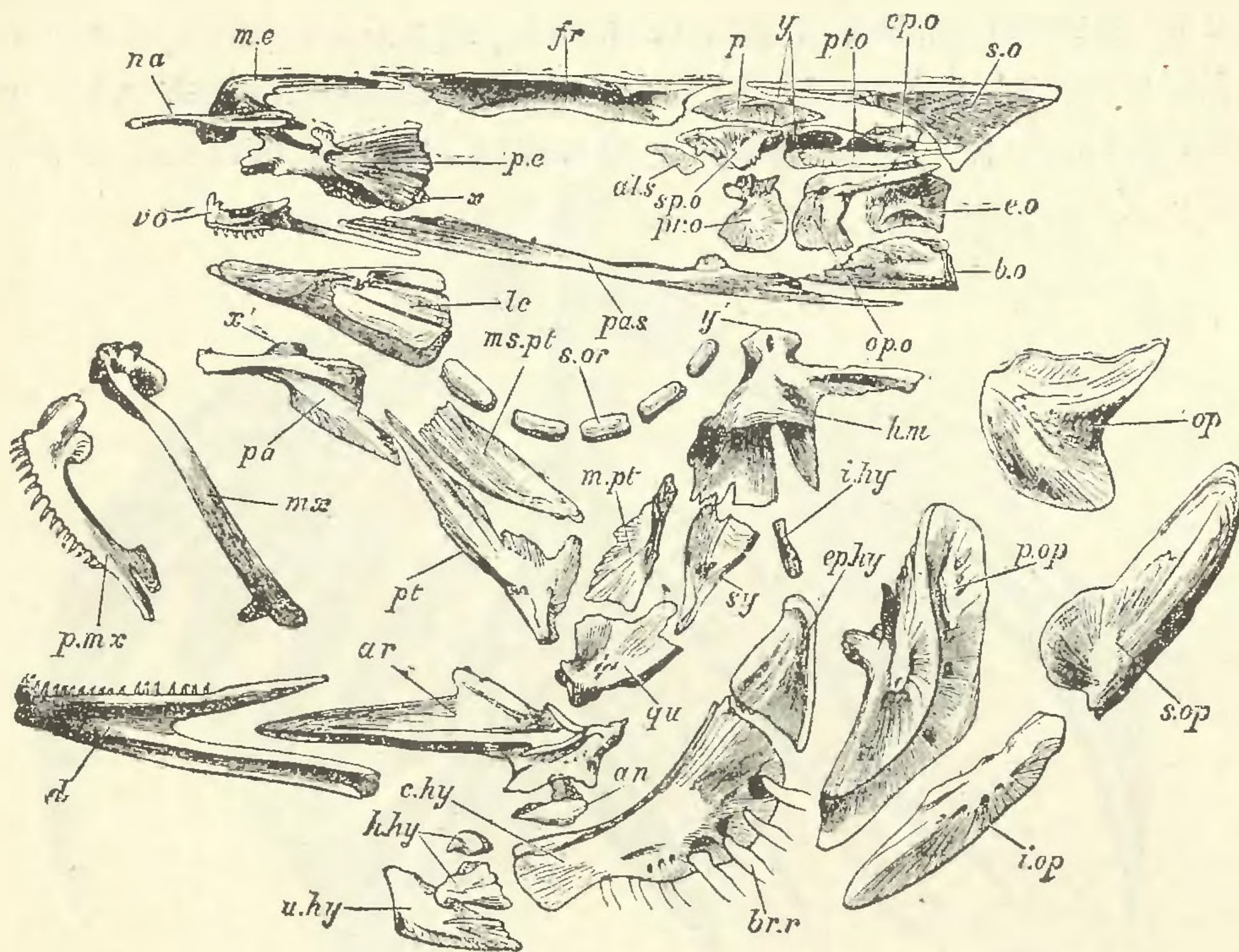


Рис. 141. Расчлененный черепъ трески (*Gadus morhua*) въ $\frac{1}{4}$ натуральной величины. *al.s*—*alisphenoidium*; *an*—*angulare*; *ar*—*articulare*; *bo*—*occipitale basilare*; *br.r*—*radii branchiostegi*; *c.hy*—*kerato-hyale*; *d*—*dentale*; *eo*—*occipitale laterale*; *ep.hy*—*epihyale*; *ep.o*—*epioticum*; *fr*—*frontale*; *h.hy*—*hypohyale*; *hm*—*hyomandibulare*; *i.hy*—*stylohyale*; *i.op*—*interoperculum*; *lc*—*lacrymale*; *m.e*—*ethmoidale medium*; *m.pt*—*metapterygoideum*; *ms.pt*—*entopterygoideum* (*s. mesopterygoideum*); *mx*—*maxillare*; *na*—*nasale*; *op*—*operculum*; *op.o*—*interclare* (*s. opisthoticum*); *p*—*parietale*; *pas*—*parasphenoidium*; *et.l*—*ethmoidale laterale s. praefrontale*; *pa*—*palatinum*; *p.mx*—*praemaxillare*; *p.op*—*praeperculum*; *pr.o*—*prooticum*; *pt*—*ectopterygoideum*; *qu*—*quadratum*; *sq*—*squamosum*; *s.o*—*occipitale superius*; *s.op*—*suboperculum*; *s.or*—*infraorbitalia*; *sp.o*—*sphenoticum*; *sy*—*symplecticum*; *u.hy*—*basihyale*; *vo*—*vomer*; *x*—сочленовная поверхность на *ethmoidale laterale*; *x¹*—ей соотвѣтствующая сочленовная поверхность на *palatinum*; *y¹*—сочленовная поверхность на *hyomandibulare*; *y*—ей соотвѣтствующія сочленовныя поверхности на *sphenoticum* и *squamosum*. Изъ Паркера.

Что касается до костнаго черепа костистыхъ рыбъ, то въ виду его сложности, будемъ его разсматривать какъ-бы состоящимъ изъ нѣсколькихъ сегментовъ, причемъ этимъ сегментамъ отнюдь не слѣдуетъ придавать какого-либо теоретическаго значенія: это лишь приемъ изложенія ради удобства запоминанія. Общее расположеніе костей при положеніи черепа въ профиль я иллюстрирую, по примѣру Гексли, прилагаемой таблицей, на которой наименованія костей

хондральныхъ напечатано курсивомъ, а накладныхъ—петитомъ ¹⁾ (рис. 140 и 141).

Задній сегментъ (затылочный), окружающій затылочное отверстие (*foramen occipitale*), состоитъ изъ четырехъ затылочныхъ костей: нижней—*occipitale basillare* (*s. basioccipitale*), двухъ боковыхъ—*occipitalia lateralia* и верхней—*occipitale superius* (*s. supraoccipitale*). Изъ нихъ *basioccipitale* сочленяется съ позвоночникомъ и имѣетъ сзади углубленіе, выполненное остатками хорды. Въ составъ этой кости входятъ прирастающіе къ ней тѣла переднихъ позвонковъ (отъ 1 до 3), верхнія дуги коихъ могутъ оставаться свободными.

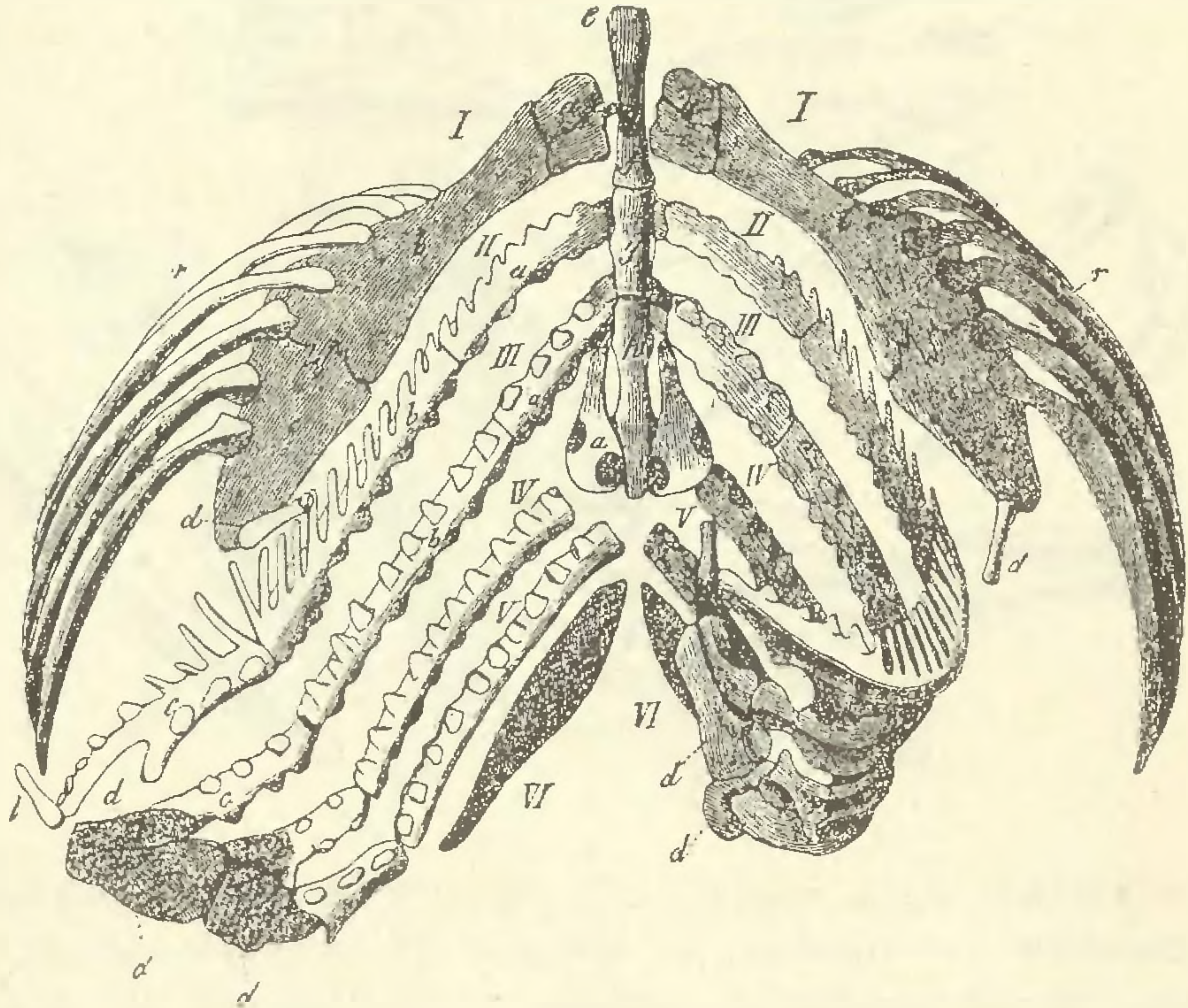


Рис. 142. Висцеральные дуги окуня (*Perca fluviatilis*), отдѣленные отъ черепа и развернутыя, при разсматриваніи со спинной стороны. I — гондальная дуга, несущая лучи (*r*); II—V—четыре жаберныхъ дужки; VI—задняя жаберная дужка, входящая въ составъ нижне-глоточныхъ костей; каждая дуга состоитъ изъ нѣсколькихъ косточекъ (*a*, *b*, *c*, *d*). *Epi-и pharyngobranchialia* (*d*) четвертой дуги образуютъ верхне-глоточныя кости. По Кювье.

Всѣ кости этого сегмента, кромѣ части *occipitale superius* (см. примѣч. этой страницы) хондрального происхожденія.

Второй сегментъ (теменной) въ основаніи имѣетъ хондральную, иногда не развивающуюся вовсе, кость—*basisphenoideum*, съ боковъ—двѣ небольшія *ali-*

¹⁾ Согласно сдѣланной на стр. 91 оговоркѣ въ образованіи хондральныхъ костей: *occipitale superius*, *alisphenoideum*, *basisphenoideum*, *orbitosphenoideum*, *articulare* принимаетъ участіе и соединительная ткань, а съ другой стороны въ образованіи накладныхъ костей: *squamosum*, *palatinum*, *dentale*, отчасти *vomer* и др. принимаетъ участіе и близъ лежащая надхрящница. Вообще же отношенія эти гораздо сложнѣе, чѣмъ они изображаются на прилагаемой схемѣ (Gaupp, 1903). Для различныхъ частей одной и той же кости Гауппъ предложилъ такую номенклатуру: хондральный отдѣлъ обозначается приставкой *auto* (напр. *auto-squamosum*), а накладной отдѣлъ приставкой *dermo* (*dermosquamosum*).

sphenoidea тоже хондрального происхожденія, а сверху двѣ накладныя теменные кости—*parietalia*. Между этими двумя сегментами залегаетъ ухо, и въ толщѣ слуховой капсулы развивается рядъ костей, названныхъ Гексли „*otica*“, или лучше *periotica*. Верхняя носитъ названіе *epioticum* (*s. exoccipitale*), передняя—*prooticum* и нижняя—*intercalare* (*s. opisthoticum*); всѣ они хондрального происхожденія, кромѣ *intercalare*, образующагося черезъ окостенѣніе соединительнотканной связки. Первая примыкаетъ къ затылочнымъ костямъ, а изъ двухъ послѣднихъ *prooticum* болѣе постоянна, и черезъ нее или впереди ее проходитъ вѣтвь тройничнаго нерва. *Intercalare*, наоборотъ, сильно варьируетъ по величинѣ. Въ этой-же области развивается еще смѣшаннаго происхожденія кость, лежащая выше и впереди *periotica*, а именно позади и сбоку лобныхъ костей—*squamosum* (*s. pteroticum*). Къ ней и къ лежащей впереди ее хондральной *sphenoticum* причленяется *hyomandibulare*.

Третій сегментъ (лобный) составленъ слѣдующимъ образомъ: сверху двѣ накладныя лобныя кости—*frontalia*; съ боковъ двѣ хондральныя *orbitosphenoidea*, иногда сливающіяся въ одну непарную кость, а иногда отсутствующія. Между лобнымъ и слѣдующимъ сегментами залегаетъ глазъ, окруженный многочисленными непостоянными покровными костями *supra-* и *infraorbitalia*, изъ коихъ одна, лежащая у передняго края, достигаетъ иногда весьма значительной величины и называется слезной, *lacrymale*.

Четвертый сегментъ (носовой) состоитъ изъ одной или двухъ носовыхъ костей—*nasalia*; снизу лежитъ *ethmoidale medium* (*s. supraethmoidale*). *Nasalia*—кости накладныя, и *ethmoidale* также соединительно-тканнаго происхожденія. Между этимъ сегментомъ и предыдущимъ, съ каждой стороны, развивается хондральное *ethmoidale laterale*, прободенное обонятельнымъ нервомъ. Снизу къ этимъ костямъ прилегаютъ кости, развивающіяся изъ соединительной ткани небной области: непарное *parasphenoideum*—на протяженіи I, II и III сегментовъ и сошникъ, *vomer*, парный или непарный, на протяженіи IV сегмента. Въ области небо-квадратнаго хряща развивается рядъ костей, а именно: парныя небныя, *palatina*, и нѣсколько парныхъ же крыловидныхъ костей: *ecto-*, *ento* (*s. meso*)- и *metapterygoidea*, и наконецъ пара квадратныхъ (*quadrata*). Изъ этихъ костей *quadrata* и *metapterygoidea* хондрального происхожденія, *palatina*—смѣшаннаго, а *ecto-* и *ento-ptyerygoidea* чисто накладныя. Въ области верхней челюсти развиваются съ каждой стороны накладныя межчелюстныя

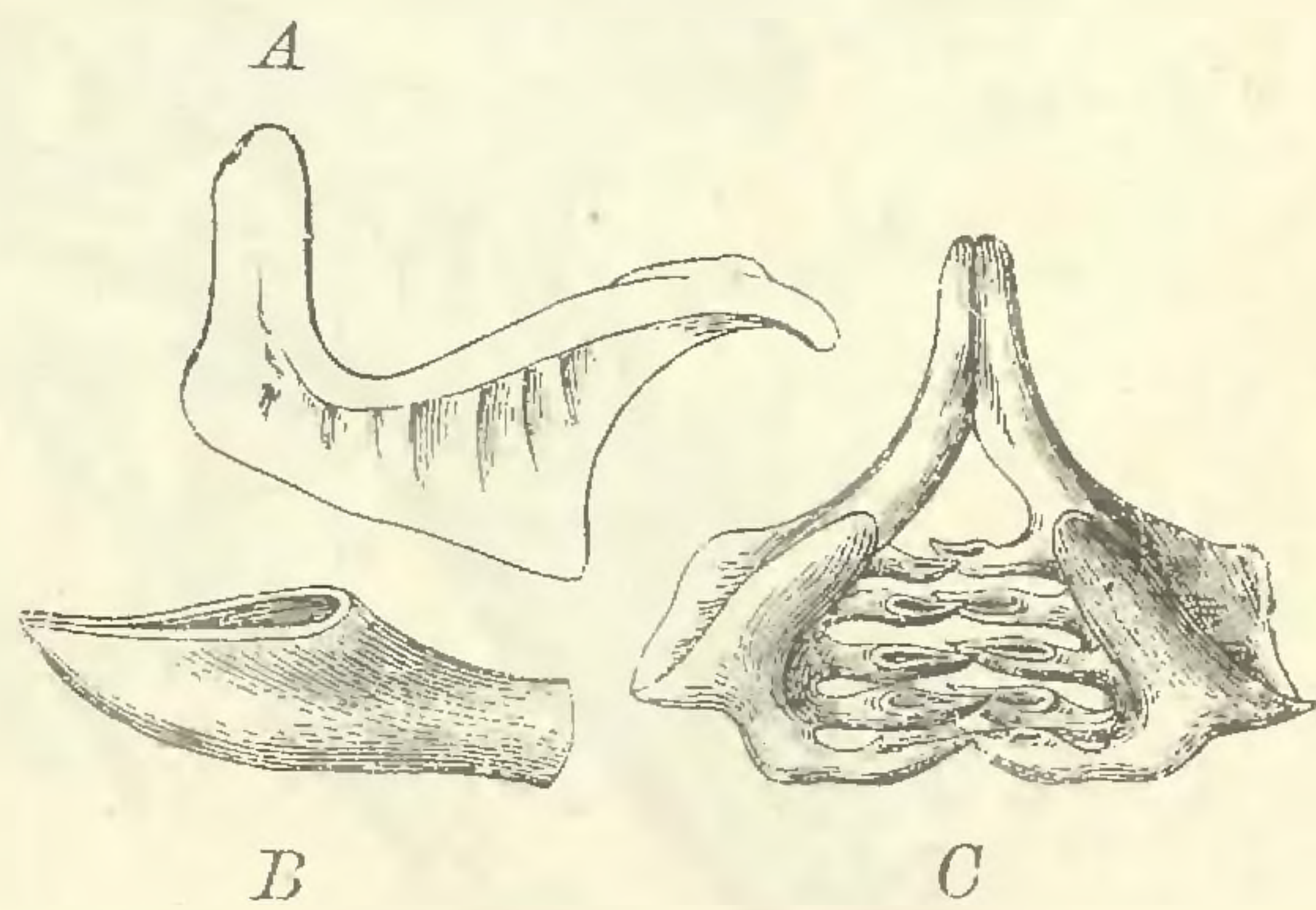


Рис. 14. А. В. С Нижне-глоточныя кости лосося (*Salmo salar*) съ сидящими на нихъ зубами: А—нижнеглоточная кость въ отдѣльности; В—зубъ въ отдѣльности (увеличено); С—обѣ нижнеглоточныя кости, видимыя со спинной стороны.

(*praemaxillare*) и верхнечелюстные (*maxillare*), а въ области нижней челюсти — на внутренней сторонѣ смѣшаннаго происхожденія *dentale*, снаружи хондральное *angulare*, а на проксимальномъ концѣ тоже хондральное *articulare*, сочленяющееся съ *quadratum* своей стороны. Кромѣ того, наблюдается еще нѣсколько мелкихъ менѣе постоянныхъ нижнечелюстныхъ косточекъ (*coronale*, *suprangulare*, *operculare*). *Quadratum* посредствомъ маленькаго хондральнаго *symplecticum* сочленяется съ хондральнымъ *hyomandibulare*, прободеннымъ лицевымъ нервомъ (*n. facialis*), а это послѣднее съ костями черепа (стр. 127).

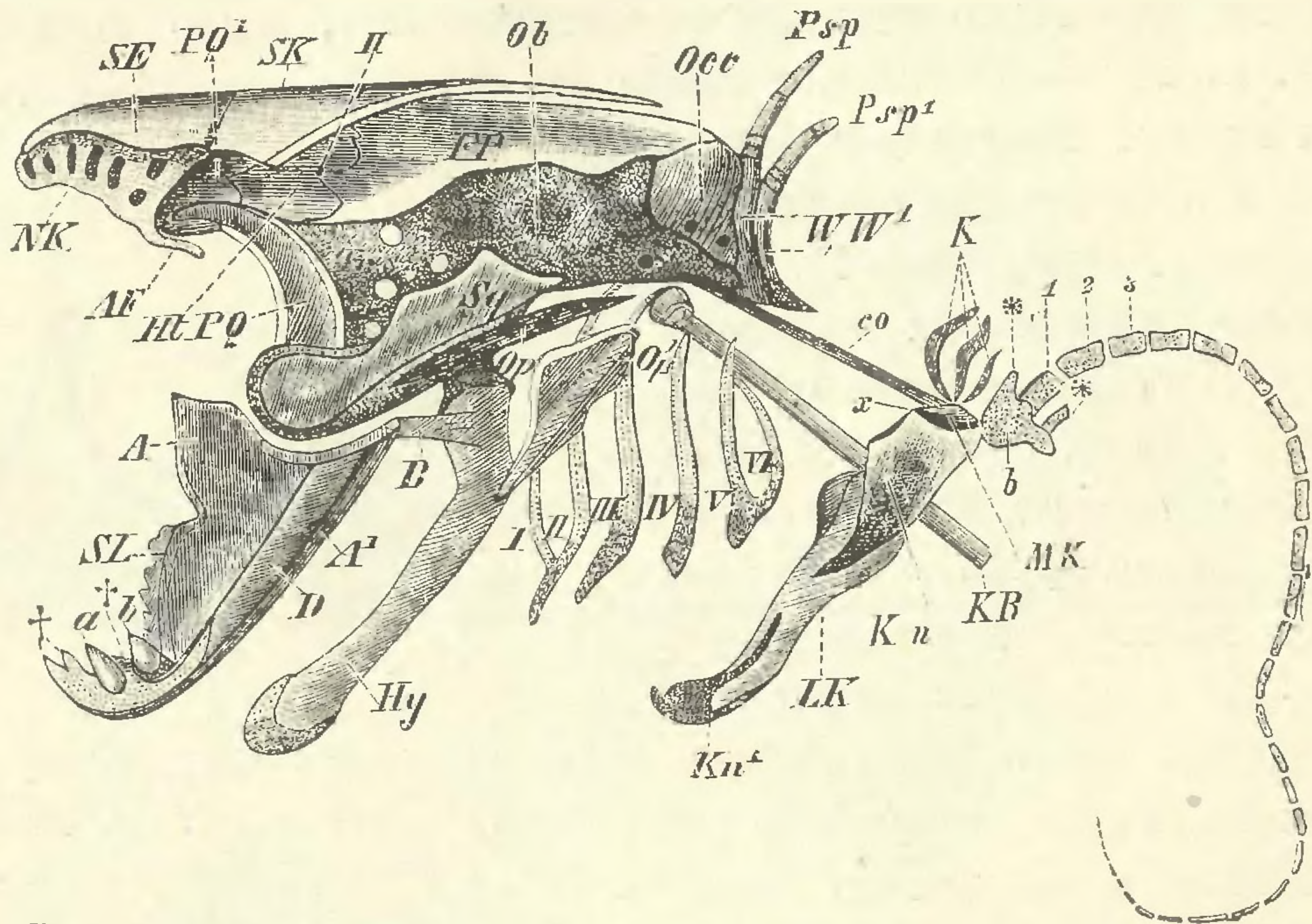


Рис. 144. Черепъ, плечевой поясъ и передняя конечность *Protopterus*. *W, W'* — приросшіе къ черепу позвонки съ ихъ остлистыми отростками (*Psp, Psp'*); *Occ* — *occipitale superius* съ отверстиями для прохода подъязычнаго нерва; *Ob* — слуховая капсула; *FP* — *supraorbitale*; *Ht* — окошечко, прикрытое кожистой перепонкой съ отверстиемъ для прохода зрительнаго нерва (*II*); *SK* — *frontoparietale*; *SE* — непарное *nasale*; *NK* — хрящевая носовая капсула; *AL'* — предглазничныи отростокъ; *PQ* — лѣвое *pterygopalatinum*, сходящееся при *PQ'* съ правымъ; *Tr* — трабекулярная часть черепа съ отверстиями для тройничнаго и лицеваго нервовъ; *Sq* — *squamosum*; *A, A'* — *articulare*, соединенное съ *hyoideum* (*Hy*) при посредствѣ фиброзной связки (*B*); *D* — *operculare*; †† — свободный отдѣлъ Меккелева хряща; *SL* — зубная пластинка; *a, b* — два зуба; *Op, Op'* — рудиментарныя кости оперкулярнаго аппарата; *I—VI* — шесть жаберныхъ дугъ; *KB* — головное ребро; *LK, MK* — кости передняго пояса (*Kn, Kn'*); *co* — фиброзная связка, прикрѣпляющая послѣдній къ черепу; *x* — сочленовный бугорокъ плечевого пояса; *b* — основной членникъ передней конечности; *1, 2, 3* — три дальнѣйшихъ членника послѣдней; * — рудиментъ ея боковыхъ лучей; *K* — наружная жабра.

Изъ Видерсгейма (значеніе костей измѣнено).

Гіонидная дуга представляетъ нѣсколько хондральныхъ окостенѣній, носящихъ по большей части тѣ же наименованія, какъ и сегменты этой дуги у селакій, а именно: *stylo (s. inter)-, epi-, kerato-, hypohyale*, а *basihyale* служитъ подпоркой языка и именуется также *os entoglossum*. Гіонидная дуга несетъ костные лучи (*radii branchiostegi*), подпирающіе складку кожи, прикрывающую жаберныя отверстия (рис. 142).

Жаберныя дуги раздѣлены такъ же, какъ и у селакій, на *pharyngo-*, *epi-*, *kerato-* и *hypobranchialia*. Последнія соединены внизу непарными *basibranchialia*. *Epi-* и *pharyngobranchialia* четвертой жаберной дуги, сливаясь съ накладной костью, обыкновенно снабженной зубами, получаютъ названіе верхнеглоточныхъ костей (*ossa pharyngea superiora*), а недоразвитая задняя, т.-е. 5-ая пара дугъ, тоже соединяется съ накладной костью, также несущей обыкновенно зубы, то сливаясь вмѣстѣ подъ глоткой, то оставаясь раздѣльной, и получаетъ названіе нижнеглоточныхъ костей (*ossa pharyngea inferiora*) (рис. 143). Въ образованіи нѣкоторыхъ костей жабернаго аппарата принимаетъ участіе и соединительная ткань. Въ оперкулярной складкѣ число чисто-накладныхъ костей увеличивается: ниже *operculum* развивается *sub-* и *interoperculum*, а впереди ихъ—*praeoperculum*. Всѣ эти кости тѣсно связаны съ хрящевымъ черепомъ и въ значительной мѣрѣ вызываютъ его редукцію (ср. рис. 139, 140, 141).

Черепъ двудышащихъ рыбъ стоитъ нѣсколько въ сторонѣ, по своимъ особенностямъ, отъ вышеописанныхъ череповъ. Въ немъ есть нѣкоторыя черты, сближающія его съ черепомъ амфибій (рис. 144 и 145).

Хрящевой черепъ остается въ значительной мѣрѣ не редуцированнымъ, особенно въ затылочной области. Сзади къ черепу присоединяются элементы, соответствующіе тремъ позвонкамъ (Сѣверцовъ, 1902; Fürbringer, 1904), при чемъ затылочный отдѣлъ вслѣдствіе этого несетъ частью окостенѣвшіе, частью хрящевые остистые отростки и пару реберъ (головныя ребра), соответствующихъ 3-му изъ числа слившихся съ черепомъ позвонковъ. Характерной особенностью черепа *Dipnoi* является то, что подобно тому, какъ это имѣетъ мѣсто у *Holocephali* (стр. 120), небо-квадратный хрящъ и почти рудиментарный гомандибулярный слиты съ черепомъ, такъ что нижняя челюсть, на которой развивается нѣсколько накладныхъ костей (*operculare, angulare*), прилепляется непосредственно къ черепу. Въ краниальной части черепа развивается нѣсколько костей, конхъ гомологію установить точно до сихъ поръ не удалось. Такъ спереди развивается непарное *nasale*, а за нимъ образуетъ крышку черепа не-

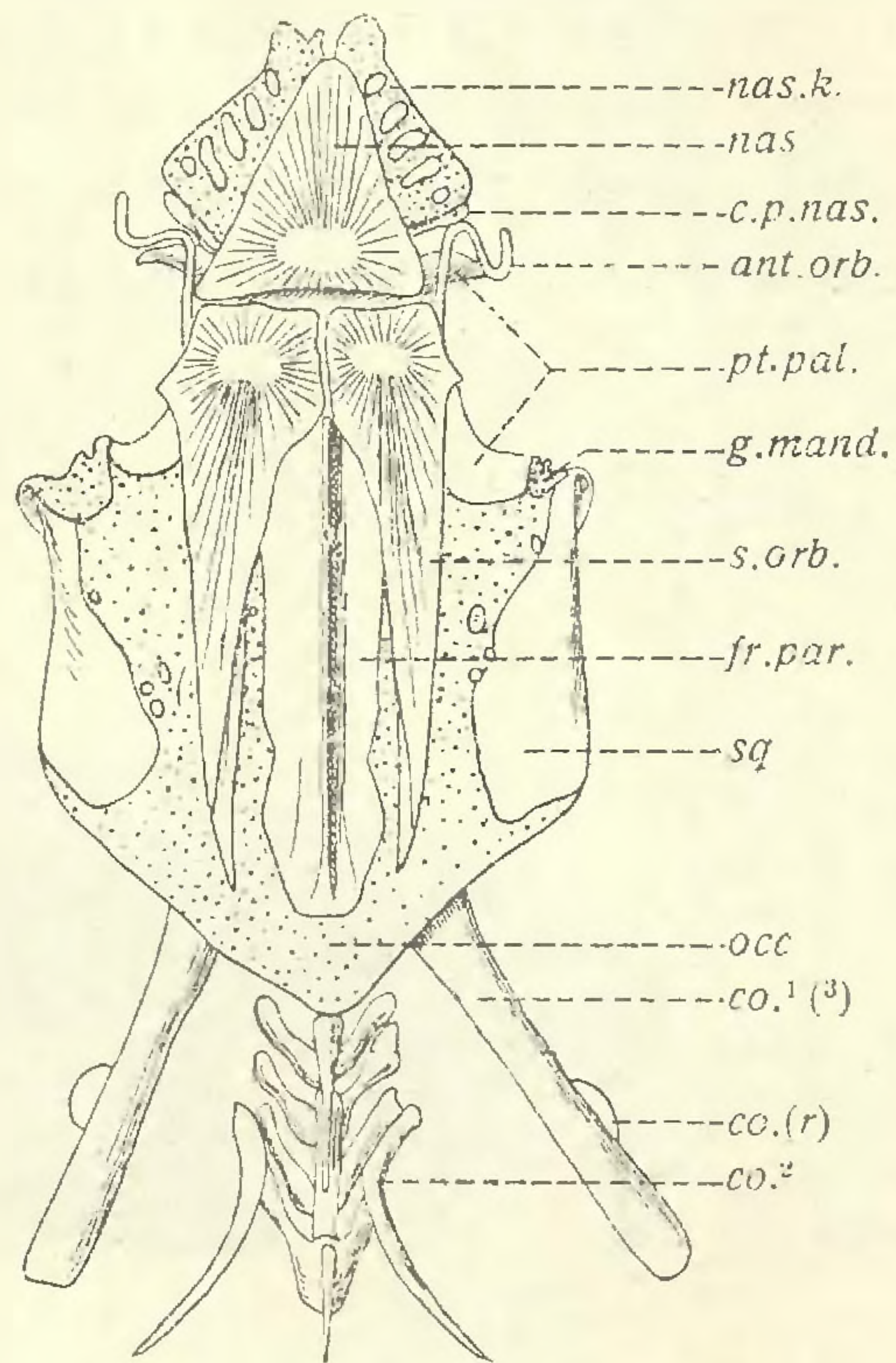


Рис. 145. Черепъ *Protopterus*, видимый сверху; хрящъ—пунктированъ. *ant.orb* — предглазничный отростокъ; *co.1(3)*—головныя ребра; *co.(r)*—рудиментарныя ребра; *co.2* — туловищныя ребра; *c.p.nas*—*cartilago postnasalis*; *fr.par* — *fronto-parietale*; *g.mand* — сочленовная ямка для нижней челюсти; *nas.k*—обонятельная капсула; *occ*—затылочная область черепа; *pt.pal*—*pterygo-palatine*; *s.orb*—*supraorbitale*; *sq*—*squamose*. По Фюрбрингеру.

парное *fronto-parietale*, образовавшееся, подобно таковымъ-же костямъ амфибій, слияніемъ лобныхъ и теменныхъ костей. Въ области глазницъ развивается нѣсколько костей, изъ коихъ одна пара (*supraorbitalia*) достигаетъ весьма значительныхъ размѣровъ, а кость, лежащая на бокахъ черепа, считается за *squamosum*, хотя другими приравнивается *paraquadratum* амфибій, съ которымъ мы познакомимся ниже. На нижней поверхности черепа, кромѣ *parasphenoideum*, развивается съ каждой стороны по небольшому *vomer* и по одной *pterygo-palatimum*, образовавшихся, вѣроятно, слияніемъ небныхъ и крыловидныхъ костей. *Vomer* и *pterygo-palatimum* несутъ зубы, но костей, соответствующихъ собственно челюстнымъ костямъ (*maxillare* и *praemaxillare*),

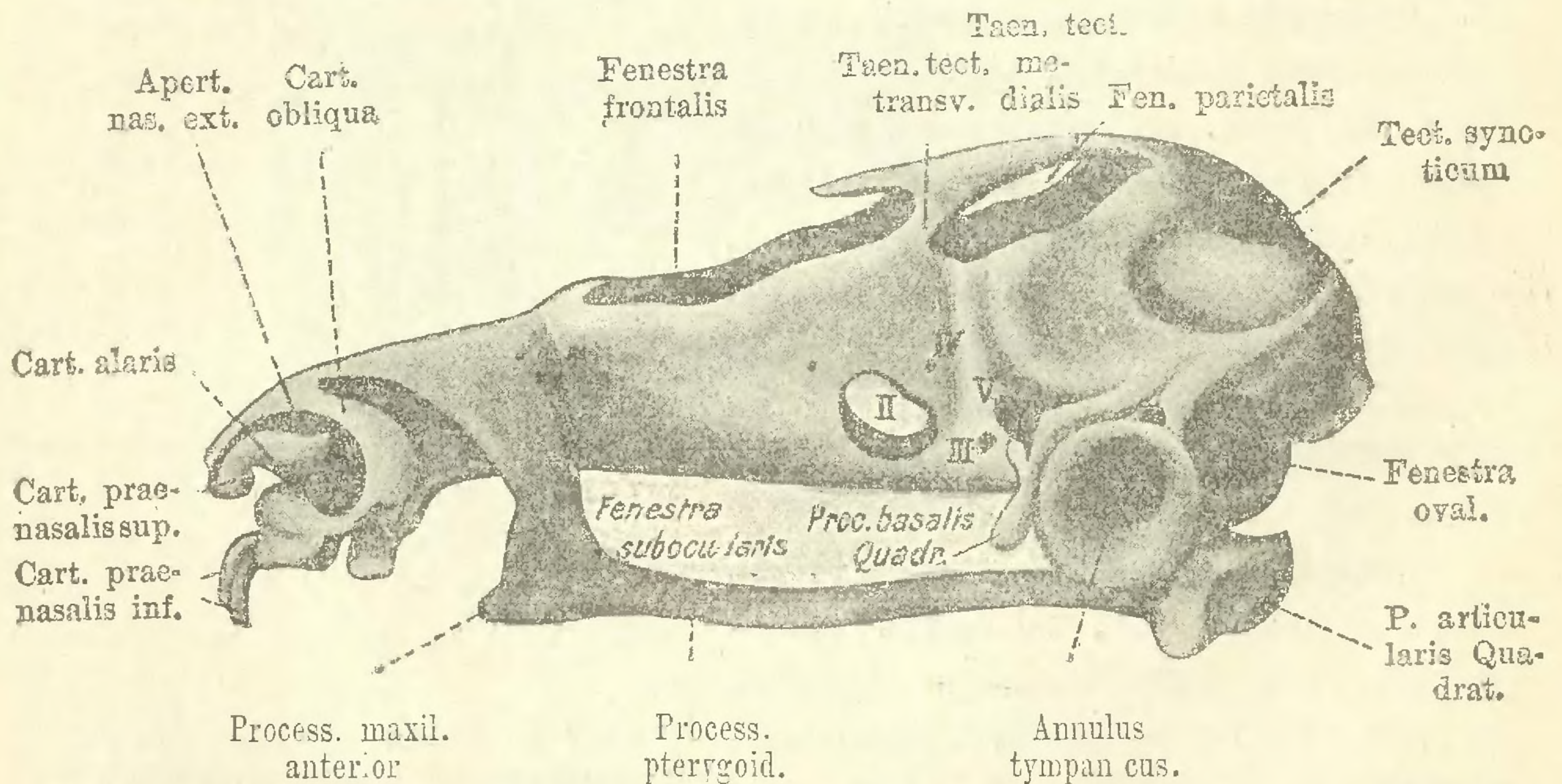


Рис. 146. Хрящевой черепъ молодой (2 сант.) лягушки (*Rana fusca*) сбоку; снимокъ модели. Слуховыя косточки не изображены. II—IV—отверстія для II—IV пары нервовъ. По Гаушу изъ Видерсгейма.

у *Dipnoi* не развивается. Точно также и на нижней челюсти слабо развитое и не несущее зубовъ *dentale* имѣется только у *Ceratodus*, а зубы сидятъ на *operculare* (*s. spleniale*), коей гомолога мы найдемъ у амфибій. Такимъ образомъ какъ въ верхней, такъ и въ нижней челюсти, развиваются кости, занимающія болѣе внутреннее положеніе, а наружный рядъ костей въ томъ и другомъ случаѣ редуцированъ. Оперкулярныя кости (*operculum* и *interoperculum*) развиты слабо, а брахиальные дуги, въ числѣ 5 или 6, сильно редуцированы, не расчленены и, кромѣ *Ceratodus*, не имѣютъ непарныхъ соединительныхъ частей (*corulae*). Эта особенность стоитъ въ связи съ редукціей всего жабернаго аппарата у двудышащихъ рыбъ вообще.

Хрящевой черепъ амфибій (рис. 146, 148, 149) платибазального типа и представляетъ коробку, открытую сверху, а иногда и снизу (последнее у хвостатыхъ амфибій, *Urodela*), и дополняемую костями, довольно многочисленными въ черепѣ амфибій, говоря вообще, но все-таки иногда далеко не покры-

вающими всей поверхности черепа, вследствие чего хрящевой черепъ мѣстами является обнаженнымъ. Нѣкоторыя частности строения хрящевого черепа и его развитіе напоминаютъ черепъ круглоротыхъ и первичный черепъ двудышащихъ, но имѣются и типичныя для амфибій черты. Характерной особенностью черепа амфибій является то, что въ немъ нѣтъ ни *hyomandibulare*, ни *symplecticum*. Зато у амфибій и всѣхъ *Amniota* помѣщается въ полости среднего уха хрящевая или костная пластинка, затыкающая овальное слуховое окно лабиринта (см. главу VIII, F), представляющее собой остатокъ щели между слуховой капсулой и *parachordale*, и еще столбчатая косточка, примыкающая однимъ концомъ къ пластинкѣ. Эта послѣдняя косточка — называется *columella*, а первая — носитъ названіе *operculum*, но однако ее отнюдь не надо смѣшивать съ *operculum* рыбъ. Если искать гомологовъ этихъ косточекъ у рыбъ, то можно-бы принять, что онѣ обѣ соотвѣтствуютъ верхней половинѣ гюндной дуги, т.-е. *hyomandibulare* салахий, но эмбриологическія данныя говорятъ за происхожденіе этихъ слуховыхъ косточекъ насчетъ стѣнокъ слухового органа (лабиринта), и поэтому означенная гомологія подвергается большому сомнѣнію¹⁾.

Другой особенностью хрящевого черепа амфибій является присутствіе на прирастающемъ къ черепу квадратномъ хрящѣ (гомологъ небноквадратнаго хряща рыбъ) отростка, представляющаго различныя степени развитія, а у безхвостыхъ амфибій (*Ampibia*) своимъ переднимъ концомъ сливающимся съ этмоидальной областью черепа (рис. 147). Отростокъ этотъ называется крыловиднымъ (*proc. pterygoideus*). Третью особенность составляетъ присутствіе у *Ampibia* въ области уха хрящика или хрящевого кольца (*annulus tympanicus*), на которомъ натянута часть кожи, играющая роль барабанной перепонки. Такъ какъ среднее ухо, какъ увидимъ, приравнивается жаберной щели, лежащей между мандибулярной и гюндной дугой, или брызгальцу, то *annulus tympanicus* сравниваютъ (Паркеръ) съ хрящемъ, наблюдаемымъ въ области брызгальца у салахий (рис. 134), но, повидимому, этотъ элементъ генетически скорѣе связанъ съ *palato-quadratum*.

На этомъ хрящевомъ черепѣ развиваются слѣдующія кости: *occipitalia lateralia*, несущія по мышелку (*condylus*) для сочлененія съ первымъ позвон-

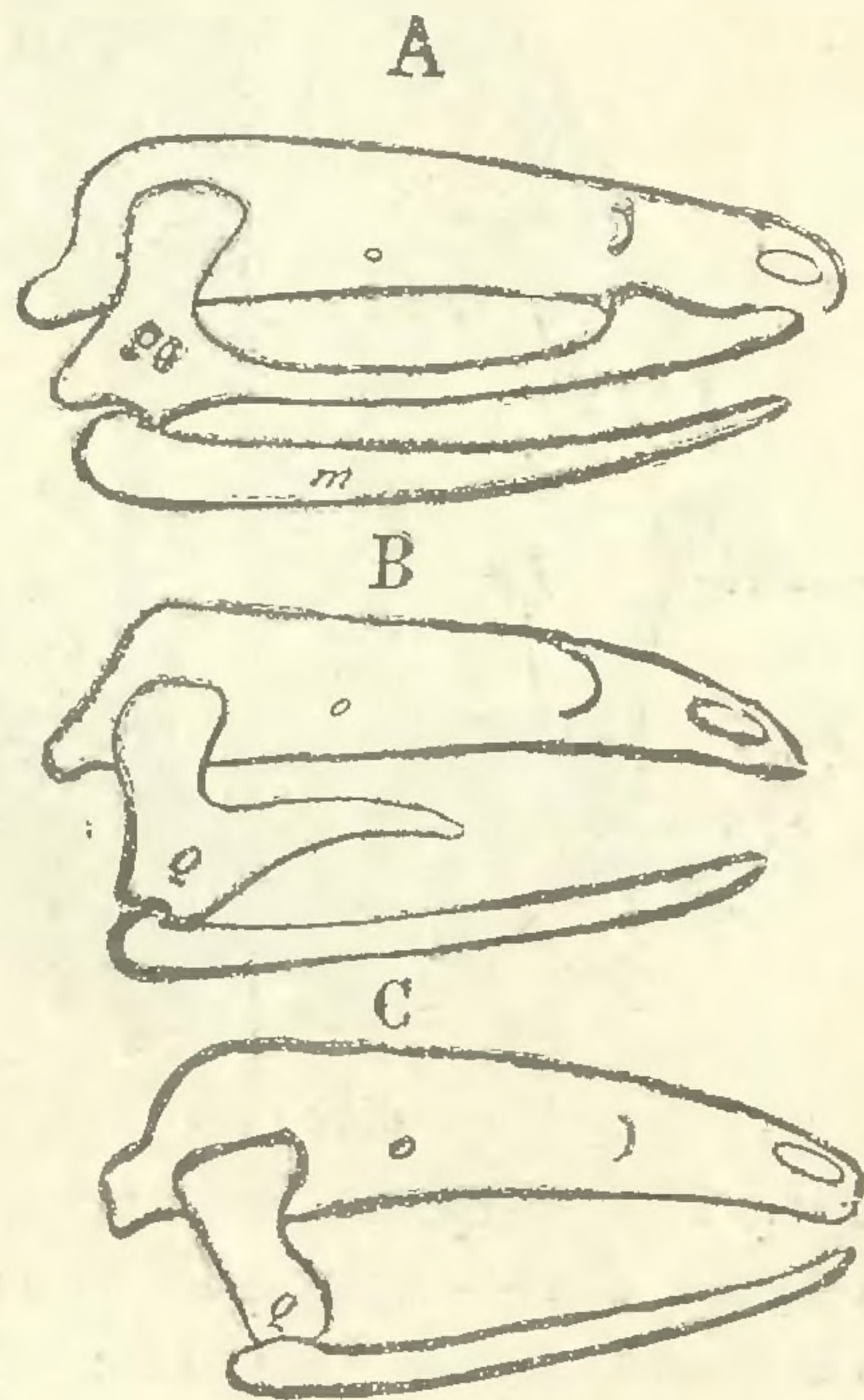


Рис. 147. Схема редукціи квадратнаго хряща у амфибій: А — *Anura*; В — *Salamandrina*; С — прочія *Urodela*. *Pg, Q* — *quadratum*; *m* — *mandibulare*. Изъ Геленбаура.

¹⁾ Хотя имѣются эмбриологическія указанія и иного характера, а именно касательно происхожденія, но крайней мѣрѣ, *columella* изъ гюндной дуги у *Gymnophiona*. (Marcus, 1909).

комъ и отверстіе для выхода блуждающаго нерва. Ни *occipitale basilare*, ни *occipitale superius* — не развиваются, и части, описывавшіяся за таковыя, имѣютъ иное значеніе.

Изъ окружающихъ слуховую капсулу костей (*periotica*) постоянно имѣется *prooticum*, окружающее овальное окно и имѣющее отверстіе для прохождения вѣтви тройничнаго нерва. У низшихъ амфибій встрѣчаются остатки и дру-

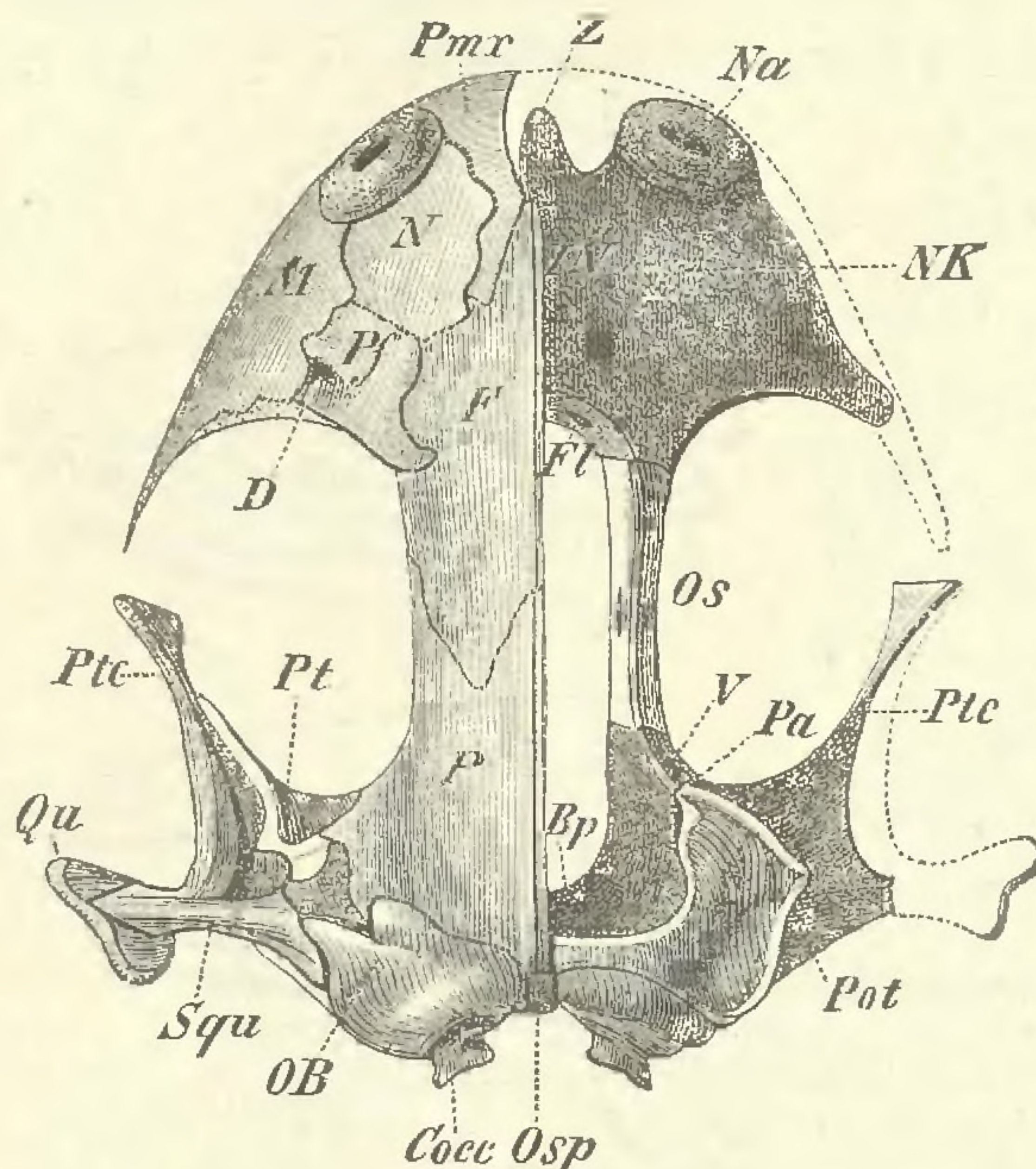


Рис. 148. Черепъ *Salamandra atra* сверху. *Br* — хрящевое основіе черепа; *Cocc* — затылочные мышелки; *F* — *frontale*; *Fl* — отверстіе для обонятельнаго нерва; *M* — *maxillare*; *N* — *nasale*; *Na* — наружное носовое отверстіе; *NK* — обонятельная капсула; *Os* — *orbitosphenoidium*; *OB* — слуховыя капсулы; *Osp* — спинной участокъ затылочнаго хряща, соединяющій слуховыя капсулы (*tectum synoticum*); *Pf* — *praefrontale*, при *D* продыравленное слезноносовымъ каналомъ; *Pmx* — *praemaxillare*; *Pot* — *processus oticus*; *Pt* — костное *pterygoideum*; *Ptc* — хрящевой *process. pterygoideus*; *P* — *parietale*; *Qu* — *quadratum*; *Squ* — *squamosum*; *V* — отверстіе для тройничнаго нерва; *Z* — хрящевой выростъ межносовой пластинки. Изъ Видерстейма.

ethmoidalia lateralia рыбъ, какъ это думали раньше. Вообще у *Gymnophiona* и *Stegoscephala* число костей черепа больше и сами кости лежатъ плотнѣе. Снизу черепа развивается *parasphenoidium* и парный сошникъ, а позади его лежатъ поперекъ черепа вытянутыя небныя кости, у *Urodela* сливающиміяся съ крыло-видными костями и образующія, какъ и у *Dipnoi*, двѣ *pterygo-palatina*¹⁾.

¹⁾ По другому представленію эти кости представляютъ сошники, слившіеся съ небными (*vomero-palatina*).

гихъ костей этой группы. Въ теменномъ сегментѣ развиты хорошо только теменные, у *Amphibia* сливающиміяся съ лобными въ одну пару костей (*fronto-parietalia*), на подобіе того, что мы уже видѣли у двудышащихъ рыбъ. У ископаемыхъ *Stegoscephala* въ срединѣ теменныхъ костей имѣется непарное *foramen parietale* для прохождения нерва теменнаго глаза. Въ лобномъ сегментѣ, кромѣ лобныхъ, у *Urodela* развиваются *orbitosphenoides*, а у *Amphibia* въ назотмоидальной области развивается кость, имѣющая форму кольца или пояска (*os en ceinture* Кювье, *sphenothmoidium* Паркера) и происшедшая, по однимъ, черезъ смѣщеніе впередъ и сліяніе обонхъ *orbitosphenoides*, а по другимъ, соответствующая *ethmoidalia lateralia* рыбъ. У безногихъ амфибій (*Gymnophiona*) имѣется въ этой области непарное *ethmoidium*. Въ носовомъ сегментѣ развиты лишь двѣ носовыя кости, а у *Gymnophiona* и *Urodela* — встрѣчаются накладныя *praefrontalia*, которыя не могутъ быть сравниваемы съ хондральными

У Анига крыловидныя кости остаются обособленными и лежать въ области *processus pterygoideus* квадратнаго хряща.

Челюстной аппаратъ представленъ на верхней челюсти парными *prae-maxillaria*, двумя *maxillaria*, а на нижней челюсти у *Urodela* развивается *dentale*, *angulare*, *articulare* и еще лежащая на внутренней сторонѣ и соответствующая таковой же кости *Dipnoi operculare* (*s. spheniale*), но у Анига развиты лишь *dentale* и *angulare*. Впрочемъ *angulare* амфибій косточка накладная, какъ у *Dipnoi*, а не хондральная, какъ у *Teleostei*, почему

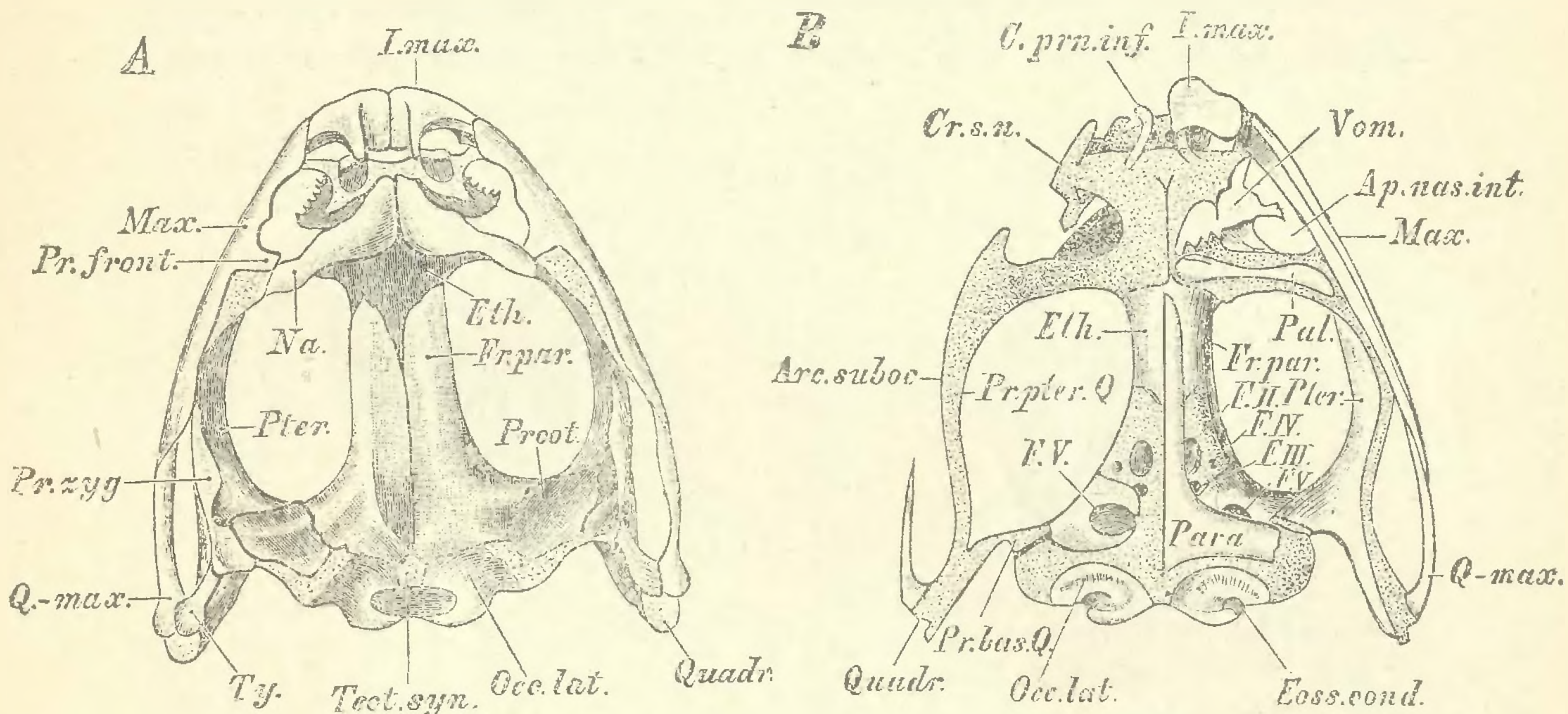


Рис. 149. Череп лягушки (*Rana esculenta*): А—со спинной, В—съ брюшной стороны, слѣва накладныя кости сняты. *Ap. nas. int.*—задне-носовые отверстия (*apertura nasalis interna*); *Arc. suboc.*—подглазничная дуга (*arcus subocularis*; *C. prn. inf.*—остатки губныхъ хрящей головастика (*cartilago praenasalis inferior*); *Cr. s.n.*—*crista subnasalis*; *Eth.*—*ethmoidaeum*; *FII—FIV*—отверстія для выхода соответствующихъ нервовъ (II—IV; *FV*—отверстіе для выхода V, VI и VII пары; *Foss. cond.*—сочленовныя ямки (*fossa condylclea*); *Fr. par.*—*fronto-parietale*; *I. max.*—*praemaxillare*; *Max.*—*maxillare*; *Na.*—*nasale*; *Occ. lat.*—*occipitale laterale*; *Pal.*—*palatinum*; *Para.*—*parasphenoideum*; *Pr. front.*—*processus frontalis* в рхне-челюстной кости; *Proot.*—*prooticum*; *Pr. zyg.*—*proc. zygomaticus quadrati*; *Pr. bas.*—*proc. basilaris quadrati*; *Pr. pte.*—*proc. pterygoideus quadrati*, образующій подглазничную дугу; *Pter.*—*pterygoideum*; *Q.max.*—*quadrato-maxillare*; *Quadr.*—*quadratum*; *Tect. synot.*—*tectum synoticum*, или хрящъ, соединяющій слуховыя капсулы надъ затылочнымъ отверстиемъ; *Ty.*—*tympanicum*; *Vom.*—*vom.* По Эккеру изъ Видерсгейма.

ее сравниваютъ (Gaupp, 1911) съ такой же косточкой, встрѣчающейся на нижней челюсти рептилій—*goniale* (*s. postoperculare*) (стр. 148).

Заслуживаютъ вниманія отношенія, представляемыя квадратнымъ хрящемъ, окостенѣвающимъ на большемъ или меньшемъ протяженіи.

На нижней поверхности передняго или крыловиднаго отростка квадратнаго хряща у Анига развиваются удлиненыя *pterygoidea*, а на верхней сторонѣ

квадратного хряща развивается еще окостенѣніе накладного характера, одними считаемое за гомологъ *squamosum* рыбъ, а другими за особую кость *paraquadratum*. У *Amura* и нѣкоторыхъ *Urodela* впереди отъ *quadratum* лежитъ косточка (*quadrato-jugale s. quadrato-maxillare*)²⁾, которая переднимъ краемъ упирается въ максиллярную кость, и образуетъ такимъ образомъ скуловую дугу, прикрывающую височную область. Эту дугу не надо смѣшивать съ дугой, встрѣчаемой въ той же области черепа у нѣкоторыхъ *Urodela* и образованной направленнымъ впередъ отросткомъ *squamosum (s. paraquadratum)* и идущимъ навстрѣчу ему отросткомъ лобныхъ костей. Эта скуловая дуга, какъ лежащая выше, можетъ быть названа верхней, въ отличіе отъ имѣющейся

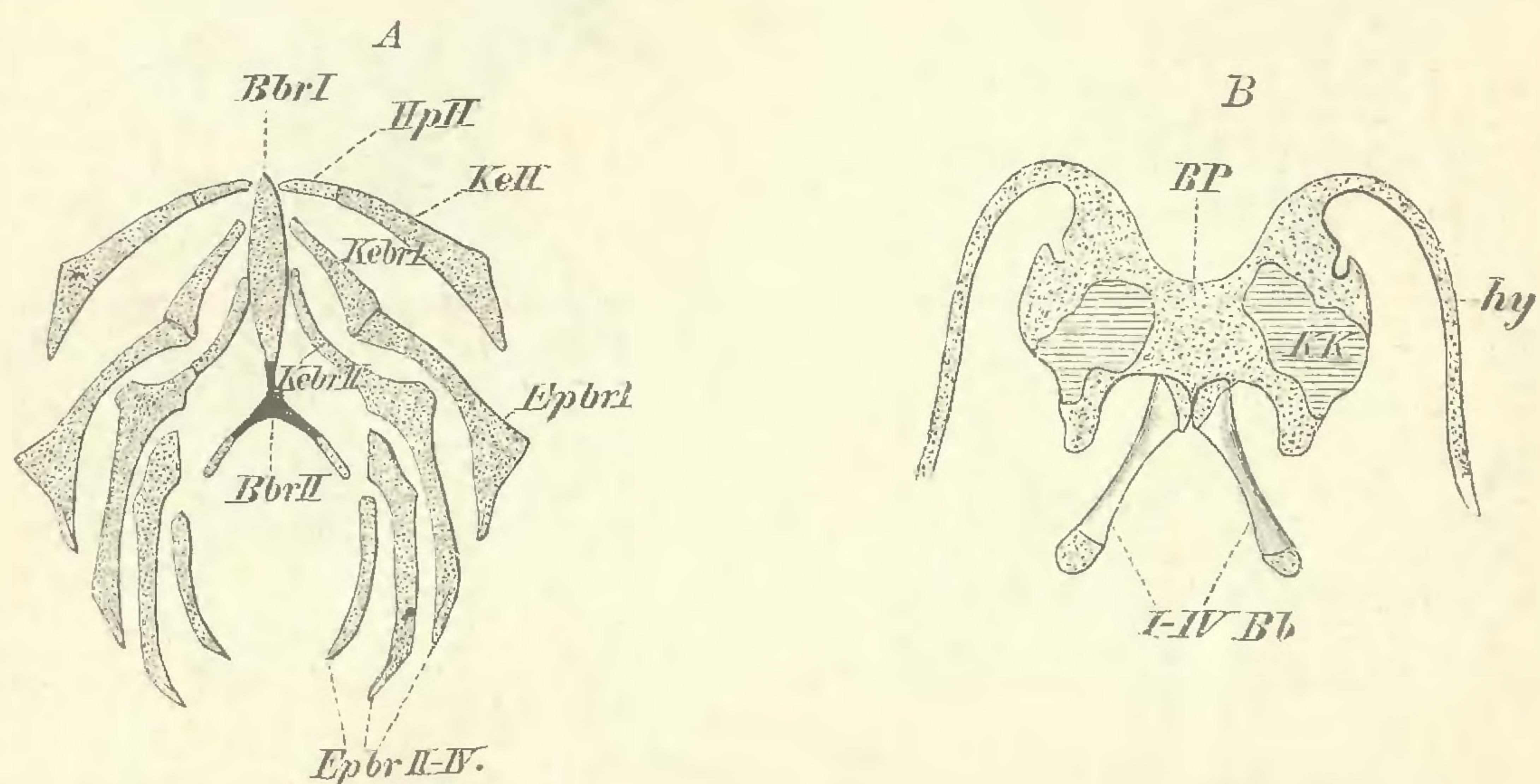


Рис. 150. А—висцеральный аппаратъ аксолота (*Siredon pisciformis*). *Bbr I, II*—1 и 2 *basibranchiale*; *Hp II*—*hypohyale*; *Epbr II-IV*—1—4 *epibranchialia*; *Kebr I-II*—1 и 2 *keratobranchiale*; *Ke II*—*keratohyale*. В—висцеральный аппаратъ жерлянки (*Bombinator igneus*). *BP*—основная пластинка съ окостенѣніями *KK*; *hy*—передніе рожки (*cornua principalia*); *I-IV Bb*—задніе рожки (*processus thyreoidei*). Оба рисунка изъ Видерстейма.

у *Amura*, или нижней. Обѣ дуги изъ амфибій имѣетъ лишь р. *Tylototriton*. У *Gymnophiona* и *Stegocerphala* развивающіяся въ височной области кости плотно прилегаютъ одна къ другой, образуя сплошную покрывку височной впадины, и слѣд., скуловыхъ дугъ у нихъ не образуется. Эта форма черепа, естественно, есть болѣе древняя по сравненію съ таковой *Urodela* и *Amura*.

Висцеральный или подъязычный аппаратъ у *Urodela* (рис. 150, А) представляетъ непарную, иногда расчлененную часть, образованную *basihyale* и *basibranchialia*, и до 5 боковыхъ отростковъ, изъ коихъ передняя пара со-

²⁾ Что касается до *quadrato-jugale s. quadrato-maxillare*, обыкновенно считаемаго за особую кость, то Гегенбауръ рассматриваетъ его, какъ гомологъ *praeoperculum*, которое у *Polypterus* уже сильно вытянуто впередъ и упирается переднимъ концомъ въ максиллярную кость, а *quadrato-jugale* у *Gymnophiona* и *Stegocerphala* такъ-же тѣсно прилегаетъ къ хрящевому черепу, какъ *praeoperculum* у *Polypterus*, и представляетъ тѣ же отношенія къ сосѣднимъ костямъ.

отвѣтствуетъ гюндной дугѣ, а прочія—жабернымъ дугамъ рыбъ. Также незначительна редуція висцеральнаго аппарата у *Gymnophiona*. У *Anura* онъ въ личиночномъ состояніи представляетъ непарную пластинку и тоже до 5 дугъ, но во взросломъ состояніи (рис. 150, *B* и 151) дуги редуцируются, а на пластинкѣ появляется нѣсколько паръ отростковъ, представляющихъ собой не остатки дугъ, какъ думали прежде, а вновь возникающіе выросты. Изъ нихъ передняя пара (*cornua principalia*) достигаетъ наибольшей величины, а за ней по величинѣ слѣдуетъ задняя (*processus thyreoidei*). Гегенбауръ полагаетъ, что окружающіе съ боковъ отверстіе гортани у *Urodela* хрящи (*cartilagine laterales*) и ихъ производныя (см. главу IX) представляютъ собой видоизмѣненіе 5 жаберной дужки, соответствующей нижнеглоточнымъ костямъ костистыхъ рыбъ. У головастиковъ, снабженныхъ роговымъ челомъ на челюстяхъ, сильно развиты губные хрящи, а у взрослыхъ амфибій на переднемъ концѣ хрящевого черепа нерѣдко имѣются хрящевые отростки (*cartilagine praenasales*) (рис. 146), представляющіе собой, по однимъ, остатки этихъ губныхъ хрящей, а по другимъ—остатокъ *rostrum* салахій.

Подобные же хрящи имѣются у *Anura* впереди нижней челюсти.

Хрящевой черепъ всѣхъ рептилій тропи базальнаго типа, хотя межглазничная перегородка представляетъ различныя степени развитія и не окостенѣваетъ. У взрослыхъ формъ хрящевой черепъ подвергается значительной редуціи и сохраняется главнымъ образомъ въ назоэтмоидальной области. Въ полости средняго уха у рептилій имѣется столбчатая косточка, называемая стремениемъ (*stapes*) и затыкающая своимъ расширеннымъ концомъ овальное окно. Надо думать, что эта косточка соответствуетъ *columella* и *operculum* амфибій, сросшихся вмѣстѣ, по относительно значенія ея существуетъ такое-же разногласіе (стр. 131). Одни (*Versluys*, 1898 и 1903) доказываютъ ея происхожденіе насчетъ гюндной дуги и принимаютъ, что верхняя часть гюндной дуги у *Sauropsida*, представлена стремениемъ. По другимъ (*Fuchs*, 1907; *Müller*, 1907), эта косточка въ большей части своей происходитъ насчетъ стѣнки лабиринта, а насчетъ гюндной дуги обособляется лишь небольшая, свойственная только *Sauropsida*, косточка *extracolumella* (см. главу VIII, *F*), составляющая непосредственное продолженіе стремени кнаружи. Наконецъ, надо отмѣтить еще одну существенную черту черепа рептилій—это тенденцію къ образованію скуловыхъ дугъ, подобныхъ описаннымъ выше у амфибій. Простѣйшей

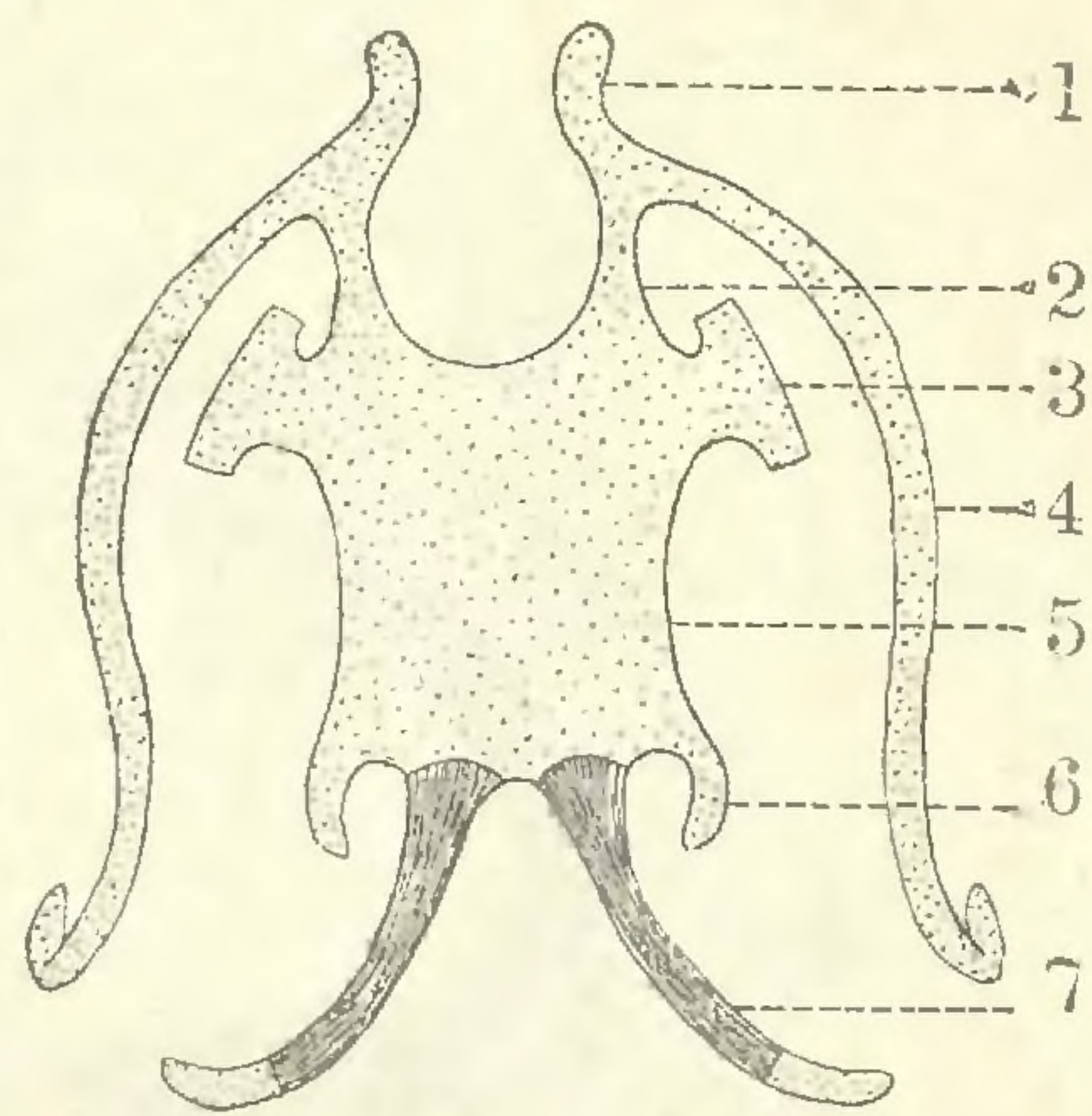


Рис. 151. Подъязычный аппаратъ лягушки (*Rana fusca*). 1, 2, 4—передняя пара отростковъ (*cornua principalia*); 3 и 6—вторая и третья пара отростковъ; 5—основная пластинка; 7—задняя часть окостенѣвшая пара отростковъ (*processus thyreoidei*). По Гауппу.

формой черепа надо принять ту, которая примыкает къ формѣ черепа *Guthporhion* и *Stegocerhala*, т.-е. когда кости, развившіяся въ височной области, плотно прилежатъ другъ къ другу, прикрываютъ височную впадину съ боковъ. Такой черепъ представляютъ намъ морскія черепахи (рис. 152), а равно нѣкоторыя ископаемыя рептиліи, именно *Theromorph*. У большинства рептилій, вслѣдствіе редуціи опредѣленныхъ частей черепа, кости височной области обособляются отъ стѣнки черепа на нѣкоторомъ протяженіи, въ видѣ скуловыхъ дугъ, прикрѣпленныхъ къ черепной стѣнкѣ своимъ заднимъ и перед-

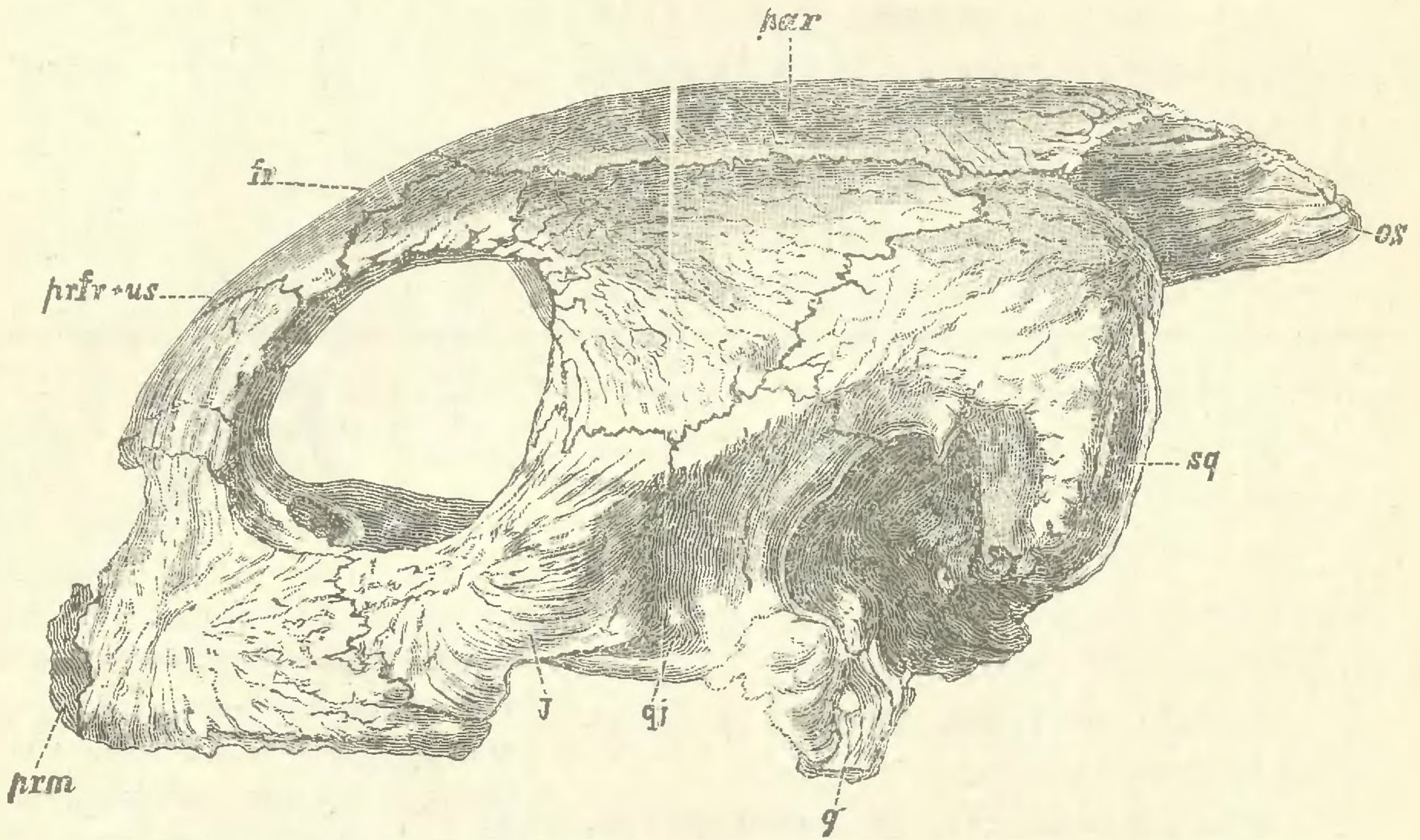


Рис. 152. Черепъ морской черепахи (*Chelone midas*) сбоку. *fr*—*frontale*; *j*—*jugale*; *os*—*occipitale superius*; *par*—*parietale*; *prfr + us*—*prae-frontale*; *prm*—*praemaxillare*; *qj*—*quadrato-jugale* (*s. paraquadratum*); *q*—*quadratum*; *sq*—*squamosum*. Изъ Бронна.

нимъ концомъ. У немногихъ рептилій имѣются обѣ скуловыя дуги, т.-е. верхняя, образованная *squamosum* и *postfrontale*, и нижняя, образованная *quadrato-jugale* (*paraquadratum*) и *jugale* (*zygomaticum*). Таковы отношенія напр. у *Hatteria* (рис. 157), крокодиловъ (рис. 156, 2) и нѣкоторыхъ ископаемыхъ формъ. Но обыкновенно остается или одна верхняя дуга, какъ это наблюдается у большинства ящерицъ (рис. 156, 1), или одна нижняя, какъ это наблюдается у многихъ черепахъ (рис. 154), но въ послѣднемъ случаѣ дуга, какъ и у нѣкоторыхъ *Theromorph*, образована сзади *squamosum*, а спереди *quadrato-jugale* и *jugale*, т.-е. элементами, которые у другихъ рептилій принадлежатъ двумъ разнымъ дугамъ. Съ такимъ же составомъ скуловыхъ дугъ мы встрѣтимся у млекопитающихъ. Наконецъ, скуловыя дуги могутъ подвергнуться полной редуціи и тогда височная впадина является ничѣмъ не прикрытой, какъ это характерно для всѣхъ змѣй (рис. 158), а также ящерицъ и нѣкоторыхъ черепахъ. Подобныя же отростки черепа, раздѣленные на нѣкоторомъ протяженіи промежутками, вслѣдствіе редуціи заповнявшихъ ранѣ эти

промежутки частей черепа, образуются у рептилій и въ теменной области. Съ точки зрѣнія отношенія *quadratum* къ черепной коробкѣ, черепа рептилій могутъ быть раздѣлены на двѣ группы: у однихъ *quadratum*, къ которому при-членяется верхняя челюсть, вклинено въ черепъ и неподвижно, у другихъ оно выклинено изъ черепа и соединено съ нимъ подвижно. Первая особенность, характерная для череповъ черепахъ, крокодиловъ и хоботоголовыхъ, получила отъ Стэнніуса названіе монимостили, а вторая, характерная для ящериць и змѣй, — стрептостили.

Начнемъ съ черепа черепахъ, а именно морскихъ (*Chelone midas*) который, какъ было указано, несетъ нѣкоторыя черты первичнаго характера (рис. 152 и 153). Прежде всего броса-ется въ глаза особенность, имѣющая лишь второстепенное значеніе, а именно то, что теменные кости, распространяясь на бока и срастаясь съ *squamosa*, ограничиваютъ съ cadaго бока черепа по трубчатой полости, вслѣдствіе чего размѣры черепа кажутся значительно больше. У другихъ черепахъ, вслѣдствіе образованія выемки на заднемъ краѣ черепа и послѣдующаго раздѣленія *squa-mosum* и *parietale* путемъ разрастанія этой выемки впереди, обособляется ниж-няя скуловая дуга (рис. 154). Въ заты-лочной области у черепахъ и у всѣхъ рептилій развиты *occipitale basilare* и *lateralia*, при чемъ всѣ три кости принимаютъ участіе въ образованіи непар-наго мышелка для сочлененія съ первымъ позвонкомъ и ограничиваютъ заты-лочное отверстие. Сверху лежитъ *occipitale superius*, вытянутое въ непарный гребень, направленный назадъ. Въ области слуховой коробки находимъ *prooticum*, съ отверстиемъ для прохожденія вѣтви тройничнаго нерва, а сзади ея *opis-thoticum*, самостоятельное только у черепахъ, ибо у прочихъ рептилій оно сли-вается съ *occipitale laterale* своей стороны. Гомологія хондральнаго *opistho-ticum* съ накладнымъ *intercalare* рыбъ, какъ и гомологія *prooticum* съ костью того же наименованія рыбъ — сомнительна. Съ боковъ черепъ ограниченъ гро-мадными накладными *squamosa*, развитыми у большинства рептилій.

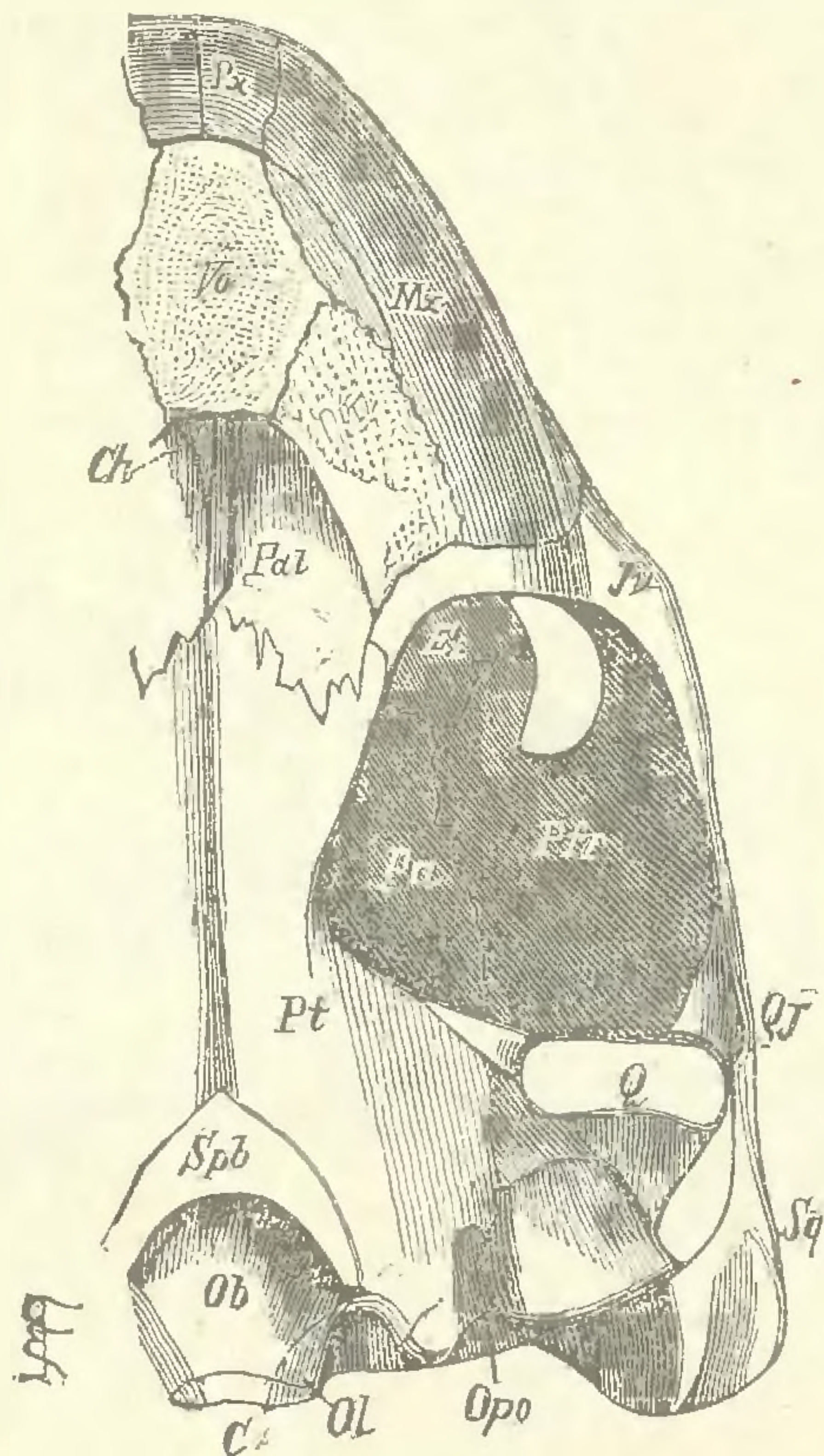


Рис. 153. —Черепъ морской черепахи (*Chelone midas*) снизу. С—затылоч-ный мышелокъ; Ch—choanae; Ft—fron-tale; Ju—jugale; Qj—quadrato-jugale (s. paraquadratum); Ob—occipitale basi-lare; Ol—occipitale laterale; Oro—opis-thoticum; Pa—parietale; Pal—palati-num; Pfr—postfrontale; Pt—pterygoi-deum; Px—praemaxillare; Mx—maxil-lare; Q—quadratum, Spb—basispheno-ideum; Sp—squamosum; Vo—vomer. Изъ Гегенбаура.

Въ теменной области хорошо развиты теменные кости, у всѣхъ прочихъ рептилій, кромѣ черепахъ, слитыя въ одну кость, а въ основаніи черепа *basisphenoides*, тогда какъ *alisphenoides* отсутствуютъ у рептилій вообще. Позади глазницъ лежатъ накладныя *postfrontalia*, гомологія которыхъ съ хондральными *sphenotica* рыбъ тоже сомнительна. Въ лобной области имѣются хорошо развитыя лобныя кости, слитыя вмѣстѣ у нѣкоторыхъ ящерицъ и крокодиловъ, тогда какъ *orbitosphenoides* отсутствуютъ у всѣхъ рептилій, но зато у нѣкоторыхъ изъ нихъ встрѣчается тоже хондральное *praesphenoides*, въ видѣ небольшой косточки. Въ носовой области вмѣсто отсутствующихъ у большинства черепахъ носовыхъ костей лежатъ позади носовыхъ отверстій двѣ *praefrontalia*,

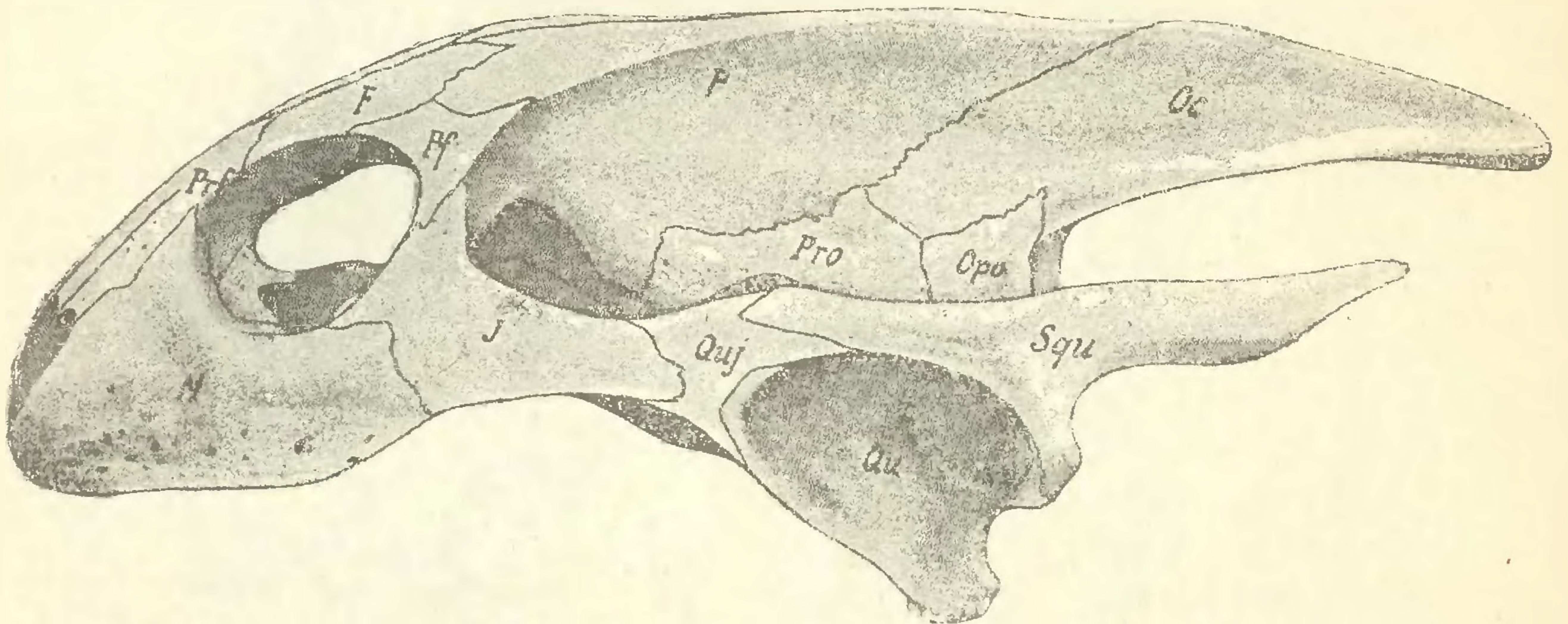


Рис. 154. Черепъ черепахи (*Trionyx cartilagineus*) сбоку. *F*—*frontale*; *J*—*jugale*, *M*—*maxillare*; *Prf*—*praefrontale*; *Oc*—*occipitale superius*; *Opo*—*opisthoticum*; *P*—*parietale*; *Pf*—*postfrontale*; *Pro*—*prooticum*; *Qu*—*quadratum*; *Squ*—*squamosum*; *Quj*—*quadrato-jugale* (s. *paraquadratum*). По Раблю.

talia, но это особенность только черепахъ, ибо у другихъ рептилій имѣются двѣ носовыя кости, иногда слитыя вмѣстѣ, а *praefrontalia* лежатъ не на передней стѣнкѣ черепа, а на бокахъ. Накладныя *praefrontalia* врядъ ли соответствуютъ хондральнымъ *ethmoidalia lateralia* рыбъ. *Ethmoideum*—не развивается у рептилій. На нижней поверхности черепа развивается сошникъ, парный у *Hatteria*, ящерицъ и змѣй и непарный у прочихъ, тогда какъ *parasphenoides*, найденное у другихъ рептилій, иногда даже въ видѣ парнаго зачатка, у черепахъ отсутствуетъ. Характерную особенность черепа черепахъ представляетъ образованіе твердаго неба, а именно пластинчатые отростки хорошо развиты въ *maxillaria* направляются внутрь и сходятся съ сошникомъ, лежащимъ позади пары небольшихъ *praemaxillaria*, срастающихся вмѣстѣ у нѣкоторыхъ черепахъ (*Chelys*), а также у ящерицъ и змѣй. Такимъ образомъ полость рта отдѣляется отъ носовой полости костной стѣнкой—твердымъ небомъ (*palatum durum*). Заднія носовыя отверстія (*choanae*) лежатъ позади сошника, и за ними слѣдуетъ пара небныхъ костей, за ними идетъ пара крыловидныхъ. На нижней челюсти развиты накладныя кости: *dentalia*, у черепахъ слитыя

вмѣстѣ, а также *operculare*, *spleniale*, *angulare*, а также хондральное *articulare*, а надъ *angulare* лежитъ еще на верхней сторонѣ челюсти *complementare*. Эти же кости находятся и у прочихъ рептилій. *Articulare* при-членяется къ *quadratum*, вошедшему въ составъ черепной стѣнки и непо-движно соединенному съ сосѣдными костями. Впереди него лежитъ накладная косточка, которая имѣется у *Hatteria* и крокодиловъ и которую называютъ *quadrato-jugale*, но иные ее приравниваютъ не *quadrato-maxillare* амфибій, а *paraquadratum* тѣхъ-же животныхъ.

Впереди этой кости у черепахъ ле-житъ тоже накладная скуловая кость (*jugale s. zygomaticum*), ограничи-вающая глазницу снизу и впереди упирающаяся въ *maxillare*. Она свойственна также *Hatteria*, кро-кодиламъ и ящерицамъ. У тѣхъ че-репахъ, у которыхъ *parietalia* и *squamosa* разобщены, *quadrato-jugale* (*paraquadratum*) и *jugale* образуютъ нижнюю дугу, сзади при-мыкающую къ квадратной кости и отчасти *squamosum*, а спереди—къ максиллярной (рис. 154).

Черепъ крокодиловъ отличается еще большей степенью окостенѣнія. (рис. 154; 2 и 4). *Quadratum* такъ же, какъ у черепахъ, вклинено въ че-репъ неподвижно, и эта часть черепа вытянута въ два отростка, отъ которыхъ и

отходитъ нижняя скуловая дуга, образованная *quadrato-jugale* (*paraquadratum*) и *jugale* и отдѣленная отверстіемъ отъ верхней дуги, образованной отросткомъ *squamosum* и *postfrontale*. Дуга эта упирается спереди въ непарную лобную кость, а сзади въ *occipitale laterale* и тоже отдѣлена отверстіемъ отъ темен-ныхъ костей. Впереди глазницъ имѣются хорошо развитыя слезныя кости (*lacry-italia*), свойственныя еще и ящерицамъ. Но самую характерную особенность черепа крокодиловъ представляетъ чрезвычайное развитіе твердаго неба. Небные отростки максиллярныхъ костей закрыли совершенно сошникъ снизу, а также небныя и крыловидныя кости сошлись на срединной линіи и образовали вмѣстѣ съ отростками максиллярныхъ костей твердое небо. Заднія носовыя отверстія (*choanae*), отодвинутыя далеко назадъ, окружены крыловидными костями. Позади нихъ лежитъ отверстіе Евстахіевой трубы (тройное у взрослого и одиночное въ зародышевомъ состояніи). Упираясь однимъ концомъ въ крыловидную кость, а другимъ въ максиллярную, лежитъ въ косомъ поперечномъ направленіи парная кость, свойственная также *Hatteria*, ящерицамъ и змѣямъ и называемая *trans-*

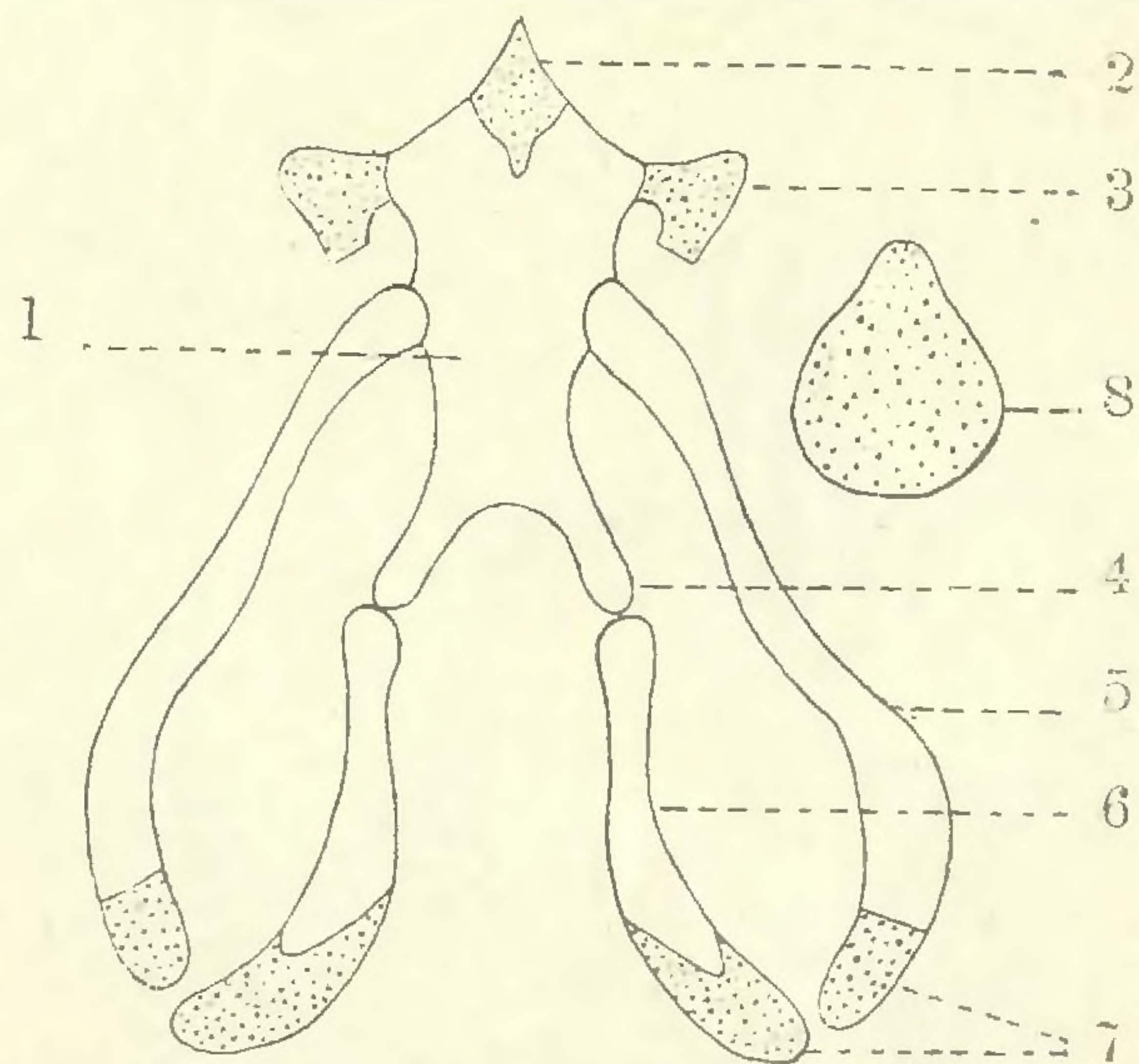


Рис. 155. Подъязычный аппаратъ черепахи (*Clemmys caspica*). 1—тѣло подъязычной кости; 2—передній отростокъ, къ которому примыкаетъ *os entoglossum* (8), изображенное отдѣльно справа; 3—*cornu hyalia*; 4—задніе отростки тѣла; 5 и 6—*cornu branchialia* I и II; 7—ихъ неокостенѣвшіе концы. По Зибенброку.

versum. Эта кость образуется какъ накладная въ области *proc. pterygoideus* квадратнаго хряща.

Черепъ хоботоголовыхъ (рис. 157, А и В) снабженъ двумя дугами, при чемъ въ составъ нижней дуги входитъ *quadrato-jugale* и *jugale*. Теменные кости срослись и имѣютъ отверстіе (*foramen parietale*) для прохожденія нерва теменнаго глаза. *Quadratum*, какъ у предыдущихъ группъ, вклинено въ черепъ. Только у одной *Hatteria* изъ всѣхъ рептилій, да и то у молодыхъ

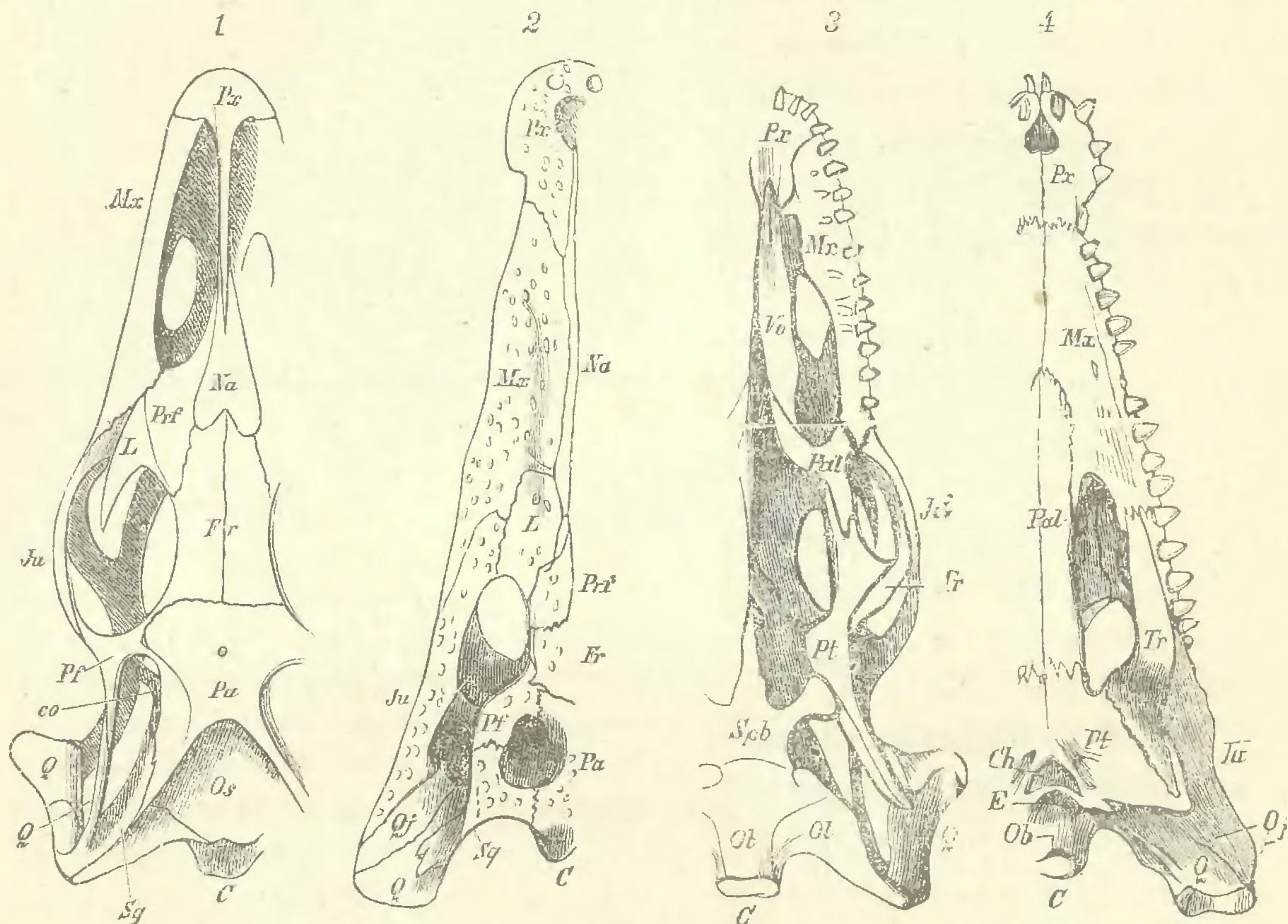


Рис. 156. Черепъ ящерицы (*Monitor*) (1 и 3) и крокодила (2 и 4) сверху (1 и 2) и снизу (3 и 4). С—затылочный мыщелокъ; Ch—choanae; co—antipterygoideum; E—отверстіе Евстахіевой трубы; Fr—frontale; Ju—jugale; L—lacrymale; Mx—maxillare; Na—nasale; Ob, Ol, Os—occipitale basilare, laterale, superius; Pa—parietale; Pal—palatinum; Pf—postfrontale; Prf—praefrontale; Pt—pterygoideum; Px—praemaxillare; Q—quadratum; Qj—quadrato-jugale s. paraquadratum; Spb—basisphenoideum; Sq—squamosum; Tr—transversum; Vo—vomer. Изъ Гегенбаура.

особей, сошники несутъ зубы (каждый по одному). *Postfrontalia* съ каждой стороны раздѣлены, какъ это бываетъ и у ящерицъ, на двѣ. Задняя изъ нихъ участвуетъ вмѣстѣ съ *squamosum* въ образованіи верхней скуловой дуги. Отъ каждой изъ крыловидныхъ костей идетъ къ теменной пластинчатая кость—*antipterygoideum* (s. *epipterygoideum*, s. *columella cranii*), представляющая собой окостенѣвшій отростокъ квадратнаго хряща, имѣющійся и у безхвостыхъ амфибій. Съ ней мы встрѣтимся еще у ящерицъ.

Остановимся на черепѣ ящерицъ (рис. 156, 1 и 3). *Quadratum* у нихъ является подвижно сочлененнымъ съ *squamosum*. Особенность черепа ящерицъ

состоитъ въ образованіи въ теменной области боковыхъ отростковъ, отъ которыхъ, какъ и у крокодиловъ, отходитъ верхняя скуловая дуга, образованная отросткомъ *squamosum* и наружной изъ двухъ *postfrontalia*. Теменные кости срослись и имѣютъ, какъ и у *Hatteria*, срединное *foramen parietale*. У хамелеоновъ, у которыхъ посрединѣ теменныхъ костей и верхнезатылочной имѣется гребень, придающій черепу видъ шлема, это отверстіе лежитъ въ лоб-

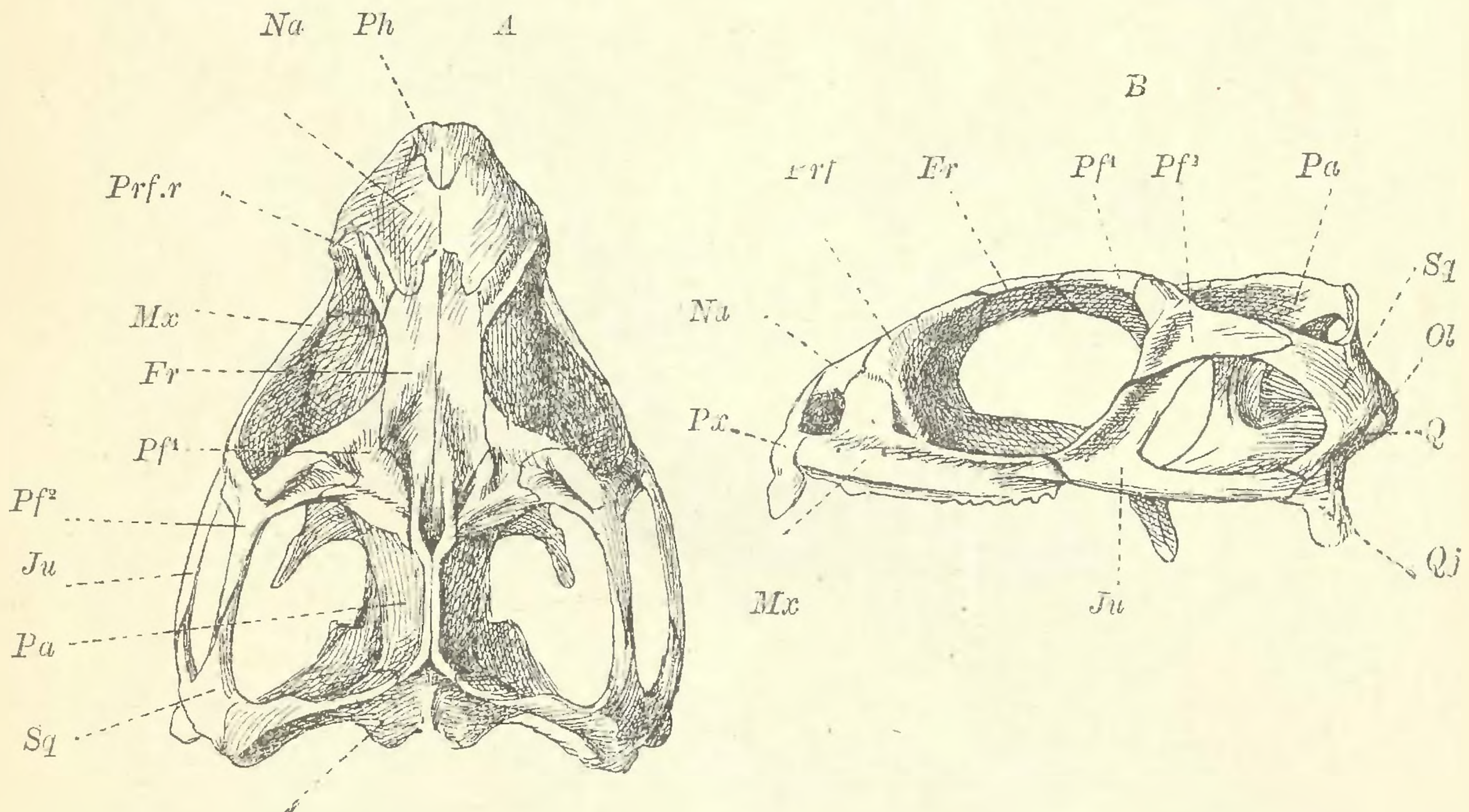


Рис. 157. Черепъ *Hatteria* (*Sphenodon*). А—сверху, В—сбоку. *Fr*—*frontale*; *Ju*—*jugale*; *Mx*—*maxillare*; *Na*—*nasale*; *Ol*—*occipitale laterale*; *Pa*—*parietale*; *Pf¹* и *Pf²*—переднее и заднее *postfrontale*; *Pfr*—*praefrontale*; *Px*—*praemaxillare*; *Q*—*quadratum*; *Qj*—*quadrato-jugale*; *Sq*—*squamosum*. (Ориг. рис.).

ныхъ костяхъ, у многихъ ящерицъ тоже сливающихся вмѣстѣ. Имѣются слезныя кости и сросшіяся въ одну носовыя. Между носовыми костями и парой сошниковъ съ каждой стороны залегаетъ по небольшой косточкѣ (*septomaxillare*), вдающейся въ носовую полость и ошибочно принимавшейся прежде за гомологъ носовой раковины (*concha*) высшихъ позвоночныхъ. *Septomaxillare* имѣется уже у безхвостыхъ амфибій, и въ рептилій, кромѣ ящерицъ, имѣется у змѣй и хоботоголовыхъ. Нижняя поверхность черепа въ отличие отъ предыдущихъ группъ не образуетъ твердаго неба, ибо оба сошника, а равно лежащія за ними небныя и потомъ крыловидныя кости, широко расходятся, оставляя на срединной линіи сообщеніе между носовой и ротовой областями. Имѣется *transversum* и кромѣ того отъ каждой изъ крыловидныхъ костей идетъ вверхъ къ теменной кости *antipterygoideum* (*s. columella cranii*), имѣющая здѣсь уже типичную форму столбика и свойственная всѣмъ ящерицамъ, за исключеніемъ хамелеоновъ и амфибенныхъ. *Praemaxillaria* у ящерицъ срастаются вмѣстѣ.

Особенности черепа змѣй выражаются въ отсутствіи теменныхъ отростковъ и скуловыхъ дугъ, такъ что височная область не прикрыта ничѣмъ, а по степени редукиціи хрящевого черепа змѣи стоятъ близко къ ящерицамъ. Но главной характерной чертой змѣинаго черепа является строеніе челюстного аппарата, обуславливающее растяжимость рта (рис. 158). У *Turphloridae* эта растяжимость незначительна и при этомъ у нихъ небныя кости сходятся на средин-

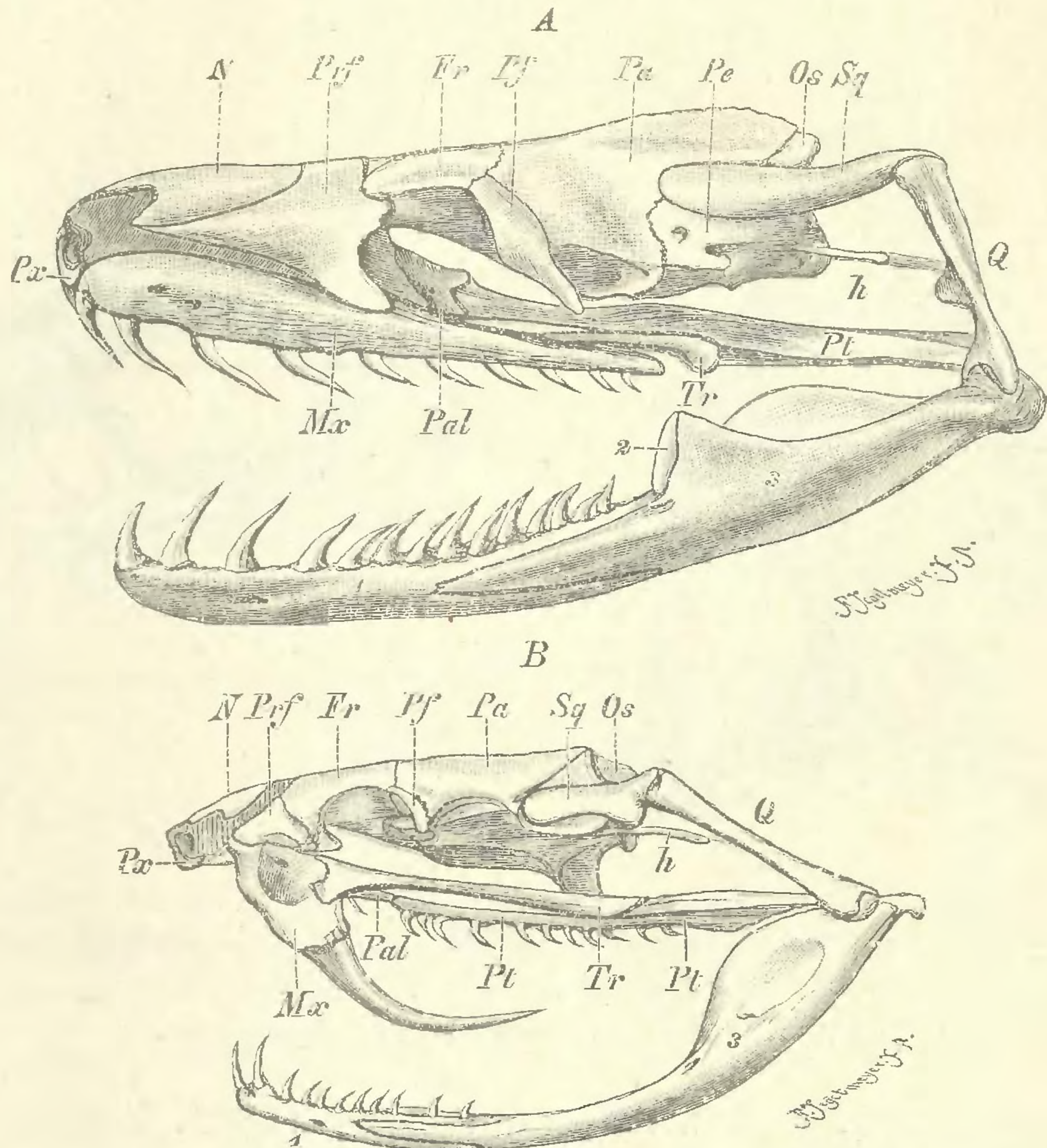


Рис. 158. Черепа змѣй сбоку: А—удава (*Boa constrictor*); В—ямкоголовой змѣи (*Craspedocephalus atrox*). Fr—frontale; h—stapes; Mx—maxillare; N—nasale; Os—supraoccipitale; Pa—parietale; Pal—palatinum; Pe—prooticum; Pf—postfrontale; Prf—praefrontale; Pt—pterygoideum; Px—praemaxillare; Q—quadratum; Sq—squamosum; Tr—transversum; 1, 2, 3—кости нижней челюсти: 1—dentale; 2—complementare; 3—angulare. Изъ Боаса.

ной линіи черепа, такъ что лежатъ поперечно своей длинной осью, а *transversum* отсутствуетъ.

У всѣхъ другихъ змѣй небныя кости раздвинуты, есть *transversum*, и у большинства не только *quadratum*, но и *squamosum* соединены съ черепомъ подвижно (кромя *Uropeltidae* и *Tortricidae*). Удлиненное *squamosum* въ этомъ случаѣ направлено своимъ дистальнымъ концомъ назадъ, и къ нему причленено свободно тоже удлиненное *quadratum*, нижній конецъ котораго

служить для причлененія нижней челюсти, обѣ половины которой соединены другъ съ другомъ растяжимой связкой. Съ дистальнымъ же концомъ квадратной кости соединяется т. наз. небо-крыловидная дуга, иногда несущая зубы и образованная плотно соединенными небными (*palatina*) (въ передней своей части) и крыловидными (*pterygoidea*) (въ задней части) костями.

У неядовитыхъ змѣй (рис. 158, А) эта дуга посредствомъ короткаго *transversum* плотно соединяется съ длинными максиллярными костями, также несущими зубы. Впереди ихъ имѣется маленькое, непарное *praemaxillare*, соединенное съ максиллярными фиброзной тканью. Благодаря такому способу сочлененія, при которомъ *quadrata* и *squamosa* образуютъ подобіе колѣнчатого рычага, позволяющаго нижней челюсти отходить отъ черепа, а равнымъ обра-

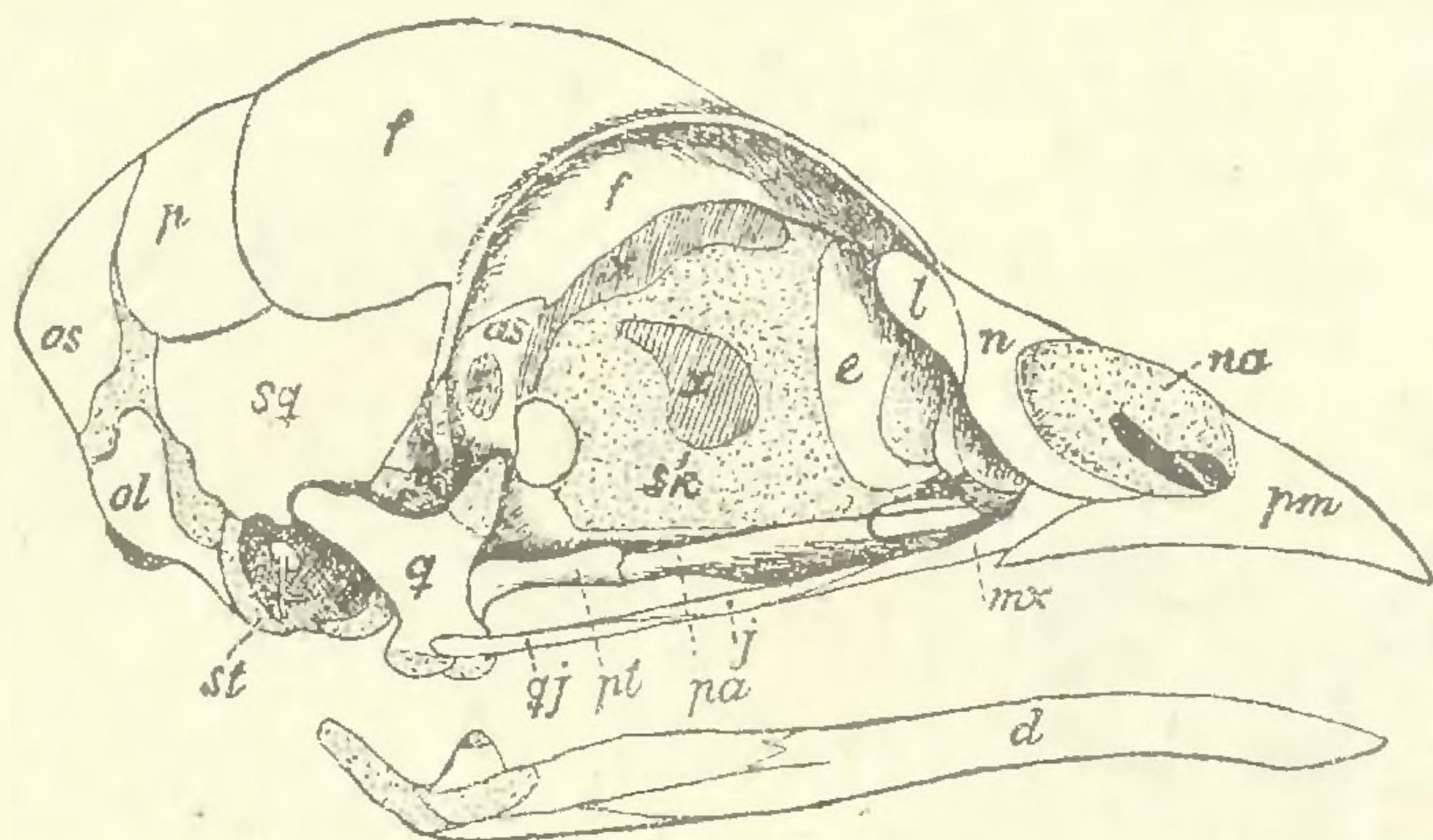


Рис. 159. Черепъ двухдневнаго щупленка сбоку. *a*—*alisphenoidum*; *d*—*dentale*; *e*—*ethmoidum*; *f*—*frontale*; *l*—*praefrontale* (*lacrymale*); *mx*—*maxillare*; *n*—*nasale*; *st*—*stapes*; *na*—хрящевыя стѣнки обонятельной полости; *ol*—*occipitale laterale*; *os*—*occipitale superius*; *p*—*parietale*; *pa*—*palatinum*; *pm*—*praemaxillare*; *q*—*quadratum*; *qj*—*quadrato-jugale*; *pt*—*pterygoideum*; *sq*—*squamosum*; *sk* и *x*—хрящевыя и кожистыя части черепа (хрящъ изображенъ пунктиромъ). Изъ Боаса.

зомъ благодаря присутствію между отдѣльными частями челюстного аппарата эластическихъ связокъ—растяжимость рта, необходимая змѣѣ при заглатываніи крупной добычи, достигаетъ громадныхъ размѣровъ.

Обращаясь къ ядовитымъ змѣямъ (рис. 158, В), находимъ, что у нихъ максиллярныя кости коротки, цилиндричны, полы и несутъ ядовитые зубы. Онѣ сочленены на подобіе шарнира съ лежащими впереди глазницъ *praefrontalia*. Задняя поверхность максиллярныхъ костей сочленена подвижно съ удлиненными *transversa*, соединенными съ небо-крыловидной дугой, причлененной къ дистальному концу квадратныхъ костей. Въ покойномъ состояніи, когда ротъ закрытъ, квадратная кость направлена внизъ и назадъ и тянетъ черезъ небо-крыловидную дугу и *transversum* верхнюю челюсть къзади, заставляя съ нижній конецъ вмѣстѣ съ зубомъ прикладываться къ небу. Прежде думали, что при раскрываніи рта, когда *m. digastricus* тянетъ задній конецъ нижней челюсти вверхъ, а дистальный конецъ квадратной кости впередъ, то вмѣстѣ съ тѣмъ весь рычагъ, образованный небо-крыловидной дугой и *transversum*, подается

съ ея ядовитымъ зубомъ стоитъ въ зависимости только отъ движенія рычага, образованнаго небно-крыловидной дугой и *transversum*.

Что касается до **подъязычнаго аппарата рептилій**, то кромѣ непарной части (*basihyale*), иногда вдающейся въ основаніе языка и снабженной у черепахъ (рис. 155) спереди двумя небольшими отростками, представляющими остатки *hyoideum* (*cornu hyalia*), сохраняются еще двѣ пары длинныхъ отростковъ (*cornu branchialia I et II*), соотвѣтствующія первой и второй парамъ жаберныхъ дугъ. Но у змѣй весь аппаратъ низводится на небольшіе остатки гиоидной дуги, слитые вмѣстѣ въ одну непарную дужку. Небольшой хрящикъ, лежащій въ основаніи языка черепахъ и носящій названіе *entoglossum*, является загадочнымъ по своему морфологическому значенію. У ископаемыхъ *Serratorpsidae* впереди *praemaxillaria* и впереди *dentalia* лежало еще по одной кости, вѣроятно, одѣтой роговымъ клювомъ. Изъ нихъ верхняя называется *rostrale*, нижняя *praedentale*. Последняя встрѣчается и у нѣкоторыхъ другихъ *Dinosauria*. Кости эти представляютъ, вѣроятно, послѣдній остатокъ губныхъ хрящей.

Черепъ птицъ построенъ по типу черепа рептилій, т.-е. тропибазалень, причемъ его межглазничная перегородка окостенѣваетъ въ большей или меньшей степени вслѣдствіе развитія *ethmoideum*. Квадратная кость подвижно сочленена съ черепомъ, но у *Columbatae* она причленена двумя, а у *Ratitae* лишь одной сочленовной поверхностью. Сохраняется только нижняя скуловая дуга. Затѣмъ характерны также для птицъ: сильная редукція хрящевого черепа, большая степень окостенѣнія, уменьшеніе числа костей, вслѣдствіе срастанія многихъ костей вмѣстѣ, и губчатое строеніе костей, являющихся поэтому болѣе легкими (Пневматичность костей птицъ см. главу IX). Затылочный мышцелокъ, образованный тѣми же костями, какъ и у рептилій, лежитъ на нижней поверхности черепа, какъ у млекопитающихъ, а не на задней, какъ у предыдущихъ формъ (рис. 159 и 160).

Обращаясь къ частностямъ строенія птичьяго черепа, надо отмѣтить слѣдующія особенности. Кости, развивающіяся въ слуховой коробкѣ (*periotica*), а именно *pro-*, *epi-* и *opisthoticum*, рано сливаются другъ съ другомъ и съ сосѣдними костями. Теменные остаются парными, какъ и лобныя. *Postfrontalia* отсутствуетъ, а *praefrontalia*, вѣроятно, представлены косточками, лежащими въ углу глазницы и считающимися за слѣзные (*lacrymalia*). Имѣются и окостенѣнія въ области глазницы, свойственныя нѣкоторымъ рептиліямъ. Межглазничная перегородка образована хорошо развитой хондральной костью, развивающейся изъ нѣсколькихъ центровъ окостенѣнія — *ethmoideum*. Носовыя кости сочленены съ *ethmoideum*, выступающимъ на поверхности черепа между носовыми и лобными, перепончатою прослойкой, чѣмъ достигается подвижность верхней части клюва. *Praemaxillaria* срастается вмѣстѣ и даютъ отростокъ, лежащій поверхъ носовыхъ костей.

Сбоку черепа мы видимъ свободное *quadratum*, которое при помощи

нижней скуловой дуги, составленной изъ *quadrato-jugale* и *jugale*, имѣющаго форму тоненькой палочки, соединено съ *maxillare*. При открываніи рта, когда *m. digastricus* заставляетъ дистальный конецъ квадратной кости двигаться впередъ и вверхъ, описанный скуловой рычагъ обуславливаетъ движеніе вверхъ максиллярныхъ костей и всего клюва, что возможно, благодаря подвижности сочлененія носовыхъ костей съ *ethmoideum*. Такой-же подвижностью передней части черепа обладали, повидимому, нѣкоторыя *Dinosauria* (Versluys, 1910). При разсматриваніи черепа снизу находимъ одну кость въ основаніи черепа:

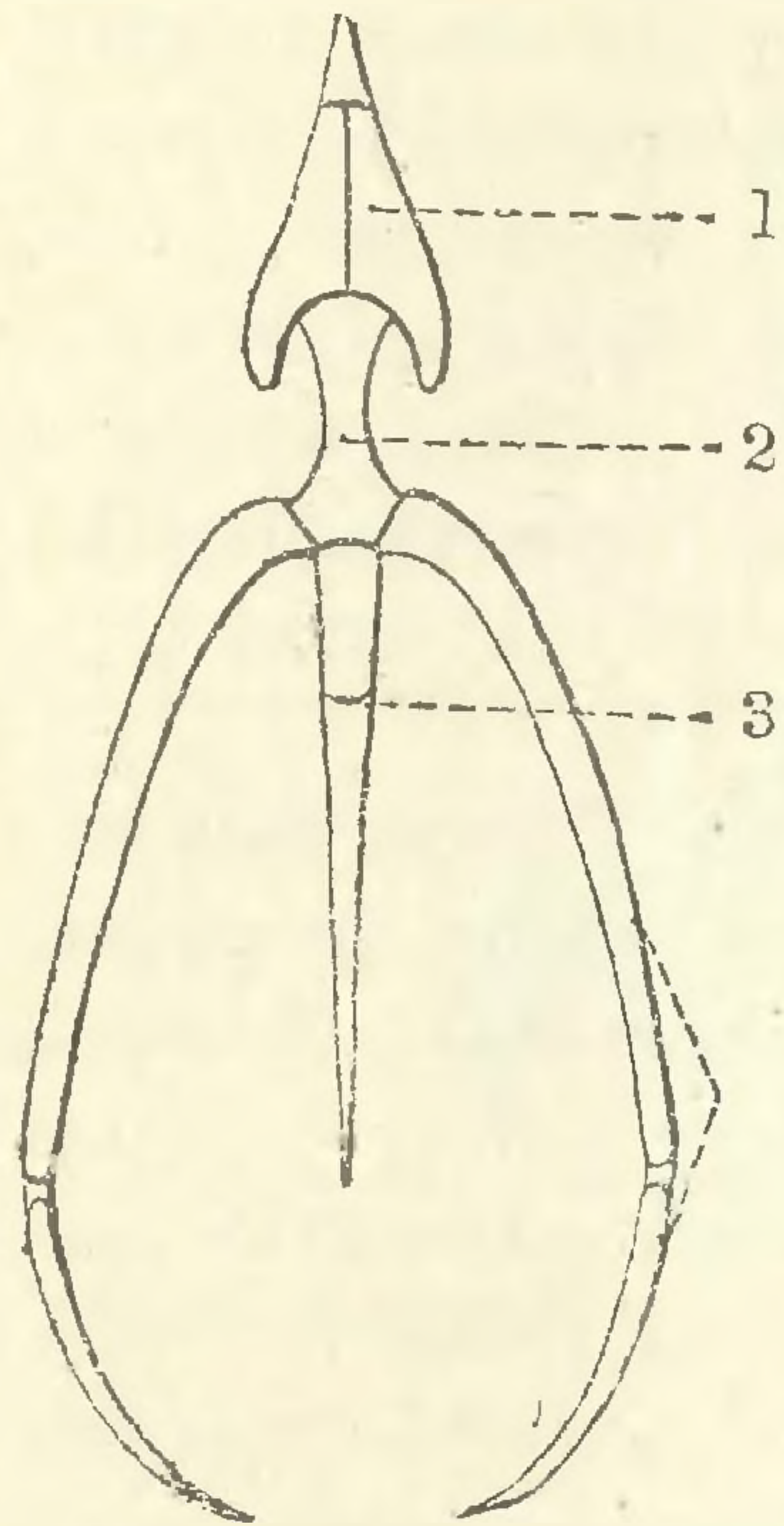


Рис. 161. Подъязычный аппаратъ курицы. 1—*os entoglossum* (гиондная дуга); 2—*basihyale*; 3 — *basibranchyale*; 4 — задніе рожки (первая пара жаберныхъ дужекъ). По Гегенбауру изъ Вндергейма.

это *basioccipitale*, слившееся съ *basisphenoideum* и вытянутое впередъ въ килевидное продолженіе, или *rostrum*, въ составъ котораго входитъ передняя часть *parasphenoideum*. Такъ какъ небныя кости не сходятся, то твердое небо въ сущности отсутствуетъ, и между небными костями виденъ обыкновенно непарный сошникъ, но иногда (напр. у дятловъ) обѣ половины его остаются на всю жизнь независимыми. Такимъ образомъ, заднія носовыя отверстія (*choanae*) лежатъ между сошникомъ и небными костями. Эти послѣднія соединены задними концами съ *rostrum* посредствомъ скользящаго сочлененія и соприкасаются съ крыловидными, упирающимися своими задними концами въ квадратныя. Очевидно, что при вышеуказанномъ движеніи квадратной кости, во время опусканія нижней челюсти, рычагъ, образованный небными и крыловидными костями, будетъ дѣйствовать такъ-же, какъ и скуловой, обуславливая движеніе верхней челюсти кверху, при чемъ небо-крыловидное сочлененіе будетъ скользить по сочленовной поверхности *rostrum*.

Заслуживаютъ вниманія особенности сфеноидальной области. Мы видѣли, что въ составъ *rostrum* входитъ часть *parasphenoideum*, но въ зародышевомъ состояніи надъ *rostrum* наблюдается еще небольшая косточка, которая представляетъ собой *praesphenoideum* и тоже, вѣроятно, входитъ въ составъ *rostrum*. Въ боковой и передней стѣнкѣ черепа окостенѣваютъ *ali-* и *orbitosphenoidea*, отсутствующія у рептилій.

Кромѣ того въ основаніи височной области развиваются двѣ накладныя кости (*basitemporalia*), сливающіяся на срединной линіи и, вѣроятно, представляющія собой заднюю часть *parasphenoideum*. Нижняя челюсть представляетъ, подобно таковой у черепахъ, сліяніе *dentalia* правой и лѣвой стороны.

Подъязычный аппаратъ птицъ (рис. 161) характеризуется сильнымъ развитіемъ непарной части, въ составъ которой входятъ не только *basihyale* и

basibranchiale, но и обыкновенно срастающіеся впереди *basihyale* остатки гиоидной дуги, образующіе вѣдренное въ основаніе языка, *os entoglossum* съ небольшими отростками, или передними рожками. Расчлененные задніе отростки, или рожки, представляютъ собой первую жаберную дужку. У дятловъ задніе рожки отгибаютъ черепъ и ложатся свободными концами на передней его поверхности — особенность, стоящая въ связи съ подвижностью языка этихъ птицъ.

Хрящевой черепъ млекопитающихъ, въ основаніи коего (въ сфеноидальной области) у *Centetes* и *Ericulus* исключительнымъ образомъ сохраняется небольшой участокъ хорды даже у взрослого (Leche, 1906), подобно такому ихъ предковъ—рептилій, въ сущности является тропи базальнымъ, хотя

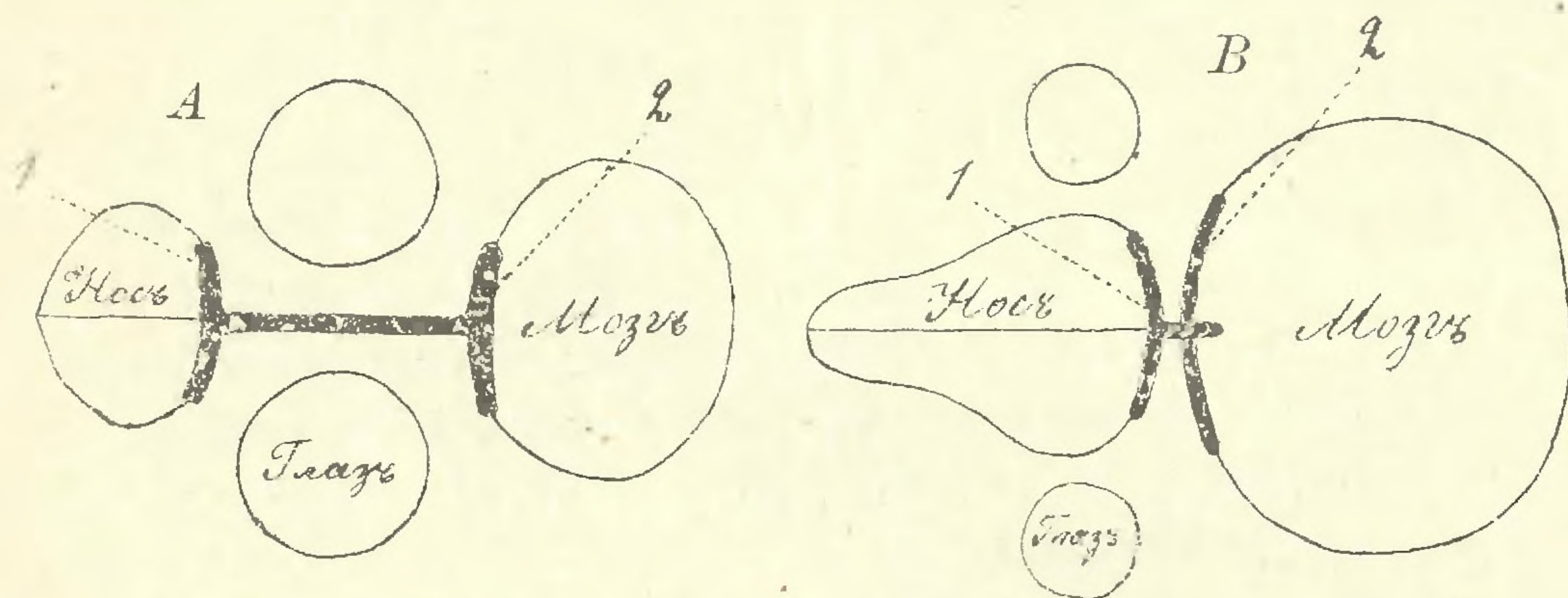


Рис. 162. Схема расположенія черепныхъ частей при разсмотрѣніи сверху. А—у рептилій; В—въ черепѣ крота. 1 и 2—части поверхности черепа, лежащія впереди и позади глазницъ и соединенныя межглазничной перегородкой (*septum interorbitale*). По Фишеру изъ Видерстейма.

эта особенность его является въ значительной мѣрѣ маскированной. Дѣло въ томъ, что у млекопитающихъ, въ связи съ сильнымъ развитіемъ мозговой полости черепа, межглазничная перегородка, соединяющая на хрящевомъ черепѣ сфеноидальную область съ носовыми капсулами, чрезвычайно укорачивается (рис. 162), и передняя стѣнка черепа сближается съ задней стѣнкой носовыхъ капсулъ, тогда какъ глазницы отходятъ отъ срединной линіи и сдвигаются на бока черепа. При дальнѣйшемъ развитіи костей черепъ вслѣдствіе этого принимаетъ видъ черепа платибазального типа, къ каковому онъ прежде и причислялся. Второй его особенностью является измѣненіе задняго отдѣла мандибулярнаго или Меккелева хряща въ слуховыя косточки и перемѣщеніе ихъ въ полость средняго уха, причемъ самая проксимальная часть хряща образуетъ наковальню (*incus*), а ближайшая къ ней—сочлененный съ наковальней молоточекъ (*malleus*). Наковальня причленяется къ стремени (*stapes*), которое затыкаетъ овальное окно и котораго принадлежность, подобно *stapes* *Sauropsida*, къ верхней части гиоидной дуги, представляется спорной (рис. 163). Тѣмъ болѣе, что и относительно стремени млекопитающихъ имѣются также указанія на происхожденіе его изъ общаго зачатка съ лабиринтомъ. Что касается до сопоставле-

нія двухъ первыхъ слуховыхъ косточекъ съ черепными костями нижестоящихъ формъ, то обыкновенно наковальню сравниваютъ съ *quadratum*, а молоточекъ съ *articulare*. Отростокъ молоточка (*processus folianus*), развивающійся въ видѣ накладной кости, при этомъ сравниваютъ съ накладной же косточкой *goniale* (*s. postoperculare*), находящейся у нѣкоторыхъ рептилій на внутренней сторонѣ челюсти *). При такомъ возрѣннiи вся нижняя челюсть млекопитающихъ состоитъ изъ однихъ *dentalia*, такъ какъ второстепенныя косточки, входящія въ составъ нижней челюсти у рептилій, у нынѣ живущихъ млекопитающихъ, не развиваются. Такъ какъ у всѣхъ предыдущихъ формъ сочлененіе нижней челюсти съ черепомъ формируется между *articulare* и *quadratum*, то при перемѣщенiи этихъ костей въ полость средняго уха, между черепомъ и челюстью, а именно между *squamosum* и *dentale* должно было образоваться новое сочлененіе. Этому возрѣннiю, защищаемому Гауппомъ, Фуксъ (Fuchs, 1905, 1906 и 1909), противопоставилъ другое, по коему молоточекъ и наковальня, оба вмѣстѣ, представляютъ гомологъ *quadratum*, причемъ, по наблюденіямъ Фукса, обѣ эти косточки могутъ залагаться у млекопитающихъ самостоятельно и только вторично приходятъ въ связь съ мандибулярнымъ хрящемъ. При такомъ возрѣннiи принимается, что въ составъ нижней челюсти входитъ не только *dentale*, но и *articulare* и что сочлененіе съ черепомъ остается на прежнемъ мѣстѣ, т.-е. позади *articulare*, и только на мѣсто *quadratum* становится *squamosum*. Такимъ образомъ, если сравненіе стремени съ гомандибулярной частью гiондной дуги является спорнымъ, то принадлежность двухъ другихъ слуховыхъ косточекъ къ мандибулярной дугѣ стоитъ внѣ сомнѣнiя, по какимъ именно частямъ этой дуги онѣ соотвѣтствуютъ — неясно. Третьей особенностью черепа млекопитающихъ является та, что ихъ скуловая дуга образована, подобно таковой нѣкоторыхъ черепахъ, *squamosum* и *jugale s. zygomaticum*, т.-е. костями, принадлежащими двумъ различнымъ дугамъ въ черепѣ амфибій и рептилій. Это объясняется тѣмъ, что черепъ млекопитающихъ, вѣроятно, возникъ изъ черепа съ прикрытой височной впадиной, подобнаго таковому *Therapsid*, морскихъ черепахъ и *Stegocerphala*. Возможно, что эта дуга обособилась не вслѣдствіе возникновенiя выемки на заднемъ краѣ черепа, какъ у черепахъ (стр. 137), а вслѣдствіе резорбціи костнаго вещества въ боковой стѣнкѣ черепа и образованiя соединительно-тканнаго промежутка (фонтанели), отдѣляющаго скуловую дугу отъ стѣнки черепа. Такимъ образомъ, скуловая дуга млекопитающихъ является образованіемъ *sui generis*, несравнимымъ съ дугами рептилій и амфибій (Rabl, 1903), кромѣ, впрочемъ, скуловой дуги черепахъ и нѣкоторыхъ ископаемыхъ. Четвертой особенностью черепа млекопитающихъ является его отношеніе къ позвоночнику, съ которымъ онъ сочлененъ двумя мышцелками (*condyli occipitales*), а не однимъ, какъ у рептилій

*) По Гауппу 1911, *goniale* представлено у амфибій и двудышащихъ рыбъ накладнымъ *angulare* (стр. 133).

и птицъ. Но, мы видѣли, что непарный мышелокъ этихъ формъ образованъ тремя костями. Если представить себѣ, что *occipitale basilare* перестало принимать участіе въ образованіи мышелка, то онъ раздѣлится на два, образованные *occipitalia lateralia*, что и имѣетъ мѣсто у млекопитающихъ. Впро-

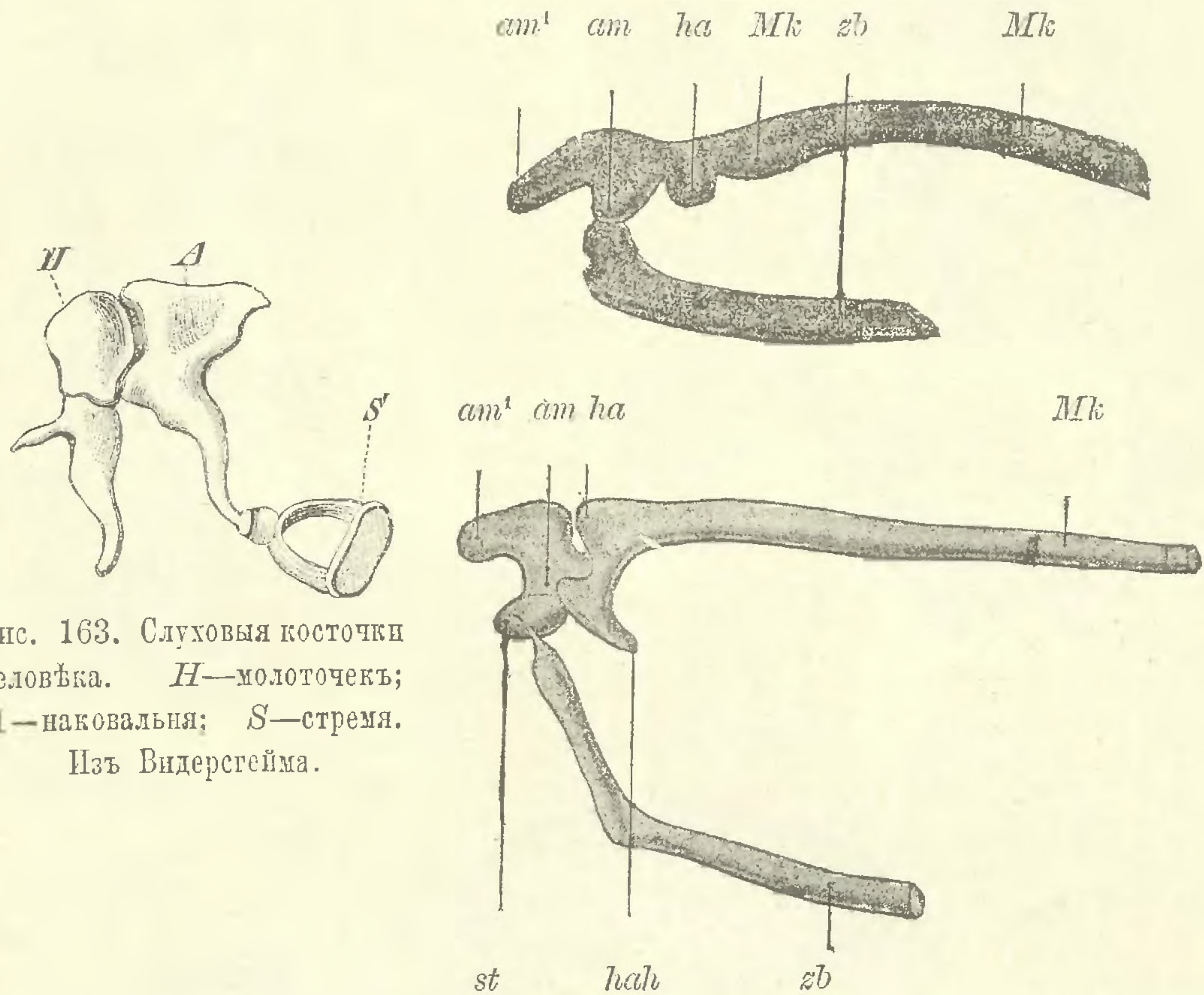


Рис. 163. Слуховыя косточки человѣка. *H*—молоточекъ; *A*—наковальня; *S*—стремя. Изъ Видерсгейма.

Рис. 164. Двѣ стадіи развитія слуховыхъ косточекъ овцы. *am*—наковальня; *am*¹—ея короткій отростокъ; *ha*—молоточекъ; *ha*¹—его рукоятка; *Mk*—Меккелевъ хрящъ; *st*—стремя; *zb*—подъязычная дуга. Изъ Гертвига по Заленскому.

чемъ, раздвоеніе непарнаго мышелка свойственно уже многимъ рептиліямъ (Fürbringer, 1904). Съ другой стороны, у *Echidna* имѣется одинъ двураздѣльный мышелокъ (*condylus bifidus*), составляющій какъ-бы переходъ отъ одиночнаго мышелка рептилій къ парѣ мышелковъ другихъ млекопитающихъ.

Затѣмъ, въ области, лежащей между мышелками, тоже происходитъ сочлененіе черепа съ первымъ позвонкомъ, или атлантомъ, именно съ его нижней частью, и съ зубовиднымъ отросткомъ второго позвонка (см. главу VI, *E*), такъ что въ сущности черепъ млекопитающихъ сочленяется съ позвоночникомъ въ четырехъ пунктахъ: двухъ боковыхъ и двухъ срединныхъ. Всѣ эти пункты, по Гауппу, представляютъ собою не болѣе какъ обособившіяся части одного простаго сочлененія, свойственнаго предкамъ млекопитающихъ — рептиліямъ, а также и первичному черепу нѣкоторыхъ млекопитающихъ (напр. крота по Фишеру) въ зародышевомъ состояніи. Такимъ образомъ сравнивать два мышелка млекопитающихъ съ таковыми амфибій мы не имѣемъ права. У послѣднихъ эти

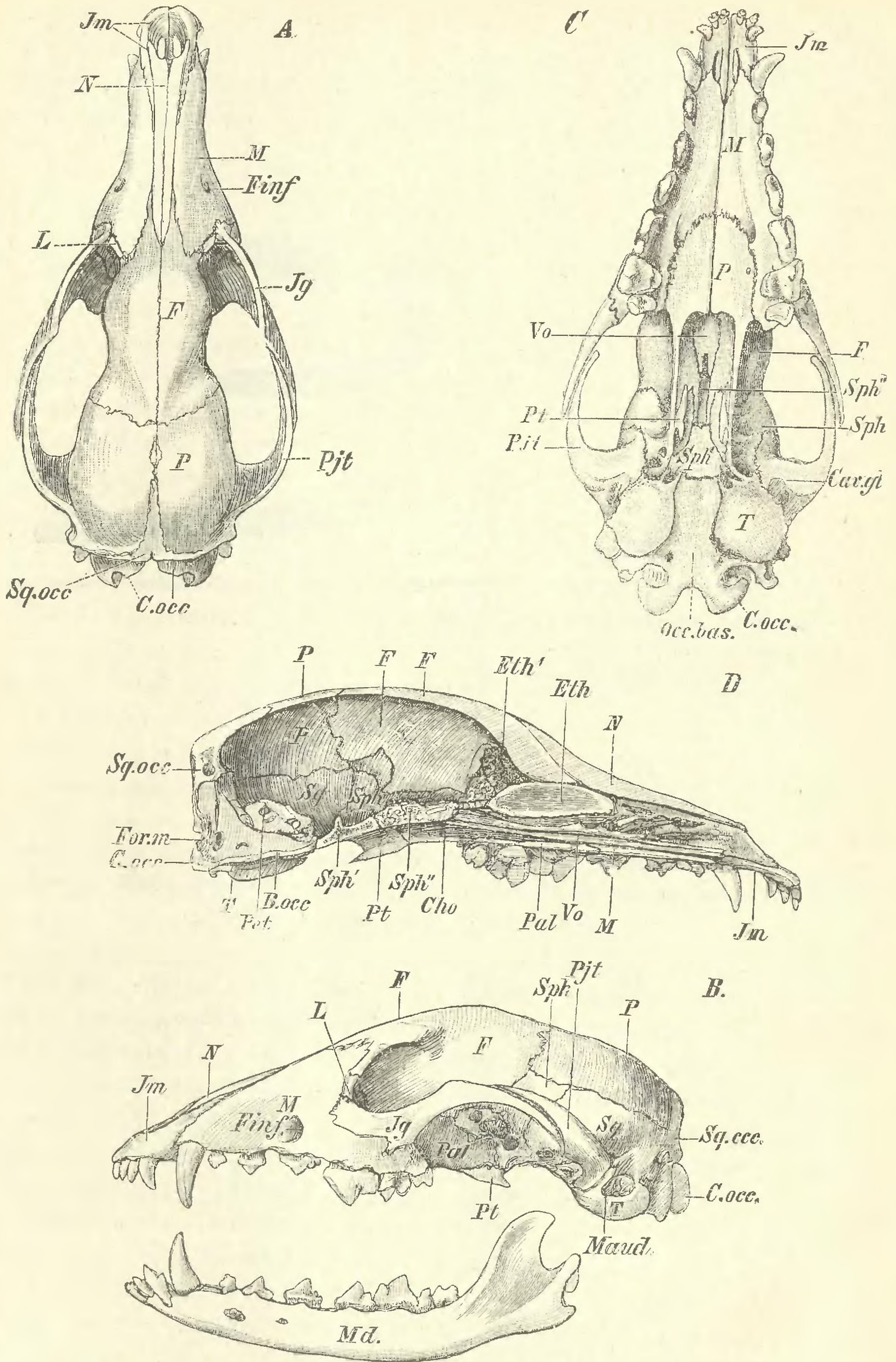


Рис. 165 Черепъ собаки (*Canis familiaris*): *A*—сверху, *B*—сбоку, *C*—снизу, *D*—въ продольномъ разрѣзѣ. *Cav. gl.*—*fossa glenoidalis*; *T*—*tympanicum*; *Cho*—*choanae*;

C.occ—condyli occipitales; *Eth*—lamina perpendicularis; *Eth'*—lamina cribrosa; *F*—frontale; *For.m*—foramen magnum s. occipitale; *Jg*—jugale; *Jm*—praemaxillare; *L*—lacrymale; *M*—maxillare; *Maud*—наружный слуховой проходъ; *N*—nasale; *F.inf*—foramen incisivum; *Occ.bas*—basioccipitale; *Sq*—squamosum; *P*—parietale; *P*—palatinum; *Pet*—petrosum; *Pjt*—processus zygomaticus височной кости; *Sph'*—basisphenoidium; *Sph''*—praesphenoidium; *Pt*—pterygoideum; *Sq. occ*—supraoccipitale; *Sph*—alisphenoidium; *Vo*—vomer. Изъ Вндерсгейма.

мышелки представляютъ собой не что иное, какъ пару сочленовныхъ отростковъ, соответствующихъ заднему позвонку, изъ числа вошедшихъ въ составъ черепа.

За исключеніемъ нижней челюсти, элементовъ гондной дуги и слуховыхъ косточекъ, всѣ черепныя кости млекопитающихъ соединены неподвижно (рис. 165, 167 и 170). Лишь въ рѣдкихъ случаяхъ (яйцеродныя, рукокрылыя) многія кости сливаются вмѣстѣ, какъ у птицъ, а обыкновенно онѣ явственно обособлены одна отъ другой швами, исчезающими лишь въ старости.

Но сами по себѣ кости черепа млекопитающихъ являются очень часто сложными, слившимися изъ нѣсколькихъ костей. Такъ, разсматривая съ этой точки зрѣнія человѣческой черепъ, мы найдемъ слѣдующее. Сзади черепъ ограниченъ затылочной костью (*occipitale*), окружающей затылочное отверстіе и представляющей продуктъ слиянія *occipitalia: basilare, lateralia* и *superius*. У сумчатыхъ эти кости могутъ быть отдѣлены одна отъ другой. *Occipitalia lateralia* несутъ мышелки для сочлененія съ атлантомъ и у многихъ формъ снабжены особымъ каждое отросткомъ — *processus paramastoides*. Точно также у приматовъ, хищниковъ и др. съ затылочной костью сливается особая накладная кость, парная по происхожденію — *interparietale* *); иногда (китообразныя) затылочная кость вслѣдствіе этого слиянія доходить своимъ переднимъ краемъ до лобной, отдѣляя обѣ теменные кости другъ отъ друга (рис. 167). Въ другихъ случаяхъ *interparietale* остается свободнымъ или сливается съ теменными (грызуны и жвачныя). Сбоку черепъ человѣка ограниченъ тоже сложною височной костью (*temporale*): ея *pars petrosa* соответствуетъ *petrosum* другихъ млекопитающихъ, *pars squamosa*—*squamosum*, а стѣнки слухового прохода образованы *tympanicum*. Накладное *squamosum* можетъ быть вполне самостоятельнымъ и иногда не принимаетъ участія въ образованіи стѣнки черепной полости, а налегаетъ на сосѣднія кости снаружи. Но у большинства эта кость уже образуетъ въ той или другой степени стѣнку черепной полости, что наиболѣе рѣзко выражено у приматовъ. Эта особенность (включеніе *squamosum* въ составъ черепной стѣнки) вызывается, очевидно, расширеніемъ черепной полости въ связи съ болѣе сильнымъ развитіемъ головного мозга.

Каменная кость (*petrosum*) млекопитающихъ происходитъ на счетъ сливающихся другъ съ другомъ *pro-*, *epi-* и *opisthoticum* и заключаетъ въ своей толщѣ слуховой лабиринтъ. Она принимаетъ значительное участіе въ образованіи

*) По мнѣнію нѣкоторыхъ, *interparietale* (у свиньи, напр.) хондрального происхожденія (Engelmann, 1910).

черепной коробки, а именно ея дна, но на наружную поверхность черепа почти не выходит. Происходитъ это потому, что снаружи съ ней срастается имѣющая собственный центр окостенѣнія сосцевидная кость—*mastoideum*, образующая у человѣка *processus mastoideus*, и еще другая тоже, подобно *squamosum*, накладная барабанная кость—*tympanicum*, которую Гегенбауръ сравниваетъ съ *quadrato-maxillare* амфибій и, слѣдов., съ *praeperculum* рыбъ (стр. 134),

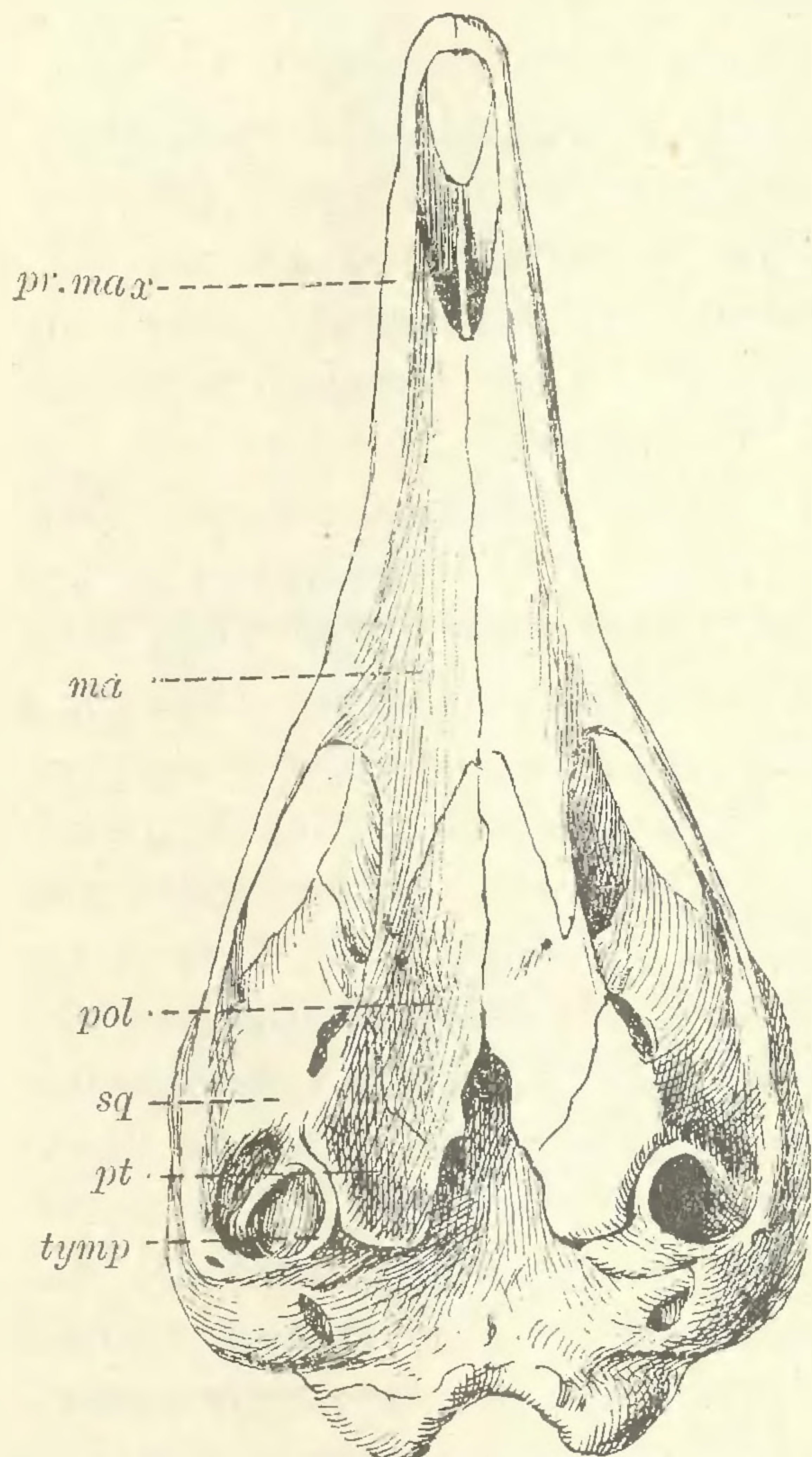


Рис. 166. Черепъ ехидны (*Echidna aciculata*) сверху. *max*—*maxillare*; *pal*.—*palatinum*; *pr. max*—*praemaxillare*; *pt*—*pterygoideum*; *sq*—*squamosum*; *tympr*—*tympanicum*. (Ориг. рис.).

званіи *bulla tympanica* принимаетъ участіе и *alisphenoidum*. *Squamosum* характеризуется особымъ, направленнымъ впередъ отросткомъ—*processus zygomaticus*. Этотъ послѣдній у землероекъ (*Sorex*) и *Centetes* между насѣкомоядными кончается свободно; у муравьяда (*Murgessorhaga*) и лѣвивца (*Bradypus*) между неполнозубными связанъ съ скуловою костью (*jugale s. zygomaticum*) посредствомъ особой связки; у всѣхъ прочихъ млекопитающихъ вступаетъ съ скуловою костью, а черезъ послѣднюю и съ верхней челюстью, въ непосредственную связь. Такимъ образомъ формируется скуловая дуга млекопитающихъ.

другіе сравниваютъ съ *quadrato-jugale* *Sauropsida*, а третьи съ особой косточкой (*supraangulare*), лежащей въ нижней челюсти *Reptilia* надъ *angulare* (Kampen, 1905). Голько передъ переднимъ краемъ *tympanicum* каменная кость узкой полоской выступаетъ наружу, причемъ именно въ этомъ мѣстѣ до полного срастанія барабанной и каменной кости дѣло не доходитъ, и образуется такъ называемая Глазерова щель (*fissura Glaseri*). *Tympanicum* въ простѣйшемъ случаѣ (однопроходныя, сумчатые, нѣкоторые насѣкомоядные) является въ видѣ неполнаго кольца, на которомъ натянута барабанная перепонка, и въ другихъ случаяхъ кольцо это, разрастаясь, вытягивается въ болѣе или менѣе длинную трубку. Къ височной кости прирастаетъ еще одинъ элементъ *entotympanicum*, образующій перѣдко (грызуны, хищники и непарнопалыя) при основаніи черепа особый пузырь (*bulla tympanica*), играющій роль резонатора. У сумчатыхъ, а равно и у нѣкоторыхъ плацентарныхъ въ обра-

Далѣе кпереди, въ основаніи черепа мы находимъ у человѣка клиновидную, или иначе сфеноидную, кость (*os sphenoides*). Она представляетъ собой результатъ сліянія: во-первыхъ, *basisphenoides* и *alisphenoides*, при чемъ послѣднія образуютъ большія крылья (*alae magnae*), которыя срастаются каждое съ небольшою накладною косточкою *intertemporalae* (въ видѣ аномаліи иногда остающейся самостоятельной и у человѣка) и тянутся до височной области, а во-вторыхъ, *praesphenoides* и *orbitosphenoides*, образующихъ малыя крылья (*alae parvae*). У большинства, однако, мы находимъ, что *basisphenoides* со своими крыльями, имѣющими отверстія для прохожденія 2 и 3 вѣтви V пары нервовъ, остается независимымъ отъ передней части сфеноидной кости, т.-е. *praesphenoides*, снабженнаго малыми крыльями, иногда превышающими величиною большія. Наконецъ, внутренняя пластинка крыловидныхъ отростковъ сфеноидной кости образована у приматовъ и человѣка вертикально расположенными крыловидными костями (*pterygoidea*), относительно природы которыхъ существуетъ важное разногласіе. Гауппъ высказалъ предположеніе, что эти кости соотвѣтствуютъ не *pterygoidea Saugorsida*, а парному зачатку *parasphenoides*, а настоящія крыловидныя кости, по мнѣнію Гауппа, свойственны только яйцероднымъ млекопитающимъ и лежатъ (у ехидны; рис. 166) горизонтально въ задней части неба. Но это предположеніе вызвало возраженіе со стороны Фукса (Fuchs, 1910), доказывающаго идентичность крыловидныхъ костей млекопитающихъ (какъ яйцеродныхъ, такъ и живородящихъ) и *Saugorsida*, причемъ крыловидныя кости млекопитающихъ не чисто-накладныя, а смѣшаннаго происхожденія, такъ какъ ихъ задняя часть развивается хондрально (на счетъ отростка квадратнаго хряща). Крыловидныя кости у другихъ млекопитающихъ, кромѣ человѣка и приматовъ, остаются самостоятельными.

Кромѣ крыловидныхъ костей, всѣ кости, входящія въ составъ сфеноидной кости, хондральнаго происхожденія.

Передняя часть дна черепной коробки образована рѣшетчатой костью (*ethmoides*). Она является, повидимому, простою, и представляетъ собой результатъ окостенѣнія этмоидальной части хрящевого черепа, причемъ окостенѣваетъ сначала отдѣльно средняя часть (*lamina perpendicularis*), образующая носовую перегородку, а потомъ двѣ боковыя, съ ней срастающіяся. Боковыя части обращены въ черепную полость рѣшетчатыми пластинками, имѣющими каждая у утконоса одно, а у прочихъ массу мелкихъ отверстій для прохожденія обонятельнаго нерва. Эти части рѣшетчатой кости образуютъ ячеистыя массы, или лабиринты. Отъ каждаго лабиринта свѣшиваются въ обонятельную полость пластинчатые выступы, служащіе, какъ и самые лабиринты, для увеличенія обонятельной поверхности и весьма варьирующіе у различныхъ млекопитающихъ съ точки зрѣнія числа, формы и величины. Эти т. н. этмоидальныя раковины (*ethmoturbinalia*) свойственны млекопитающимъ исключительно. Нижняя носовая раковина (*maxilloturbinalis*) представляетъ самостоятельное окостенѣніе, хотя срастается иногда съ верхнечелюстной костью.

Верхняя стѣнка черепа образована двумя теменными костями, у многихъ сливающимися вмѣстѣ, и двумя лобными, въ свою очередь то раздѣленными, то сливающимися. У человѣка онѣ остаются раздѣленными лишь въ видѣ аномалии, болѣе часто встрѣчающейся у высшихъ расъ, чѣмъ у низшихъ. Ни *prae*fron-

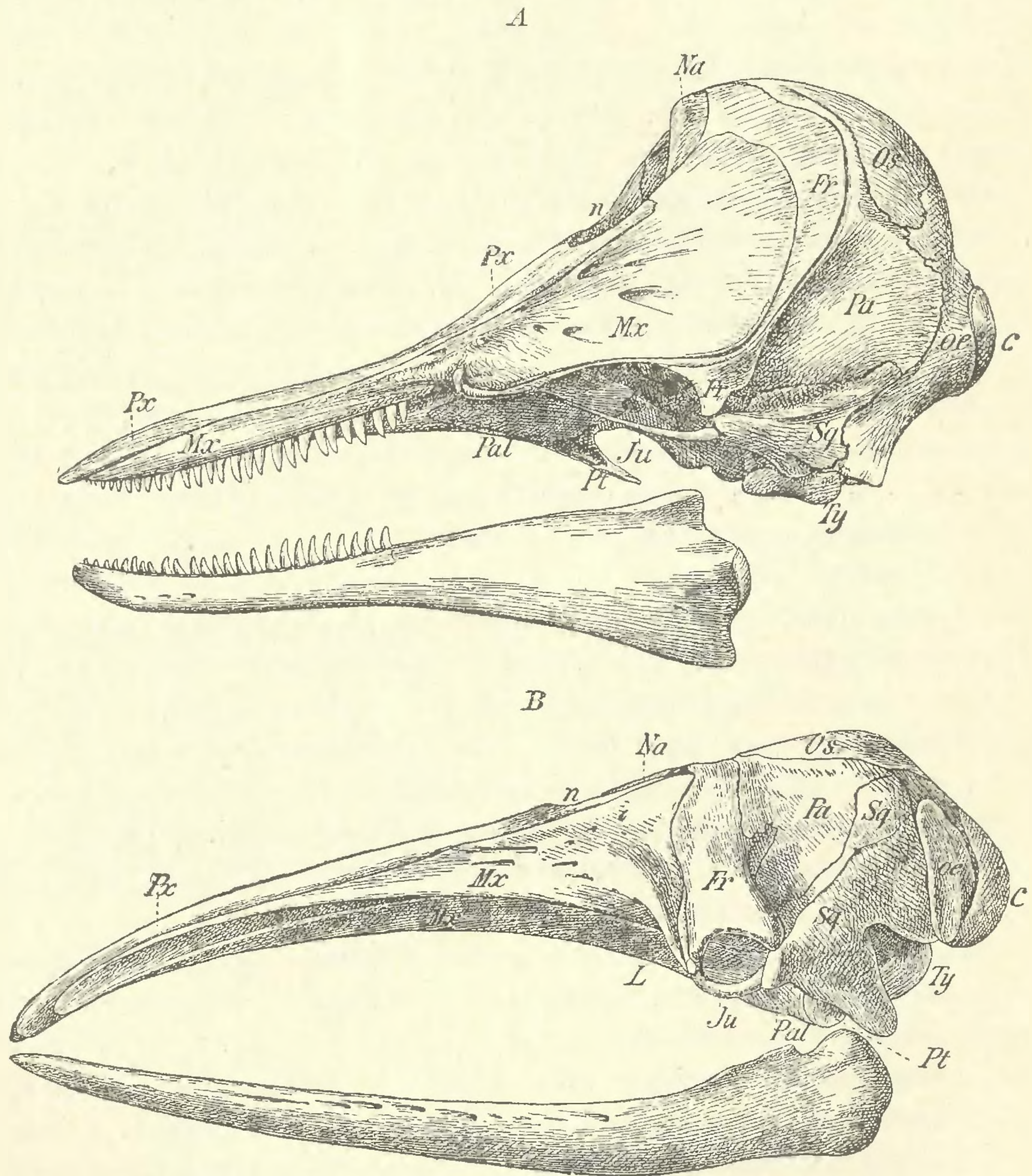


Рис. 167. Черепа китообразныхъ: А—дельфина (*Delphinus delphis*); В—кита (*Balaena japonica*). С—*condylus occipitalis*; Fr—*frontale*; Ju—*jugale*; Na—*nasale*; Mx—*maxillare*; Px—*praemaxillare*; Oc—*occipitale laterale*; Os—*supraoccipitale*; Pa—*parietale*; Pal—*palatinum*; Pt—*pterygoideum*; Sq—*squamosum*; Ty—*tympanicum*; n—наружныя носовыя отверстія. Изъ Боаса.

talia, ни *postfrontalia* у млекопитающихъ съ полной достовѣрностью не обнаружены (см. ниже).

Кромѣ этихъ костей, мы находимъ еще въ лицевой части черепа непарный, но залагающійся парно (даже у человѣка) и въ задней части кондальнор

сошникъ (*vomer*). Онъ лежитъ уже не горизонтально, какъ у рептилій, а вертикально, и обыкновенно образуетъ часть носовой перегородки. Затѣмъ, имѣются двѣ скуловые кости (*jugalia s. zygomatica*), иногда отсутствующія (*Centetes, Sorex*), а также еще двѣ слезныя кости (*lacrymalia*), отсутствующія у ластоногихъ и дельфиновъ. Слезныя кости перѣдко сильно развиты и выходятъ на наружную лицевую поверхность, будучи снабжены у многихъ

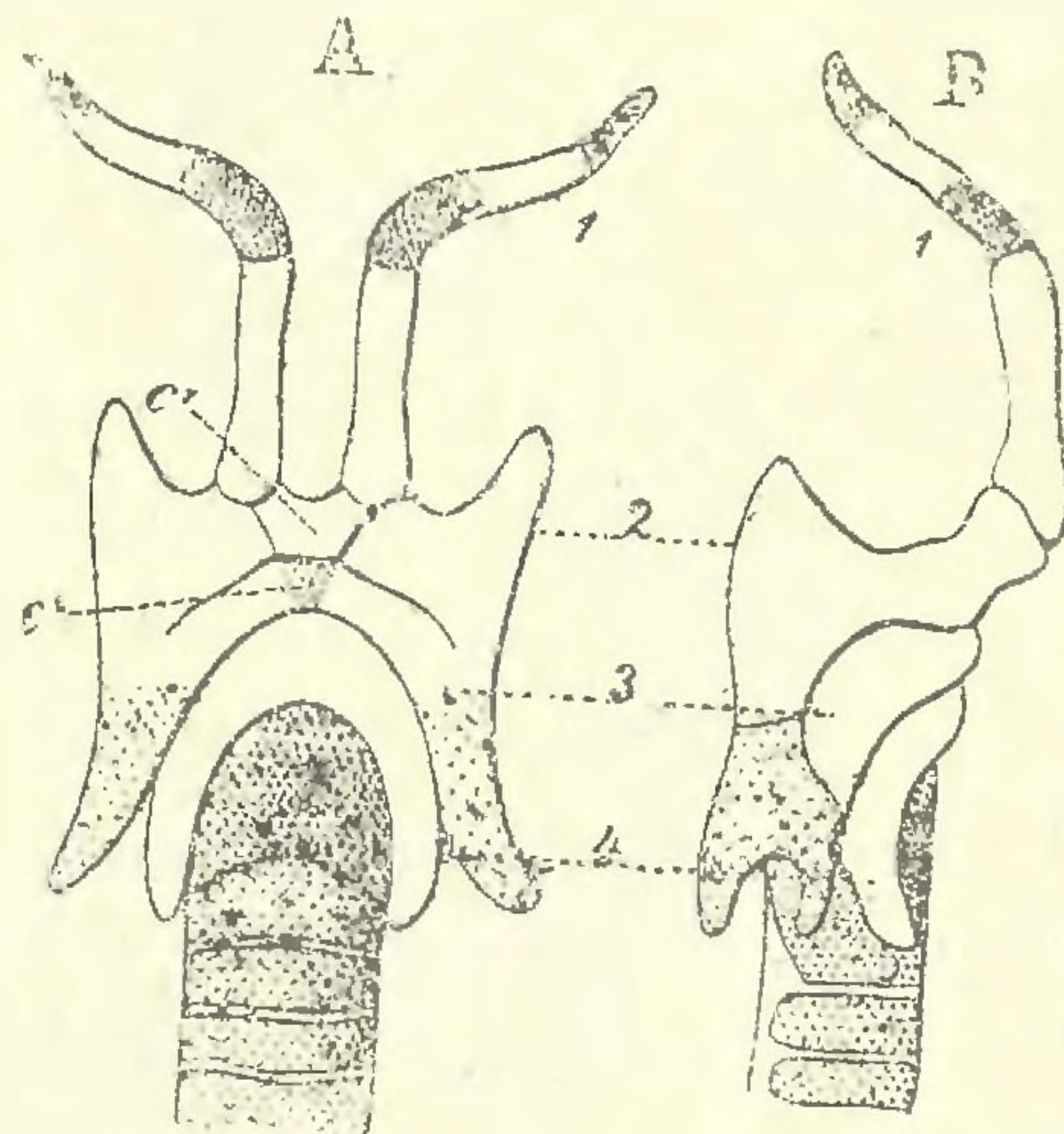
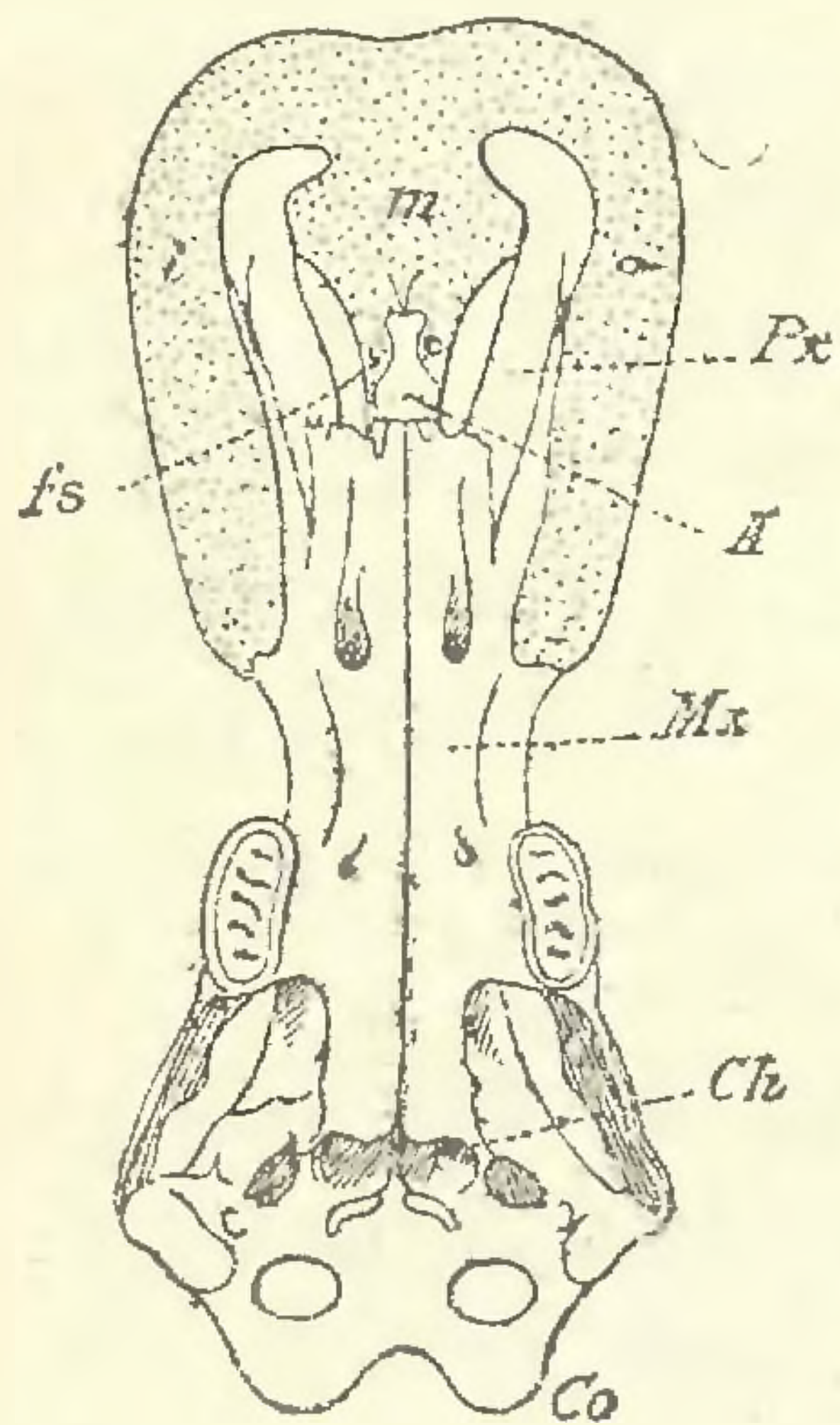


Рис. 168. Черепъ утконоса (*Ornithorhynchus paradoxus*) съ нижней поверхности. *A* — *septo-maxillare*; *Ch* — задненосовыя отверстія; *Co* — затылочный мышцелокъ; *fs* — *foramina incisiva*; *l, m* — хрящи; *Mx* — максиллярныя кости; *Px* — *praemaxillare*; По Уильсону изъ Гегенбаура.

Рис. 169. Подъязычный аппаратъ и гортанные хрящи утконоса (*Ornithorhynchus paradoxus*): *A* — спереди, *B* — сбоку. 1 — гортанная дуга; 2, 3 и 4 — остатки 1, 2 и 3 жаберныхъ дугъ. *c*¹ и *c*² — непарныя части *cornulae*. Изъ Гегенбаура.

живачныхъ углубленіями для помѣщенія глазничныхъ железъ (стр. 83). Несмотря на названіе, эти кости, какъ и слезныя кости птицъ, скорѣе соотвѣтствуютъ *praefrontalia* рептилій, нежели ихъ *lacrymalia*. Носовая полость снизу ограничена сошникомъ, съ боковъ — верхнечелюстными костями (*maxillaria*), сверху прикрыта двумя накладными носовыми костями (*nasalia*), отсутствующими у сиреновыхъ, рудиментарными вслѣдствіе перемѣщенія поздрей къзади у китообразныхъ и слоновъ, или, наконецъ, срастающимися вмѣстѣ у носороговъ и утконосныхъ обезьянъ. Носовая перегородка образована *lamina perpendicularis* рѣшетчатой кости и сошникомъ. Въ области носа остаются части хрящевого черепа, образующія носовую перегородку, и кромѣ того хрящи въ боковой стѣнкѣ носовой полости.

У снабженныхъ хоботообразнымъ или подвижнымъ носомъ животныхъ (кротъ, свинья) встрѣчается на концѣ его особая косточка (*praenasale*), возникающая черезъ окостенѣніе носовой перегородки. У многихъ китообразныхъ, преимущественно изъ *Odontoceti*, въ строеніи костей, окружающихъ носовыя отверстія, замѣтна явственная асимметрія, а именно кости правой стороны

шире соответствующихъ костей лѣвой, а кости лѣвой толще ¹⁾). Нѣсколько сложнѣе образованы стѣнки глазницъ.

У непарнопалыхъ, жвачныхъ и бегемота скуловая кость даетъ вверхъ отростокъ, соединяющійся съ отросткомъ лобной кости, и ограничиваетъ полость глазницы отъ височной впадины черепа костяной дугой. У приматовъ дѣло идетъ еще далѣе: отверстіе между этой дугой и стѣнкой черепа, именно большими крыльями, замыкается вслѣдствіе разрастанія послѣднихъ, такъ что височная впадина и глазница соединяются не широкимъ отверстіемъ, а узкой щелью (*fissura orbitalis inferior*). Полость глазницы у приматовъ образована, кромѣ лобной кости, большими крыльями, скуловой костью, отросткомъ верхней челюсти, затѣмъ, слезными костями, всецѣло лежащими въ глазницѣ, и боковыми частями рѣшетчатой кости, образующими двѣ тонкихъ пластинки (*lamina papyracea*)—особенность, свойственная еще нѣкоторымъ неполнозубымъ. У другихъ же формъ, гдѣ не происходитъ соединенія скуловой кости съ лобной, глазница отъ височной ямки не отдѣлена вовсе.

Сверху и спереди ротовая щель ограничена межчелюстными костями (*praemaxillaria*), которыя (кромѣ человѣка и антропоморфныхъ) являются самостоятельными и легко могутъ быть найдены на черепѣ, какъ по шву, отдѣляющему ихъ отъ верхне-челюстныхъ, или максиллярныхъ (*maxillaria*), такъ и потому, что онѣ несутъ рѣзцы. Прекрасно развитыя у грызуновъ и слоновъ (особенно у первыхъ), въ другихъ случаяхъ (нѣкоторыя неполнозубыя и рукокрылыя) онѣ являются слабо развитыми. Повидимому съ *praemaxillaria* срастается еще одно (тоже парное) окостенѣніе, образующее срединный небный отростокъ (*proc. palatinus medialis*) и соответствующее небольшой парной накладной косточкѣ, описанной нами уже въ черепѣ амфибій и рептилій, а именно *septomaxillare* (стр. 141), почему правильнѣе было бы межчелюстную кость млекопитающихъ обозначить особымъ наименованіемъ (*incisivum*). У утконоса *septomaxillaria* представлены одной непарной самостоятельно лежащей на небѣ косточкой, а впереди *praemaxillaria* лежитъ сильно развитой хрящъ, представляющій опору клюва (рис. 168). Характерно для млекопитающихъ отсутствіе у *praemaxillaria* отростковъ, направленныхъ къзади къ носовымъ отверстіямъ и хорошо развитыхъ у нижестоящихъ формъ. Съ исчезновеніемъ этихъ отростковъ сдѣлалось возможнымъ развитіе носовыхъ хрящей и выступаніе наружнаго носа. Слѣдующія къзади за межчелюстными максиллярными костями, принадлежащія у млекопитающихъ, по Фуксу, къ числу костей смѣшаннаго происхожденія (хондральные въ своей задней части), у низшихъ млекопитающихъ сильно развиты

¹⁾ Эту асимметрію объясняютъ не вполнѣ горизонтальнымъ положеніемъ главнаго органа поступательнаго движенія *Cetacea*—хвостового плавника, образующаго съ горизонтальной плоскостью нѣкоторый уголъ. Еслѣдствіе этого при поступательномъ движеніи встречный токъ воды оказываетъ болѣе сильное давленіе на лѣвую сторону черепа, а это давленіе вызываетъ болѣе сильный ростъ костей этой стороны въ толщину въ ущербъ ихъ ширинѣ (Kükenthal, 1908; Houssay, 1910).

и вытянуты впередъ, у высшихъ же, такъ сказать, подтянуты къзади. У китообразныхъ онѣ настолько вытянуты назадъ, что закрываютъ собой лобныя кости (рис. 167). Ихъ небные пластинчатые отростки сближены по срединной линіи и вмѣстѣ съ небными костями образуютъ твердое небо. Крыловидныя кости только у китообразныхъ и неполнозубыхъ принимаютъ участіе въ образованіи твердаго неба, при чемъ у ехидны (рис. 166), у муравьѣдовъ, броненосцевъ и нѣкоторыхъ китовъ заднепосовыя отверстія далеко назадъ, напоминая то, что мы видѣли у крокодила (стр. 139).

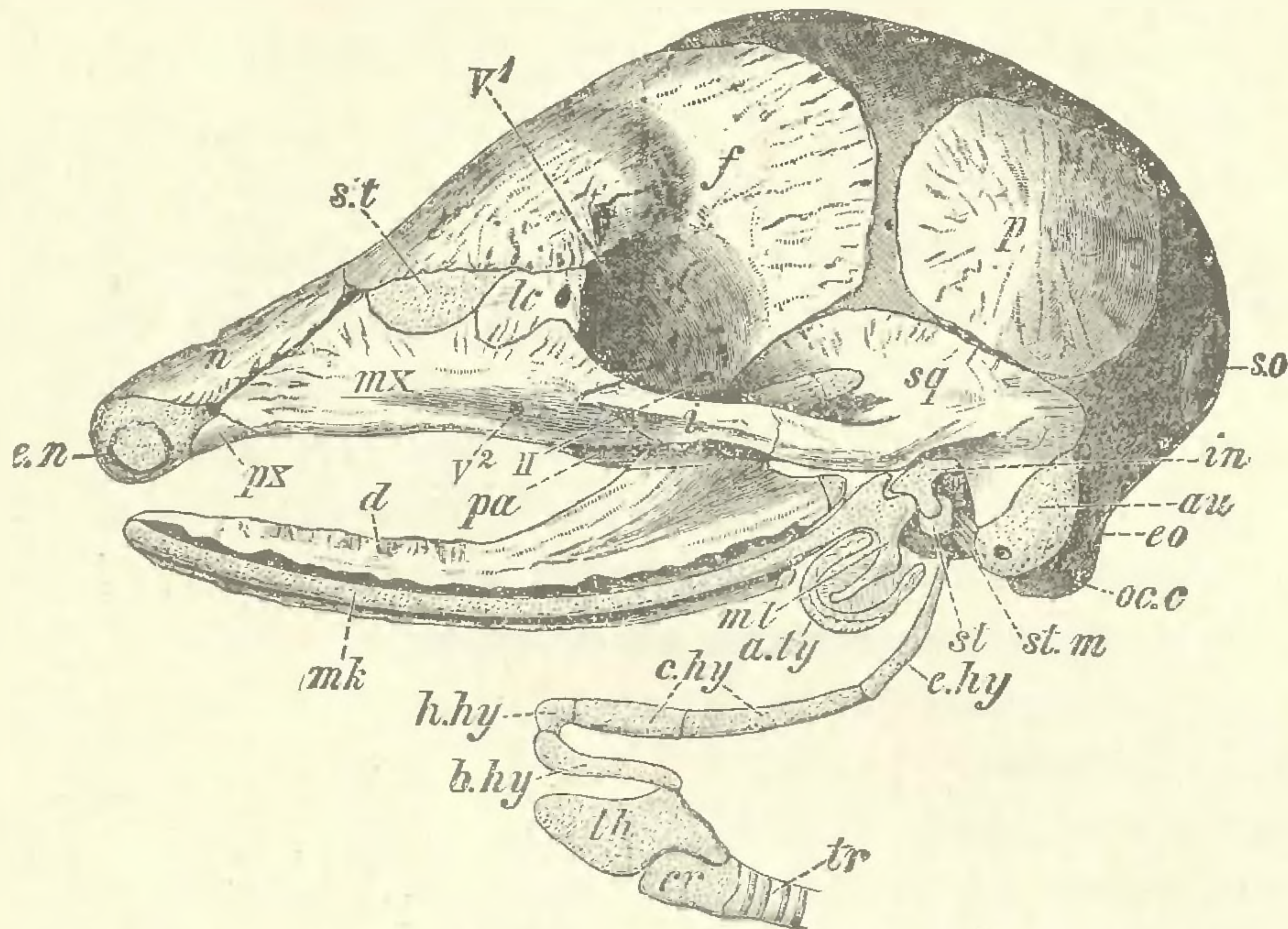


Рис. 170. Черепъ броненосца (*Dasypus hybridus*); хрящъ изображенъ пунктиромъ. II—отверстіе для выхода зрительнаго нерва; V¹ и V²—первая и вторая вѣтви тройничнаго нерва; an—слуховая капсула; a.ty—annulus tympanicus; b.hy—basihyale; c.hy—keratohyale; cr—перстневидный хрящъ; d—dentale; e.hy—epihyale; en—паружное носовое отверстіе; eo—occipitale laterale; f—frontale; h.hy—hypohyale; i—jugale; in—наковальня; lc—lacrymale; mk—Меккелевъ хрящъ; ml—молоточекъ; mx—maxillare; n—nasale; oc.c.—затылочный мыщелокъ; p—parietale; pa—palatinum; px—praemaxillare; s.o—supraoccipitale; sq—squamosum; st—стрема; th—щитовидный хрящъ; tr—trachea. Изъ Видерсгейма по Паркеру.

Перейдемъ къ производнымъ висцеральнаго аппарата млекопитающихъ. На счетъ мандибулярной дуги образуются, какъ мы видѣли (стр. 148), нижняя челюсть и слуховыя косточки (*ossicula auditiva*), наковальня—*incus* и молоточекъ—*malleus*. Эти косточки, отдѣляясь вмѣстѣ съ молоточкомъ отъ Меккелева хряща, попадаютъ въ барабанную полость черезъ вышеупомянутую Глазерову щель (стр. 152) (рис. 164 и 170).

Нижняя челюсть млекопитающихъ представляетъ два главныхъ типа: у плотоядныхъ (*Carnivora*) ея два колѣна (переднее и заднее) почти не образуютъ изгиба, а у травоядныхъ (*Herbivora*) ея колѣна согнуты, иногда почти подъ прямымъ угломъ.

Въ первомъ случаѣ коренные зубы сжаты съ боковъ и дѣйствуютъ, какъ ножницы; во второмъ случаѣ коренные съ широкой жевательной поверхностью и дѣйствуютъ перетирающимъ образомъ. Въ первомъ случаѣ сочлененіе, форма котораго не позволяетъ боковыхъ движеній, лежитъ на одномъ уровнѣ съ зубнымъ рядомъ, а во второмъ, сочлененіе, позволяющее боковыя движенія челюсти, лежитъ значительно выше зубного ряда.

Въ первомъ случаѣ ротъ можетъ открываться гораздо шире, чѣмъ во второмъ, но во второмъ случаѣ давленіе, испытываемое отдѣльными зубами при жеваніи, распредѣляется равномернѣе, тогда какъ въ первомъ случаѣ главная работа падаетъ на задніе коренные зубы. Въ окончательномъ своемъ видѣ нижняя челюсть, является или въ видѣ непарнаго образованія, или же состоитъ изъ правой и лѣвой половинъ, соединенныхъ между собою посредствомъ рыхлой ткани. Впереди ея сочленовнаго отростка на ней развивается вѣпечный отростокъ (*pr. coronoides*), служащій мѣстомъ прикрѣпленія височной мышцы (*m. temporalis*) и лишь едва намѣченный у яйцеродныхъ, неполнозубыхъ и китообразныхъ, а книзу отъ него, на заднемъ углу нижняго края, часто имѣется другой отростокъ (*pr. angularis*), у различныхъ представителей развитой въ различной степени, а у сумчатыхъ загнутый внутрь. Она причленяется къ черепу непосредственно, а именно ея сочленовная головка входитъ въ особую впадину (*fossa glenoidalis*), находящуюся въ области *squamosum* при основаніи скулового отростка.

Кромѣ того у многихъ млекопитающихъ найдена парная или непарная косточка (*os mentale*), образующая у человѣка подбородокъ. Барделебенъ находитъ ея гомологи у рептилій и амфибій и считаетъ ее за *cornua* мандибулярной дуги. Присутствіе выступа на нижней челюсти, или подбородка, признакъ, характерный для современнаго *Homo sapiens*, но подбородокъ отсутствовалъ у диллювіальнаго *Homo primigenius*. Валькховъ высказалъ предположеніе, что подбородокъ, можетъ быть, развился въ зависимости отъ упражненія и развитія прикрѣпляющагося въ этомъ мѣстѣ *musculus genio-glossus*, двигающаго языкъ, а развитіе этого мускула стояло въ зависимости отъ развитія членораздѣльной рѣчи. Однако, Барделебенъ (1905) полагаетъ, что выступаніе подбородка обусловливается не тѣмъ, что онъ все болѣе и болѣе выдавался, а, наоборотъ, тѣмъ, что прочія части челюсти отступали, ибо самая челюсть утончалась. Это-же послѣднее явленіе стоитъ въ зависимости отъ того, что зубы у современнаго человѣка развиты значительно слабѣе, чѣмъ у его диллювіальнаго предка или у обезьянъ. Уменьшеніе размѣра зубовъ вызвало утонченіе челюсти и, какъ слѣдствіе послѣдняго, выступаніе подбородка.

Вторая, гіондная дуга въ дистальной своей части превращается въ передніе рожки подъязычной кости (*os hyoideum*) (рис. 170). Эта послѣдняя развивается изъ нижней части гіондной и первой жаберной дуги. Возможно, что хрящъ ушной раковины тоже является производнымъ гіондной дуги (см. главу VIII). Передніе рожки подъязычной кости состоятъ обыкновенно каждый изъ нѣсколькихъ члениковъ и посредствомъ связки подвѣшены къ *petrosum*. Въ другихъ случаяхъ (человѣкъ и орангъ) верхній отдѣлъ дужки окостенѣваетъ и, срастаясь съ *petrosum*, образуетъ его шиловидный отростокъ (*pr. styloideus*). Тогда въ связку, прикрѣпляющую гіондную дугу къ черепу при посредствѣ

только что названнаго отростка, превращается средній отдѣлъ гюидной дуги. Рудиментомъ первой жаберной дуги являются задніе рожки подъязычной кости, которые прикрѣплены связкой же къ щитовидному хрящу гортани (*c. thyreoidea*), и вслѣдствіе этого нерѣдко и называются *thyro-hyalia*, а вторая и третья жаберныя дуги образуютъ вышеупомянутый щитовидный хрящъ гортани, впервые появляющійся у млекопитающихъ. Гегенбауръ принимаетъ, что четвертая дуга образуетъ у млекопитающихъ надгортанный хрящъ (*epiglottis*; см. главу IX, что подтверждается отчасти и эмбриологическими данными (Soulie et Bonne, 1907), а пятая дуга, можетъ быть, хрящи дыхательныхъ путей, соотвѣтствующіе вышеупомянутымъ (стр. 135) *cartilaginee laterales* амфибій и ихъ производнымъ ¹⁾. У *Monotremata*, дѣйствительно, подъязычный аппаратъ и щитовидный хрящъ гортани образуютъ одно цѣлое, въ которомъ можно различить слѣдъ образованія изъ четырехъ паръ дугъ (рис. 169).

Эти отношенія, къ которымъ мы еще вернемся, при описаніи органовъ дыханія, а равно и вообще видоизмѣненія висцеральнаго скелета у позвоночныхъ, представлены на прилагаемой ниже (стр. 160) таблицѣ, заимствованной у Гегенбаура и немного видоизмѣненной.

Е. Позвоночникъ и его придатки.

Позвоночникъ (*columna vertebralis*) состоитъ у низшихъ позвоночныхъ изъ хрящевыхъ частей, метамерно расположенныхъ и слагающихся у большинства въ метамерно расположенные хрящевые или костные позвонки (*vertebrae*), къ которымъ причленяются тоже метамерно расположенныя ребра (*costae*), причемъ нѣкоторыя изъ нихъ могутъ упираться въ непарное скелетное образованіе—грудину (*sternum*). Для выясненія морфологическихъ отношеній этихъ органовъ надо обратиться къ развитію позвоночника. Позвоночникъ залагается изъ клѣтокъ склеротомовъ, облекающихъ въ извѣстной стадіи хорду и нервную трубку въ видѣ непрерывнаго мезодермическаго и первоначально соединительно-тканнаго футляра, или скелетогеннаго слоя (рис. 172). Наблюдаемый у рыбъ и амфибій, а также и у *Sauropsida* подъ хордой тяжъ—*hypochorda* (*s. subchorda*) является провизорнымъ образованіемъ и никакой роли въ образованіи скелета не играетъ. Подобно хордѣ онъ отдѣляется въ видѣ желобка отъ спинной стѣнки первичнаго кишечника, т.-е. отъ энтодермы, и нѣкоторое время остается въ связи съ верхней стѣнкой кишечной полости посредствомъ клѣточныхъ шнуровъ (рис. 171), а потомъ ложится въ видѣ плотнаго тяжа между хордой и

¹⁾ Впрочемъ, есть указанія (Shaffer, 1907), что надгортанный хрящъ представляетъ собой мѣстное новообразованіе, не имѣющее отношенія къ висцеральному скелету, а съ другой стороны нѣкоторые изслѣдователи (Drüner, 1904) доказываютъ, что *cartilaginee laterales* амфибій соотвѣтствуютъ не пятой, а шестой парѣ жаберныхъ дугъ, пятая же пара дугъ безслѣдно исчезаетъ. Возможно даже, что у амфибій исчезла не одна пара дугъ, а больше.

	Protoselachii	Прочія Selachii.	Ganoidi и Teleostei.	Amphibia.	Reptilia.	Aves.	Monotremata.	Прочія Mammalia.
I	Верхняя и нижняя челюсть.		Palato-quadratum (quadratum) и мандибулярный хрящъ.				Incus, malleus и мандибулярный хрящъ.	
II	Глоидная дуга.		Hyomandibulare, symplectisum и hyoideum	Подъязычный аппаратъ.			Ушной хрящъ (?) и подъязычный аппаратъ.	
III	Первая жаберная дуга.			П о д ъ я з ы ч н ы й аппаратъ.			а п п а р а т ъ.	
IV	Вторая жаберная дуга.			Подъязычный аппаратъ.	И ф т ъ.		Подъязычный аппаратъ.	Cartilago thyreoidea.
V	Третья жаберная дуга.			И ф т ъ.	т ъ.		Подъязычный аппаратъ.	Cartilago thyreoidea.
VI	Четвертая жаберная дуга.			И ф т ъ.	т ъ.			Epiglottis (?).
VII	Пятая жаберная дуга.	Os a pharyngea inferiora.	Cartilaginee laterales и ихъ производный (?)	С к е л е т ъ д ы х а т о г л ь н ы х ъ н у т е й (?).				
VIII	Шестая жаберная дуга.			И ф т ъ.	И ф т ъ.		т ъ.	т ъ.
IX	Седьмая жаберная дуга.			И ф т ъ.	И ф т ъ.		т ъ.	т ъ.

Таблица, изображающая соотношение висцеральныхъ дугъ у различныхъ классовъ позвоночныхъ.
По Гегенбауру съ поправками измѣненіями.

аортой и частью атрофируется, частью присоединяется къ хордѣ. Его приравниваютъ наджаберному желобку передней части кишечника ланцетника (стр. 12), обособившемуся и низведенному на степень провизорнаго органа ¹⁾. Заслуживаютъ вниманія отношенія развивающагося позвоночника къ хордѣ и ея оболочкамъ (рис. 174). Первоначально хорда позвоночныхъ одѣта такою-же кутикулярной оболочкой, какъ и у ланцетника, выдѣляемой периферическими, эпителиеобразно расположенными клѣтками хорды. Эта оболочка называется наружнымъ или первичнымъ влагалищемъ хорды, иначе *elastica*. Но подъ ней выдѣляется новая оболочка, болѣе толстая, изъ коллагеннаго (дающаго клей при вывариваніи) вещества, въ которомъ потомъ появляется волокнистое строеніе.

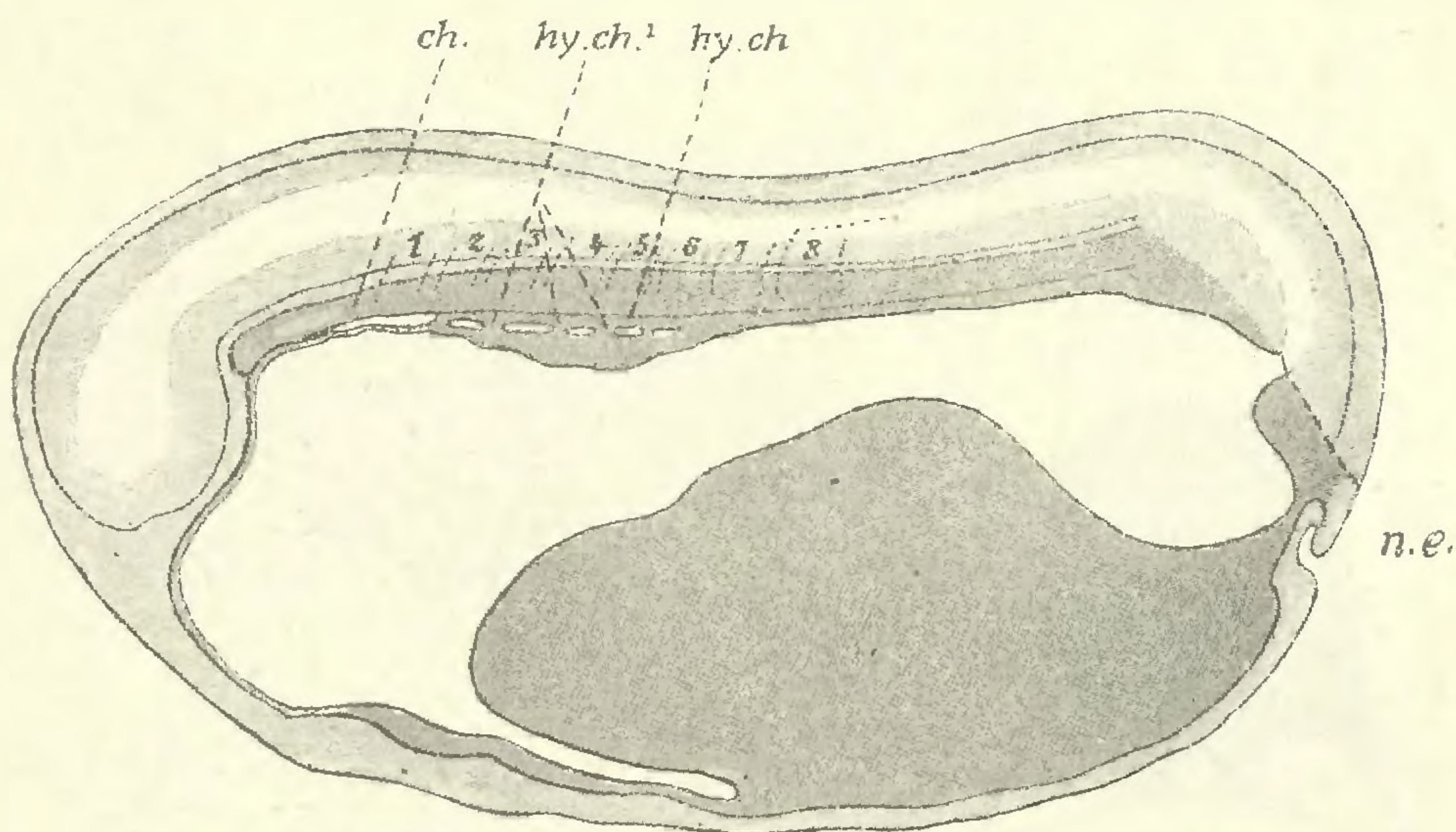


Рис. 171. Продольный разрѣзъ зародыша лягушки (*Rana temporaria*). *ch* — хорда; *hy.ch* — *hypochorda*; *hy.ch'* — перемычки, связывающія ее съ энтодермой; *ne* — невроинтерическій каналъ; 1—8 — мышечные сегменты. По Штѣру.

Это—внутреннее или вторичное влагалище хорды, коего судьба различна у различныхъ группъ. У селахий и двудышащихъ рыбъ по мѣрѣ роста хорды наружное влагалище образуетъ въ стѣнкѣ своей просвѣты и въ эти просвѣты изъ окружающей хорду скелетогенной ткани виѣдряются клѣтки (рис. 173). Такимъ образомъ вторичное влагалище получаетъ клѣточное строеніе и обыкновенно потомъ идетъ на образованіе хрящевыхъ элементовъ позвоночника. У прочихъ формъ виѣдренія клѣтокъ во вторичное влагалище не происходитъ, и элементы позвоночника образуются съ виѣшной стороны отъ влагалища. Вторичное влагалище можетъ сохраняться въ теченіе всей жизни, если сохраняется сама хорда,

¹⁾ По наблюденіямъ Усова (1906) отношенія эти нѣсколько сложнѣе. Кромѣ выше-названной гипохорды, сравниваемой Усовымъ съ т. наз. побочной кишкой (*Nebendarm*) нѣкоторыхъ червей и иглокожихъ, которая подобно эмбриональной гипохордѣ начинается отъ кишечника и въ него же и впадаетъ другимъ концомъ, Усовъ отличаетъ у зародыша многихъ позвоночныхъ еще другой провизорный желобковидный выступъ на спинной сторонѣ кишечника, тоже иногда обособляющійся въ видѣ шнура, и этотъ послѣдній онъ сравниваетъ съ наджабернымъ желобкомъ.

или же атрофируется вмѣстѣ съ ней. Хорда можетъ сохраняться или въ видѣ непрерывнаго шнура, или на ней, вслѣдствіе развитія элементовъ позвоночника, появляются перетяжки и она сохраняется при этомъ въ видѣ отдѣльныхъ участковъ, залегающихъ то между позвонками, или интервертебрально, то внутри тѣла позвонковъ, или интравертебрально. Наконецъ, хорда можетъ подвергаться полному исчезновенію, какъ это имѣетъ мѣсто у высшихъ позвоночныхъ. Въ полномъ готовомъ позвонкѣ можно отличить тѣло позвонка (*corpus vertebrae*), развивающееся на мѣстѣ хорды; верхнюю дугу (*arcus superior s. neuropophyses*), облекающую спинной мозгъ и замыкающуюся верхнимъ остистымъ

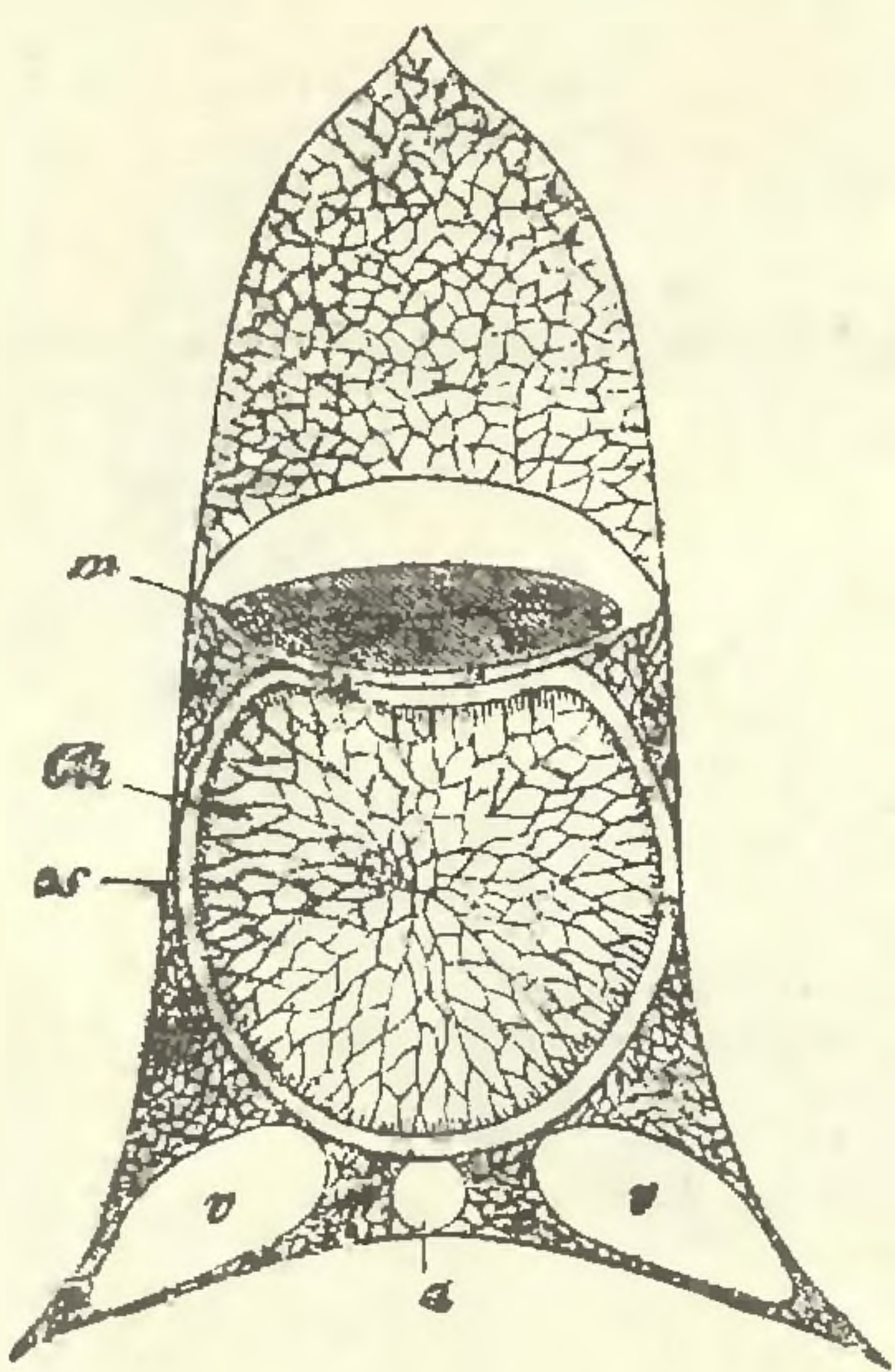


Рис. 172. Поперечный разрѣзъ ближайшихъ къ хордѣ частей личинки миноги (*Asmonosetes*). *a*—аорта; *Ch*—хорда; *cs*—влагалище хорды; *m*—спинной мозгъ; *v*—кардинальныя вены. Кругомъ этихъ частей скелетогенная ткань. Изъ Гегенбаура.

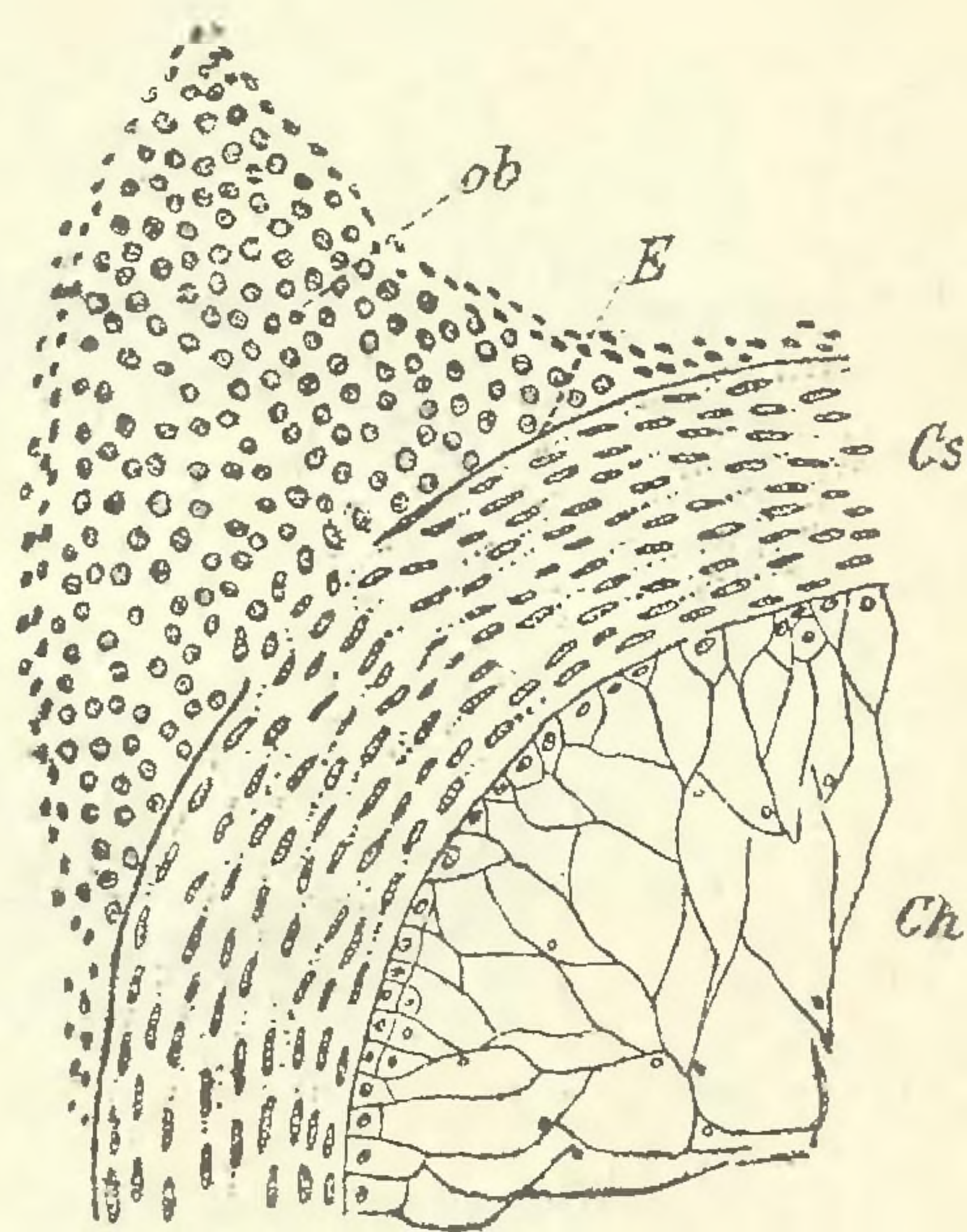


Рис. 173. Часть поперечнаго разрѣза развивающагося позвонка зародыша акулы *Mustelus vulgaris*. *Ch*—хорда съ ея эпителиеобразнымъ верхнимъ слоемъ; *Cs*—влагалище хорды; *E*—elastica; *ob*—хрящъ верхней дуги. По Клаачу изъ Гегенбаура.

отросткомъ (*pr. spinosus superior*); нижнюю дугу (*arcus inferior s. haemapophyses*), выраженную въ хвостовой части многихъ формъ, облекающую хвостовую вену и замыкающуюся нижнимъ остистымъ отросткомъ (*pr. spinosus inferior*). Затѣмъ отъ дуги или отъ тѣла отходятъ боковые поперечные отростки (*pr. transversi s. parapophyses*), служащіе для причлененія реберъ. Иногда ихъ бываетъ двѣ пары: верхняя и нижняя, но весьма вѣроятно, что въ этомъ случаѣ мы имѣемъ дѣло съ раздѣленіемъ одной пары отростковъ на двѣ. Затѣмъ для сочлененія другъ съ другомъ верхнія дуги несутъ обыкновенно пару переднихъ и пару заднихъ отростковъ (*pr. articulares s. zygapophyses*). По формѣ передней и задней поверхности тѣла позвонки могутъ быть различны: или они являются двояковогнутыми (*amphicoeli*), или-же спереди выпуклы, сзади во-

гнуты (*opistocoeli*), или спереди вогнуты, сзади вышуклы (*procoeli*), или-же сочленовная поверхность ихъ бываетъ сѣдлообразно изогнута, или, наконецъ, она является плоской. Въ послѣднемъ случаѣ между позвонками сохраняются прослойки хряща—мениски (*menisci*). Позвонки амфицельнаго типа характерны для

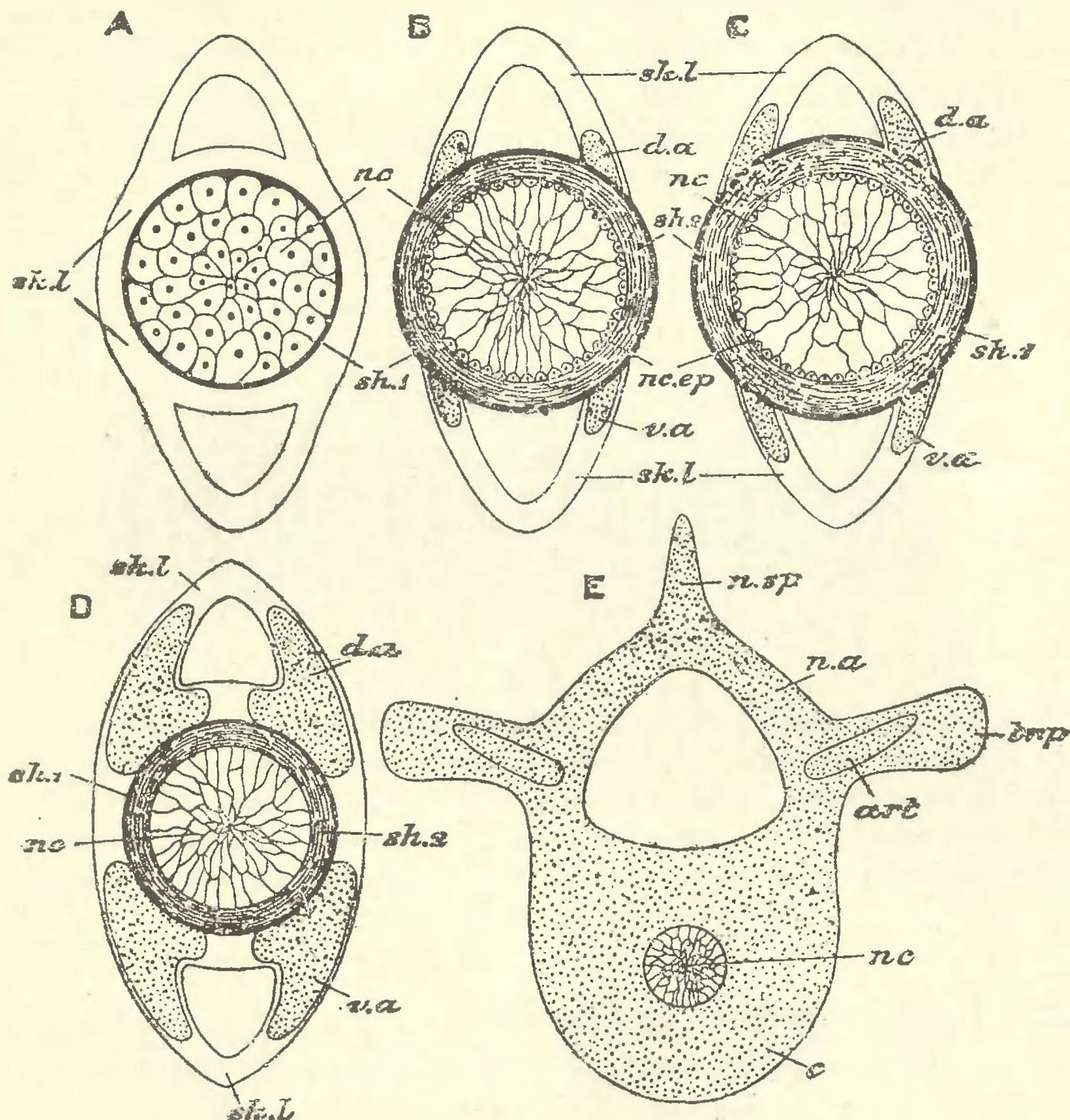


Рис. 174. Схемы, изображающія развитіе хордоваго влагалища и позвонка; *A*—исходная стадія; *B*—болѣе поздняя стадія, представленная круглоротыми и хрящевыми ганоидами; *C*—прорастаніе хрящевой ткани во влагалище хорды, наблюдаемое у селахий и двудышащихъ; *D*—обрастаніе хорды хрящевой тканью извнѣ (снаружи отъ хордоваго влагалища), наблюдаемое у костистыхъ рыбъ, ганоидовъ, амфибій и *Amniota*. Всѣ эти схемы относятся къ хвостовой области, а схема—*E*, изображающая хрящевой позвонкъ, къ туловищной части позвоночника: *art*—сочленовные отростки; *e*—тѣло позвонка; *d.a.*—зачатки верхнихъ дугъ; *n.a.*—верхняя дуга; *nc*—хорда; *nc. ep*—эпителий хорды; *n.sp.*—остистый отростокъ; *sk.l*—скелетогенный слой мезодермы; *sh¹* и *sh²*—первичное и вторичное влагалища хорды; *tr.p*—поперечные отростки; *v.a.*—зачатки нижнихъ дугъ. Изъ Видерстейма.

низшихъ позвоночныхъ, а двѣ послѣднія формы—для высшихъ. Амфицельный типъ получается при интервертебральномъ удержаніи остатковъ хорды, а про- и опистоцельный—при интравертебральномъ. Сѣдлообразная сочленовная поверхность наблюдается при интравертебральномъ, а плоская—при интервертебральномъ

удержанія хорды. Первоначально позвонокъ въ наиболѣе типичныхъ случаяхъ закладывается въ видѣ отдѣльныхъ хрящиковъ, возникающихъ въ областяхъ отхожденія верхнихъ и нижнихъ дугъ, потомъ разрастающихся кругомъ хорды и черезъ слияніе образующихъ хрящевой позвонокъ, который можетъ окостенѣвать въ той или другой степени. У низшихъ рыбъ позвонки остаются въ своей первоначальной стадіи—въ видѣ комплекса отдѣльныхъ хрящиковъ. Соединительно-тканная и хрящевая прослойки между позвонками остаются—первая въ видѣ связокъ, а вторая въ видѣ одѣвающихъ сочленовныя поверхности позвонка

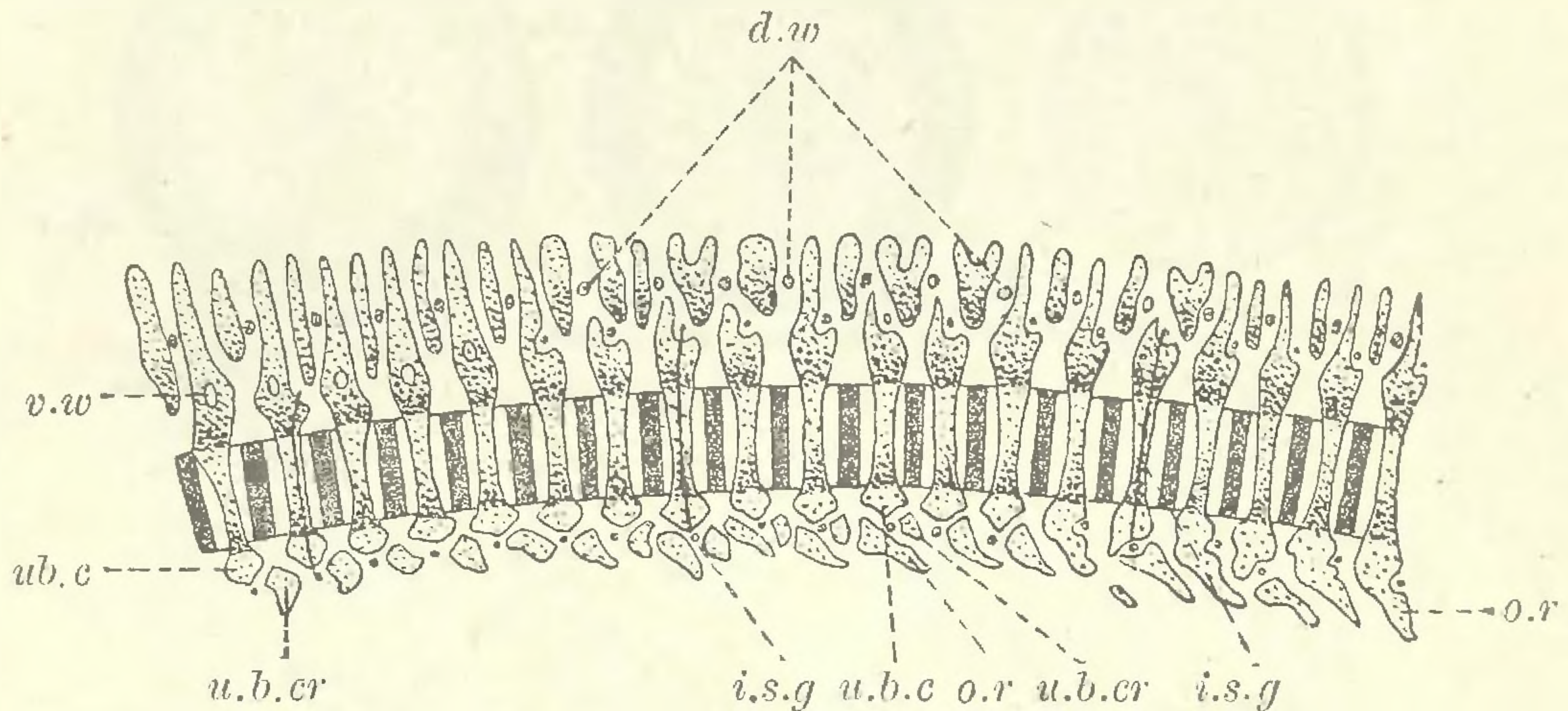


Рис. 175. Передній отдѣлъ позвоночника зародыша акулы (*Sarcinarius*). *d.w.* и *v.w.*—мѣста выхожденія спинныхъ и брюшныхъ корешковъ спинномозговыхъ нервовъ, изъ коихъ брюшные проходятъ черезъ каудальныя верхнія дуги, а спинные между ними и краниальными дугами (*intercalaria*); *i.s.g.*—межсегментальные сосуды; *u.b.c.*—каудальныя нижнія дуги съ верхними ребрами—*o.r.*; *u.b.cr.*—краниальныя нижнія дуги (*intercalaria*) съ зачатками нижнихъ реберъ. По Шаунисланду.

хрящей и вышеупомянутыхъ менисковъ. Однако, изученіе развитія позвоночника у низшихъ рыбъ, а равно и другихъ формъ показало, что типичный позвонокъ залагается изъ двухъ верхнихъ и двухъ нижнихъ паръ дугъ, изъ которыхъ двѣ являются передними или краниальными, и двѣ—другія задними или каудальными (рис. 175). Между передней и задней верхней дугой часто выходятъ корешки спинномозговыхъ нервовъ. У низшихъ рыбъ позвонки образованы слияніемъ краниальныхъ и каудальныхъ дугъ одной и той-же метамеры и такіе позвонки мы назовемъ интраметамерными. У высшихъ рыбъ и прочихъ позвоночныхъ позвонки образованы слияніемъ каудальныхъ дугъ передней метамеры и краниальныхъ дугъ за ней слѣдующей. Такіе позвонки могутъ быть названы интерметамерными. Сообразно происхожденію позвонковъ спинномозговые нервы могутъ то проходить черезъ части самого позвонка, то выходить между позвонками. Впрочемъ, въ этомъ отношеніи существуютъ разнообразныя уклоненія. Въ типѣ мы должны принять, что на каждую метамеру приходится одинъ позвонокъ.

Однако, извѣстны случаи диплоспондиліи, когда на одну метамеру приходится по двѣ верхнихъ дуги, или даже по два позвонка, а равно и полиспон-

длині, когда число позвонковъ, приходящихся на каждую метамеру, болѣе двухъ. Подобныя отношенія наблюдаются у круглоротыхъ, селажій, ганноидовъ (особенно р. *Amia*; рис. 176) и у ископаемыхъ амфибій (*Stegocephala*). Диплоспондилія и полиспондилія проявляются обыкновенно лишь въ нѣкоторыхъ отдѣлахъ позвоночника. Въ большинствѣ случаевъ диплоспондилія представляетъ собой явленіе первичное, т.-е. обусловливается тѣмъ, что каудальная и крапіальная части позвонка сохраняютъ свою самостоятельность. Но диплоспондилія и полиспондилія въ хвостовой части позвоночника акулъ и скатовъ имѣетъ другое происхождение:

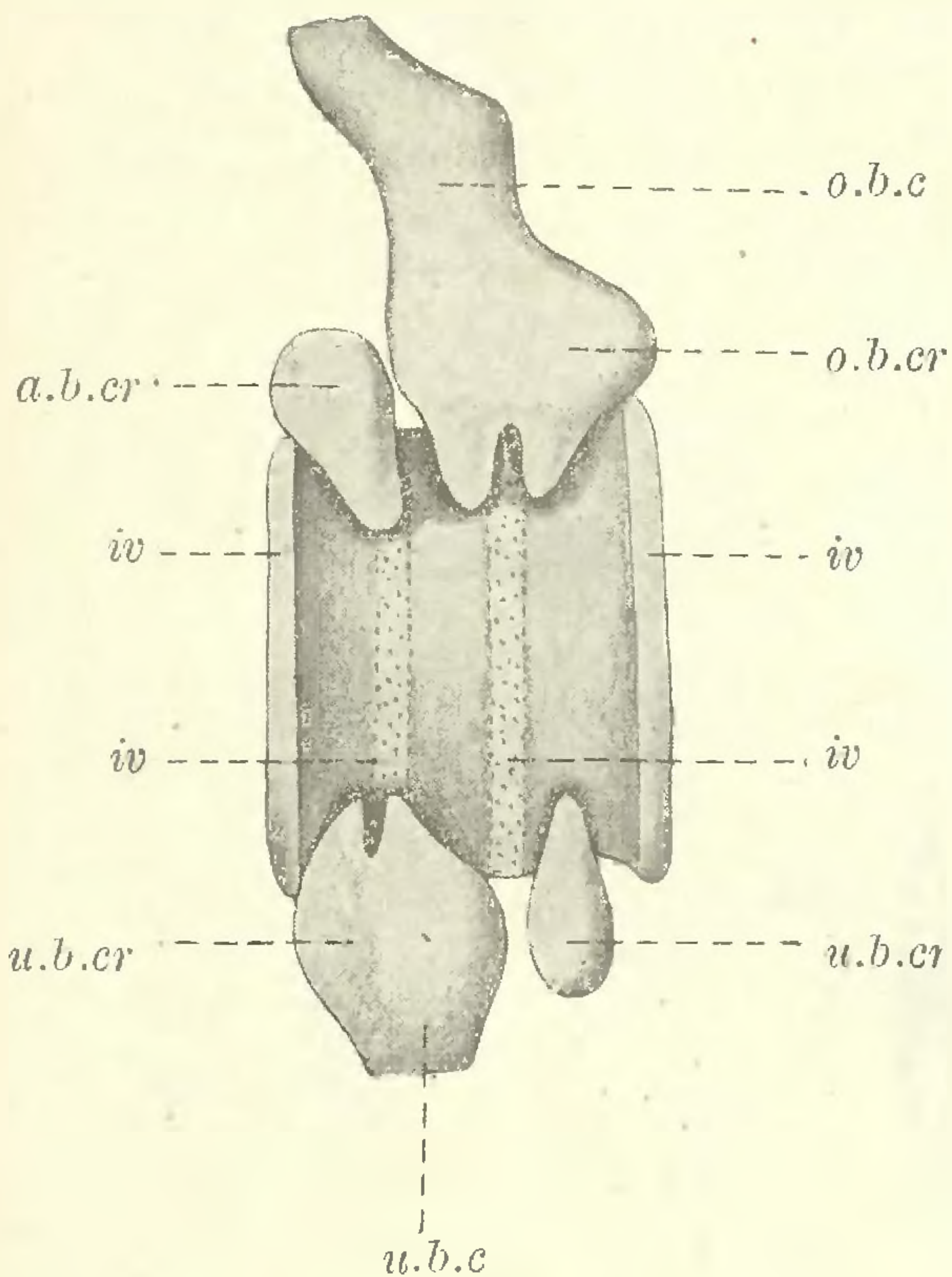


Рис. 176. Диплоспондильный (соотвѣтствующій $1\frac{1}{2}$ метамерамъ) позвонокъ *Amia salva*, видимый сбоку. *iv*—слѣдъ сліянія трехъ сегментовъ, вошедшихъ въ его составъ; *o.b.c*—каудальная верхняя дуга; *o.b.cr*—крапіальная верхняя дуга; *u.b.c*—каудальная нижняя дуга; *u.b.cr*—крапіальная нижняя дуга. По Шауинсланду.

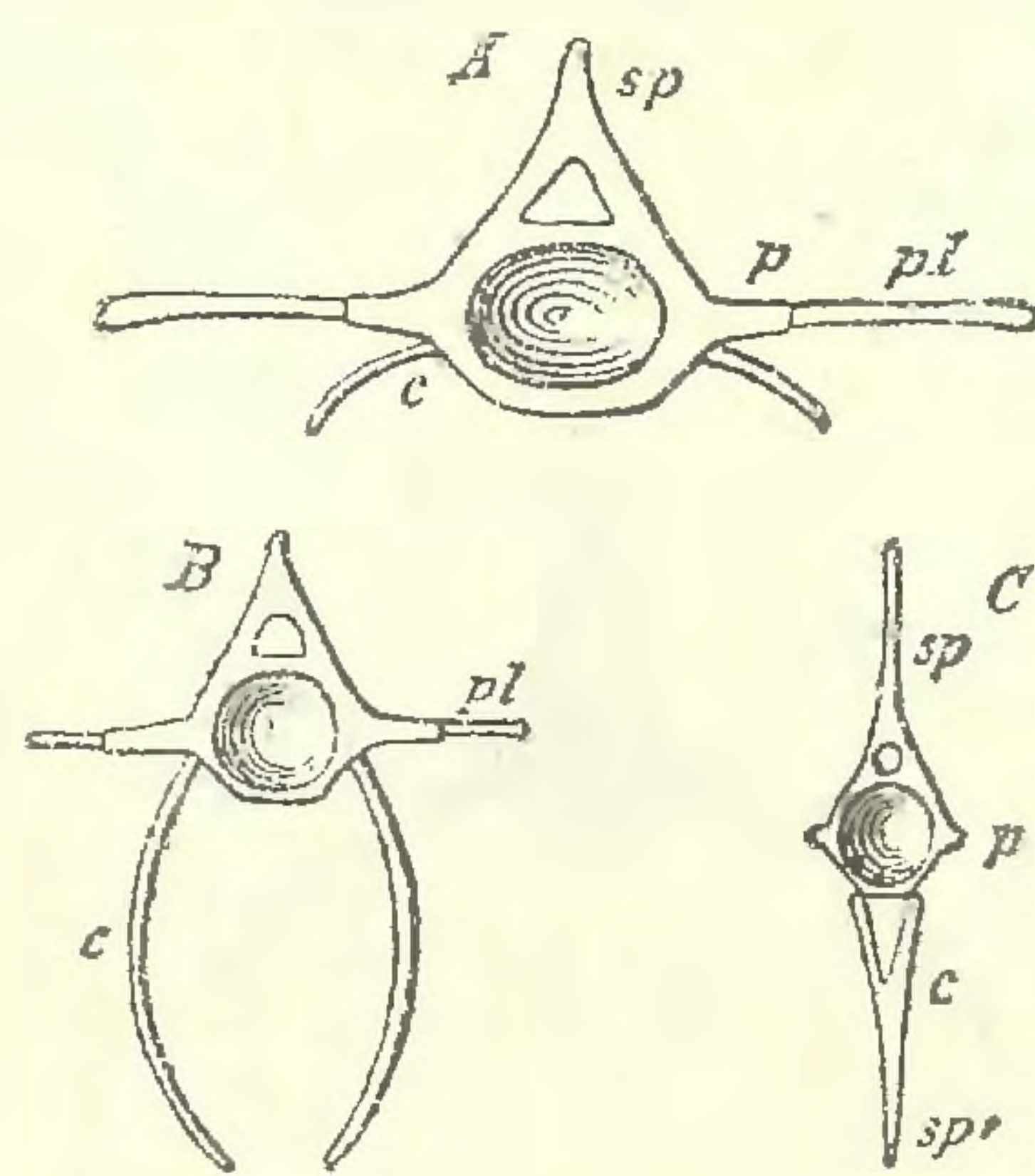


Рис. 177. Позвонки ганноида *Polyrterus bichir*: *A*—изъ передней части туловища; *B*—изъ задней; *C*—изъ хвоста. *sp* и *sp*¹—верхній и нижній остистые отростки; *p*—боковые отростки; *pl*—верхнія ребра; *c*—нижнія ребра и нижнія дуги. По Генбауру.

тамъ, повидимому, нѣкоторыя метамеры, съ соотвѣтствующими имъ нервами и сосудами, подверглись редукиці, почему число позвонковъ, приходящихся на каждую метамеру, оказывается болѣе одного. Такая дипло- и полиспондилія можетъ быть вызвана вторичной и вѣроятно стоитъ въ связи съ процессомъ укороченія хвостовой части животнаго ¹⁾.

¹⁾ На основаніи изученія главнымъ образомъ ископаемыхъ амфибій и рептилій нѣкоторые изслѣдователи (Копъ, Гадовъ, Шварцъ) приходятъ къ иному теоретическому представленію о составѣ позвонка, а именно представляютъ его возникшимъ: изъ парной по происхожденію верхней дуги, тоже парной нижней дуги съ ребрами (*hypocentrum*) и двухъ паръ зачатковъ тѣла позвонка (верхнія и нижнія *pleurocentra*). Но въ то время, какъ у однѣхъ формъ (*Urodela*) развиваются только верхнія и нижнія дуги, или даже весь позвонокъ формируется одной верхней дугой, у другихъ (*Anura*, *Amniota*) преобладаютъ зачатки

Къ позвонкамъ сбоку причленяются обыкновенно хрящевыя или костныя ребра (рис. 175). Относительно происхожденія ихъ можно думать, что они представляютъ собой разросшіяся и отчленившіяся части боковыхъ отростковъ, представляющихъ собой разверстыя нижнія дуги. Иногда они, дѣйствительно, залагаются въ видѣ непрерывныхъ хрящевыхъ продолженій поперечныхъ отростковъ, но въ большинствѣ случаевъ они появляются, какъ самостоятельныя хрящи, образующіеся въ соединительно-тканныхъ прослойкахъ между мышцами. У нѣкоторыхъ рыбъ (*Crossopterygii*) на каждый позвонокъ приходится

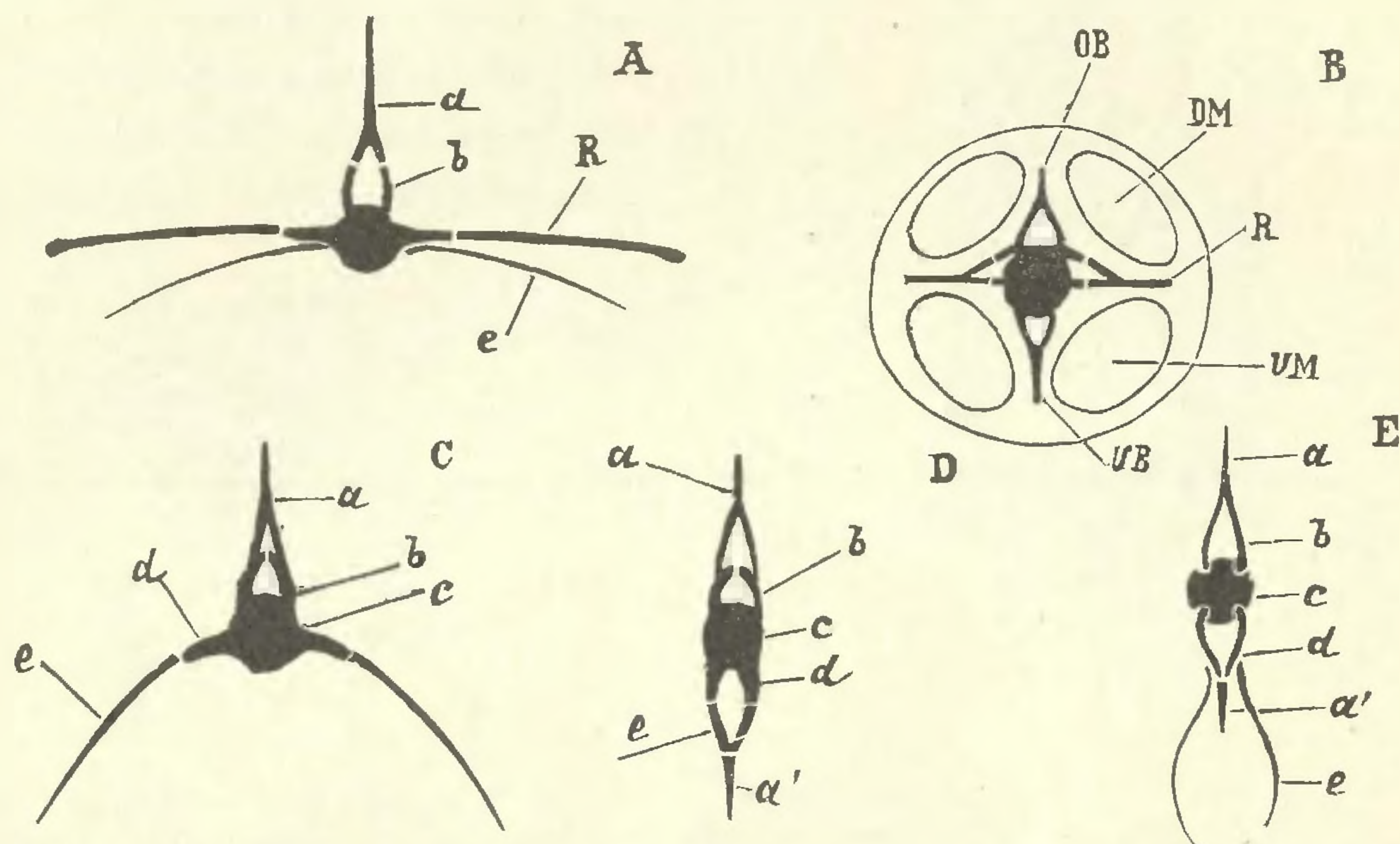


Рис. 178. Ребра въ ихъ отношеніи къ позвоночнику и мускулатурѣ по Гатчеку: *A*—у *Polypterus* изъ *Crossopterygii*; *B*—у амфибій; *C* и *D*—у *Lepidosteus* изъ ганойдовъ въ туловищной и хвостовой части тѣла; *E*—у костистой рыбы (*Gadus*) на границѣ туловища и хвоста. *R*—верхнія ребра, лежація между спинными (*DM*) и брюшными (*VM*) участками мускулатуры (свойственны *Selachii*, *Crossopterygii* и высшимъ позвоночнымъ, начиная съ амфибій); *e*—нижнія ребра, лежація между брюшнымъ участкомъ мускулатуры и стѣнкой полости тѣла (свойственны рыбамъ исключительно); *c*—тѣло позвонка (въ рис. *A* и *B* выпущено); *b*—верхнія, *d*—нижнія дуги; *a*, *a'*—ихъ остистые отростки; *OB* и *VB*—верхнія и нижнія дуги вмѣстѣ съ ихъ остистыми отростками.

двѣ пары реберъ, верхняя и нижняя (рис. 177). Верхнія ребра залегаютъ въ горизонтальныхъ прослойкахъ соединительной ткани, отдѣляющихъ верхній участокъ продольной мускулатуры тѣла отъ нижняго, а нижнія—залегаютъ въ поперечныхъ прослойкахъ соединительной ткани, дѣлящихъ продольную мускулатуру на метамерные участки, или миокоммахъ, и лежатъ около самой стѣнки вторичной полости тѣла (рис. 179). У большинства позвоночныхъ имѣются или только нижнія (большинство рыбъ), или только верхнія ребра (селахи и прочіе классы

тѣла (*pleurocentra*), причемъ у однихъ (*Апига*) спинная пара, у другихъ (*Ампиота*)—брюшная. У нѣкоторыхъ ископаемыхъ формъ эти части сохраняютъ свою самостоятельность. Однако, это воззрѣніе (*Schwarz*, 1909) требуетъ согласованія съ эмбриологическими данными (см. ниже).

позвоночныхъ) (рис. 178). Но и у рыбъ, имѣющихъ только нижнія ребра, имѣются зачатки верхнихъ (*Salmonidae*, *Clupeidae*), а у селажій, имѣющихъ верхнія ребра, найдены зачатки нижнихъ.

Обыкновенно верхнія и нижнія ребра лежатъ не въ одной вертикальной плоскости, а верхнія ребра данного позвонка позади нижнихъ этого позвонка. Предполагаютъ, что тѣ и другія представляютъ обособленныя части нижней

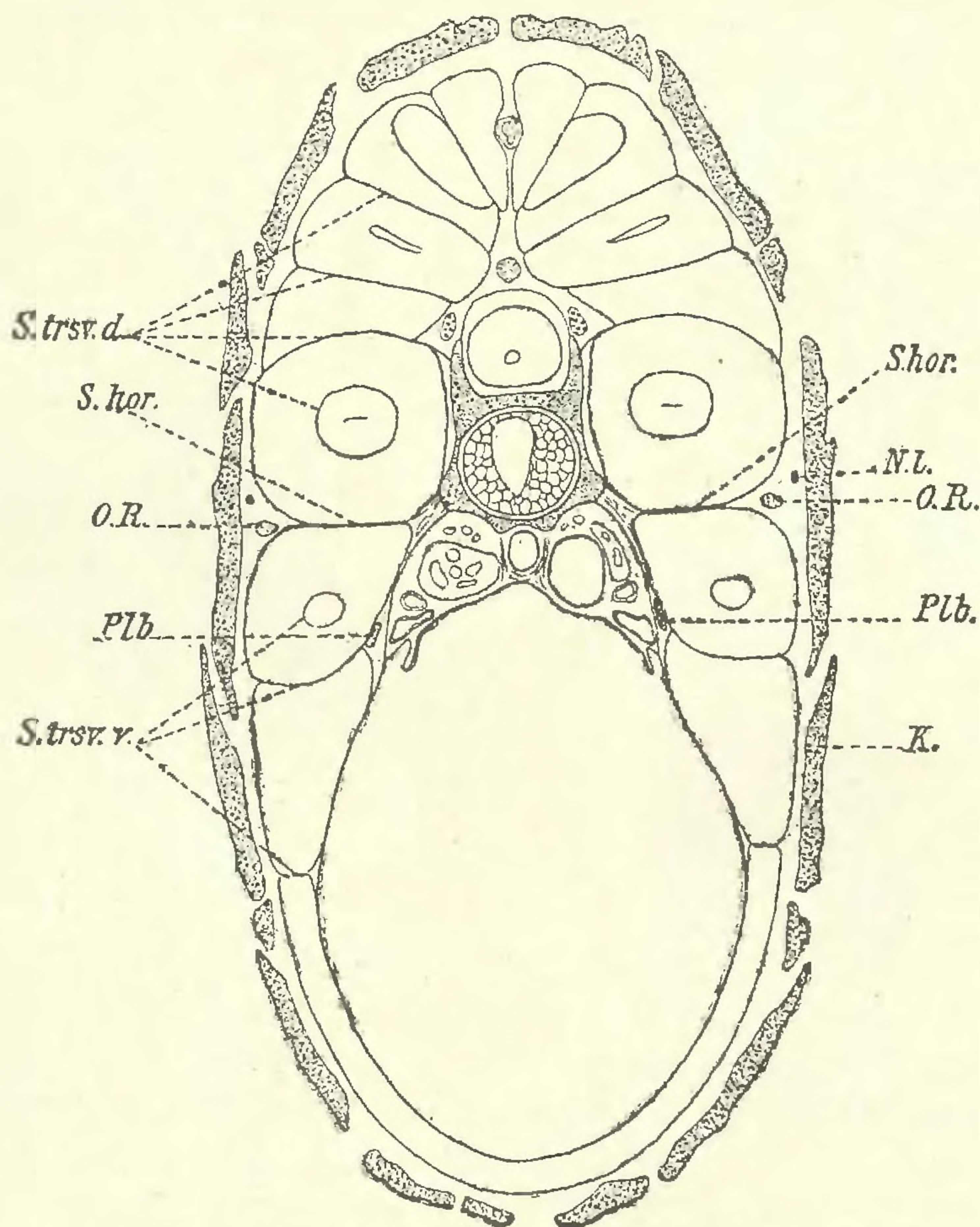


Рис. 179. Поперечный разрѣзъ черезъ заднюю часть туловища *Calamoichtys calabaricus* изъ *Crossopterygii*. *K*—пластинки кожного скелета; *N.L.*—боковая вѣтвь блуждающаго нерва; *O.R.*—верхняя пара реберъ; *Plb.*—нижняя пара реберъ; *S. hor.*—горизонтальная прослойка соединительной ткани; *S. trsv. v.*—миокоммы, или поперечныя прослойки между туловищными продольными мышцами, а именно: *d*—между спинными, *v*—между брюшными. По Гённерту изъ Гегенбаура.

дуги; но верхнія ребра образованы каудальной дугой, а нижнія краниальной. Въ тѣхъ случаяхъ, когда на позвонкѣ имѣется двѣ пары поперечныхъ отростковъ для причлененія верхнихъ реберъ, верхняя пара представляетъ собой производное нижней пары и образовалась черезъ ея разрастаніе.

На брюшной срединной линіи большинства позвоночныхъ находятся непарныя образованія, изъ коихъ важнѣйшими являются: надгрудинникъ (*episternum*) и лежащая позади отъ него грудина (*sternum*), въ которую обыкновенно упираются нижніе концы нѣкоторыхъ реберъ. Первый представляетъ собой элементъ наружнаго скелета, примыкающій къ внутреннему, а вторая обыкновенно

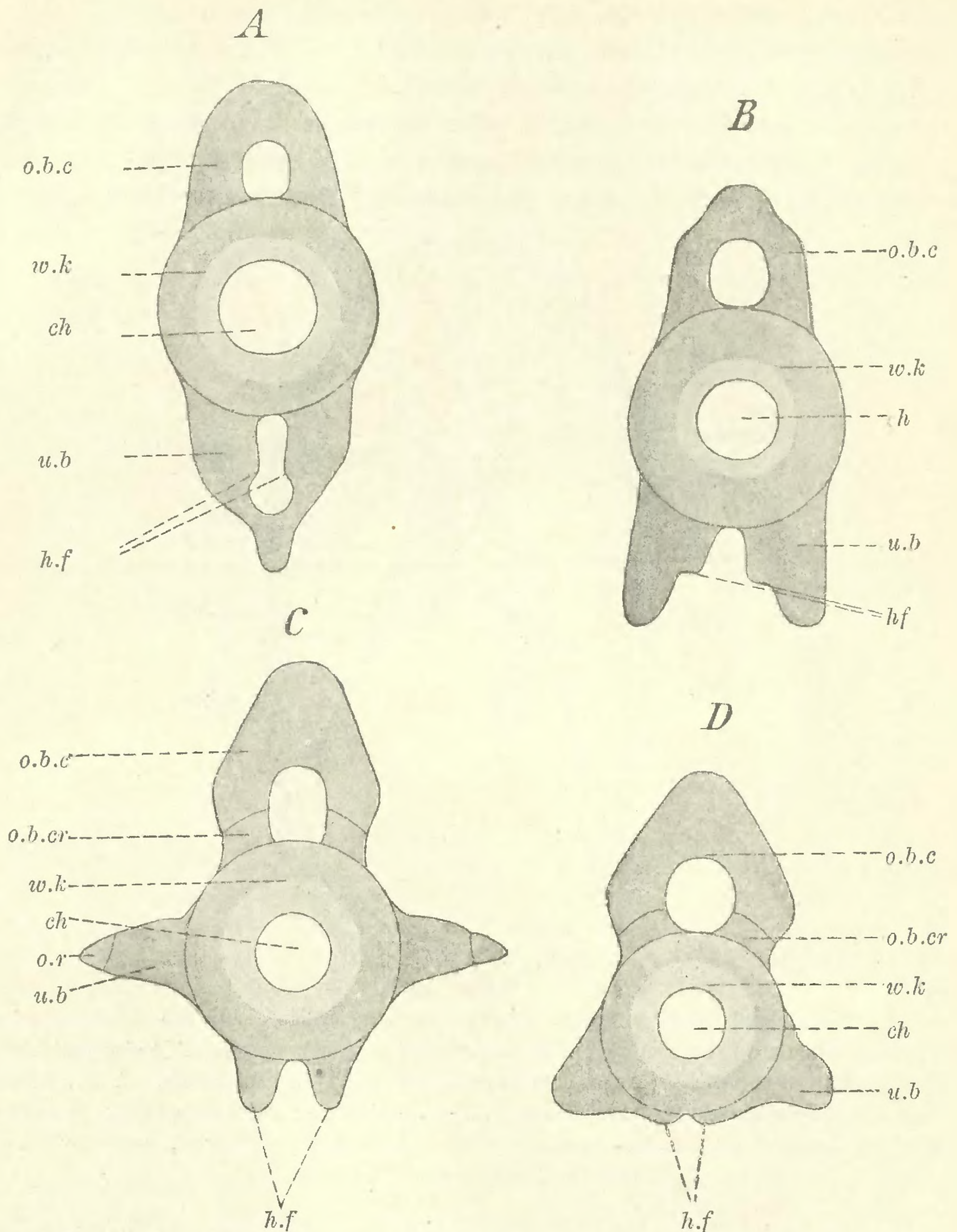


Рис. 180. Четыре разрёза позвоночного столба акулы (*Laemargus borealis*): *A*—въ средней части хвоста; *B*—въ передней части хвоста; *C*—въ срединѣ туловища; *D*—въ шейной части. *o.b.c*—верхнія каудальныя дуги; *o.b.cr*—верхнія краниальныя дуги (*intercalaria*); *w.k*—тѣло позвонка; *ch*—хорда; *u.b*—нижнія дуги; *or*—верхнія ребра; *hf*—нижніе (гемальные) отростки нижнихъ дугъ, получающіе въ передней части значительную степень самостоятельности. По Шауинсланду.

возникаетъ черезъ сліяніе нижнихъ концовъ хрящевыхъ реберъ каждой стороны въ пластинку, потомъ сливающуюся съ пластинкой другой стороны. Вѣроятно, таковъ былъ дѣйствительный путь филогенетическаго возникновенія грудныя.

Позвоночникъ рыбъ позволяетъ отличить только двѣ части: туловищную, часто несущую ребра, и хвостовую, обыкновенно безъ реберъ, хотя граница между этими частями далеко не рѣзко выражена, а обыкновенно онѣ постепенно переходятъ одна въ другую. У акулъ, химеръ, а равно нѣкоторыхъ ганноидныхъ и костистыхъ рыбъ передніе позвонки могутъ срастаться въ одну хрящевую или костную массу, а иногда срастаются и съ черепомъ. Число позвонковъ у рыбъ можетъ достигать до 400 (у акулъ и ганноидовъ), но у костистыхъ рыбъ, кромѣ угрей (*Conger, Anguilla*), число ихъ не превышаетъ 70, а иногда низводится до 15, — какъ у сротночелюстныхъ (*Plectognathi*).

Позвоночникъ круглоротыхъ рыбъ представленъ лишь хрящиками, отдѣльно

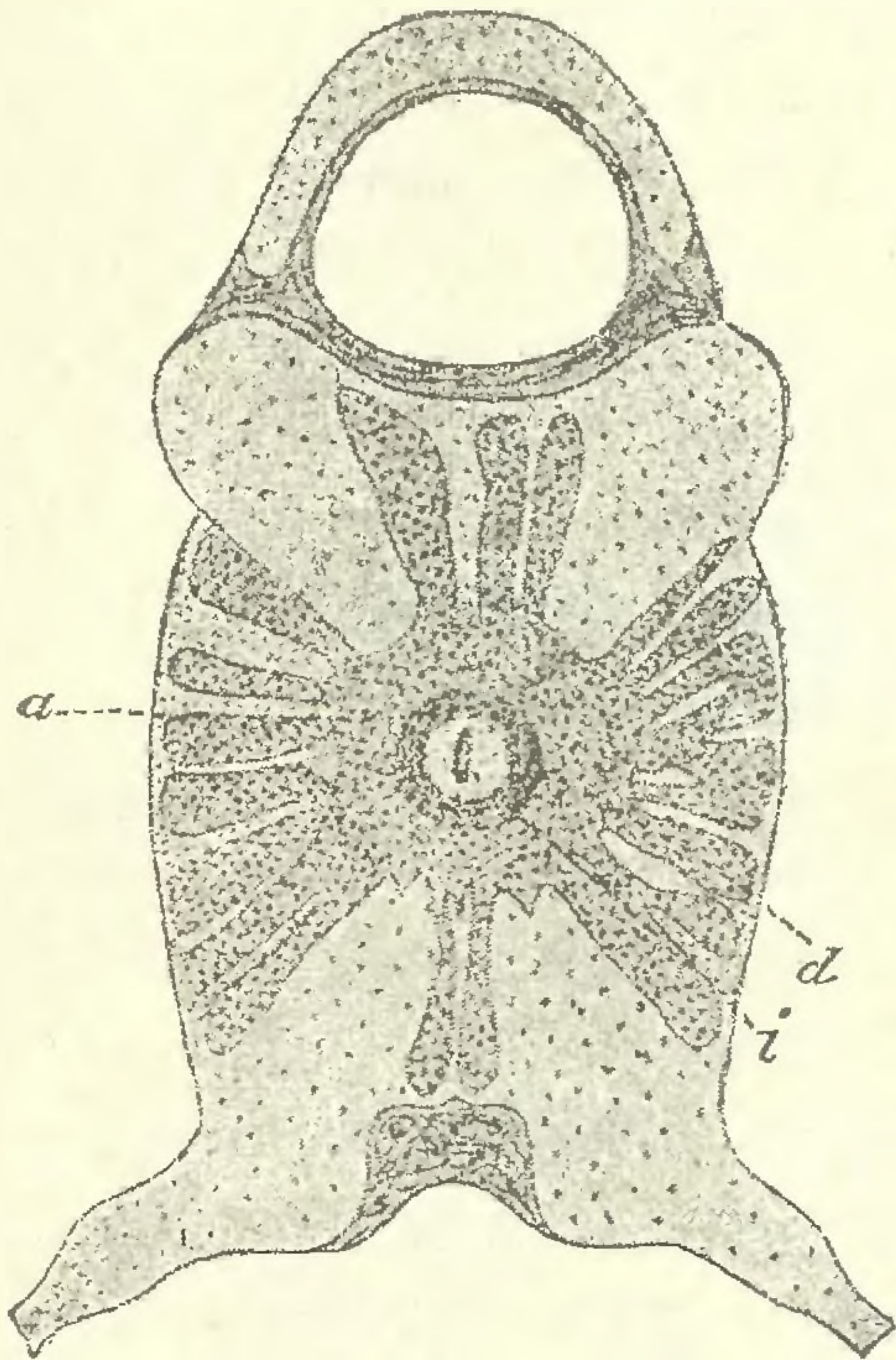


Рис. 181. Поперечный разрѣзъ позвонка акулы (*Alorascias*). *a* — отложение извести въ видѣ двойного конуса, а на поперечномъ разрѣзѣ въ видѣ креста; *d* — наружная зона позвонка; *i* — внутренняя его зона. По Гассе изъ Гегенбаура.

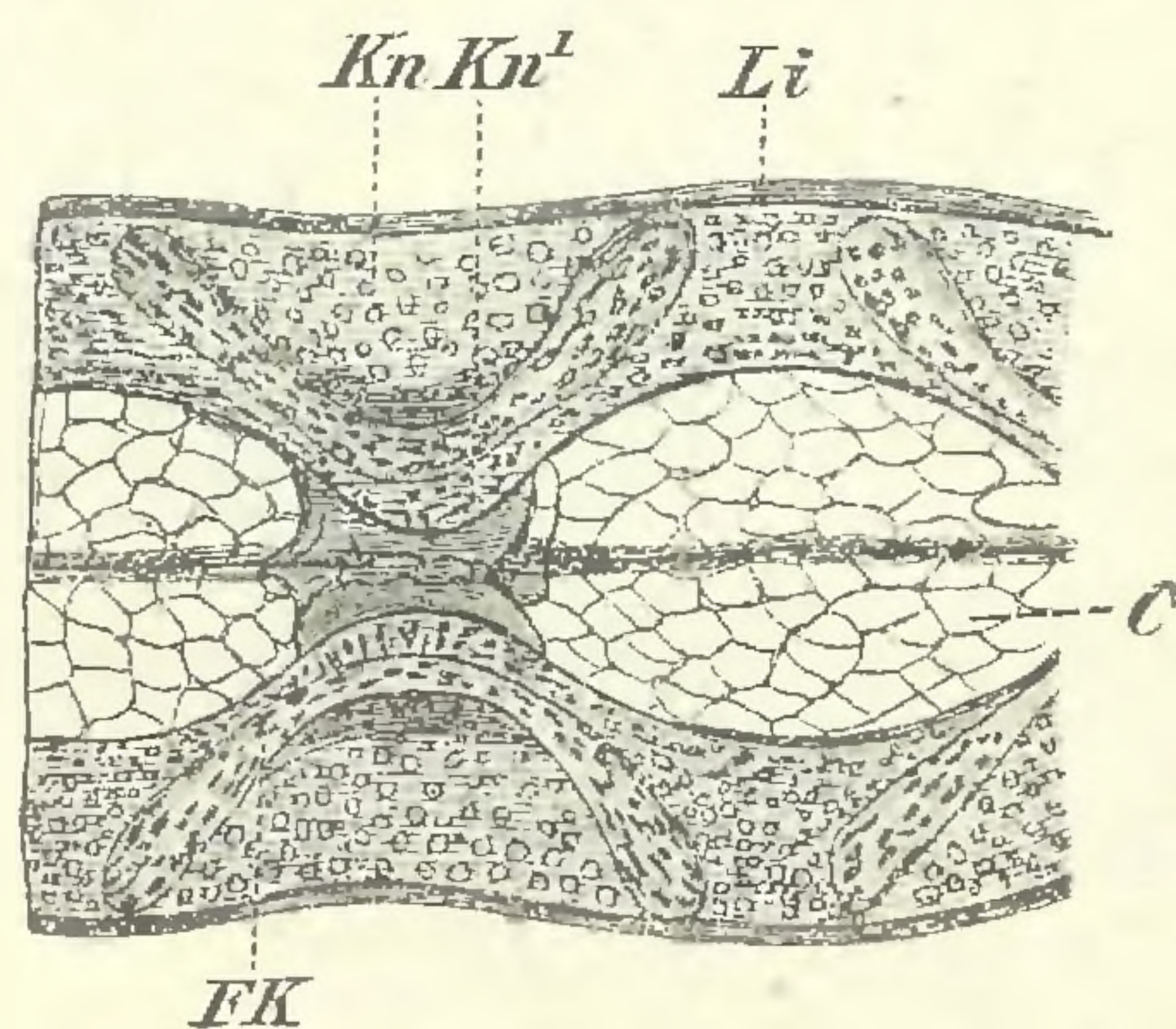


Рис. 182. Позвоночникъ молодой акулы въ продольномъ разрѣзѣ. *C* — спинная струпа; *Kn* — вѣшняя, *Kn¹* — внутренняя область хряща; *FK* — лежащая между ними масса волокнистаго хряща, въ которомъ откладывается известь; *Li* — *ligamentum intervertebrale*. Изъ Видерсгейма.

лежащими въ ткани, окружающей нервную трубку и хорду. У *Petromyzon* мы находимъ по бокамъ нервной трубки съ каждой стороны по ряду хрящиковъ (рис. 132), расположенныхъ по двѣ пары на каждую метамеру, причемъ передній хрящикъ представляетъ собой краниальную часть верхней дуги, а задній представляетъ собой каудальную часть. Въ хвостѣ эти хрящики сливаются въ пластинку, прободенную отверстіями для прохожденія двигательныхъ и чувствующихъ нервовъ и дающую отростки къ основанію плавника, можетъ быть, соотвѣтствующіе верхнимъ остистымъ отросткамъ, а въ нижней части хвостовой области имѣются также хрящики съ отростками къ основанію плавника, можетъ быть, соотвѣтствующіе нижнимъ дугамъ и ихъ остистымъ отросткамъ. У *Muxinidae* и у *Ammosetes* хрящевые зачатки ограничиваются хвостовой частью. Главнымъ-же опорнымъ элементомъ является у круглоротыхъ сохраняющаяся на всю жизнь хорда (рис. 172).

Въ позвоночникъ селакій мы встрѣчаемся уже съ постоянными хрящевыми позвонками (рис. 181). Въ позвонкахъ этихъ мы отличаемъ какъ краниальныя, такъ и каудальныя верхнія дуги, рѣдко снабженныя остистыми отростками, причемъ первыя обыкновенно именуется промежуточными хрящами (*intercalaria*) (рис. 175). Каудальная дуга несетъ отверстіе для прохожденія двигательнаго нерва, а краниальная—чувствующаго, или-же нервы могутъ выходить въ промежуткѣ между хрящами. Нижнія дуги, охватывающія сосуды, встрѣчаются только въ хвостовой части, а въ туловищной части позвонки вмѣсто нижнихъ

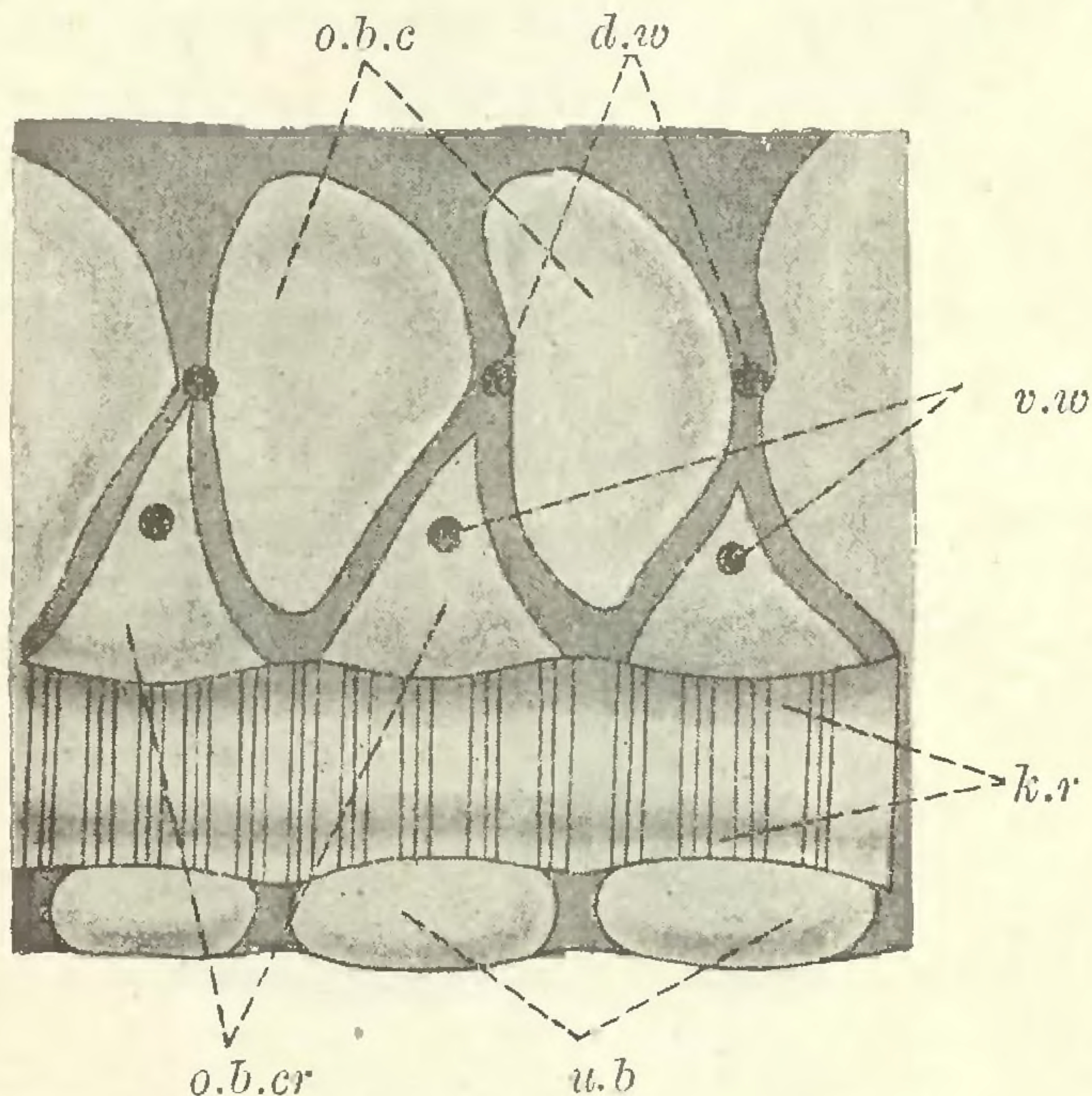


Рис. 183. Часть позвоночника *Chimaera* въ профиль. *o.b.c.*—каудальныя, *o.b.cr.*—краниальныя верхнія дуги; *u.b.*—нижнія дуги; *d.w.*—и *v.w.*—спинные и брюшныя корешки спинномозговыхъ нервовъ; *k.r.*—известковыя кольца во влагалищѣ хорды. По Гассе съ измѣненіемъ обозначеній по Шауинсланду.

дугъ имѣютъ два отходящихъ отъ нижней поверхности отростка. Къ нимъ прилегаютъ въ туловищѣ короткія ребра, соответствующія по положенію верхнимъ ребрамъ *Crossopterygii* (рис. 180). Тѣло позвонка, образованное разрастаніемъ и слияніемъ дугъ, тоже остается хрящевымъ, но въ немъ замѣчается отложение извести. Такъ какъ позвонки являются амфицельными и хорда сохраняется между позвонками, то отложения извести принимаютъ форму двухъ конусовъ, сходящихся вершинами въ серединѣ позвонка (рис. 181 и 182). Въ хвостовой части акулъ и скатовъ наблюдается явленіе вторичной диплоспондиліи, а въ туловищной части химеръ и низшихъ акулъ (*Protoselachii*)—

явленіе первичной диплоспондиліи.

У *Holoselachii*, а именно у химеръ, во влагалищѣ хорды образуются известковыя кольца, коихъ число значительно больше числа верхнихъ дугъ, такъ какъ на обѣ дуги приходится нѣсколько такихъ элементовъ, а хорда идетъ непрерывно и не образуетъ перетяжекъ (рис. 183).

Въ этомъ отношеніи сходны съ *Holoselachii* двудышашія рыбы, у которыхъ хорда идетъ тоже безъ перетяжекъ, но ея влагалище образуетъ едва замѣтныя перетяжки, соответствующія позвонкамъ. Верхнія дуги и ихъ остистые отростки отчасти окостенѣваютъ у двудышашихъ.

Въ позвоночникѣ у ганойдовъ и костистыхъ рыбъ мы имѣемъ настоящіе позвонки, причемъ въ группѣ ганойдовъ наблюдается переходъ отъ составленнаго изъ отдѣльныхъ частей хрящевого позвонка къ цѣльному и притомъ

костному (рис. 184, *A, B, C*). Позвонки этихъ рыбъ тоже амфицельнаго типа и хорда сохраняется между позвонками (рис. 185). Исключеніе представляетъ ганноидная рыба *Lepidosteus*, у которой хорда сохраняется внутри позвонковъ, и они опистоцельны—явленіе несвойственное другимъ рыбамъ. Влагалище хорды не принимаетъ участія въ образованіи тѣла позвонка. У осетровыхъ и *Amia*, какъ указано выше, наблюдается первичная диплоспондилия (рис. 176).

У осетровыхъ рыбъ хорда и ея волокнистое влагалище сохраняется въ теченіи всей жизни, и въ скелетогенномъ слое залегаютъ хрящи, соответствующіе верхнимъ и нижнимъ

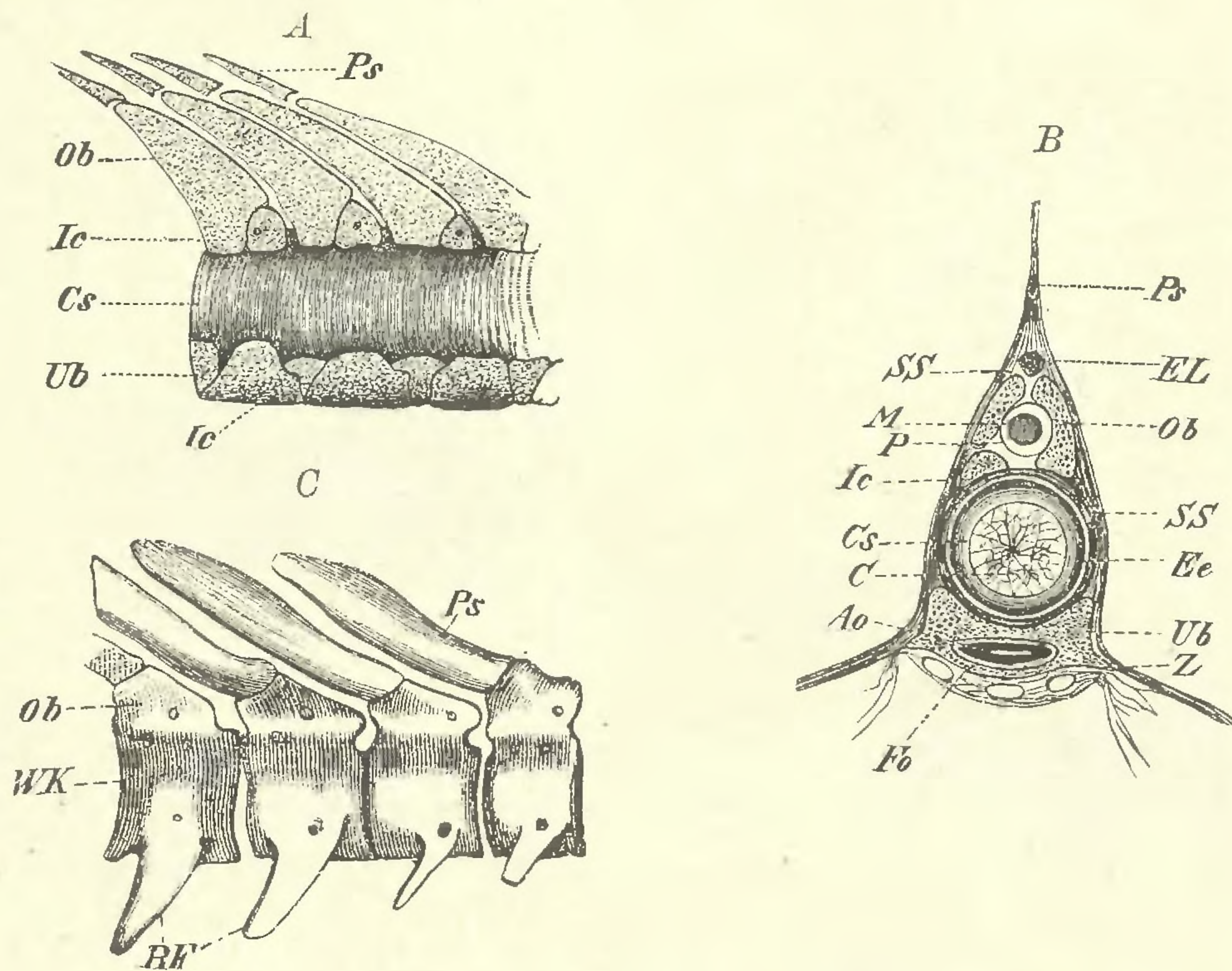


Рис. 184. *A*—позвончикъ ганноида *Spatularia* сбоку. *Cs*—наружное влагалище хорды; *Ic*—краниальныя верхнія и нижнія дуги (*intercalaria*); *Ob*—верхнія каудальныя дуги; *Ps*—остистые отростки; *Ub*—нижнія каудальныя дуги. *B*—позвонокъ стерляди (*Acipenser ruthenus*) въ поперечномъ разрѣзѣ. *C*—хорда; *Cs*—вторичное (внутреннее) влагалище хорды; *Ee*—первичное (наружное) влагалище хорды; *El*—эластическій тяжъ, тянущійся надъ нервной трубкой; *Fo*—хрящъ, соединяющій подъ аортой (*Ao*) правую и лѣвую половины нижней дуги; *M*—спинной мозгъ; *P*—его оболочка; *SS*—скелетогенный слой; *Z*—часть, соответствующая гемальнымъ отросткамъ. Остальныя обозначенія тѣ же, что и въ предыдущемъ рисункѣ. *C*—позвончикъ *Polypterus*, сбоку *Ob*—верхнія дуги; *Ps*—остистые отростки; *RF*—боковые отростки; *WK*—тѣло позвонка. Изъ Видерсгейма.

дугамъ, какъ краниальнымъ (промежуточные хрящи), такъ и каудальнымъ, а равно и верхнимъ остистымъ отросткамъ (рис. 184, *A*). Верхнія дуги и ихъ остистые отростки могутъ окостенѣвать. У ископаемыхъ *Pseudodontidae* дуги и ихъ отростки окостенѣвали и охватывали своими расширениями сохранявшуюся въ теченіи всей жизни хорду. Такимъ образомъ у нихъ наглядно видимъ образованіе тѣла позвонка черезъ разрастаніе дугъ. У высшихъ ганноидовъ позвонки окостенѣваютъ. Опистоцельные позвонки *Lepidosteus*, повидимому, интерметамерны и притомъ развитіе ихъ весьма напоминаетъ развитіе такихъ же опистоцельныхъ позвонковъ у нѣкоторыхъ амфибій (см. ниже).

У костистыхъ рыбъ (рис. 186), у которыхъ позвонки тоже интерметамерны, при образовании костнаго позвонка хрящевыя основанія дугъ входятъ въ составъ тѣла позвонка и, оставаясь хрящевыми, раздѣляютъ въ видѣ прослоекъ костное вещество позвонка, на поперечномъ разрѣзѣ являющееся въ видѣ креста. Въ другихъ случаяхъ хрящевыя прослойки тоже окостенѣваютъ.

Мы видѣли, что *Crossopterygii* свойственны двѣ пары реберъ на каждый позвонокъ. Верхняя пара длиннѣе и причленяется къ боковымъ отросткамъ позвонка, а нижняя—короче и переходитъ въ хвостовой области въ

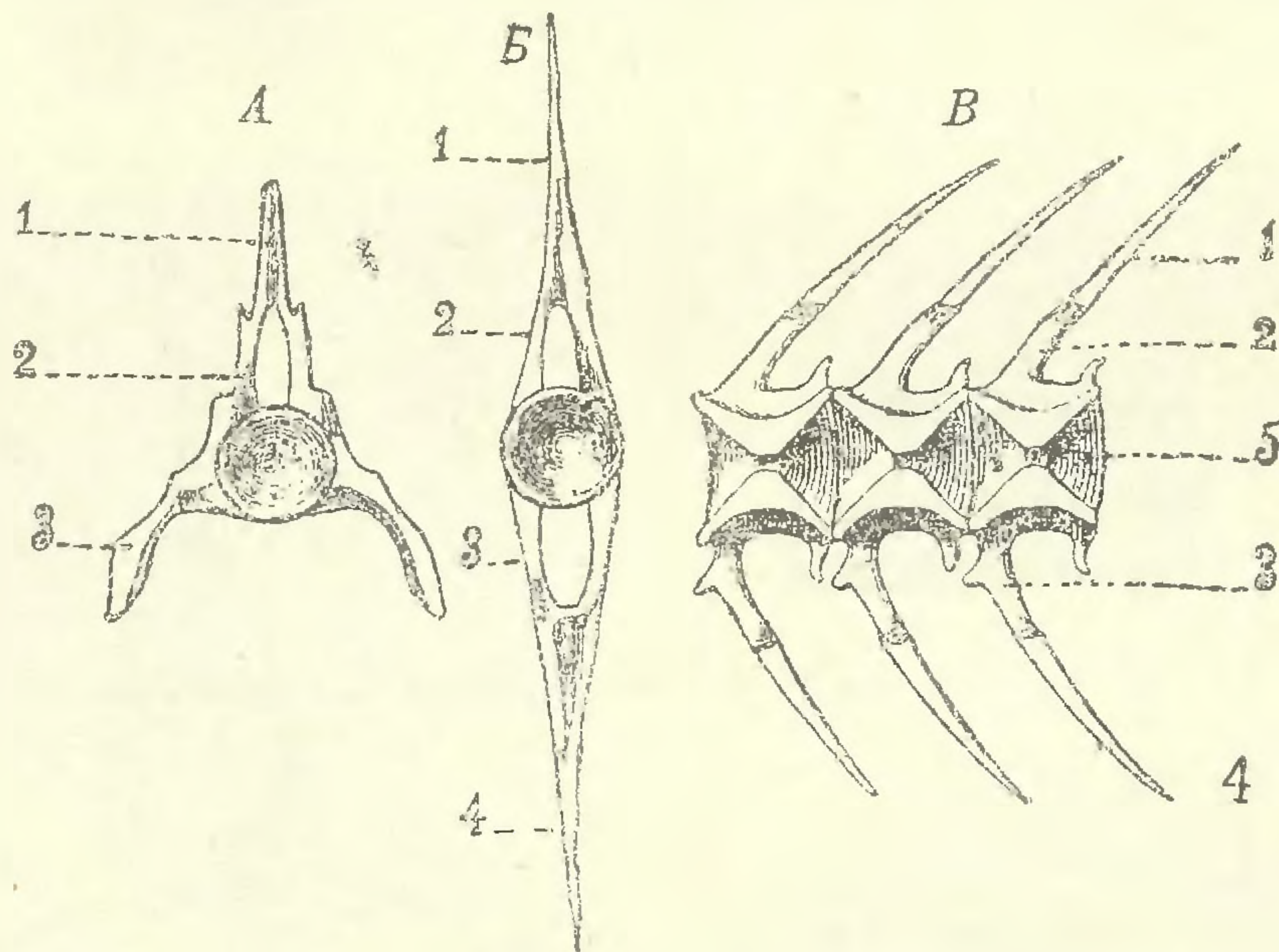


Рис. 185. Позвонки костистой рыбы: А—туловищный; В—хвостовой; С—хвостовые, видимые сбоку. 1—верхній остистый отростокъ; 2—верхняя дуга; 3—отростки, къ которымъ причленяются ребра; 4—нижняя дуга; 5—углубленіе на тѣлѣ позвонка. Изъ Бенке.

нижнія дуги (рис. 177). То же наблюдается у нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ сем. лососевыхъ (*Salmonidae*) и сельдевыхъ (*Clupeidae*).

Та и другая пара реберъ сначала является хрящевой и потому ихъ легко отличить отъ часто встрѣчающихся у костистыхъ рыбъ окостенѣній мышечныхъ сухожилій, никогда не проходящихъ стадіи хряща. Если ребра селакій, какъ мы видѣли, соотвѣтствуютъ верхнимъ ребрамъ *Crossopterygii*, то ребра ганоидныхъ, двудышащихъ и костистыхъ рыбъ соотвѣтствуютъ нижнимъ ребрамъ *Crossopterygii*. Наконецъ, у круглоротыхъ, нѣкоторыхъ селакій (скатовъ, химеръ), нѣкоторыхъ ганоидовъ (*Spatularia*) и костистыхъ (напр., *Lophobranchii* и часто *Plectognathi*) ребра могутъ вовсе отсутствовать.

Интересныя отношенія у рыбъ представляетъ хвостовая область позвоночника. Въ зависимости отъ степени укороченія общей полости тѣла, стоящаго въ связи съ образованіемъ хвоста (см. главу IX), процессъ замыканія нижнихъ дугъ у однихъ рыбъ идетъ гораздо далѣе и гораздо болѣе распространяется впередъ, чѣмъ у другихъ. У селакій и осетровыхъ рыбъ нижнія дуги представляютъ собой только одни гемапофизы, въ ихъ чистомъ видѣ, тогда какъ у прочихъ рыбъ въ составъ нижнихъ дугъ входятъ уже и нижнія ребра, почему

и у нихъ можно прослѣдить постепенный переходъ нижнихъ реберъ въ нижнія дуги (рис. 178, *D* и *E*). Если вспомнить, что ребра представляютъ собой лишь обособившіяся части нижнихъ дугъ (стр. 166), то различіе это вовсе не окажется особенно существеннымъ.

Боковые поперечные отростки, служащіе въ туловищныхъ позвонкахъ для приращенія реберъ, согласно этому взгляду, представляютъ собой части, образовавшіяся черезъ разрастаніе нижнихъ дугъ¹⁾, отъ которыхъ могутъ въ то же время оставаться въ туловищныхъ позвонкахъ рудименты въ видѣ пары такъ наз. гемальныхъ отростковъ на нижней поверхности позвонка (ср. *Selachii*, рис. 180). Замыканіе дугъ въ хвостовой области представляетъ собой процессъ, который, какъ было указано, стоитъ въ связи съ постепеннымъ укороченіемъ полости тѣла и обособленіемъ хвоста. Схожденіе и срастаніе боковыхъ стѣнокъ полости, естественно, должно было сопровождаться сближеніемъ и срастаніемъ нижнихъ концовъ залегающихъ въ стѣнкахъ этой полости гомологичныхъ дугамъ скелетныхъ образований, а именно нижнихъ реберъ и боковыхъ отростковъ (*Göppert*, 1896).

Хвостъ рыбъ отороченъ хвостовымъ плавникомъ, и отношеніе конца позвоночника къ этому плавнику имѣетъ нѣкоторое систематическое значеніе. Возможны при этомъ слѣдующіе случаи. Первый случай—дифицеркія, когда хорда, проходя по срединѣ плавника, раздѣляетъ его такъ, что верхняя и нижняя части хвостового плавника почти равной величины, какъ это свойственно древнѣйшимъ формамъ, напр. *Cyclostomi*, *Dipnoi*, а также костистымъ въ зародышевомъ состояніи. Второй случай—гетероцеркія, когда хорда, отклоняясь вверхъ, дѣлитъ плавникъ такимъ образомъ, что нижняя часть значительно больше верхней, какъ, напр., у скатовъ, ганноидовъ, *Ostracodermi* (рис. 187, *A* и *B*). Третій случай—гомоцеркія, когда внутренняя гетероцеркія маскируется длиной и направленіемъ лучей, какъ это имѣетъ мѣсто у большинства костистыхъ рыбъ (рис. 187, *C* и *D*). Происходитъ при этомъ слѣдующее: конецъ хорды, загнутый вверхъ, какъ и въ предыдущемъ случаѣ, облекается хрящевымъ или костнымъ образованіемъ, называемымъ уростилемъ и срастающимся съ одной послѣдней или съ нѣсколькими изъ нижнихъ дугъ позвоночника, причемъ нижнія дуги получаютъ чрезвычайно сильное развитіе и принимаютъ форму сплюснутыхъ съ боковъ косточекъ. Лучи

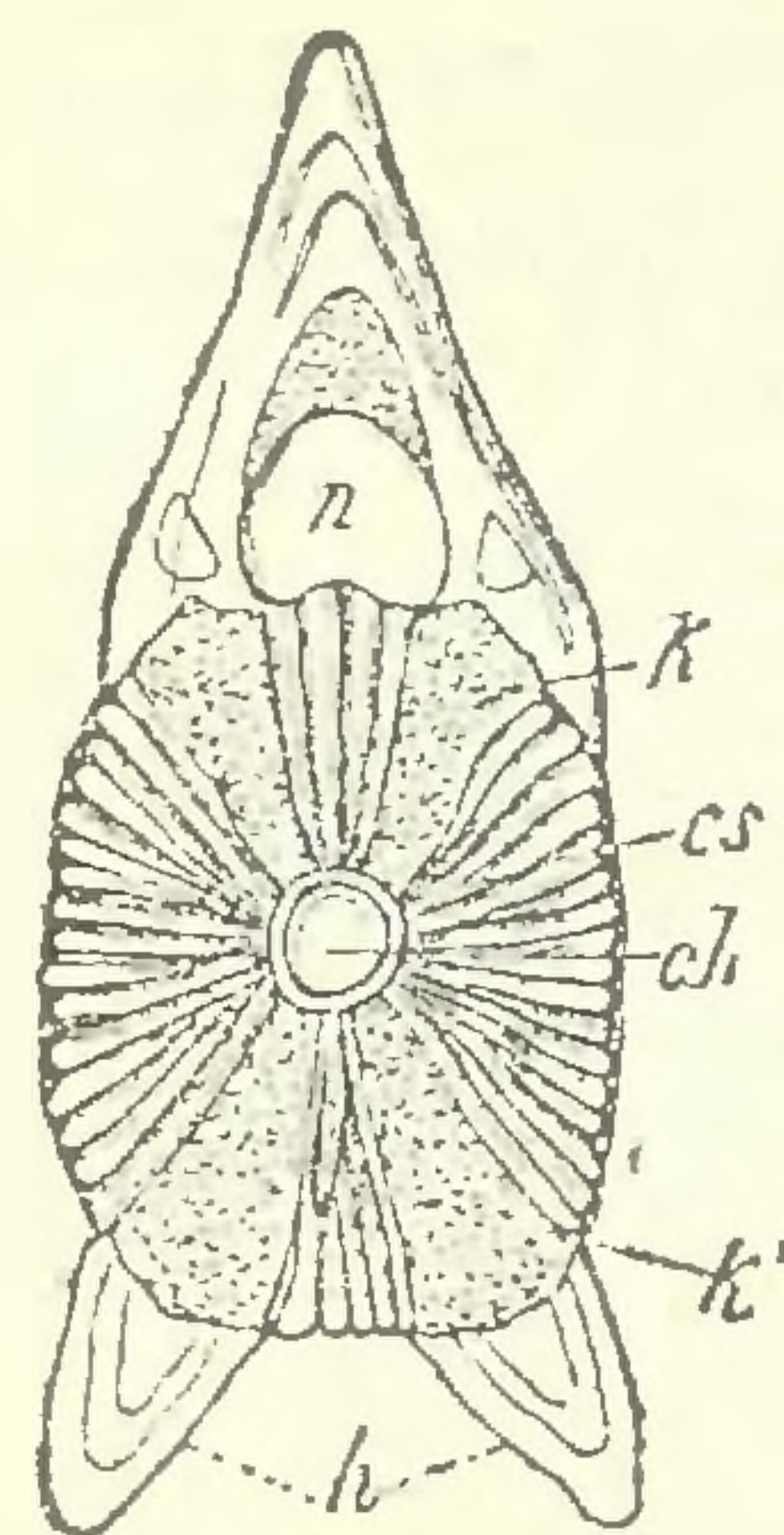


Рис. 186. Поперечный разрѣзъ черезъ середину позвонка щуки (*Esox lucius*). *ch*—остатокъ хорды; *cs*—влагалище хорды; *h*—костныя нижнія дуги; *k* и *k'*—хрящевыя части, лежащія въ основаніи верхнихъ и нижнихъ дугъ; *n*—позвоночный каналъ, образованный верхними дугами, причѣмъ въ мѣстѣ соединенія ихъ удерживается хрящъ. Изъ Гегенбаура.

¹⁾ По другому воззрѣнію, поперечные отростки, вмѣстѣ съ концами реберъ иногда залагаются въ видѣ общаго зачатка (особенно въ предхрящевой стадіи развитія), представляютъ образованія, волюнѣ независимыя отъ нижнихъ дугъ. Съ первымъ взглядомъ болѣе согласуется и то обстоятельство, что у костистыхъ рыбъ на границѣ туловища и хвоста ребра нерѣдко приращаются къ нижнимъ дугамъ (рис. 178, *E*).

хвостового плавника при этомъ располагаются, какъ это видно изъ рисунка, такъ, что хвостъ снаружи кажется дифицеркнымъ, будучи на самомъ дѣлѣ гетероцеркнымъ. У нѣкоторыхъ гапидовъ (рис. 187, *A*) также выражено стремленіе маскировать гетероцеркію, что у нихъ достигается измѣненіемъ формы нижней части плавня.

Позвоночникъ амфибій позволяетъ отличить слѣдующія части: шейную часть, состоящую лишь изъ одного позвонка; грудную, которая можетъ нести ребра и за которой слѣдуетъ нѣсколько позвонковъ безъ реберъ, представляющихъ собой поясничную часть; крестцовую, представленную однимъ позвонкомъ, къ которому причлепается поясъ заднихъ конечностей; и, наконецъ, хвостовую

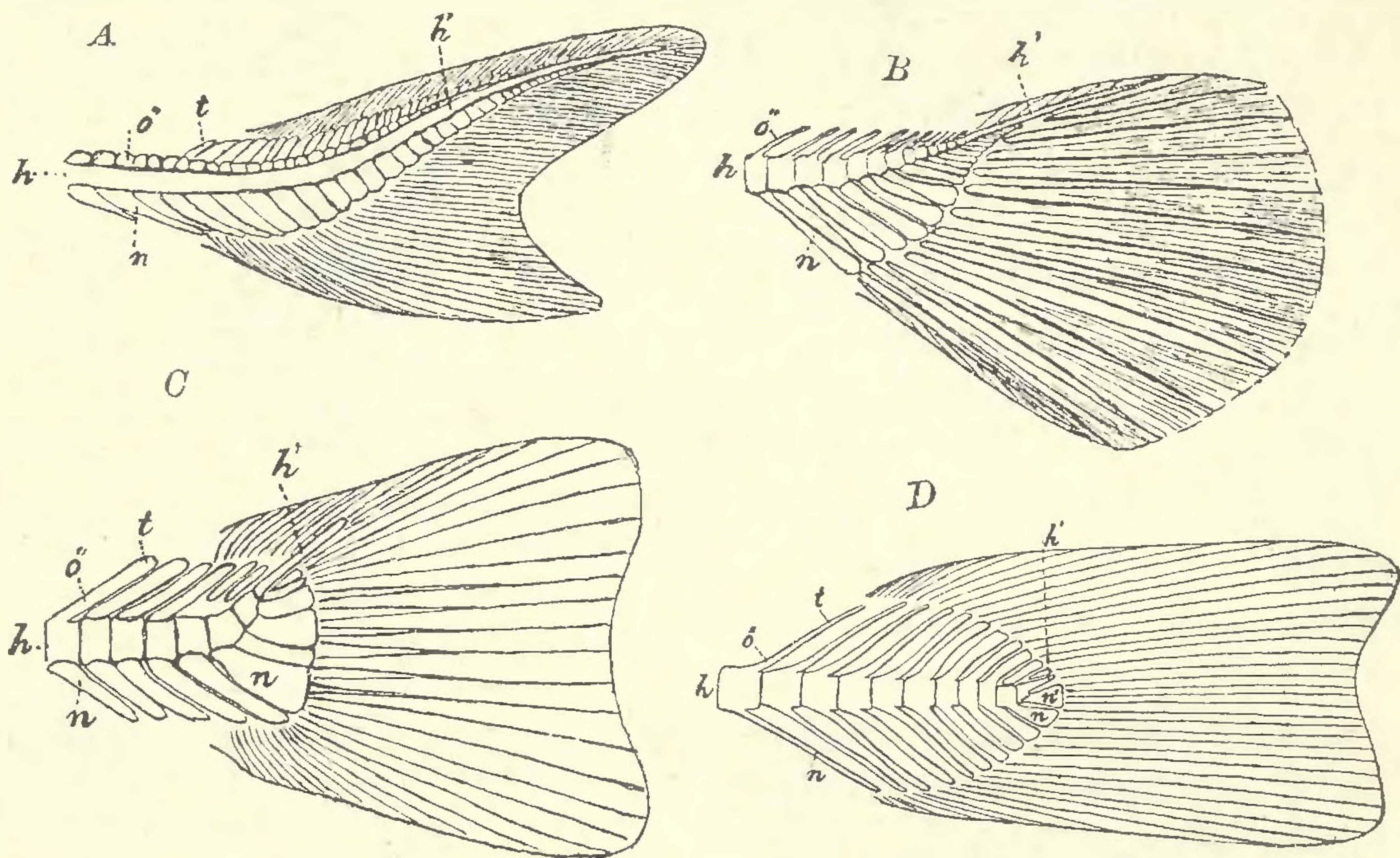


Рис. 187. Хвостъ различныхъ рыбъ: *A*—осетровыхъ (*Acipenser*); *B*—*Lepidosteus*; *C*—лососевыхъ (*Salmo*); *D*—*Merlucius*. *h*—позвоночникъ; *h'*—его загнутый конецъ; *o''*—верхнія дуги; *t*—остистые отростки; *n*—нижнія дуги; *n'*—последняя нижняя дуга, срастающаяся съ *h'*. Изъ Боаса.

(рис. 188). У безногихъ амфибій (*Gymnophiona*), лишенныхъ задняго пояса, ни крестцовая, ни поясничная части, естественно, не выражены.

У хвостатыхъ амфибій (*Urodela*) число позвонковъ гораздо больше, чѣмъ у безхвостыхъ (*Apoda*), а у *Gymnophiona* достигаетъ иногда 275.

У хвостатыхъ и безногихъ амфибій и ископаемыхъ *Stegocephala* позвонки сходны съ таковыми рыбъ, т. е. амфицельны, и только у нѣкоторыхъ саламандровыхъ, а также у *Pira* изъ безхвостыхъ—опистоцельны; у прочихъ безхвостыхъ позвонки процельнаго типа. У *Stegocephala* наблюдается диплоспондилія.

У амфибій хвостатыхъ залагаются сначала верхнія каудальныя дуги, а иногда имѣются и зачатки краниальныхъ. Въ хвостѣ залагаются и нижнія дуги, но съ верхними дугами онѣ не соприкасаются и въ образованіи тѣла позвонка участія не принимаютъ. Въ промежуткѣ между двумя позвонками образуется въ видѣ кольца особый хрящъ, который слегка перетягиваетъ хорду. Хрящъ этотъ можетъ быть названъ межпозвоночнымъ. Весьма рано на пери-

ферин этого хряща и хорды образуются костные зачатки позвонковъ въ видѣ колець, имѣющихъ форму двойнаго конуса. По мѣрѣ развитія костнаго вещества хорда въ серединѣ позвонка вытѣсняется, но въ мѣстахъ соединенія позвонковъ хорда, однако, удерживается въ теченіи всей жизни (рис. 190). Такимъ образомъ формируется амфицельный позвонокъ, отчасти костный, отчасти хрящевой, причемъ его глубокия передняя и задняя впадины выполнены остатками хорды, а между двумя сосѣдними позвонками залегаетъ тоже кольцевидный, пронизанный хордой межпозвоночный хрящъ. При развитіи опистоцельныхъ позвонковъ хорда остается внутри позвонка, а въ первоначально сплошномъ межпозвоночномъ хрящѣ, вытѣснившемъ интервертебральный участокъ хорды, образуется сочленовная полость, разделяющая этотъ хрящъ на двѣ части: переднюю, вогнутую и принадлежащую переднему позвонку, и заднюю, выпуклую, принадлежащую заднему позвонку (рис. 157, D). Хрящевой зачатокъ у безхвостыхъ амфибій представленъ двумя спиными продольными полосками, отъ которыхъ отходятъ метамерно-расположенныя верхнія дуги и одной тоже непрерывной брюшной полоской, представляющей результатъ слиянія нижнихъ дугъ. Послѣ слиянія спинной пары пластинокъ между собой и потомъ съ брюшною, начинается формированіе костныхъ позвонковъ, причемъ у безхвостыхъ положеніе выпуклой и вогнутой поверхностей обратное и позвонки процельнаго типа, а самое окостенѣніе идетъ гораздо далѣе, чѣмъ у хвостатыхъ. По положенію позвонки амфибій интерметамерны. Что касается до формы позвонка, то у амфибій мы находимъ, кромѣ верхнихъ дугъ и нижнихъ дугъ, развитыхъ только въ хвостѣ, еще сидящія при основаніи верхней дуги двѣ пары сочленовныхъ отростковъ для сочлененія съ сосѣдними позвонками. Въ единственномъ шейномъ позвонкѣ передняя пара этихъ отростковъ служитъ для сочлененія съ черепомъ.

Кромѣ шейнаго и заднихъ хвостовыхъ позвонковъ всѣ прочіе несутъ поперечные отростки, которые могутъ быть рассматриваемы, какъ видоизмѣненіе нижнихъ дугъ. Отростки эти часто бывають прободены при основаніи сосудомъ (*arteria vertebralis*) (рис. 189).

Отростки эти являются въ грудной и крестцовой области носителями реберъ, причемъ сочлененіе ребра съ позвонкомъ у большинства *Urodela* и *Gymnophiona* двойное: головкой *capitulum* и бугоркомъ—*tuberculum*. *Capitulum* причленяется къ вышеупомянутому отростку, а *tuberculum* къ вышележащему небольшому выступу при основаніи верхней дуги. Но исторія развитія показываетъ, что этотъ верхній выступъ есть не что иное, какъ результатъ разрастанія бокового отростка этой стороны вверхъ къ основанію дуги (рис. 189). У *Anura* и *Gymnophiona* боковые отростки сильно смѣщены кверху, т. е. къ основанію дуги. Такимъ образомъ первоначально простое соединеніе ребра съ боковымъ отросткомъ у многихъ амфибій дѣлается двойнымъ (Göppert, 1895 и 1896).

Ребра амфибій соотвѣтствуютъ верхнимъ ребрамъ рыбъ и являются короткими придатками поперечныхъ отростковъ, далеко не достигающими грудины. На заднихъ позвонкахъ (поясничныхъ) они часто бывають редуцированы и

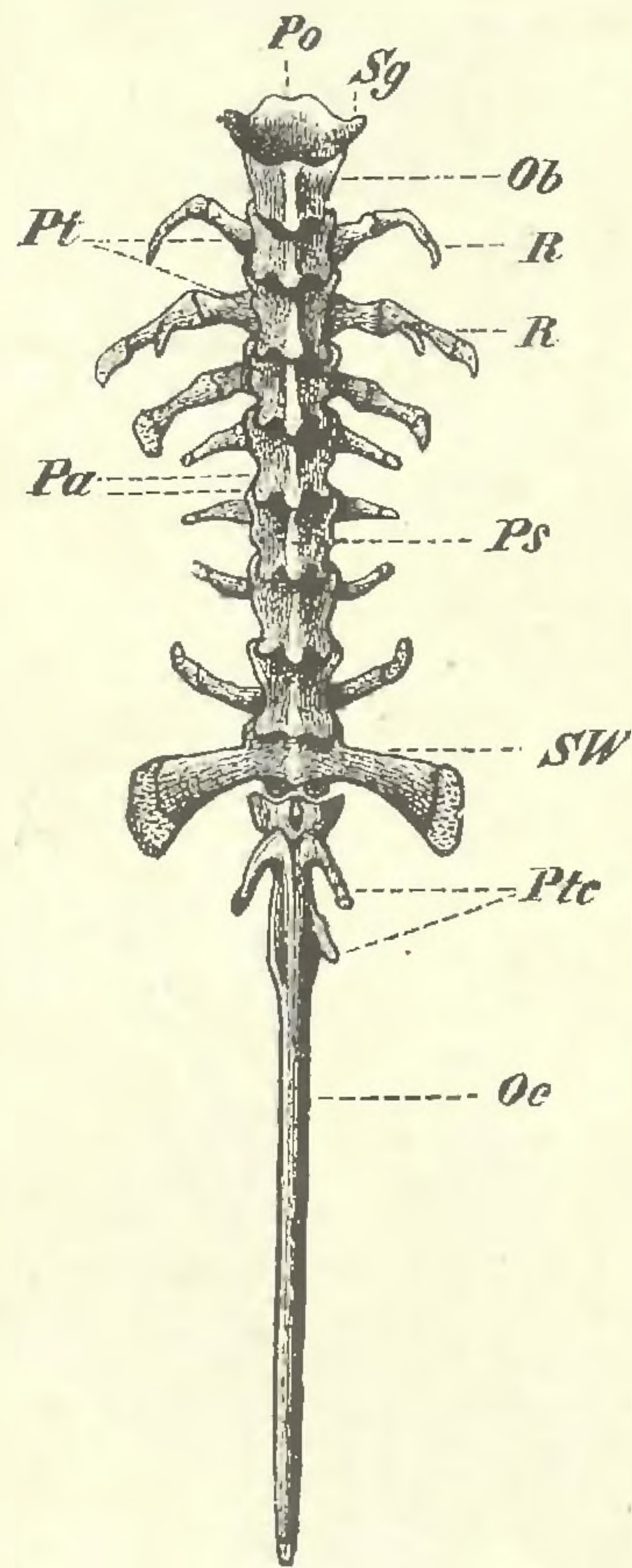


Рис. 188. Позвоночникъ *Discoglossus pictus*. *Ob*—верхняя дуга перваго позвонка; *Sg*—его сочленовная поверхность; *Po*—его передній бугорокъ; *Pa*—сочленовные, *Ps*—остистые отростки; *Pt* и *Ptc*—поперечные отростки; *Oc*—*os coccygis*; *R*—ребра. *SW*—крестцовые позвонки. Изъ Видерсгейма.

иногда (напр. *Pira*) свойственны лишь очень небольшому числу позвонковъ. Единственный крестцовый позвонокъ всегда сохраняетъ ребра, которые къ нему прирастаютъ, и къ которымъ подвѣшены, то посредствомъ связки (*Urodela*), то посредствомъ сочлененія (*Amphibia*), задній поясъ. Всѣ хвостовые позвонки *Amphibia* представлены длинной косточкой—уростилемъ (*os coccygis*), сочленяющимся или даже прирастающимъ (*Pira*) къ крестцовому позвонку (рис. 188).

Позвоночникъ рептилій и птицъ (*Sauropsida*), въ виду сходства, рассмотримъ вмѣстѣ. У большинства формъ можно отличить тѣ же отдѣлы, что и у амфибій: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой, кромѣ

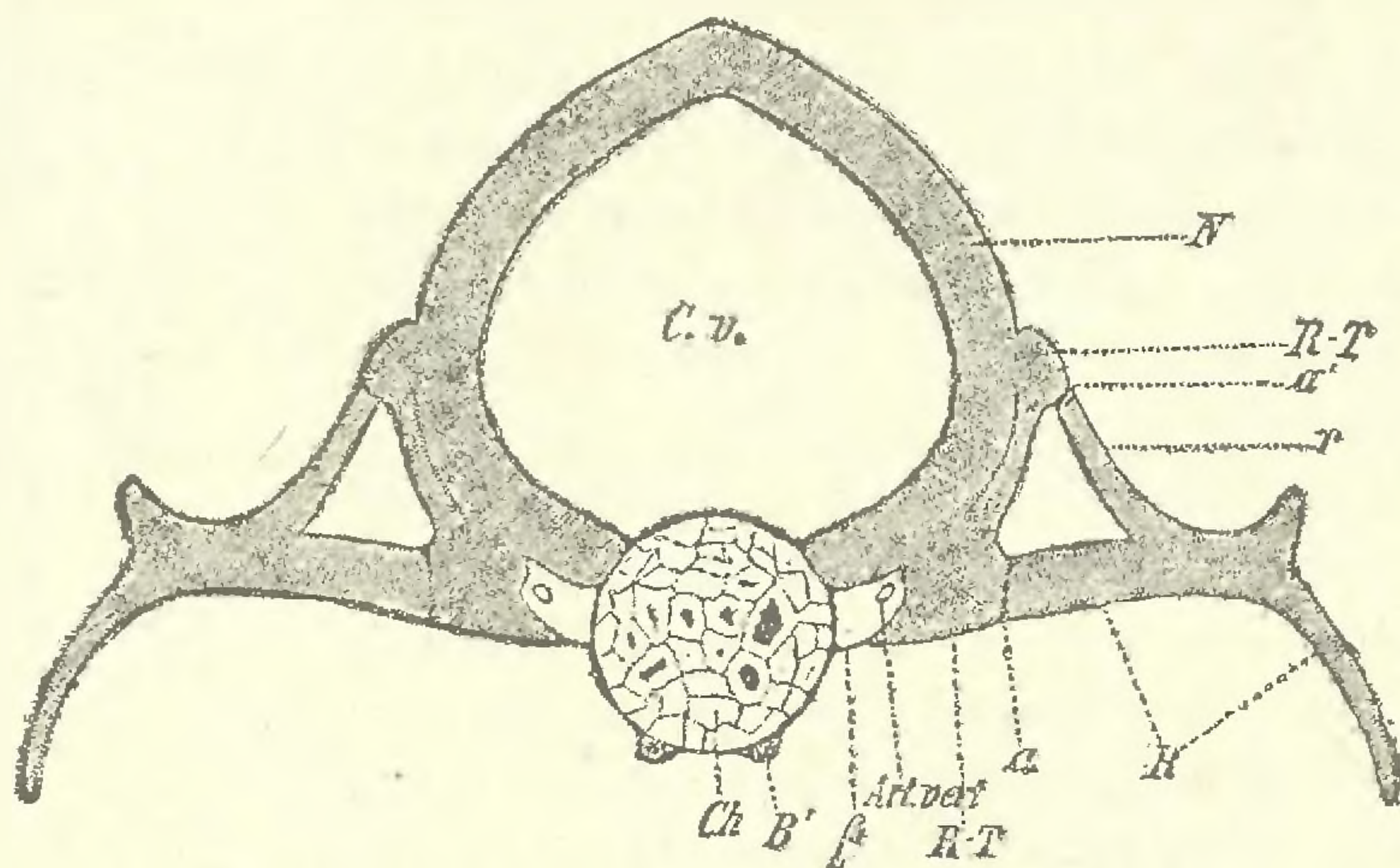


Рис. 189. Поперечный разрѣзь черезъ 4-й грудной позвонокъ саламандры (*Salamandra maculosa*). *N*—верхняя дуга; *C.v.*—позвоночный каналъ; *Ch*—хорда; *B'*—остатки нижней дуги, соответствующіе гемальнымъ отросткамъ рыбъ; *R*—ребра; *a* и *a'*—мѣста причлененія реберъ: нижней вѣтвью къ поперечному отростку—(*R-T*) и верхней (*r*)—къ верхнему выступу (тоже *R-T*); *Art. vert*—позвоночная артерія, окруженная окостенѣніемъ (β). По Гепперту.

немногихъ формъ, которыя лишены задняго пояса и у которыхъ можно отличить только шейную, грудную и хвостовую часть. Наибольшее число позвонковъ встрѣчаемъ у безногихъ ящерицъ (до 140) и змѣй (до 400). Позвонки у всѣхъ *Amniota* интерметамерны и въ типичныхъ случаяхъ (напр., у *Hatteria*) залегаютъ въ видѣ двухъ паръ хрящей, соответствующихъ двумъ парамъ верхнихъ дугъ, а въ хвостовой части имѣются и парные хрящи, соответствующіе каудальнымъ нижнимъ дугамъ. Чаще-же нижняя дуга представлена однимъ непарнымъ хрящемъ.

Только у *Hatteria* и гекконовъ позвонки амфицельнаго типа, при чемъ между ними (интервертебрально) могутъ удерживаться остатки хорды. Такой же характеръ представляли позвонки многихъ ископаемыхъ рептилій. Впрочемъ, у *Hatteria* между позвонками залегаютъ не остатки хорды, а волокнистые хрящи. Обыкновенно же позвонки рептилій процельнаго типа. Между птицами только *Archaeopteryx* и мѣловая ископаемая *Ichthyornis* имѣли амфицельные позвонки, а нынѣ живущіе пингвины имѣютъ—опистоцельные, тогда какъ у всѣхъ прочихъ птицъ позвонки съ плоскими сѣдлообразными поверхностями, и между ними залегаютъ, какъ у *Hatteria*, а также и кро-

кодиловъ, прослойки изъ волокнистаго хряща, или мениски. Нижнія дуги часто сохраняются въ хвостовыхъ позвонкахъ. Позвонки *Sauropsida* снабжены одной или двумя парами поперечныхъ отростковъ. Двѣ пары поперечныхъ отростковъ находимъ въ позвонкахъ крокодиловъ, птицъ и ископаемыхъ *Dinosauria*, *Pterosauria* и др., при чемъ верхній отростокъ, соответствующій *tuberculum* ребра, отходитъ отъ дуги, а нижній, къ которому причленяется *capitulum*—отъ тѣла позвонка. Означенная особенность, вѣроятно, унаслѣдована отъ амфибій, и можно думать, что верхній поперечный отростокъ образовался разрастаніемъ нижняго

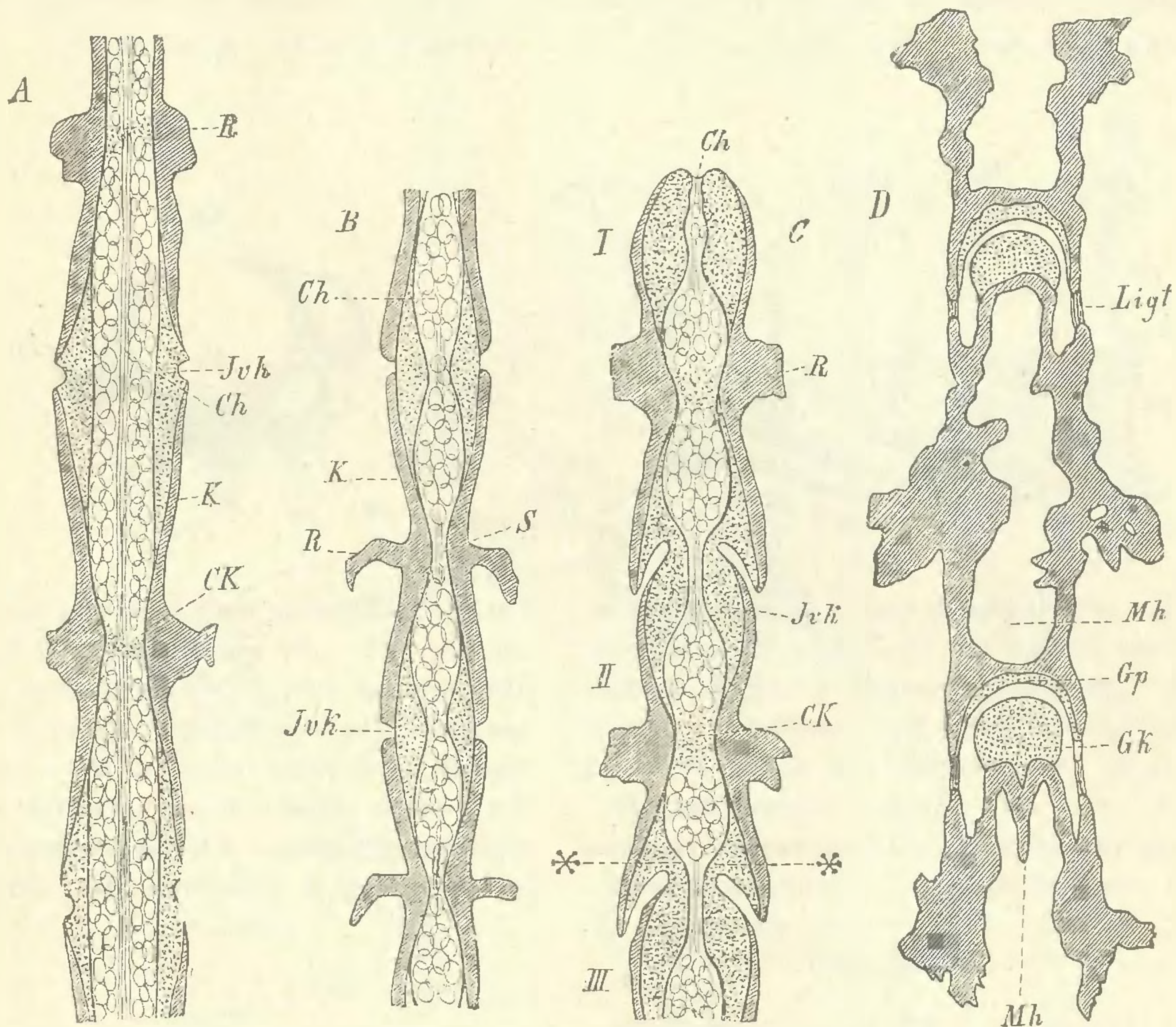


Рис. 190. Горизонтальные разрѣзы позвоночнаго столба нѣкоторыхъ хвостатыхъ амфибій: *A*—*Ranodon sibiricus*; *B*—*Amblystoma tigrinum*; *C*—*Spelerpes porphyricus*; *I*, *II*, *III*—три первые позвонка; *D*—*Salamandrina perspicillata*. *Ch*—хорда; *CK*—хрящевыя и жировыя клѣтки, лежащія внутри тѣла позвонка; *Gr*, *Gk*—сочленовныя ямка и бугорокъ между двумя позвонками; *Jvk*—межпозвоночный хрящъ; *K*—костная трубчатая часть тѣла позвонковъ; *Ligt*—межпозвоночныя связки; *Mh*—позвоночный каналъ; *R*—поперечные отростки; *S*—интравертебральная перешнуровка спинной струны (у *Amblystoma* безъ хрящевыхъ и жировыхъ клѣтокъ); *—межпозвоночныя хрящевыя перемычки. Изъ Видерсгейма.

(рис. 189). Наконецъ, какъ общее правило, позвонковъ *Sauropsida* имѣеть двѣ пары сочленовныхъ отростковъ, изъ конхъ задня налегаетъ на переднюю послѣдующаго позвонка. У черепахъ и крокодиловъ вполнѣ окостенѣвшая дуга

можетъ быть соединена съ тѣломъ швами. Ребра *Sauropsida* соответствуютъ какъ и ребра амфибій, верхнимъ ребрамъ рыбъ.

Можно принять за правило, что шейные позвонки *Sauropsida* несутъ ребра. У черепахъ это соединеніе съ ребрами настолько полное, что лишь исторія развитія позвонка выясняетъ намъ, что боковыя его части суть приросшія ребра, но у ящерицъ, змѣй и крокодиловъ шейные позвонки несутъ явственныя ребра, при чемъ иногда несутъ ребра даже первый и второй позвонокъ (рис. 191). У птицъ, начиная съ третьяго позвонка, мы также находимъ съ боковъ каждаго шейнаго позвонка два поперечныхъ отростка, замкнутыхъ приросшей къ нимъ косточкой, или ребромъ, такъ что получается нѣчто вродѣ поперечнаго

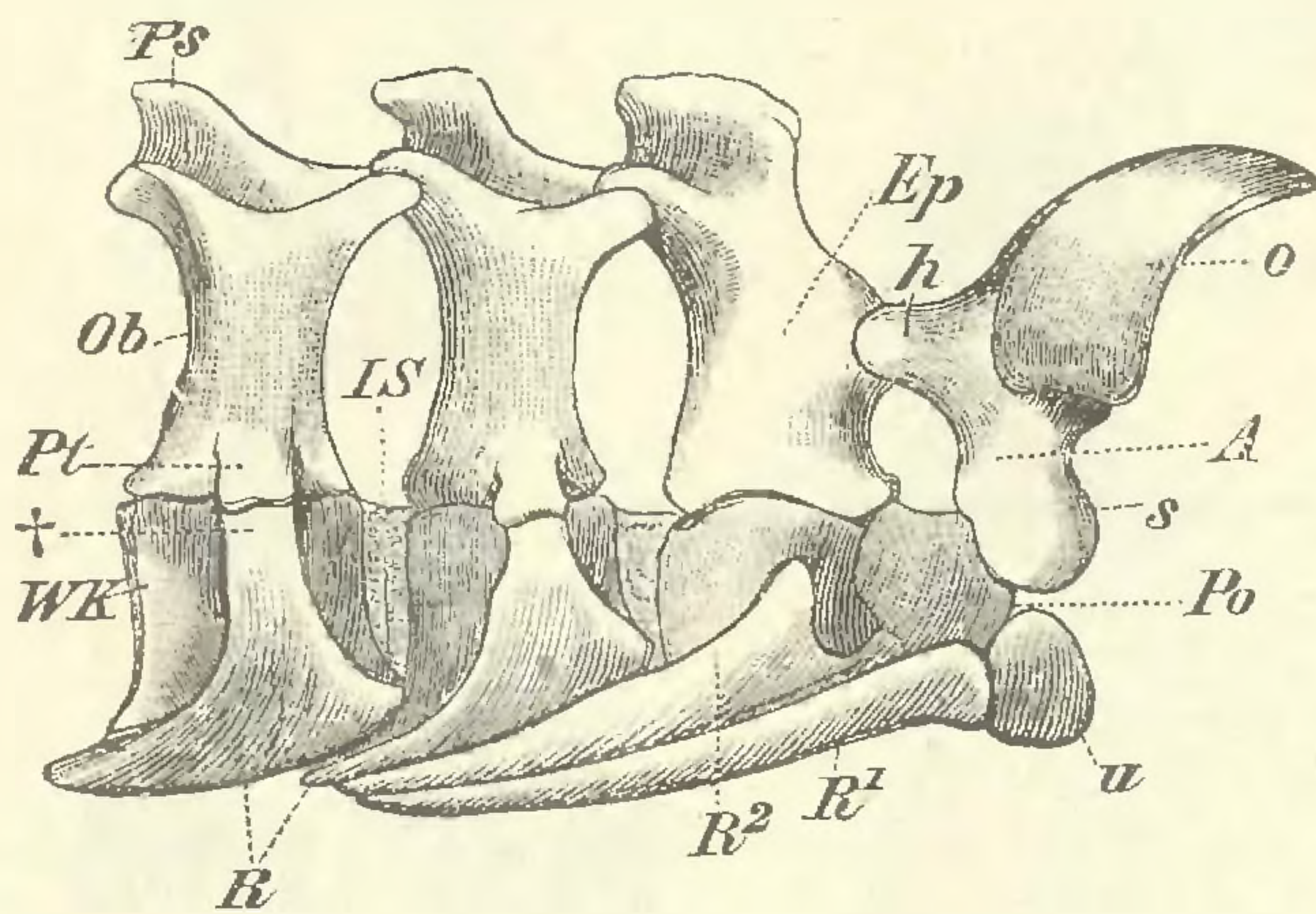


Рис. 191. Передній отдѣлъ позвоночника молодого крокодила. *A*—*atlas*; *o*, *s*, *u*—его верхній (*proatlas*), боковой и нижній отдѣлы; *Ep*—*epistropheus*, сочленяющійся съ атлантомъ при *h*; *IS*—межпозвоночные диски; *Ob*—верхняя дуга; *Po*—*processus odontoides*; *Ps*—остистые отростки; *Pt*—поперечные отростки; къ послѣднимъ при $\frac{1}{4}$ причленяются ребра—*R*, *R*₁, *R*₂; *WK*—тѣла позвонковъ. Изъ Видерсгейма.

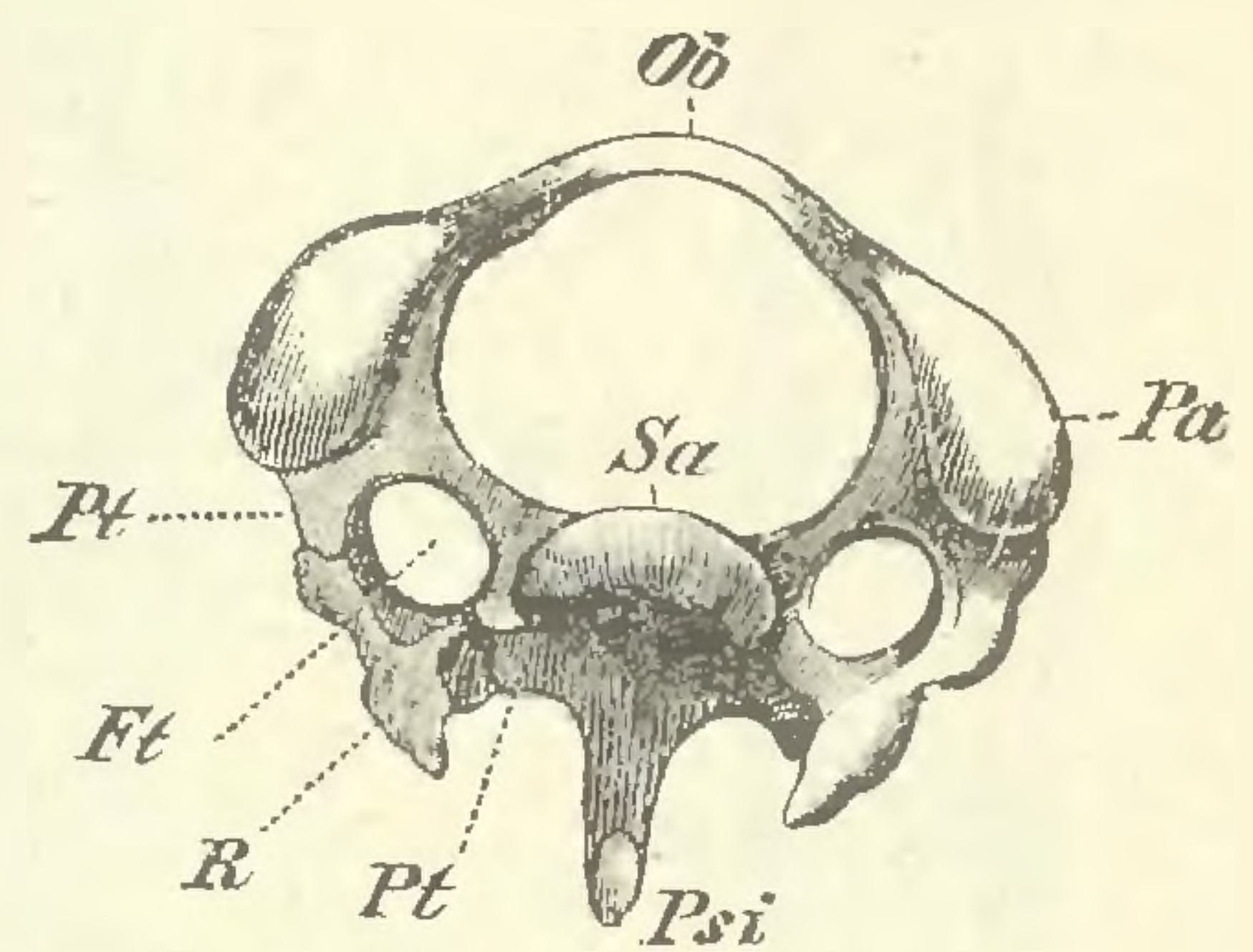


Рис. 192. Третій шейный позвонокъ дятла, спереди. *Ft*—*foramen transversarium*; *Ob*—верхняя дуга; *Pa*—сочленовный отростокъ; *Psi*—остистый отростокъ на нижней поверхности позвонка; *R*—рудинентъ ребра, сливающійся съ элементами поперечнаго отростка—*Pt*; *Sa*—сочленовная поверхность тѣла позвонка. Изъ Видерсгейма.

отростка, прободеннаго отверстіемъ (*foramen transversarium*) для прохожденія сосуда (рис. 192). Это предположеніе подтверждается данными развитія, а также тѣмъ обстоятельствомъ, что у *Ratitae* всѣ шейные позвонки, а у *Carinatae* только задніе несутъ настоящія подвижныя ребра (рис. 193). Ребра шейныхъ позвонковъ, если они и хорошо развиты, все-таки къ груди не причленяются. Эта послѣдняя особенность свойственна только ребрамъ грудныхъ позвонковъ.

Первый шейный позвонокъ, или атлантъ (*atlas*), сочленяющійся съ единственнымъ мышелкомъ черепа, заслуживаетъ особаго изученія. У черепахъ, ящерицъ и др. онъ составленъ изъ трехъ частей: двухъ верхнихъ, соответствующихъ половинамъ верхней дуги, и одной нижней, представляющей, можетъ быть, нижнюю дугу; тѣло же его то остается свободнымъ (у ящерицъ, черепахъ и крокодиловъ), то прирастаетъ (у змѣй и птицъ) ко второму шейному позвонку

(*epistropheus*) въ видѣ его зубовиднаго отростка (*processus odontoideus*). У птицъ атлантъ имѣетъ форму кольца, раздѣленнаго горизонтально окостенѣвшею

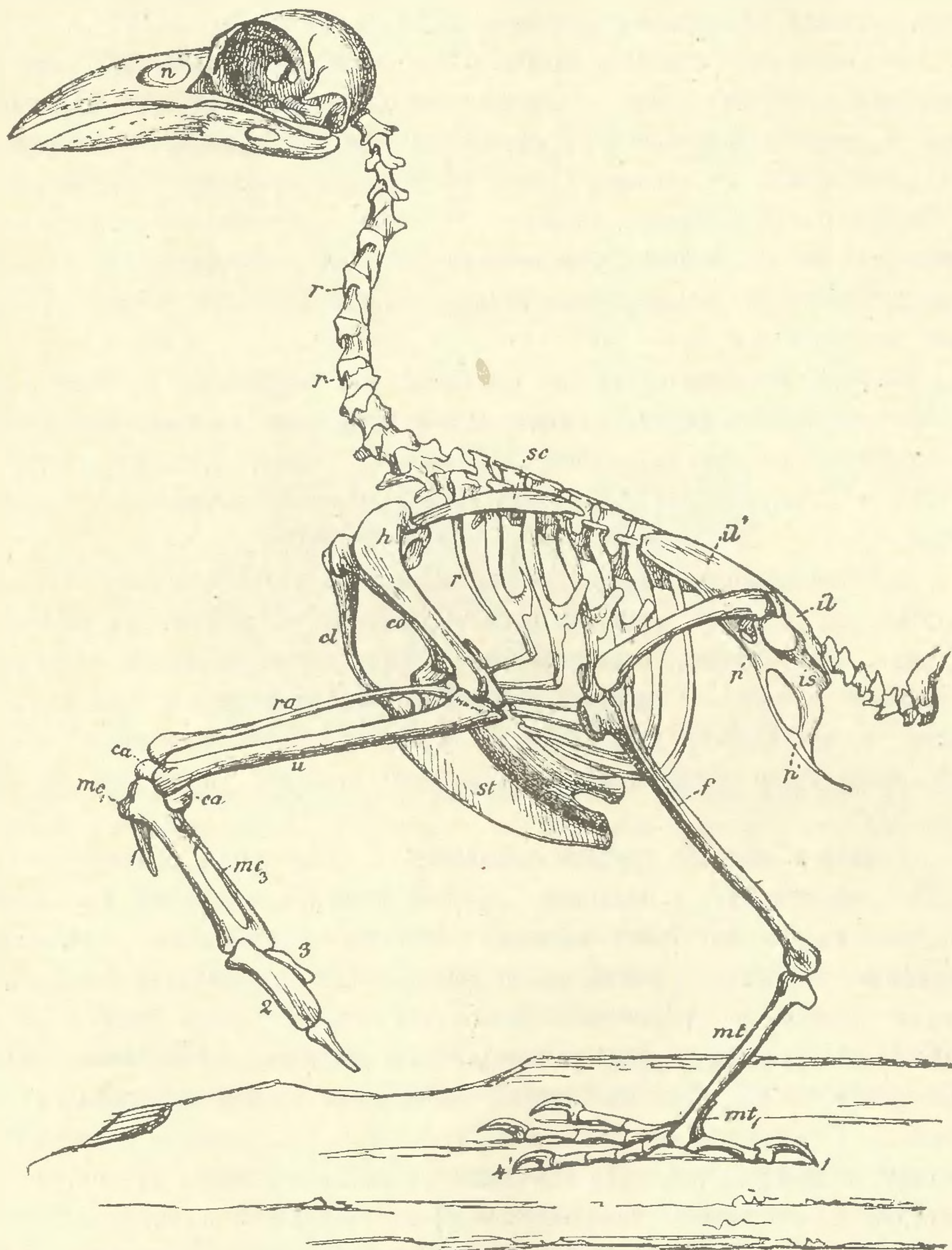


Рис. 193. Скелетъ ворона (*Corvus corax*). 1, 2, 3—второй, третій и четвертый пальцы передней, 1' и 4'—первый и четвертый—задней конечности; *ca*—*carpus*; *cl*—ключица; *co*—*coracoideum*; *f*—рудиментарная малая берцовая кость; *h*—плечевая кость; *il*—подвздошный отдѣлъ таза; *is*—сѣдалищный отдѣлъ таза; *mc*₁, *mc*₂, *mc*₃—три сросшіяся кости *metacarpus*; *mt*—цѣвка, образуемая черезъ сліяніе костей *tarsus* и *metatarsus*; *mt*¹—элементъ цѣвки, соответствующій первому пальцу; *n*—носовое отверстіе *p*—лобковый отдѣлъ таза; *r*—ребра (рудиментарныя въ шейномъ отдѣлѣ позвоночника); *ra*—лучевая кость; *sc*—лопатка; *st*—грудина; *u*—локтевая кость. Изъ Боаса.

связкой (*lig. transversum*). Надъ связкой проходитъ спинной мозгъ, а подъ ней помѣщается зубовидный отростокъ второго позвонка. У крокодиловъ, хаме-

леоновъ и *Hatteria*, кромѣ трехъ названныхъ частей, мы находимъ еще четвертую—верхнюю (рис. 191), разсматриваемую, какъ рудиментъ лежавшаго впереди атланта позвонка—*proatlas* (стр. 110).

Не входя въ подробное описаніе уклоненій, представляемыхъ шейными позвонками, замѣтимъ, что у черепахъ особая подвижность шеи достигается тѣмъ, что четвертый позвонокъ — обоюдовыпуклый (особенность, встрѣчающаяся кромѣ того только въ первомъ хвостовомъ позвонкѣ крокодиловъ); прилежащій же къ нему спереди вогнутъ сзади, а позвонки, слѣдующіе за нимъ, вогнуты спереди или же съ плоскими поверхностями. Вообще у черепахъ въ этомъ отношеніи наблюдаются разнообразныя индивидуальныя колебанія, иногда у одной и той же особи.

Шейные позвонки змѣй не отличимы отъ грудныхъ. У змѣи *Dasypeltis*, питающейся яйцами, отростки нѣкоторыхъ шейныхъ позвонковъ вдаются въ пищеводъ, прободая его стѣнку (Kathariner, 1898), и служатъ для раздавливанія яицъ. Вопреки нѣкоторымъ утвержденіямъ, отростки эти не покрыты эмалью.

Грудные позвонки всегда несутъ ребра, изъ коихъ переднія могутъ причленяться къ груди, если она есть. Поясничные позвонки отличаются отъ грудныхъ, обыкновенно, недоразвитіемъ реберъ и ясно выражены у ящерицъ, крокодиловъ и птицъ. У черепахъ остистые отростки грудныхъ позвонковъ (кромѣ первого и послѣдняго) участвуютъ въ образованіи спинного щита. Ребра ихъ тоже обыкновенно расширяются и образуютъ костныя части того же щита (стр. 75).

У змѣй и ящерицъ грудные позвонки—съ одной парой поперечныхъ отростковъ, снабженныхъ у гекконовъ двойной головкой, служащей для двойного сочлененія съ ребромъ. Кромѣ обычныхъ сочленовныхъ отростковъ у игуанъ между ящерицами, а также у змѣй, на передней стѣнкѣ верхней дуги находится съ каждой стороны по срединному, вытянутому въ два зубца выступу (*zygosphene*), а на задней поверхности предыдущаго позвонка двойная ямка (*zygantium*) для принятія этихъ выступовъ. Самыя ребра у змѣй заканчиваются свободно, а у ящерицъ, окостенѣвая въ спинной части, остаются хрящевыми въ брюшной, и переднія изъ нихъ причленяются (непосредственно или посредствомъ присоединенія къ впереди лежащему ребру) къ груди, а заднія иногда (хамелеоны, гекконы) сливаются своимъ свободнымъ концомъ съ концами соотвѣствующихъ реберъ другой стороны на срединной брюшной линіи. Заднія ребра порхающей ящерицы *Draco volans* заходятъ въ боковыя летательныя складки кожи и поддерживаютъ ихъ.

У *Hatteria* ребра несутъ направленные вверхъ и назадъ отростки—*processus uncinati*, съ которыми мы встрѣтимся еще у птицъ (рис. 194). Эти отростки возникаютъ въ видѣ самостоятельныхъ хрящей и потомъ прирастаютъ къ ребрамъ (Howes а. Swinnerton, 1901). У крокодиловъ и птицъ грудные позвонки снабжены двумя парами поперечныхъ отростковъ, но задніе позвонки

крокодиловъ имѣютъ лишь одни верхніе отростки съ бугоркомъ на передней сторонѣ для помѣщенія *capitulum*, а еще болѣе кзади исчезаетъ и бугорокъ, а вмѣстѣ съ нимъ и раздѣленіе головки ребра на *capitulum* и *tuberculum*. Грудные позвонки птицъ, какъ общее правило, между собой срастаются. Ребра крокодиловъ и птицъ распадаются обыкновенно на два отдѣла (у крокодиловъ иногда на три), и оба окостенѣваютъ. Верхній отдѣлъ ребра несетъ у птицъ, а иногда и у крокодиловъ, *processus uncinatus* (рис. 195).

Грудная клѣтка птицъ, благодаря сращенію позвонковъ, окостенѣнію реберъ и налеганію *processus uncinatus* передняго ребра на заднее, достигаетъ высокой степени устойчивости, необходимой для полета.

Крестцовыхъ позвонковъ у громаднаго большинства рептилій два; также два первичныхъ крестцовыхъ позвонка находимъ и у птицъ, но здѣсь въ образованіи крестца, т.-е. въ соединеніи съ тазомъ, принимаютъ участіе пояснич-

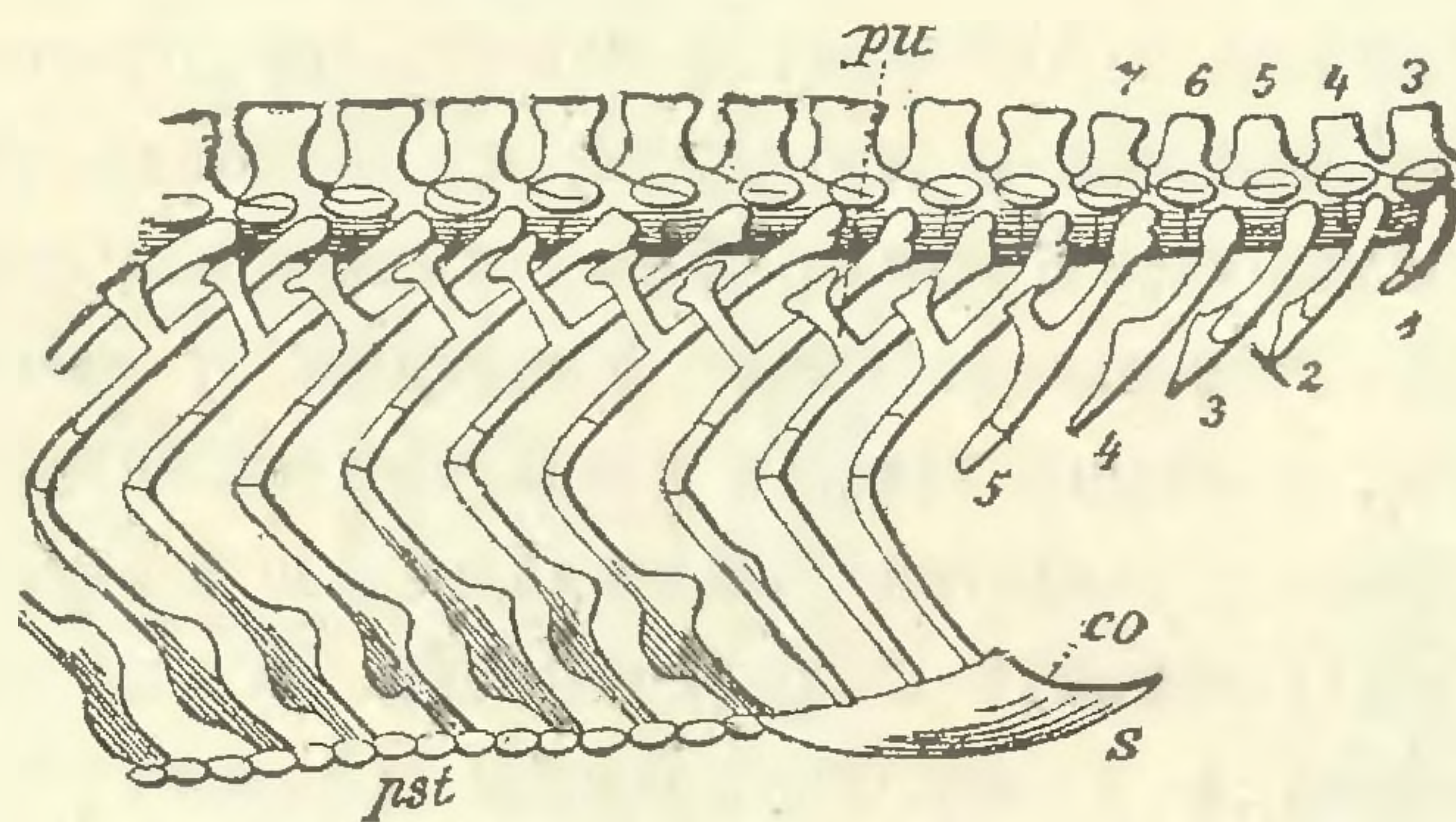


Рис. 194. Часть скелета *Natteria punctata*. 3—7—шейные позвонки; 1—5—ихъ ребра; *co*—*coracoideum*; *pst*—*parasternum*; *pu*—*processus uncinatus*; *s*—*sternum*. Изъ Гегенбаура.

ные и передніе хвостовые позвонки, такъ что число ихъ иногда достигаетъ до 23 (рис. 195, *B*). Впрочемъ, иногда у рептилій (ящерицъ и крокодиловъ) находимъ въ крестцѣ три позвонка, а у ископаемыхъ *Dinosauria* число ихъ достигало даже 4 — 6 и даже до 10, а съ другой стороны у *Archaeopteryx* между птицами въ образованіи крестца принимали участіе только шесть позвонковъ.

Крестцовые позвонки всегда несутъ ребра, и уже къ нимъ причленяются кости таза. Правда, эти ребра могутъ срастаться съ поперечными отростками и у птицъ отличимы только въ зародышевомъ состояніи.

Хвостовые позвонки снабжены нижними дугами у ящерицъ и у крокодиловъ. У многихъ ящерицъ каждый позвонокъ раздѣленъ хрящевой перегородкой, на мѣстѣ которой и ломается при автотоміи. Самое раздѣленіе позвонка есть слѣдъ его двойственнаго происхожденія (стр. 164). У змѣй, вмѣсто нижнихъ дугъ, находимъ виллообразно расщепленные отростки, охватывающіе своей развилкой хвостовой сосудъ. Задніе хвостовые позвонки большинства птицъ, а именно у всѣхъ *Carinatae*, сливаются вмѣстѣ, образуя т. наз. уростиль, служащій опорой хвоста, но у *Ratitae* они остаются обособленными, хотя и

имѣютъ зачаточный характеръ. Наибольше многочисленными и развитыми являются хвостовые позвонки *Archaeopteryx*, у котораго хвостъ сохранился въ его первоначальной, передудцированной формѣ (рис. 93).

Въ позвоночникѣ млекопитающихъ, кромѣ китообразныхъ и сиреновыхъ, у которыхъ, за отсутствіемъ заднихъ конечностей и недоразвитіемъ ихъ пояса, нѣтъ обособленнаго крестца, мы можемъ отличить шейную область, грудную, поясничную, крестцовую и хвостовую. Только въ шейной части копытныхъ наблюдаются опистоцельные позвонки, а обыкновенно у млекопитающихъ позвонки съ плоскими поверхностями и раздѣлены менисками, иногда окостенѣвающими. Развитие интерметамерныхъ позвонковъ напоминаетъ таковое у *Sauropsida*.

Въ позвонкѣ отличаемъ тѣло, верхнюю дугу, поперечные отростки, отходящіе однимъ корешкомъ отъ основанія дуги, и сочленовные отростки. Ребра причленяются посредствомъ *tuberculum* къ поперечному отростку и посредствомъ *capitulum*—къ тѣлу позвонка и соотвѣтствуютъ верхнимъ ребрамъ рыбъ.

Въ противоположность *Sauropsida*, у которыхъ длина шеи зависитъ отъ числа шейныхъ позвонковъ, число послѣднихъ у млекопитающихъ почти всегда одно и то же, а именно семь, и длина шеи въ соотвѣтствіи съ величиной позвонковъ. Только у ламантина (*Manatus*) и у одного лѣнивца (*Choloerops hoffmanni*) шейныхъ позвонковъ шесть, у панголина (*Manis*), да и то не всегда, восемь и у другого лѣнивца (*Bradypus tridactylus*) девять, при чемъ, однако, въ послѣднемъ случаѣ оба заднихъ позвонка снабжены явственными ребрами, правда, не доходящими до грудины. Вообще же шейные позвонки млекопитающихъ характеризуются именно тѣмъ, что соотвѣтствующія имъ ребра рудиментарны, весьма рано сливаются, какъ съ тѣломъ позвонка, такъ и съ поперечнымъ отросткомъ, образуя существующее и у *Sauropsida* (стр. 178), *foramen transversarium*. Въ связи съ воднымъ образомъ жизни шейная область позвоночника китообразныхъ и сиреновыхъ сильно укорочена, а позвонки шейные обнаруживаютъ тенденцію къ сліянію, доходящему у нѣкоторыхъ китообразныхъ до полного сліянія всѣхъ шейныхъ позвонковъ въ одну кость. Изъ наземныхъ млекопитающихъ эта тенденція присуща лишь роющимъ животнымъ — броненосцамъ (*Dasyrodidae*), кротамъ (*Talpa*), тушканчикамъ (*Dipus*) и родственному слѣпышамъ *Siphneus*. Въ противоположность груднымъ позвонкамъ, характеризующимся сильнымъ развитіемъ остистыхъ отростковъ, послѣдніе въ шейной области позвоночника выражены очень слабо, а на первомъ шейномъ позвонкѣ остистый отростокъ даже вовсе отсутствуетъ. Какъ и у *Sauropsida*, этотъ позвонокъ (*atlas*) имѣетъ кольцевидную форму и лишь у немногихъ сумчатыхъ онъ разомкнутъ на брюшной сторонѣ и замыкается или связкой, или особымъ окостенѣніемъ. При основаніи его сильно развитыхъ поперечныхъ отростковъ замѣчается съ каждой стороны по ямкѣ для одного изъ двухъ затылочныхъ мышечковъ черепа. Точно также и второй шейный позвонокъ (*epistropheus*) характеризуется зубовиднымъ

придаткомъ (*proc. odontoides*), представляющимъ собой не что иное, какъ тѣло атланта. Помѣщеніе этого отростка въ атлантѣ отдѣлено отъ помѣщенія спинного мозга посредствомъ поперечной связки (*lig. transversum*). У *Monotremata* зубовидный отростокъ является самостоятельной костью, а у китообразныхъ онъ вовсе не обособленъ. У ежа (*Echinaceus*) и панголина (*Manis*) впереди атланта наблюдается окостенѣніе, принимаемое нѣкоторыми за остатокъ

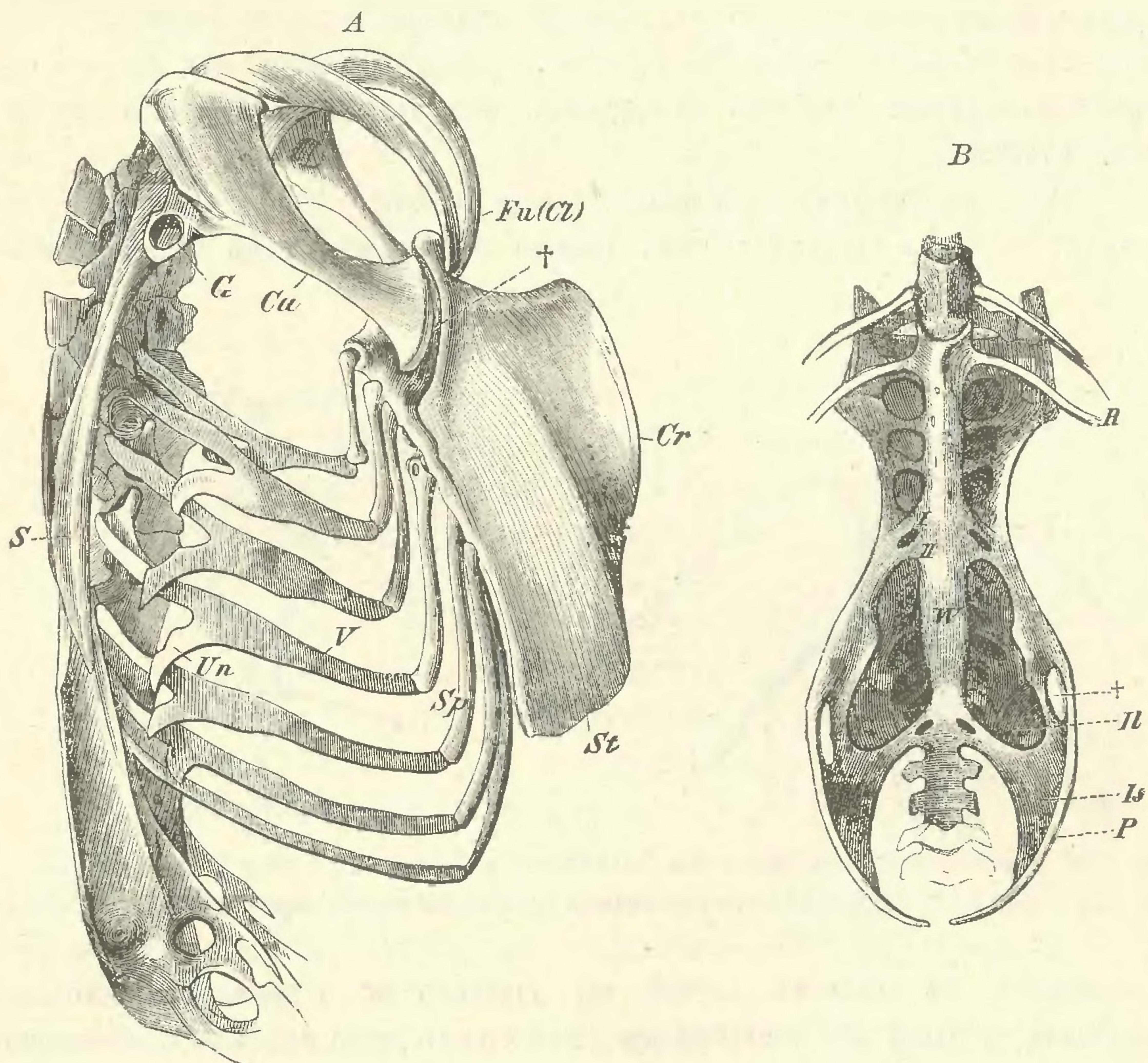


Рис. 195. А—туловищный скелетъ сокола (*Falco*). S—лопатка; G—сочленовная ямка для плечевой кости; Cu—*coracoideum*; †—мѣсто его сочлененія съ грудной—St; Fu (Cl)—ключица; Cr—гребень грудины; V—позвоночный, Sp—грудной отдѣлъ ребра; Un—*processus uncinatus*. В—тазовой поясъ совы (*Strix*) съ брюшной стороны. I, II—первичные, W—лежащие за ними вторичные крестцовые позвонки; Il, Is, P—подвздошный, сѣдалищный и лобковый отдѣлъ таза; †—окошко между подвздошной и лобковой частями его. R—последняя пара реберъ. Оба рисунка изъ Видерсгейма.

proatlas. Число грудныхъ позвонковъ, снабженныхъ подвижными развитыми ребрами, измѣнчиво и колеблется отъ 9 до 24 (*Choloerus hoffmanni*); въ большинствѣ случаевъ ихъ 13.

Въ ребрахъ млекопитающихъ въ большинствѣ случаевъ различаются проксимальный костный отдѣлъ и дистальный хрящевой. Первымъ ребра сочленяются съ позвонками, а именно при посредствѣ головки (*capitulum*) съ углуб-

леніемъ въ тѣлѣ двухъ соприкасающихся позвонковъ и бугоркомъ (*tuberculum*) съ поперечными отростками задняго. У *Monotremata* ребра сочленяются только съ тѣломъ позвонка, а заднія ребра китообразныхъ — съ поперечными отростками исключительно. Своимъ дистальнымъ отдѣломъ (окостенѣвающимъ лишь у яйцеродныхъ, неполнозубыхъ и китообразныхъ) ребра или соприкасаются съ грудиной (*costae verae*), или съ дистальнымъ же отдѣломъ реберъ, лежащихъ впереди (*costae spuriae*), или же заканчиваются на брюшной поверхности тѣла свободно (*costae fluctuantes*). У китообразныхъ изъ 14—15 реберъ только первое доходитъ до грудины, а самыя заднія не причленяются и къ позвоночнику.

Число поясничныхъ позвонковъ, говоря вообще, стоитъ въ прямой зависимости отъ числа грудныхъ: чѣмъ больше послѣднихъ, тѣмъ меньше первыхъ

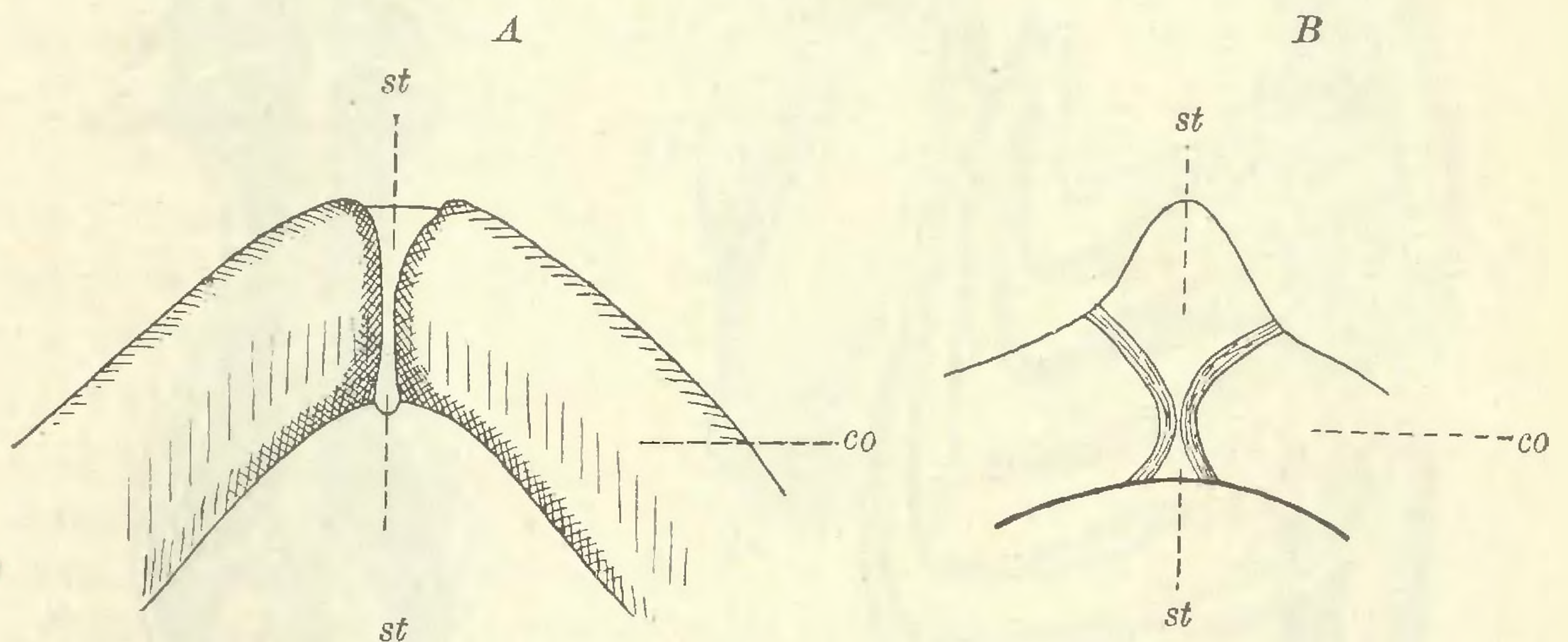


Рис. 196. Нижняя часть передняго пояса (*co*) акулъ: А—*Hexanchus griseus*; В—*Notidanus indicus*. Непарный хрящъ посрединѣ представляетъ *sternum*—*st*. По Уайту (White).

и наоборотъ. Въ крайнемъ случаѣ мы находимъ всего лишь два позвонка и, напротивъ, у одной изъ полуобезьянъ (*Steopos*) число ихъ 7—9. Поясничные позвонки выдаются своими мощно развитыми поперечными отростками, при чемъ въ составъ отростковъ перваго поясничнаго позвонка вошли и ребра, какъ это доказано для человѣка (Rosenberg, 1876). Въ составъ крестца у утконоса и нѣкоторыхъ сумчатыхъ входятъ всего два позвонка, какъ и у типичныхъ формъ *Sauropsida*, но обыкновенно 4 позвонка, рѣже 3 (хищники и нѣкоторые приматы), еще рѣже большее число—5—6. У неполнозубыхъ число крестцовыхъ позвонковъ возрастаетъ до 9—10. Происходитъ это вслѣдствіе включенія все большаго и большаго числа хвостовыхъ позвонковъ, сливающихся съ этими двумя первичными позвонками въ одну кость (*os sacrum*). Число хвостовыхъ позвонковъ особенно измѣнчиво и варьируетъ между тремя (орангъ) или 4—5 (другія безхвостыя обезьяны, человѣкъ) и 46 (*Manis macrura*). Форма ихъ, зависящая отъ большей или меньшей степени развитія различныхъ придатковъ, различна. Въ большинствѣ случаевъ они лишены не только поперечныхъ и

сочленовныхъ отростковъ, но даже и верхнихъ дугъ, а стало быть, и верхнихъ остистыхъ отростковъ; въ другихъ случаяхъ мы встрѣчаемся даже съ нижними дугами вмѣстѣ съ ихъ нижними остистыми отростками.

Что касается до человѣка, имѣющаго, какъ гдно изъ сказаннаго, хвостъ менѣе редуцированный, чѣмъ у оранга, то въ эмбриональномъ состояніи у человѣка наблюдается значительно большее число хвостовыхъ позвонковъ (до 9), но потомъ число это уменьшается вслѣдствіе сліянія.

Аномальные хвостовидные придатки, то мягкіе и содержащіе, по утверженію нѣкоторыхъ, будто-бы остатки хорды, то съ окостенѣніями, похожими на позвонки, а также и съ мышцами, далеко не всегда можно считать за атавистическое явленіе. Часто содержащіе позвонки придатки сидятъ не въ нижней, а въ верхней части крестца, и новѣйшіе изслѣдователи (Kohlbrugge, 1898; Зерновъ, 1901) приходятъ къ заключенію, что не было описано ни одного случая настоящаго типичнаго атавистическаго хвостовиднаго придатка у человѣка.

Г. Грудина.

Зачатокъ грудины (*sternum*) описанъ сначала Ратке, а потомъ и другими (Haswell, 1891; Parker, 1891) въ видѣ одного (рис. 196, А) или двухъ другъ за другомъ лежащихъ хрящей (рис. 196, В), залегающихъ между брюшными концами передняго пояса у акулъ¹⁾.

Выше было указано, что грудина образуется черезъ сліяніе брюшныхъ концовъ реберъ въ видѣ двухъ боковыхъ, потомъ соединяющихся въ одну, пластинокъ. Такой способъ эмбриональнаго развитія грудины, указывающій и на филогенетическій путь ея развитія, наблюдается у Амниота, но у амфибій, гдѣ ребра никогда не достигаютъ до брюшной стороны, ибо являются редуцированными, грудина появляется въ видѣ двухъ сначала отдѣльныхъ, а потомъ сливающихся хрящиковъ или даже сразу въ видѣ непарнаго хряща (у лягушки и тритона). У безхвостыхъ и немногихъ хвостатыхъ амфибій въ нее упираются съ боковъ и сверху коракоидные хрящи, вдающіеся въ боковыя, глубоко заходящія въ толщу грудиннаго хряща, углубленія, или фальцы (рис. 197).

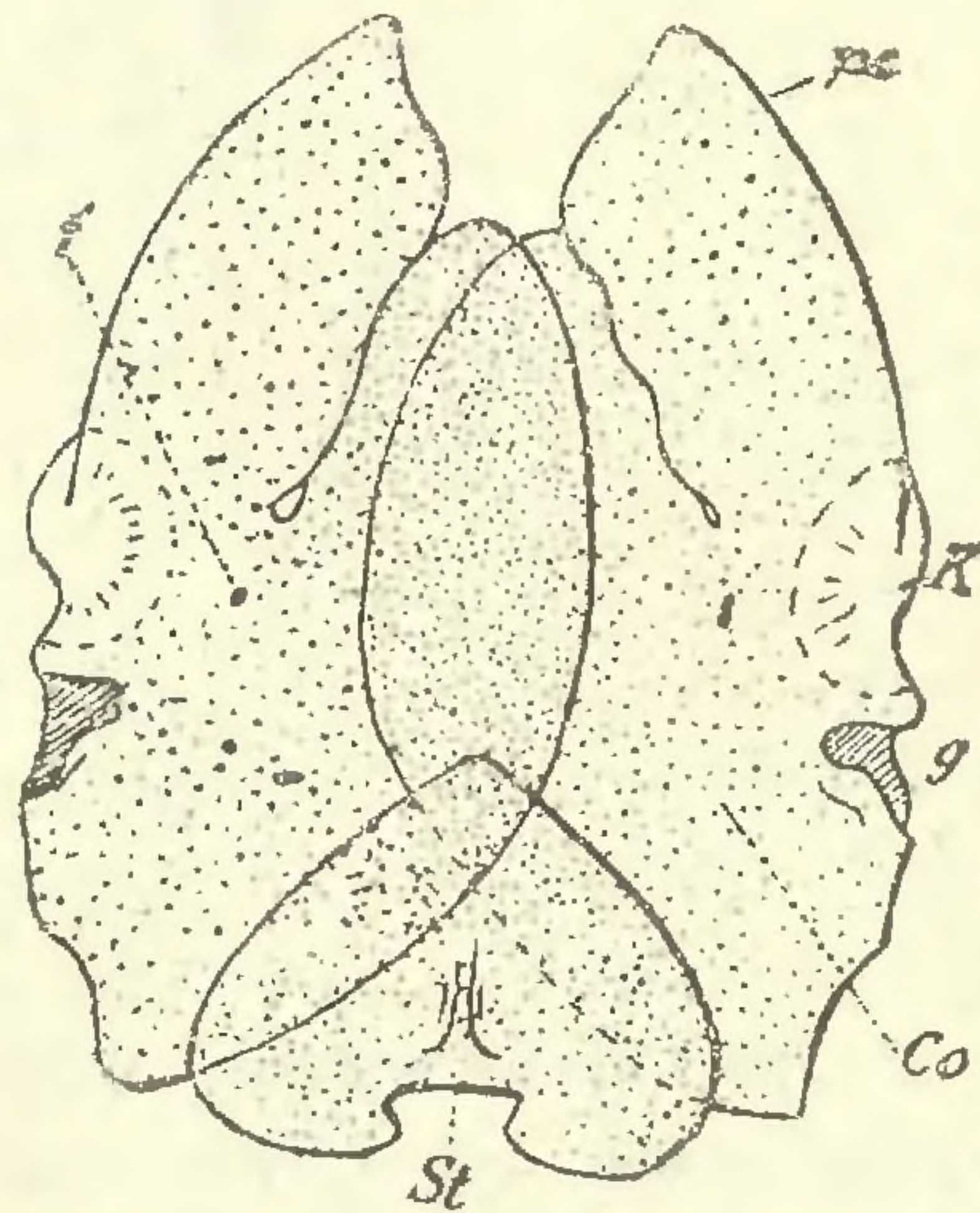


Рис. 197. Передній поясъ и грудина *Cryptobranchus japonicus*. Co—coracoideum; f—отверстіе въ немъ; g—сочленовная ямка; K—окостенѣніе; pc—procoracoideum; St—грудина. По Гегенбауру.

1) Что касается до описаннаго подъ названіемъ *sternum* будто-бы хрящевого образованія у костистыхъ, а именно карповыхъ, рыбъ, то оно представляетъ собой участокъ эластической соединительной ткани, соединяющей концы реберъ съ переднимъ и заднимъ поясомъ и отнюдь не имѣющій значенія *sternum* (von Baehr, 1906). Однако, при развитіи нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ, напр., *Gobius* (по Дерюгину, 1909), наблюдаются между внутренними концами элементовъ передняго пояса непарные хрящики, которые занимаютъ такое-же положеніе, какъ и предполагаемая грудина акулъ.

У другихъ безхвостыхъ амфибій концы коракондныхъ хрящей соприкасаются другъ съ другомъ, отбъсняя грудину назадъ, и въ ней появляется окостенѣнiе (рис. 198). Наконецъ, у нѣкоторыхъ Urodela (*Proteus*, *Amphiuma*) и у *Gymnophiona* грудина вовсе отсутствуетъ. У лягушки и нѣкоторыхъ другихъ *Anura* впереди сходящихся на срединной линiи элементовъ передняго пояса имѣется еще непарное, но залагающее въ видѣ пары хрящиковъ образование, частью остающееся хрящевымъ, частью окостенѣвающее—*prosternum* (рис. 198).

У рептилiй къ грудинѣ причленяются ребра и въ ней можно отличить двѣ части: переднюю (*mesosternum*) и заднюю (*metasternum*), которая несетъ у ящерицъ явственные слѣды происхожденiя черезъ слиянiе брюшныхъ концовъ

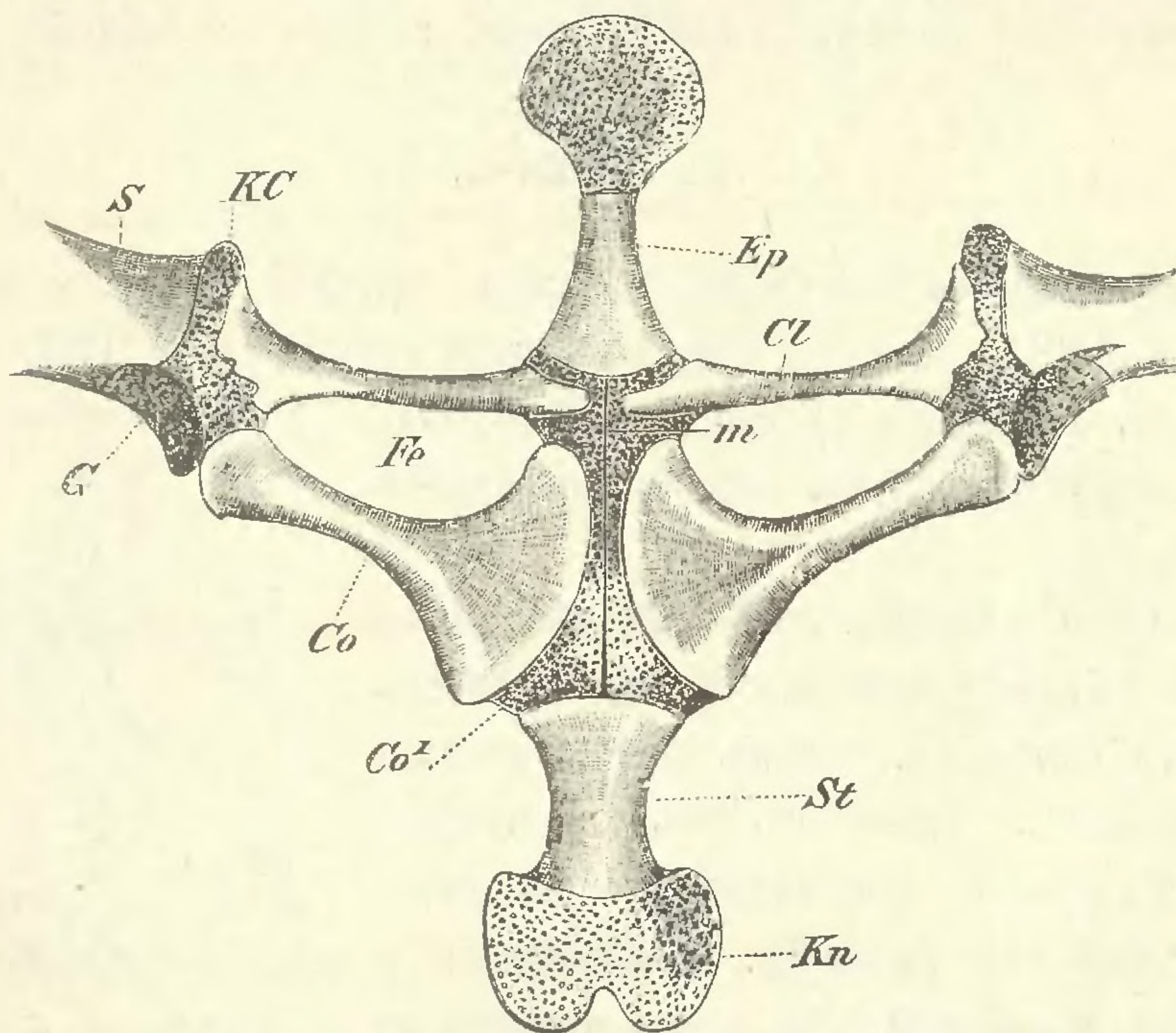


Рис. 198. Брюшной отдѣлъ плечевого пояса лягушки. *Co*—*coracoideum*; *Co*¹—*epicoracoideum*; *Cl*—ключица; *Ep*—*prosternum*; *Fe*—окошечко между *coracoideum* и *procoracoideum*; *G*—сочлеповная ямка для плечевой кости; *KC*—наружный конецъ хрящевого *procoracoideum*, прикрытаго ключицей; *Kn*—хрящевая часть грудины; *m*—хрящъ между *coracoideum* и *procoracoideum*; *S*—лопатка; *St*—костная часть грудины. Изъ Вадерсгейма.

реберъ (рис. 199 и 200). У черепахъ и змѣй грудина отсутствуетъ. Значительное измѣненiе претерпѣваетъ грудина у птицъ: у *Ratitae* она въ видѣ пластинки, принимающей концы реберъ, но у большинства *Carpinatae* она снабжена срединнымъ килемъ (*carina s. crista sterni*), или гребнемъ для прикрѣпленiя мышцъ крыла (рис. 195). Этотъ гребень появляется въ видѣ парнаго выроста грудины и возникъ въ интересахъ увеличенiя поверхности грудины для прикрѣпленiя усиленно развитыхъ мышцъ крыла. То обстоятельство, что гребень возникаетъ въ видѣ пары отростковъ, объясняетъ намъ случаи, когда между стѣнками его заключены части трахеи (см. главу IX). Очевидно боковые зачатки гребня при своемъ срастанiи охватываютъ трахею и обрастаютъ ее. Такой-же гребень наблюдается у летавшихъ ископаемыхъ рептилiй (*Pterog-*

sauria) и имѣется, какъ увидимъ, у летучихъ мышей. Съ другой стороны, этотъ гребень очень слабо выраженъ у нелетающихъ Carinatae, каковы ископаемая Hesperornis, вымершіе дронты, новозеландскій совинный попугай (Stringops) и др. На заднемъ краю грудины, какъ у Carinatae, такъ и Ratitae (Apteryx) могутъ быть выемки или окошки, затянутыя перепонкой (фонтанелью). Вся грудина птицъ представляетъ собой лишь *mesosternum* рептилій.

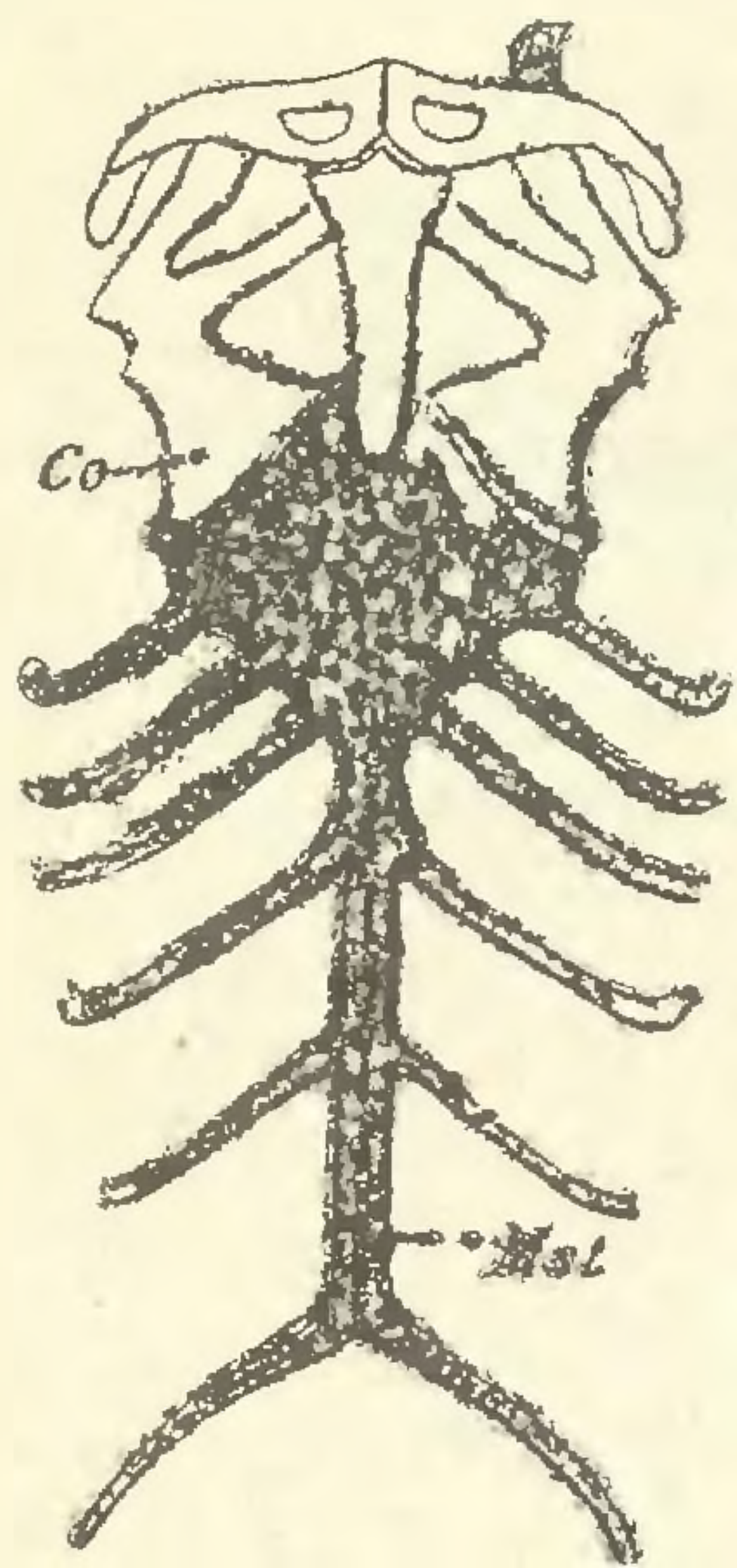


Рис. 199. Грудина и передній поясъ геккона (*Platydactylus*). *Cl*—*clavicula*; *Co*—*coracoideum*. Пунктиромъ обозначенъ хрящевой *mesosternum* и *metasternum* (*Mst*), а впереди грудины лежитъ костный *episternum*. Изъ Регенбаура.

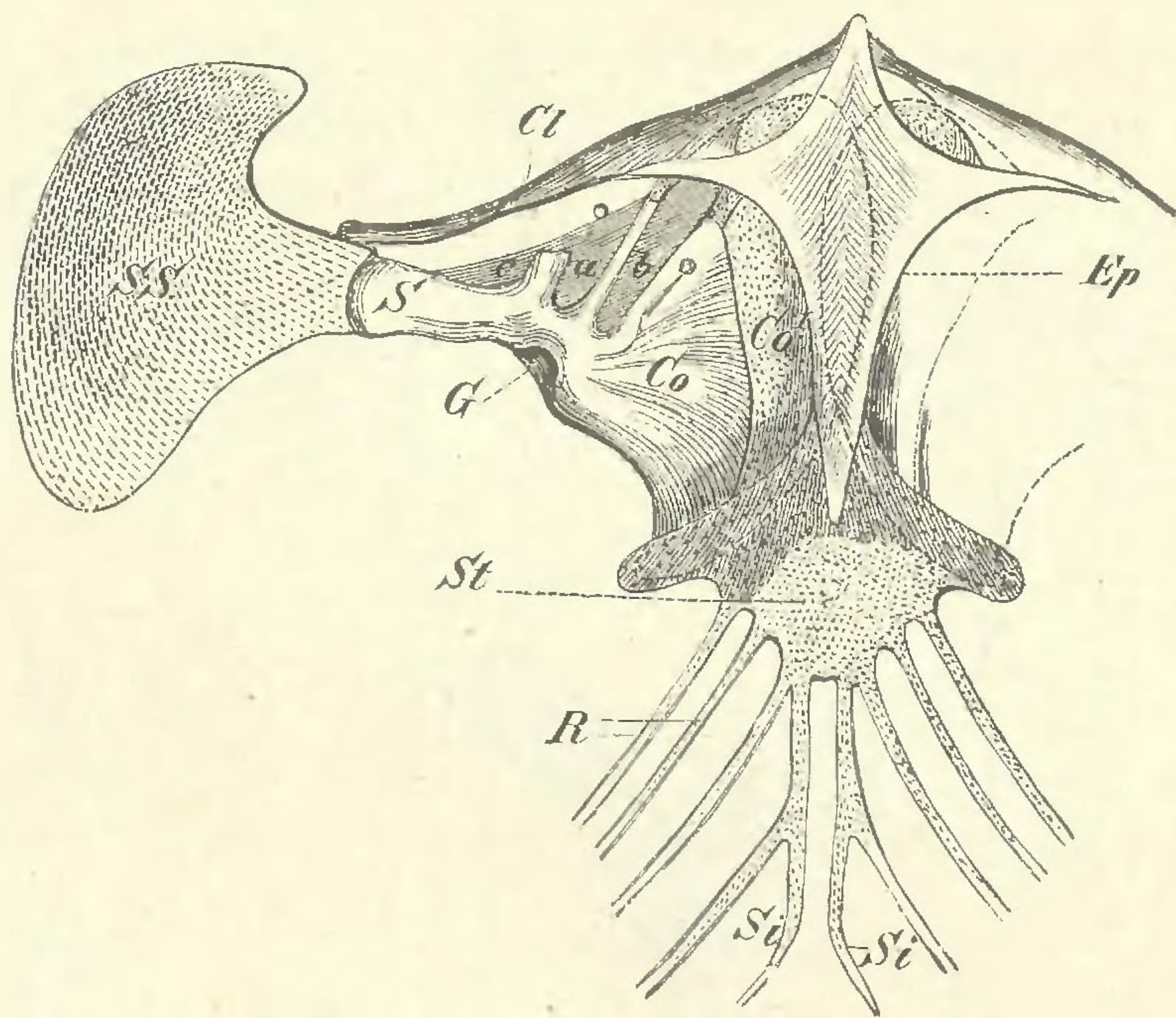


Рис. 200. Плечевой поясъ и грудина геккона (*Hemidactylus verrucosus*). *Cl*—*clavicula*; *Co*—*coracoideum*; *Co'*—*epicoracoideum*; *Ep*—*episternum*; *G*—сочленовная ямка для плечевой кости; *R*—ребра; *SS*—*suprascapulare*; *S*—*scapula*; *Si*—*metasternum*; *St*—*mesosternum*; *a, b, c*,—затянутыя перепонкой окошечки, изъ коихъ *b* отдѣляетъ тонкій *procoracoideum*. Изъ Видерсгейма.

У млекопитающихъ въ грудинѣ отличаютъ: передній участокъ, или рукоятку (*manubrium s. praesternum*), къ которой причленяются ключицы и одна пара реберъ; затѣмъ среднюю часть, или тѣло (*mesosternum*), обыкновенно подѣленное на сегменты прослойками хряща, оставшагося не окостенѣвшимъ; наконецъ, заднюю часть, или мечевидный отростокъ (*xiphisternum*), соответствующій *metasternum* рептилій и образующійся, подобно послѣднему, черезъ слияніе брюшныхъ концовъ заднихъ реберъ, а именно тѣхъ, которыя утратили свою связь съ грудиною (рис. 204).

Замѣчательно, что у нѣкоторыхъ летучихъ мышей на грудинѣ имѣется гребень, аналогичный таковому грудины птицъ и служащій также для прикрѣпленія летательныхъ мышцъ, но гребень этотъ подѣленъ на участки, какъ и сама грудина.

У яйцеродныхъ млекопитающихъ (*Monotremata*) имѣется еще окостенѣвшее *prosternum*, лежащее впереди грудины и имѣющее форму буквы Т (рис. 203). Къ отросткамъ его прилегаютъ ключицы. Такъ какъ *prosternum* млекопитающихъ хондрального происхожденія и притомъ, повидимому, образуется изъ трехъ зачатковъ: одного, обыкновенно непарнаго, срединнаго и пары боковыхъ, то сравнивать его съ накладнымъ надгрудничкомъ (*episternum*) рептилій (см. ниже), какъ это дѣлали раньше, нѣтъ оснований, но и сравнение

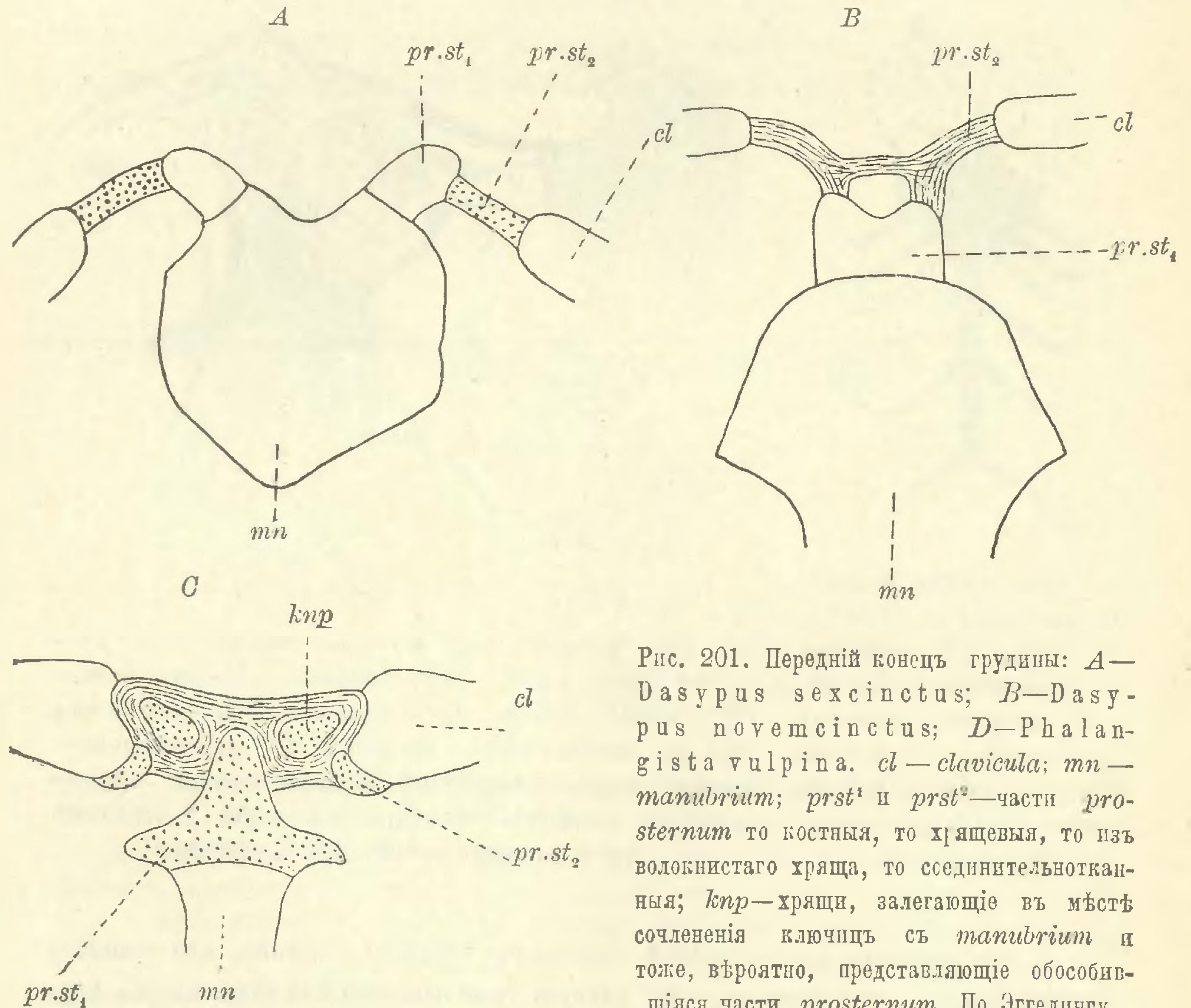


Рис. 201. Передній конецъ грудины: *A*—*Dasypus sexcinctus*; *B*—*Dasypus novemcinctus*; *D*—*Phalangerista vulpina*. *cl*—*clavicula*; *mn*—*manubrium*; *prst*¹ и *prst*²—части *prosternum* то костныя, то хрящевыя, то изъ волокнистаго хряща, то соединительнотканныя; *knp*—хрящи, залегающіе въ мѣстѣ сочлененія ключиць съ *manubrium* и тоже, вѣроятно, представляющіе обособившіяся части *prosternum*. По Эггелингу.

съ хрящевымъ *prosternum* амфибій тоже не вполне доказано. Въ составъ *manubrium* вышестоящихъ млекопитающихъ тоже можетъ входить, по крайней мѣрѣ, три хрящевыхъ элемента, которымъ различные изслѣдователи даютъ весьма различное значеніе. Позднѣйшіе изслѣдователи (Eggeling, 1904) принимаютъ, что наиболѣе примѣтныя отношенія представляютъ намъ между живородящими млекопитающими *E dentata*, а именно броненосцы (рис. 201, *A* и *B*), у которыхъ срединный, обыкновенно непарный рудиментъ, тоже является иногда парнымъ и притомъ окостенѣвшимъ (у *Dasypus sexcinctus*), а парныя хрящевыя части залегаютъ между этими косточками и концами ключиць. У мо-

лодых сумчатыхъ тоже можно отличить три хрящевыхъ элемента (рис. 201, *C*), которые у взрослыхъ могутъ окостенѣвать и прирастать къ *manubrium* (рис. 202, *A*). Эти элементы у высшихъ млекопитающихъ или входятъ въ составъ *manubrium*, или представлены рудиментарными хрящиками. Непарный срединный элементъ у человека представленъ парой впереди грудины лежащихъ небольшихъ косточекъ (*ossa suprasternalia*), а парные боковые элементы—хрящиками, залегающими въ сочлененіи ключицъ съ грудиной и особенно сильно развитыми у зародышей грызуновъ (рис. 202, *B*).

Относительно происхожденія срединнаго и боковыхъ зачатковъ предполагаютъ, что какъ первый, такъ и вторые отдѣляются отъ внутреннихъ концовъ ключицъ, которыя у млекопитающихъ принадлежатъ къ костямъ смѣшаннаго происхожденія и обращенные внутрь концы ихъ развиваются хондрально.

Кромѣ того у нѣкоторыхъ млекопитающихъ въ составъ *manubrium* входятъ части, соотвѣтствующія брюшнымъ концамъ нѣкогда существовавшихъ шейныхъ реберъ (Eggeling, 1905), что согласуется съ представленіемъ о гру-

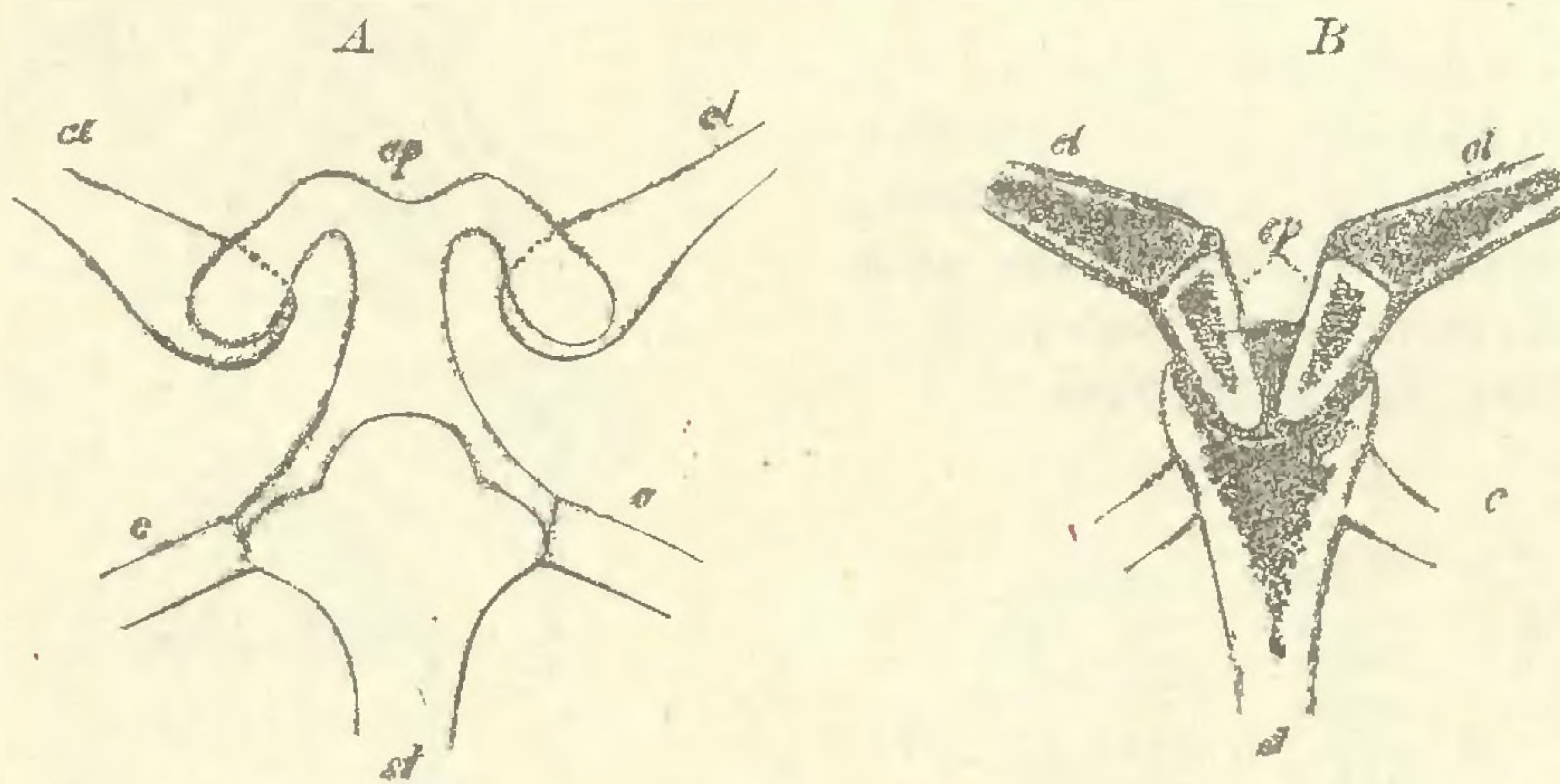


Рис. 202. Срединная часть передняго пояса: *A* — опоссума (*Didelphys*). *B* — хомяка (*Cricetus vulgaris*). *c*—первая пара реберъ; *cl*—ключицы; *ep*—элементы *prosternum*; *st*—грудина. Изъ Гегенбаура.

динѣ, какъ объ органѣ, образованномъ черезъ сліяніе брюшныхъ концовъ реберъ вообще. Въ общемъ, вопросъ этотъ далекъ отъ окончательнаго выясненія.

Г. Надгрудинникъ.

У нѣкоторыхъ ганоидныхъ рыбъ позади нижней челюсти можно отличить одно (*Amia*) или два (*Crossopterygii*) кожныхъ окостенѣнія. Точно также у *Stegocerhala* имѣется непарное окостенѣніе, къ которому примыкаютъ ключицы (рис. 205). Это окостенѣніе и представляетъ собой **надгрудинникъ** (*episternum*).

Въ формѣ непарнаго, иногда въ видѣ буквы Т, окостенѣнія, развивающагося непосредственно изъ соединительной ткани и не имѣющаго предшествующей хрящевой стадіи, является надгрудинникъ ящерицъ (рис. 200) и кро-

кодиловъ (рис. 206). Его нѣтъ у хамелеоновъ, мѣдьяницъ (*Anguis*), змѣй и птицъ, а у черепахъ, какъ мы видѣли, можетъ быть, онъ представленъ одной изъ костей брюшного щита (*endoplastron*) (стр. 75).

Та часть, которая у млекопитающихъ описывалась какъ *episternum*, уже описана выше подъ именемъ *prosternum* и, какъ мы видѣли, съ настоящимъ

episternum не можетъ быть сравниваема. Позади грудины у крокодиловъ, *Hatteria*, а также нѣкоторыхъ *Dinosauria*, имѣются такъ называемыя брюшныя ребра, или точнѣе *parasternum*, ибо съ настоящими ребрами они ничего общаго

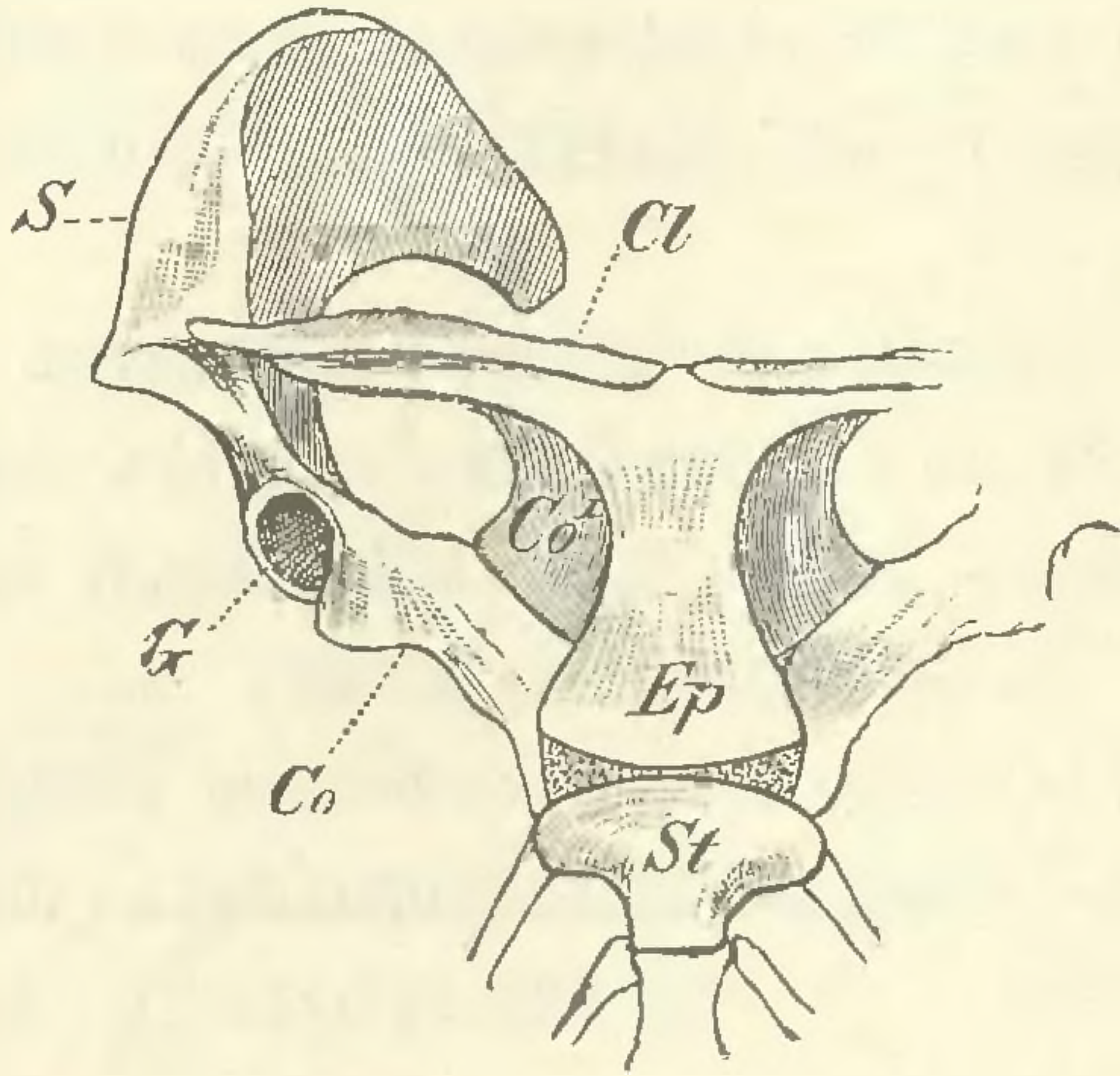


Рис. 203. Плечевой поясъ утконоса (*Ornithorhynchus*). *Cl* — ключица; *Co* — *coracoideum*; *Co'* — *epicoracoideum*; *Ep* — *prosternum*; *G* — сочленовная ямка для плечевой кости; *S* — лопатка; *St* — грудина. Изъ Видерсгейма.

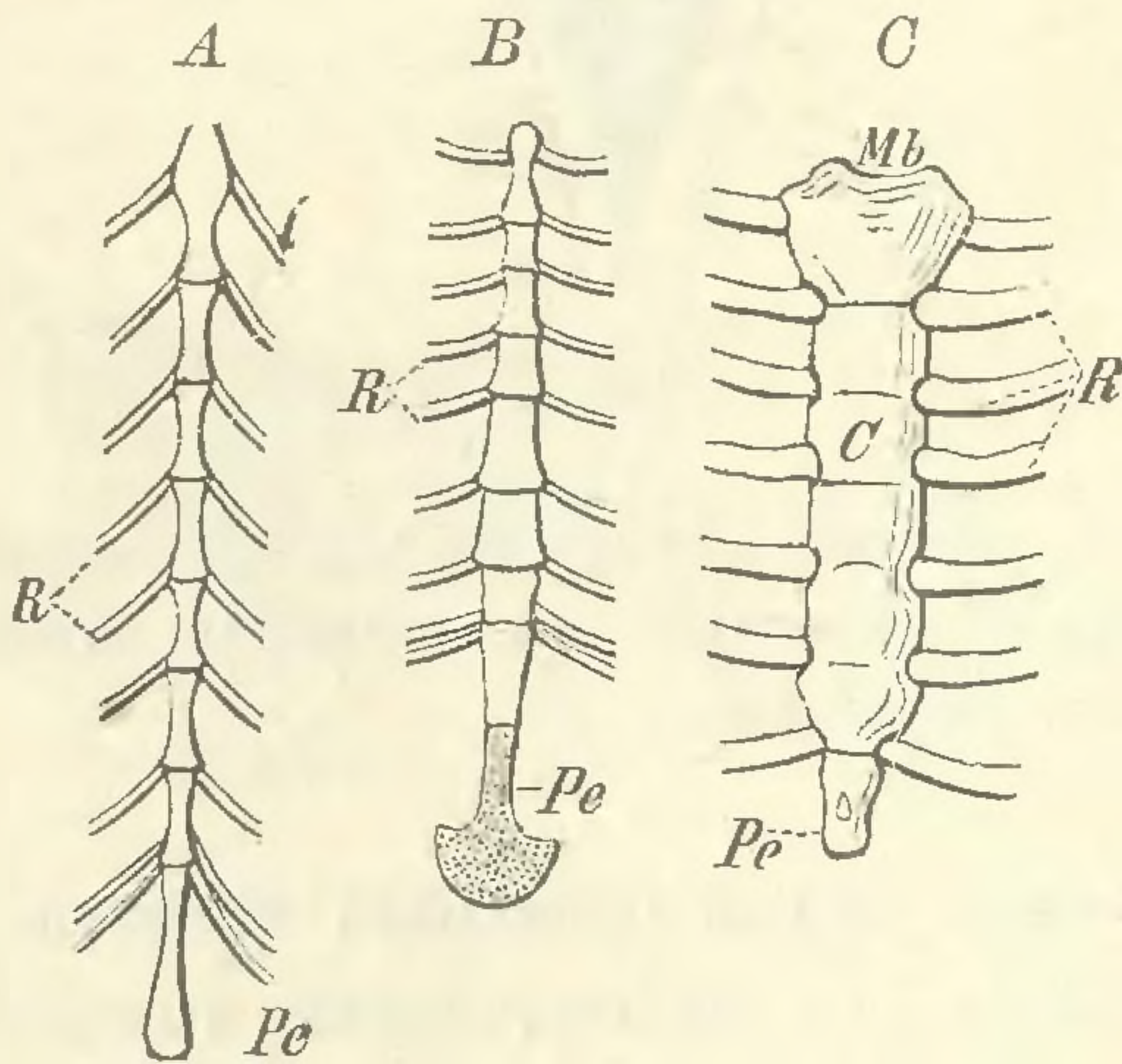


Рис. 204. Грудная кость: *A* — лисицы, *B* — моржа, *C* — человѣка. *C* — тѣло грудной кости; *Mb* — рукоятка; *Pe* — мечевидный отростокъ; *R* — ребра.

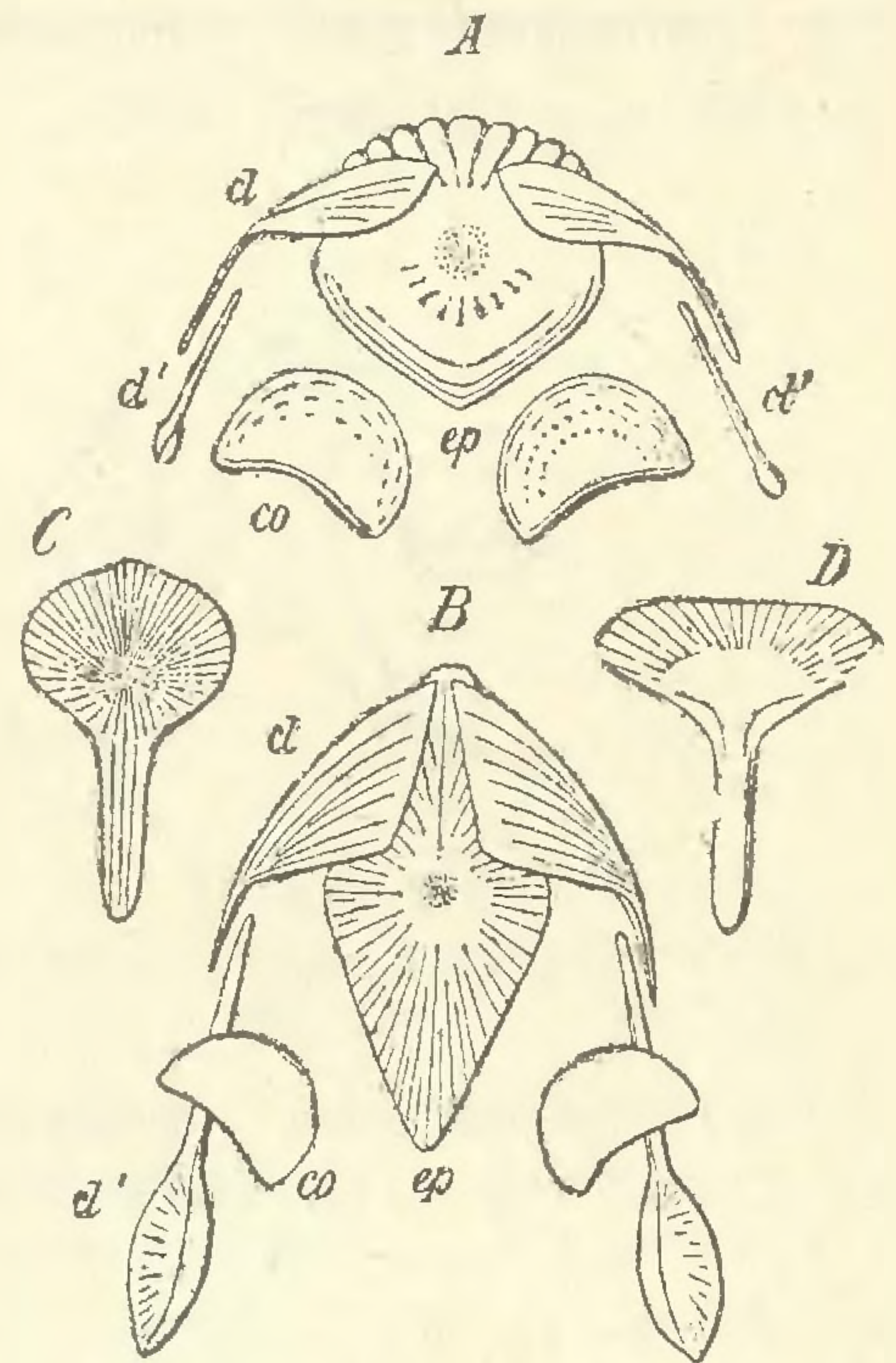


Рис. 205. Плечевой поясъ *Stegoccephala*: *A* — *Branchiosaurus*; *B* — *Archegosaurus*; *C* — *Discosaurus*; *D* — *Hylonomus*. *ep* — *episternum*; *cl'* — *cleithrum* (см. ниже); *cl* — *clavicula*; *co* — *coracoideum*. По Крелнеру изъ Гегенбаура.

не имѣютъ (рис. 206 и 207). Это кожныя окостенѣнія, лишь видѣдрившіяся въ сухожилія брюшныхъ мышцъ, но эмбриологически возникающія, какъ кожныя кости (*Voeltzkow* и *Döderlein*, 1901), и только потому приходящія въ связь съ мышцами. Генетически, какъ мы видѣли (стр. 73), ихъ можно связать съ брюшными кожными окостенѣніями *Stegoccephala*, тѣмъ болѣе, что у зародыша *Hatteria* каждое брюшное ребро, подобно упомянутымъ окостенѣ-

ніямъ *Stegocerphala*, состоитъ изъ ряда отдѣльныхъ, послѣ сливающихся вмѣстѣ косточекъ (Howes и Swinnerton, 1901).

У крокодиловъ эти ребра лежатъ по одному на каждую метамеру и ребра правой половины независимы отъ лѣвой, а у *Hatteria* на каждое настоящее ребро приходится два брюшныхъ, и ребра правой и лѣвой стороны каждой пары соединены посредствомъ срединной непарной пластинки, образующей направленный впередъ выступъ.



Рис. 206. Скелетъ брюшной стороны аллигатора. *E*—*episternum*; *Co*—*coracoidium*; *S*—*mesosternum*; *S'*—*metasternum*; *c*—ребра; *a*, *b*—брюшныя ребра (*parasternum*); *p*—*pubicum*; *is*—*ischium*. Изъ Гегенбаура.

Н. Конечности и ихъ пояса.

У рыбъ мы отличаемъ: парные и непарные плавники. Къ числу непар-

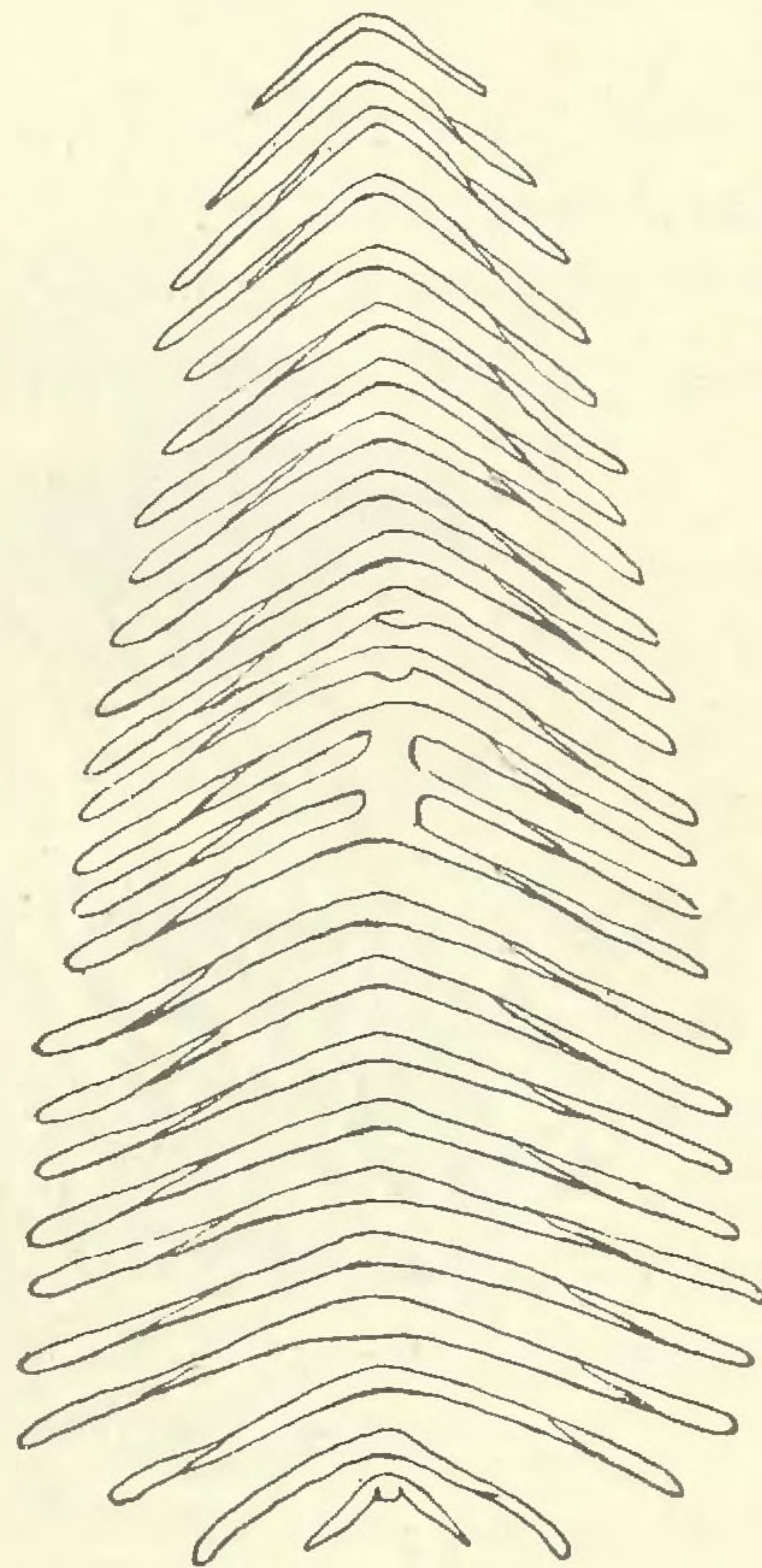


Рис. 207. *A*—брюшныя ребра *Hatteria*. По Гюнтеру.

ныхъ относятся: спинной, часто подѣленный на два плавника—передній и задній, хвостовой и расположенный позади задняго прохода — заднепроходный или анальный (рис. 208). Непарные плавники представляютъ собой результатъ расчлененія одной сплошной кожной складки, которая тянулась по спинѣ, загибалась на мѣстѣ образованія хвостоваго плавня и доходила по брюшной сторонѣ до анальнаго отверстія. Въ видѣ непрерывной складки эктодермической части покрововъ они залагаются въ эмбриональномъ состояніи, и у круглоротыхъ дѣленіе этой складки на отдѣлы только слегка намѣчено. Эта форма непарнаго плавника всего

ближе къ таковой ланцетника. Въ этой складкѣ, послѣ раздѣленія ея на отдѣльные плавники, образуется хрящевой или костный скелетъ. Скелетъ этотъ въ основной части плавника состоитъ изъ поддерживающихъ палочкообразныхъ частей, вклинивающихся между остистыми отростками и съ ними соединенныхъ связками.

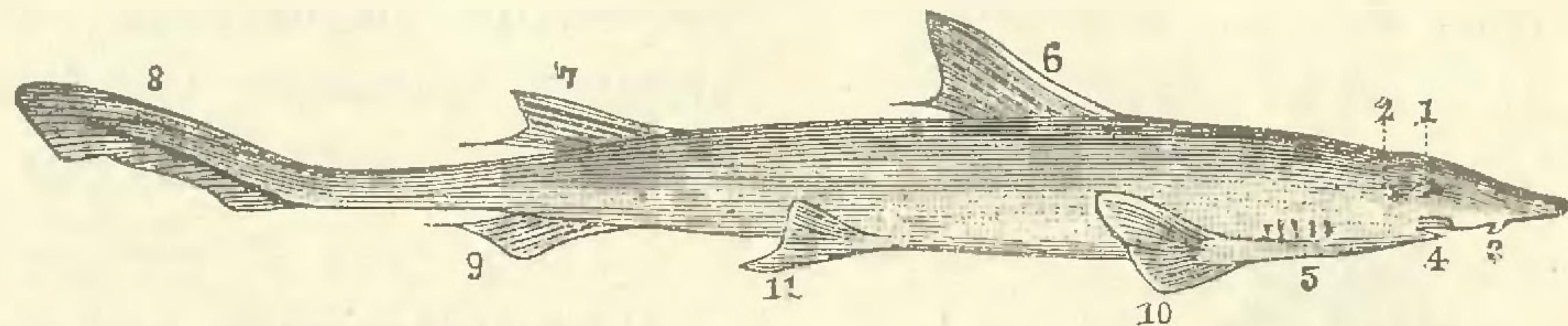


Рис. 208. Акула *Mustelus laevis*. 1—глазъ; 2—брызгальце; 3—носовое, 4—ротовое, 5—жаберныя отверстія; 6—передній, 7—задній спинной плавникъ; 8—хвостовой плавникъ; 9—анальный плавникъ; 10, 11—парные грудной и брюшчой плавники. Изъ Лудвига.

Генетически эти элементы (*Flosseträger*) представляютъ собой обособившіяся части остистыхъ отростковъ, что хорошо видно у двудышащихъ рыбъ, у которыхъ эти элементы являются расчлененными на два участка: базальный и периферическій (*Fürbringer*, 1904). Въ периферической части плавниковъ залегаютъ такъ назы-

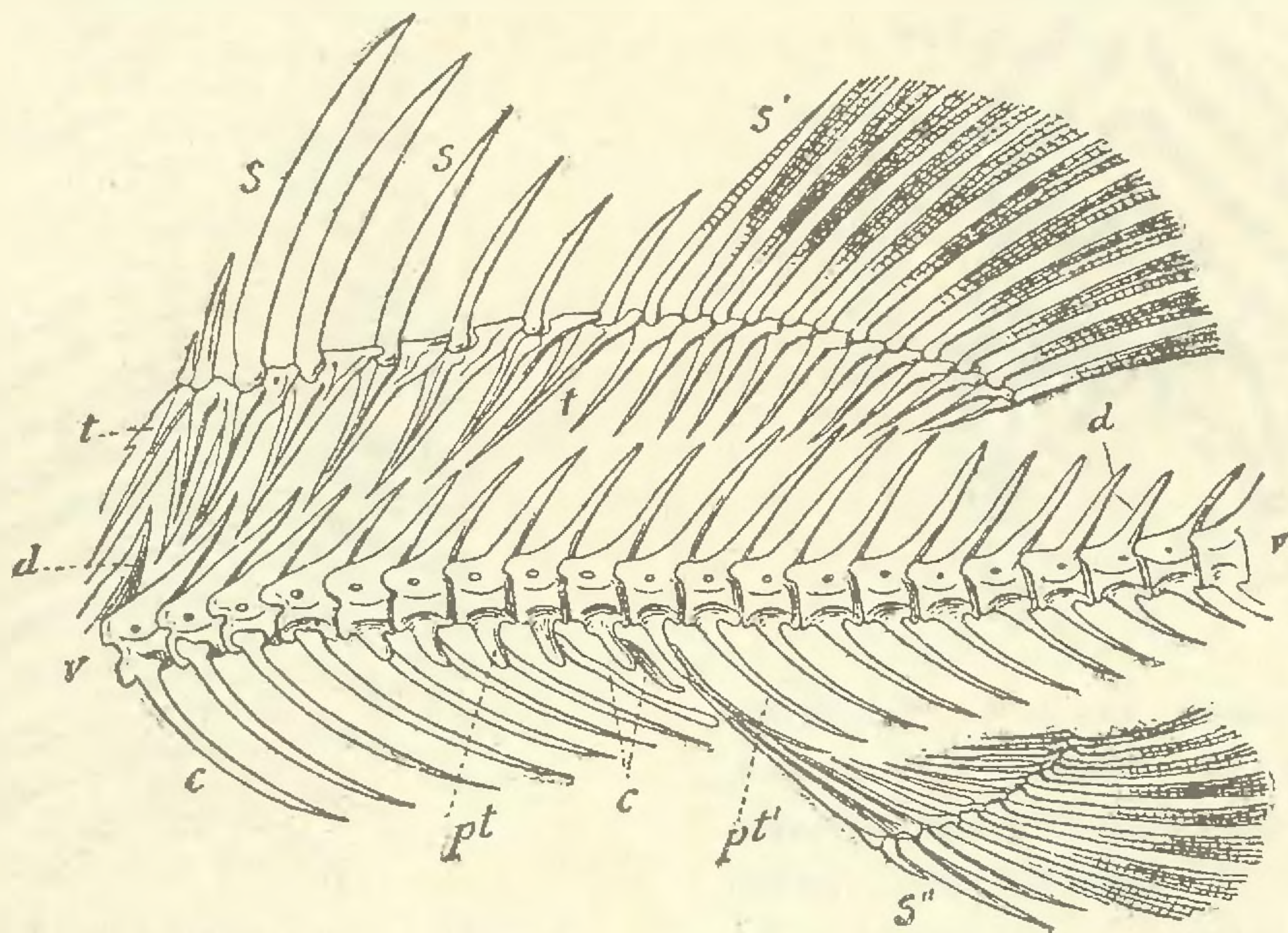


Рис. 209. Часть позвоночника и скелетъ непарныхъ плавней (спинного и анального) *Lates piloticus*. c—ребра; d—остистые отростки; pt—боковые отростки; pt'—нижнія дуги; s—твердые плавниковые лучи спинного плавника; s'—мягкіе лучи его; s''—твердые лучи анального плавника; t—элементы, поддерживающіе лучи; v—позвонки. По Агассицу изъ Гегенбаура.

ваемые роговыя нити (*actinotrichia*) (у селакій, двудышащихъ и нѣкоторыхъ ганойдовъ) или же костные лучи кожного происхожденія (высшіе ганойды и костистыя) (рис. 209). Упомянутыя роговыя нити образуются на границѣ между эктодермой и мезодермой черезъ слияніе зернышекъ, залагающихся въ отросткахъ мезодермическихъ клѣтокъ. Вещество нитей (эластоидинъ) сходно

съ веществомъ эластическихъ соединительно-тканныхъ волоконъ, и лишь иногда (у *Ceratodus*) онѣ содержатъ въ толщѣ свои развѣтвленные клѣтки (Goodrich, 1904). Образующіеся въ плавникахъ костные лучи соединительно-тканнаго происхожденія замѣщаютъ собой роговые лучи, появляющіеся все таки при развитіи у костистыхъ рыбъ и даже иногда сохраняющіеся въ теченіи всей жизни (Ziegler, 1908), и называются плавниковыми лучами (*Flossenstrahlen*). Каждый плавниковый лучъ при развитіи складывается изъ двухъ половинъ: правой и лѣвой. Было высказано предположеніе, что плавниковые лучи представляютъ собой видоизмѣненные кожные чушуй (Goodrich, 1904). Лучи эти могутъ быть цѣльными и твердыми, или-же, будучи составленными изъ отдѣльныхъ косточекъ и часто дихотомически развѣтвленными, являются мягкими и гибкими. Пре-

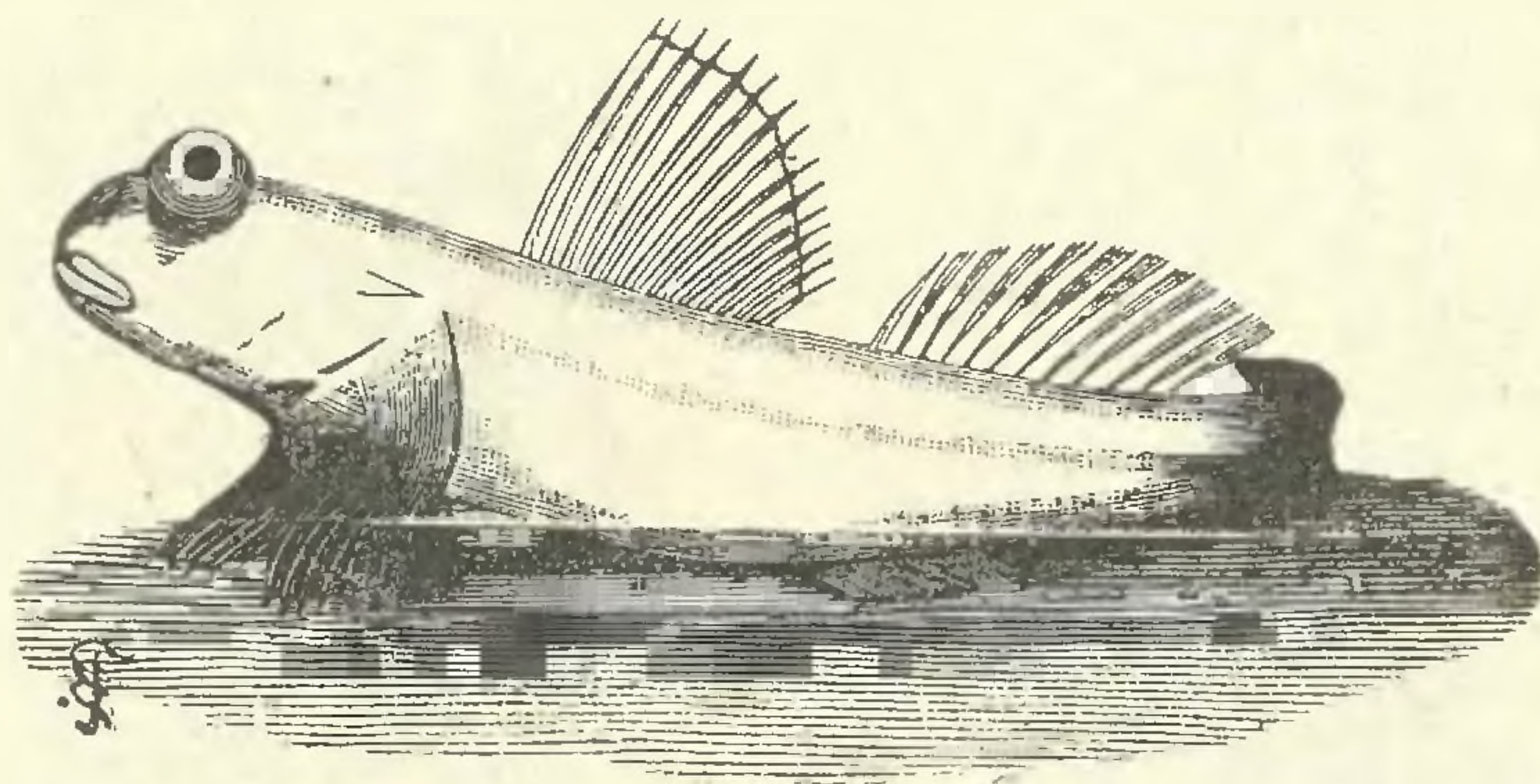


Рис. 210. *Periorphthalmus kolreuteri*. Изъ Лудвига.

обладаніе твердыхъ лучей въ передней части спинныхъ плавниковъ свойственно многимъ морскимъ рыбамъ (*Acanthopterygii*); преобладаніе мягкихъ (хотя бы и съ однимъ твердымъ впереди) свойственно по большей части прѣсноводнымъ рыбамъ (*Malacopterygii*). Въ заднемъ спинномъ плавникѣ, обособленномъ у нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ, въ особенности у лососевыхъ (*Salmonidae*), сохраняются роговые лучи. Главная роль при движеніи рыбъ въ горизонтальной плоскости принадлежитъ хвостовому плавнику.

Непарные плавники сохранились у нѣкоторыхъ амфибій, живущихъ въ водѣ, или появляются у нихъ въ брачный періодъ, какъ напр., у тритоновъ, и почти у всѣхъ амфибій имѣются въ личиночномъ состояніи, но никогда не имѣютъ скелетной опоры. Вѣроятно, непарные спинные плавники были свойственны и ископаемымъ воднымъ рептиліямъ, какъ свойственъ спинной плавникъ единственной морской ящерицѣ (*Amblyrhynchus cristatus*) и какъ свойственны спинные плавники китообразнымъ. У ихтиозавровъ былъ вертикальный хвостовой плавникъ, тогда какъ у китообразныхъ и сиреновыхъ хвостъ отороченъ горизонтальнымъ плавникомъ. Однако, весьма вѣроятно, что не только горизонтальные, но и вертикальные плавники у *Amniota* являются образованиями вновь прибрѣтенными, не имѣющими прямого отношенія къ плавникамъ рыбъ и амфибій. Тѣмъ болѣе, что похожіе на плавники спинные гребни встрѣчаются у нѣкоторыхъ наземныхъ ящерицъ (*Iguana*, *Basiliscus* и др.), а у этихъ формъ вторичный характеръ этихъ образований стоитъ внѣ сомнѣнія.

Кромѣ этихъ непарныхъ плавниковъ у рыбъ имѣются еще двѣ пары парныхъ, построенныхъ по тому же типу: передняя или грудная пара и задняя или

брюшная (рис. 208). Подобно непарнымъ, они заключаютъ въ себѣ хрящевые или костные лучи первого и второго порядка и могутъ имѣть въ своей периферической части роговыя нити или костные плавниковые лучи кожного происхожденія. Иногда, впрочемъ, брюшная пара можетъ перемѣщаться и лежать даже впереди грудной, но иннервация и строеніе скелетныхъ частей показываетъ, что мы имѣемъ дѣло съ простымъ смѣщеніемъ органа безъ нарушенія его анатомическихъ отношеній. Эти парные плавники вполне гомологичны передней и задней парѣ конечностей прочихъ позвоночныхъ. Отличіе конечностей послѣднихъ состоитъ, во-первыхъ, въ томъ, что онѣ являются въ громадномъ большинствѣ случаевъ пятипалыми или представляютъ лишь модификацію пятипалаго типа,

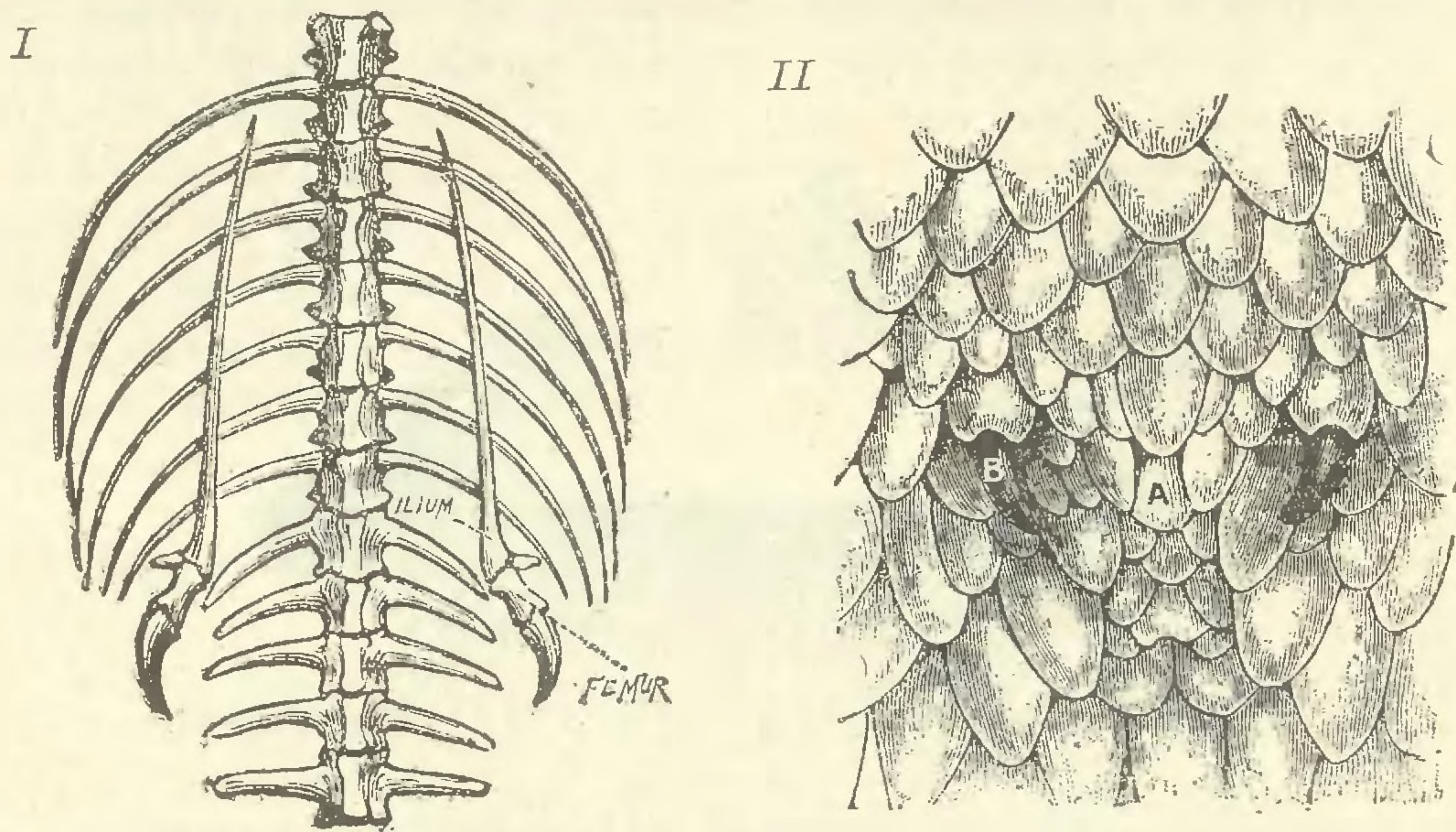


Рис. 211. I—скелетъ заднихъ конечностей питона (*Python*), состоящій изъ подвздошной кости (*ilium*), бедренной (*femur*) и косточки, несущей коготь (*p*); II—конечности питона снаружи; A—задній проходъ; B—коготки. Изъ Роменса.

образовавшуюся путемъ редукціи отдѣльныхъ пальцевъ. Это настолько характерно, что всѣхъ позвоночныхъ, кромѣ рыбъ, предлагали соединить въ группу *Pentadactyloidea*, т.-е. пятипалыхъ, или *Dactyloroda*, т.-е. ногопалыхъ. Во-вторыхъ, конечность этой формы построена по типу сложнаго рычага, тогда какъ у рыбъ въ большинствѣ случаевъ имѣемъ въ конечности простой гнбкій рычагъ, подвижно причлененный къ тѣлу, и только у рыбъ, ползающихъ по дну или выходящихъ на сушу, замѣтна наклонность къ превращенію этого рычага въ сложный, какъ это видимъ въ сем. *Pediculati* (*Lophius*, *Malthe*), а также у *Periophthalmus* (рис. 210) и др. Замѣчательно, что у этихъ рыбъ наблюдается нѣкоторая аналогія въ строеніи скелета конечности съ пятипалой (Дерюгинъ, 1909).

Плавникообразная форма рыбьей конечности носить названіе *ichthyopterygium*, а пятипалаая конечность прочихъ позвоночныхъ—*chiropterygium*.

Очевидно, что измѣненіе формы конечностей произошло въ тѣсной связи съ переходомъ отъ воднаго образа жизни къ наземному.

Четыре конечности являются типичнымъ числомъ для всѣхъ позвоночныхъ, и доселѣ мы не знаемъ исключеній. Правда, мы встрѣчаемъ формы съ одной передней парой конечностей, какъ, напр., *Salamoichthys* изъ ганондовъ и группа *Arodes* изъ костистыхъ, *Siren* изъ амфибій, *Chirotes* изъ ящерицъ, *Cetacea* и *Sirenia* изъ млекопитающихъ; или формы съ одной задней парой, какъ *Pythonidae* и *Tortricidae* изъ змѣй, *Pygopus* и *Pseudopus* изъ ящерицъ, киви (*Apteryx*) и вымершя моа (*Dinornis*) изъ птицъ (при чемъ первый сохранилъ подъ кожей скелетъ крыла, а нѣкоторые виды моа—не имѣли и его); или, наконецъ, формы безъ конечностей, какъ круглоротыя и *Muraena* изъ рыбъ, *Gymnophiona* изъ амфибій, большинство змѣй, нѣкоторыя ящерицы (*Anguis*, *Ophisaurus*, *Amphisbaenidae*). Но всѣ подобныя формы возникли вслѣдствіе исчезновенія конечностей. Это доказывается или нахожденіемъ въ тѣлѣ рудиментарныхъ скелетныхъ частей (рис. 211), или присутствіемъ слабо развитыхъ конечностей у родственныхъ формъ, или появленіемъ провизорныхъ зачатковъ конечностей въ зародышевомъ состояніи (рис. 212), какъ это имѣетъ мѣсто у *Gymnophiona* (Sarasin, 1884—6) и *Cetacea* (Kökenenthal, 1893; Goldberg, 1899). Сомнѣніе могутъ возбуждать лишь однѣ круглоротыя рыбы, относительно которыхъ возможно еще допустить, что у нихъ обособленныхъ парныхъ плавниковъ не было и ранѣе. Скелетныя части какъ парныхъ плавниковъ, такъ и конечностей пятипалыхъ формъ прицлѣняются обыкновенно къ особымъ скелетнымъ образованиямъ, называемымъ поясами конечностей и наиболее полно представленнымъ у высшихъ формъ, тогда какъ у рыбъ задній поясъ можетъ вовсе отсутствовать даже при наличности задней пары конечностей.

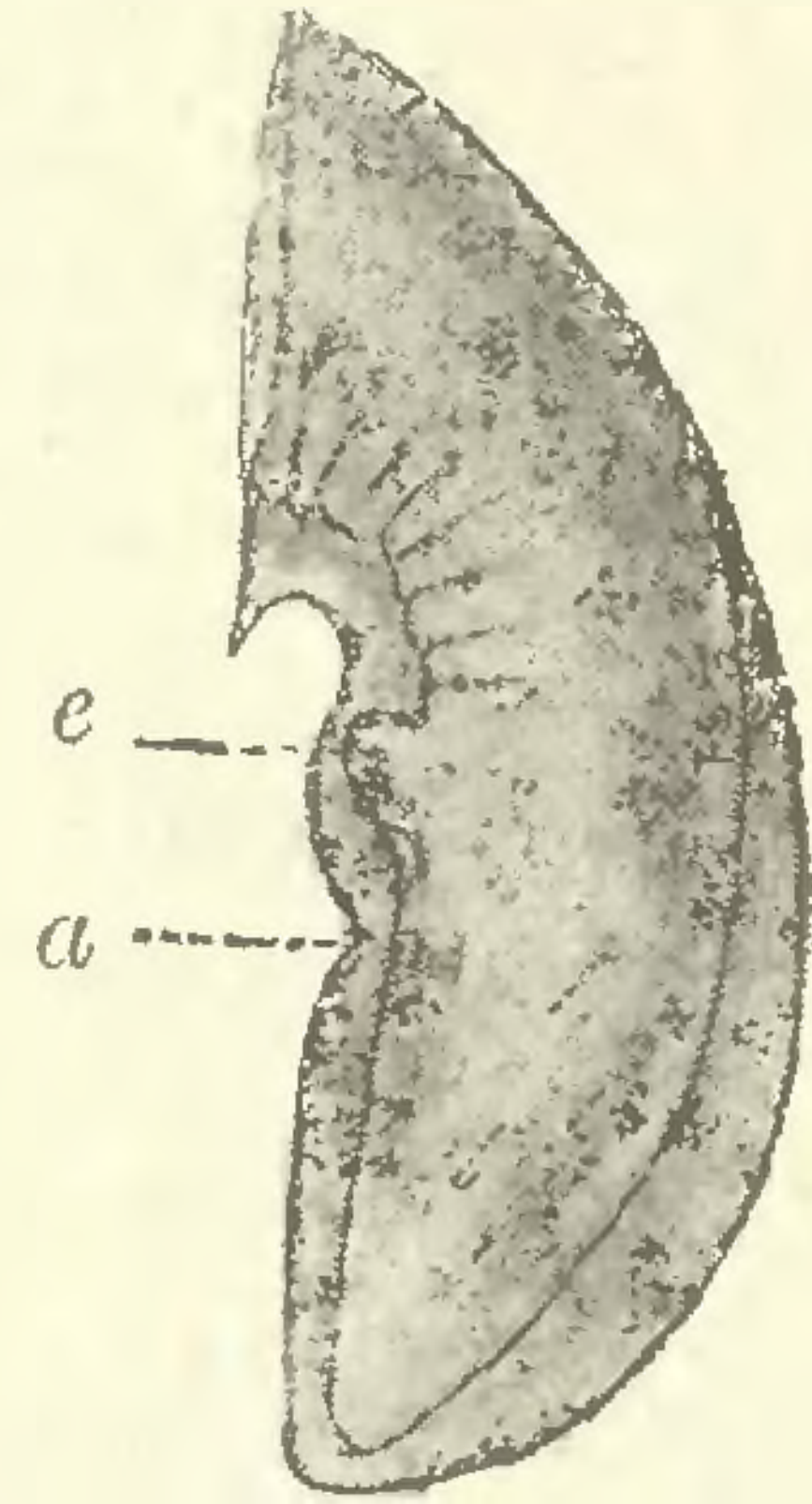


Рис. 212. Задній конецъ зародыша безногой амфибій *Ichthyophis glutinosus* съ кожистой складкой, оторачивающей хвостъ, заднимъ проходомъ (а) и провизорнымъ зачаткомъ конечностей (е). По бр. Саразень изъ Циглера.

Въ пятипалой конечности мы отличаемъ слѣдующія кости (рис. 217).

Stylopodium		
Въ передней:	первое колѣно рычага—	въ задней:
<i>humerus</i>	плечо или бедро	<i>femur</i>
(плечевая)		(бедреная)
Zeugopodium		
	второе колѣно рычага—	
	предплечье или голень	
<i>radius — ulna</i>		<i>tibia — fibula</i>
(лучевая — локтевая)	Propodium et metapodium	(большая—малая берцовыя)

Autopodium

кисть или ступня

<i>radiale</i>	<i>ulnare</i>	} Basipodium s. Mesopodium	} <i>tibiale</i> <i>fibulare</i>		
<i>intermedium</i>				} первый рядъ костей <i>car-</i> <i>pus</i> (запястья) и <i>tarsus</i> (плюсны)	
<i>centrale 1</i>					} <i>intermedium</i>
<i>centrale 2</i>					
1, 2, 3, 4, 5 кости		} 1, 2, 3, 4, 5 кости			
<i>carpalia distalia</i>			} <i>tarsalia distalia</i>		
				} Acropodium	
					} <i>I, II, III, IV и V</i> кости
<i>I, II, III, IV и V</i> кости		} <i>metatarsalia</i>			
<i>metacarpalia</i>			} <i>Actinalia s. metacar-</i> <i>pus</i> (пястье) и <i>metatar-</i> <i>sus</i> (предплюсна)		
				} <i>Epactinalia</i>	
<i>phalanges digitorum</i>					} фаланги или суставы пальцевъ ¹⁾
		} <i>phalanges digitorum</i>			
			}		
				}	

Обратимся къ общимъ вопросамъ, связаннымъ съ изученіемъ конечностей, или къ такъ называемой **теоріи конечностей**. Въ связи съ строеніемъ конечностей, сравнительной анатоміи приходится рѣшать два вопроса: во-первыхъ, вопросъ о происхожденіи конечностей позвоночныхъ; во-вторыхъ, вопросъ о переходѣ многолучевого плавника къ пятипалой конечности. Для рѣшенія этихъ вопросовъ предложено было двѣ гипотезы. Одна изъ нихъ принадлежитъ Гегенбауру и поддерживается Семономъ, Браусомъ и др., а другая разработана цѣлымъ рядомъ изслѣдованій (Tascher, Mivart, Balfour, Dohrn, Rabl, Wiedersheim). Теорія Гегенбаура беретъ за исходный пунктъ сравненіе жабернаго скелета селакій съ конечностями въ ихъ самой первоначальной формѣ. Жаберный скелетъ селакій состоитъ изъ ряда хрящевыхъ дугъ, усаженныхъ хрящевыми лучами. Представимъ себѣ, что одинъ лучъ получилъ преобладающее развитіе и что другіе лучи стали вырастать уже на немъ, а не на дугѣ. Такимъ образомъ мы получимъ жаберную дугу съ главнымъ лучемъ, на которомъ съ обѣихъ сторонъ сидятъ меньшіе лучи. Представимъ себѣ далѣе, что жаберная дуга передвинулась немного кзади, и мы получимъ поясъ конечности, причемъ главный лучъ будетъ представлять самую конечность. Такой прототипъ конечности, или архинтергій (*archipterygium*), въ видѣ главнаго луча (*basale*) съ сидящими на немъ съ обѣихъ сторонъ вторичными лучами мы имѣемъ, по мнѣнію Гегенбаура, отчасти въ плавникѣ *Ceratodus* (рис. 216) изъ двудышащихъ рыбъ, у котораго *basale* расчленено на сегменты

¹⁾ Въ русской номенклатурѣ этихъ частей существуетъ большая путаница. Нѣкоторые запястье приведенной номенклатуры называютъ—пястемъ, а пястье—предпястемъ. Другіе плюсну именуютъ заплюсвой, а предплюсну—плюсней. Поэтому мы будемъ держаться латинской номенклатуры.

и несетъ два ряда боковыхъ лучей (рис. 213). Плавникъ селахий съ вторичными лучами, сидящими только съ одной стороны (рис. 215), представляетъ въ этомъ отношеніи дальнѣйшую стадію. Впрочемъ, слабо развитые и немногочисленные лучи и здѣсь заходятъ на другую сторону. Во всѣхъ другихъ отношеніяхъ скелетъ конечности селахий является, по мнѣнію Гегенбауръ, той первоначальной формой, изъ которой можно вывести всѣ другія. Онъ состоитъ изъ совокупности трехъ

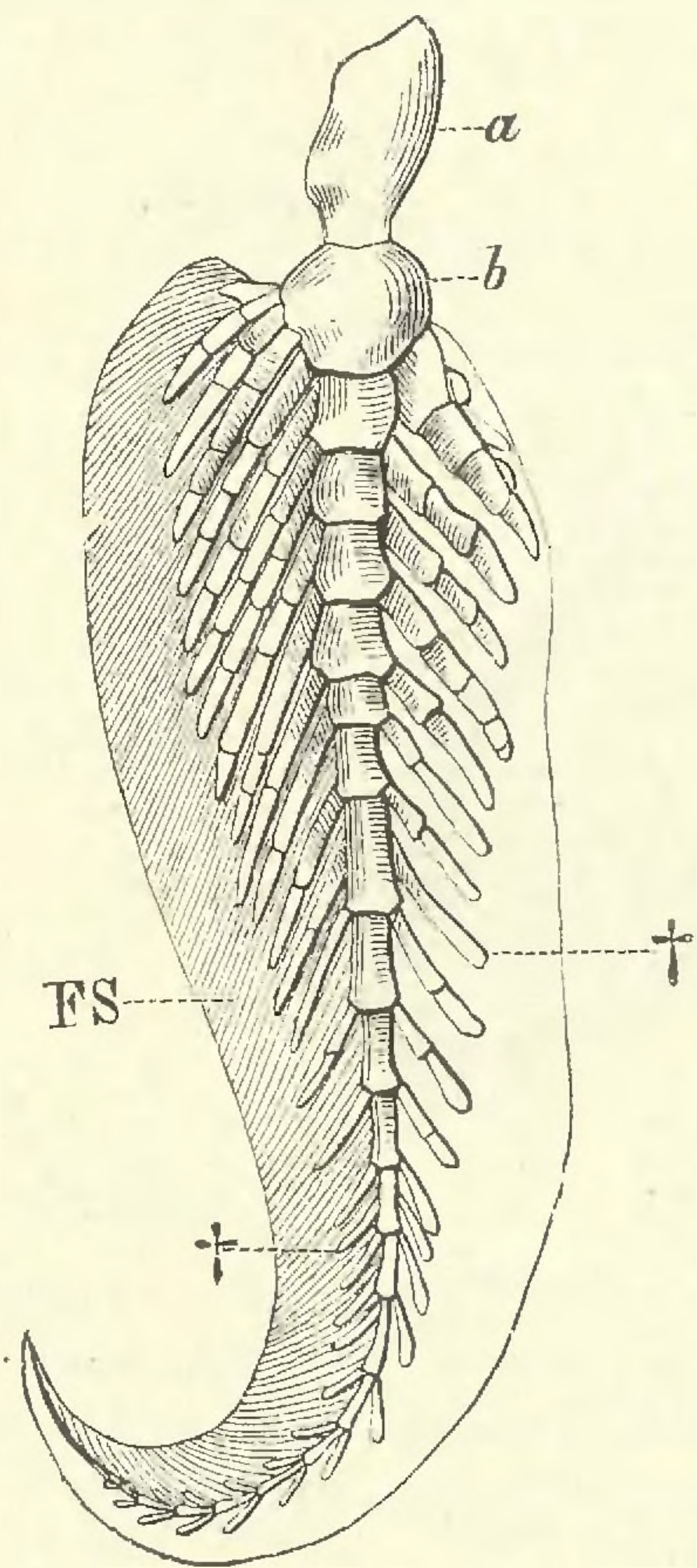


Рис. 213. Грудной плавникъ *Ceratodus forsteri*. *a, b*—его два первыхъ членика; † —боковые лучи; *FS*—роговые лучи, изображенные только на одной сторонѣ. Изъ Видерсгейма.

базальныхъ хрящевыхъ элементовъ (*basalia*), которые Гегенбауръ назвалъ *pro-*, *meso-* и *metapterygium*, и ряда лучей, къ нимъ примыкающихъ. При сравненіи плавника селахий съ таковымъ двудышащихъ рыбъ Гегенбауръ допускаетъ, что вслѣдствіе укороченія осевого луча архиптеригія нѣкоторые боковые лучи снова приняли участіе въ сочлененіи съ поясомъ и черезъ сліяніе образовали

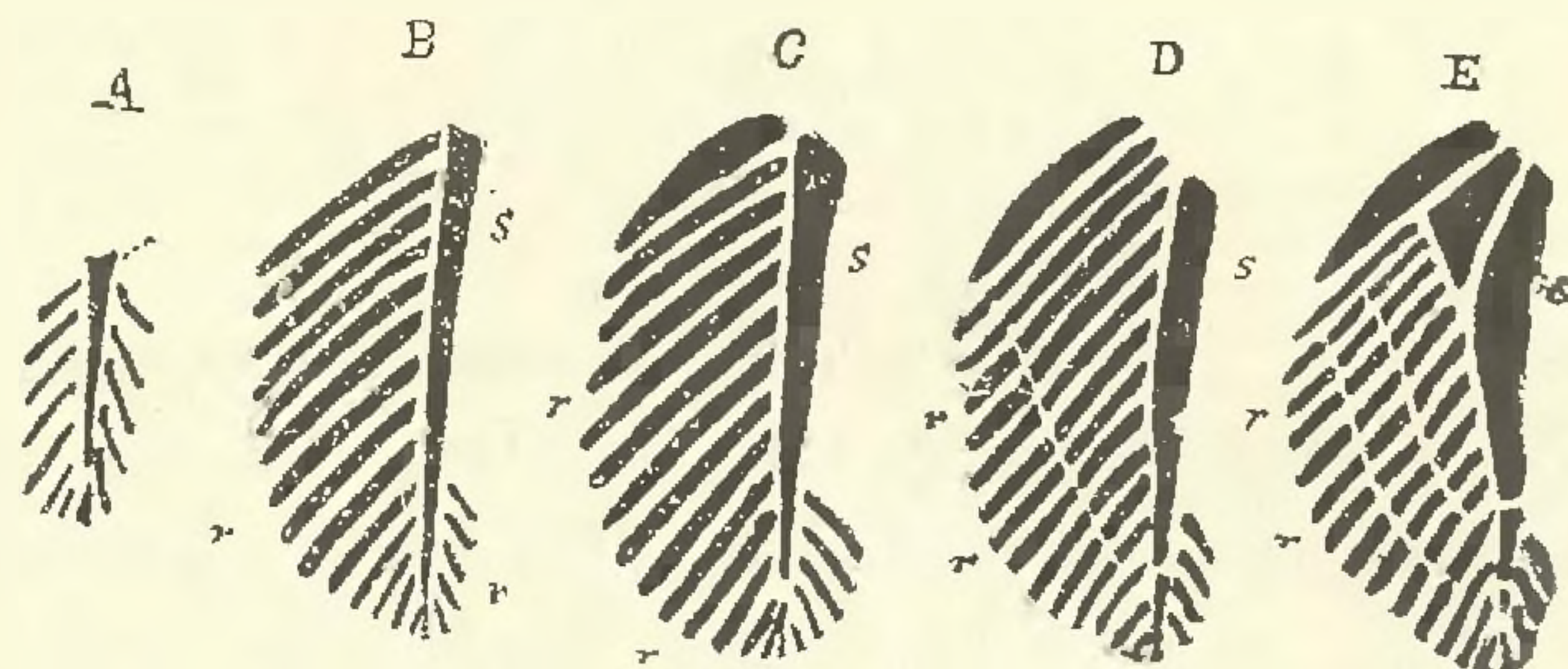


Рис. 214. Схема осложненія грудного плавника у селахий по теоріи Гегенбауръ. *s*—осевой лучъ; *r*—боковые лучи, мигрирующие на поясъ и сліяніемъ образующіе (при *E*) *pro-* и *mesopterygium*.

pro- и *mesopterygium* конечности селахий (рис. 214). Сохраняющійся съ большимъ постоянствомъ у рыбъ *metapterygium* представляетъ *basale* архиптеригія. Пятипалую конечность Гегенбауръ сводитъ къ тому же типу (рис. 217, *A*). Ось главнаго луча конечности проходитъ черезъ *humerus (femur)*, *ulna (fibula)*, *ulnare (fibulare)*, 5-ое *carpale (5 tarsale)* и *V metacarpale (V metatarsale)* и пятый палецъ (мизинецъ). Отъ этого луча отходятъ боковые лучи, изъ которыхъ первый идетъ черезъ *radius (tibia)*, *radiale (tibiale)* и т. д. и первый (большой) палецъ; второй—черезъ *intermedium*, *centrale 1* и второй (указательный) палецъ; третій—черезъ *centrale 2* и третій (средній) палецъ; четвертый—черезъ 4 (безымянный) палецъ. Другіе изслѣдователи строили означенную схему иначе (рис. 217, *B*), а именно, проводили главный лучъ черезъ *humerus (femur)*, *ulna (fibula)*, *intermedium*, оба *centralia* и 2-й палецъ. При та-

комъ построении пятипалая конечность оказывалась состоящей изъ главнаго луча, несущаго съ одной стороны 3 боковыхъ (3, 4 и 5) и съ другой — одинъ (1),

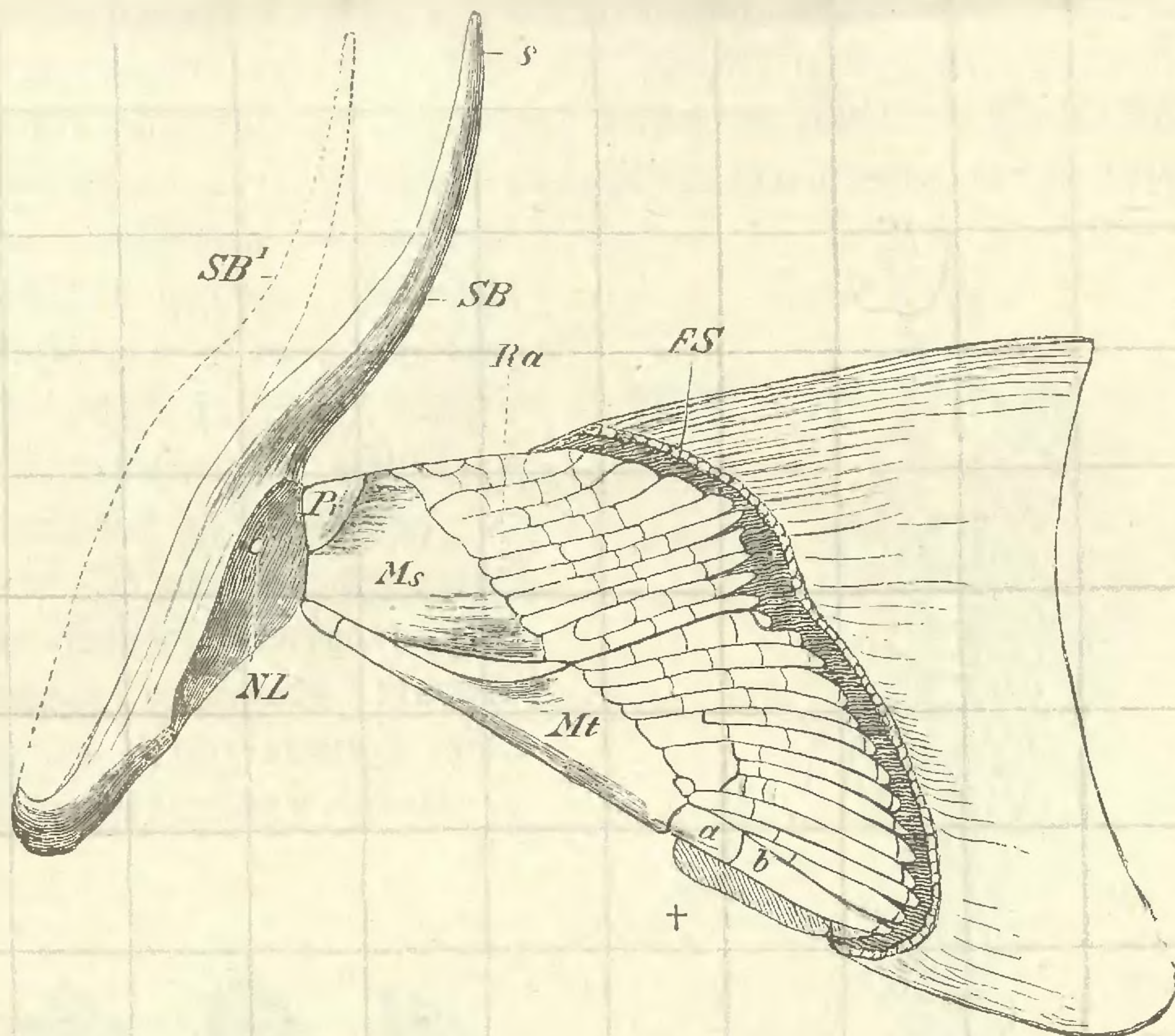


Рис. 215. Плечевой пояс и плавникъ акулы (*Heptanchus*). *SB*, *SB¹*—плечевой пояс; *NL*—отверстіе для прохожденія нерва; *Pr*, *Ms*, *Mt*—*pro*-, *meso*- и *meta*apterygium; *Ra*—хрящевые лучи, изъ нихъ *a* и *b* являются продолженіемъ *meta*apterygium; † — лучъ, лежащій по другую сторону послѣдняго; *FS* — роговые лучи. Изъ Видерсгейма.

т.-е. боковые лучи были расположены въ два ряда, хотя наружный рядъ состоялъ всего изъ одного луча. Однимъ словомъ, пятипалая конечность оказы-

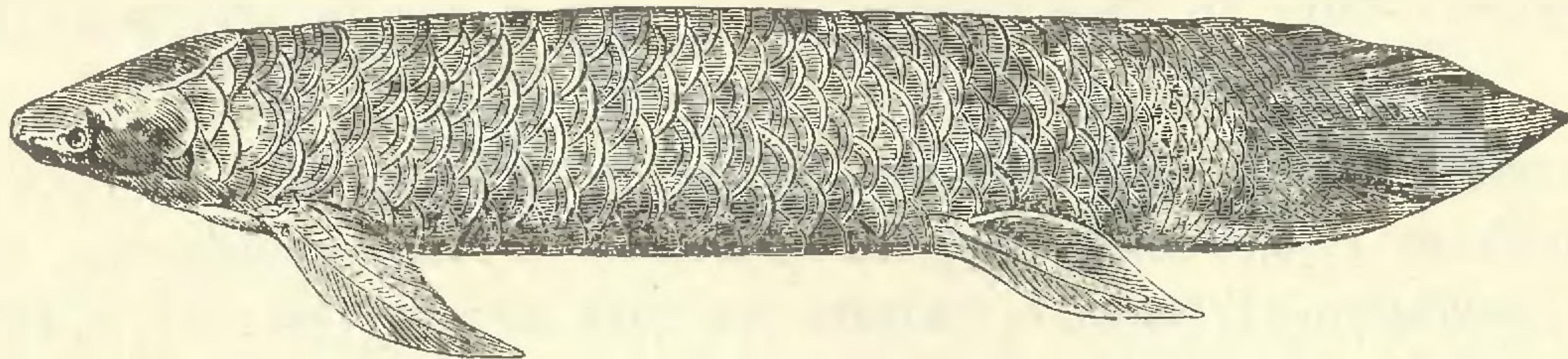


Рис. 216. *Ceratodus miolepis*. Изъ Клауса.

валась по этой схемѣ двурядной или бисериальной, а по схемѣ Гегенбаура — однорядной или унисериальной. Впослѣдствіи Рабль показалъ, что искомая схема пятипалой конечности можетъ быть построена двѣнадцатью различными способами, одинаково, повидимому, произвольными.

Главные слабые пункты теоріи Гегенбаура состоятъ въ томъ, что, во-первыхъ, она не объясняетъ намъ сходства въ строении и развитіи плавниковъ непарныхъ и парныхъ; во-вторыхъ, она не объясняетъ намъ того важнаго обстоя-

тельства, что въ образованіи конечности при ея развитіи участвуетъ цѣлый рядъ метамеръ.

Для того, чтобы выяснитъ точку зрѣнія другой гипотезы, намъ необходимо познакомиться съ развитіемъ конечностей.

Возникновеніе парныхъ и непарныхъ плавниковъ представляетъ громадную аналогію: тѣ и другіе возникаютъ въ видѣ складокъ эктодермы, въ которыя

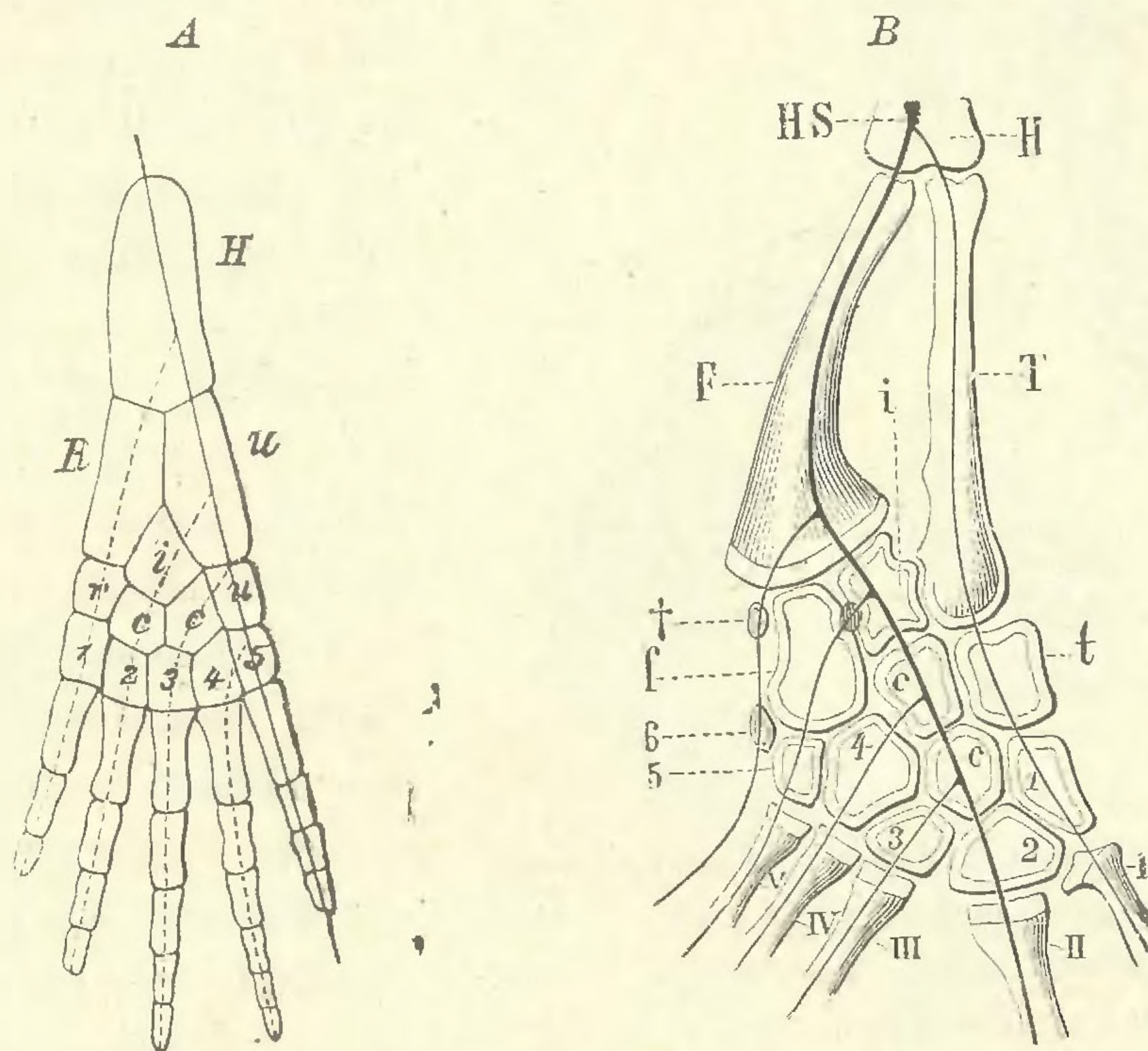


Рис. 217. А — схема передней конечности позвоночныхъ по Гегенбауру. *H* — *humerus*; *R* — *radius*; *U* — *ulna*; *i* — *intermedium*; *c, c* — *centralia*; *r* — *radiale*; 1—5 — *carpalia distalia*; В — задняя конечность амфибіи *Ranodon sibiricus* по Видерсгейму. *H* — *femur*; *HS* — главный лучъ конечности; *F* — *fibula*; *T* — *tibia*; *f* — *fibulare*; *t* — *tibiale*; *i* — *intermedium*; *c, c* — *centralia*; † — остатокъ шестого пальца (*postminimus*); 1—6 — *tarsalia distalia*; I—V — *metatarsalia*.

входятъ клѣтки мезодермы, точнѣе — мезенхимы. Но кромѣ этого, какъ въ образованіи непарныхъ плавней, такъ и парныхъ, принимаютъ участіе еще и отростки сомитовъ, или такъ наз. мускульныя почки. Въ основаніе непарнаго спиннаго плавника съ каждой стороны вдается отъ каждаго сомита по одному отростку, содержащему иногда въ себѣ полость, представляющую продолженіе полости сомита и скоро исчезающую (рис. 218). Эти почки идутъ на образованіе мускулатуры плавника, а его лучи образуются изъ клѣтокъ мезенхимы, лежащихъ между почками, при чемъ на пару почекъ приходится одинъ лучъ, т.-е. скелеть плавника является метамернымъ. При закладкѣ боковыхъ плавниковъ наблюдаются приблизительно тѣ же процессы, т.-е. въ эктодермическую складку заходитъ рядъ мускульныхъ почекъ, также могущихъ содержать въ себѣ полости, и также идущихъ на образованіе мускулатуры (рис. 219, III). Различіе заключается въ томъ, что почекъ здѣсь одинъ рядъ и ранѣе образованія лучей каждая почка

раздѣляется на спинной и брюшной участокъ или же, сама превращаясь въ брюшной участокъ, даетъ со спинной стороны отростокъ, который и представляетъ собой спинной участокъ. Лучи впоследствии лежатъ въ каждой почкѣ по одному между брюшнымъ и спиннымъ участкомъ, т.-е. тоже являются метамерными (рис. 220, V). У селакій каждая почка прежде ея раздѣленія на брюшной и спинной участки раздѣляется вдоль на двѣ части, такъ что число почекъ удваивается и на каждую метамеру приходится двѣ почки, и позже два хрящевые луча, получающіе, однако, нервы отъ одного спинно-мозгового нерва, соответствующаго этой метамерѣ (рис. 219, III) Ранѣе появленія лучей возникаетъ изъ клѣтокъ мезенхимы пластинка, которая лежитъ между спиннымъ и брюшнымъ рядами почекъ, образующихъ конечности, а лучи появляются уже, какъ ея отростки

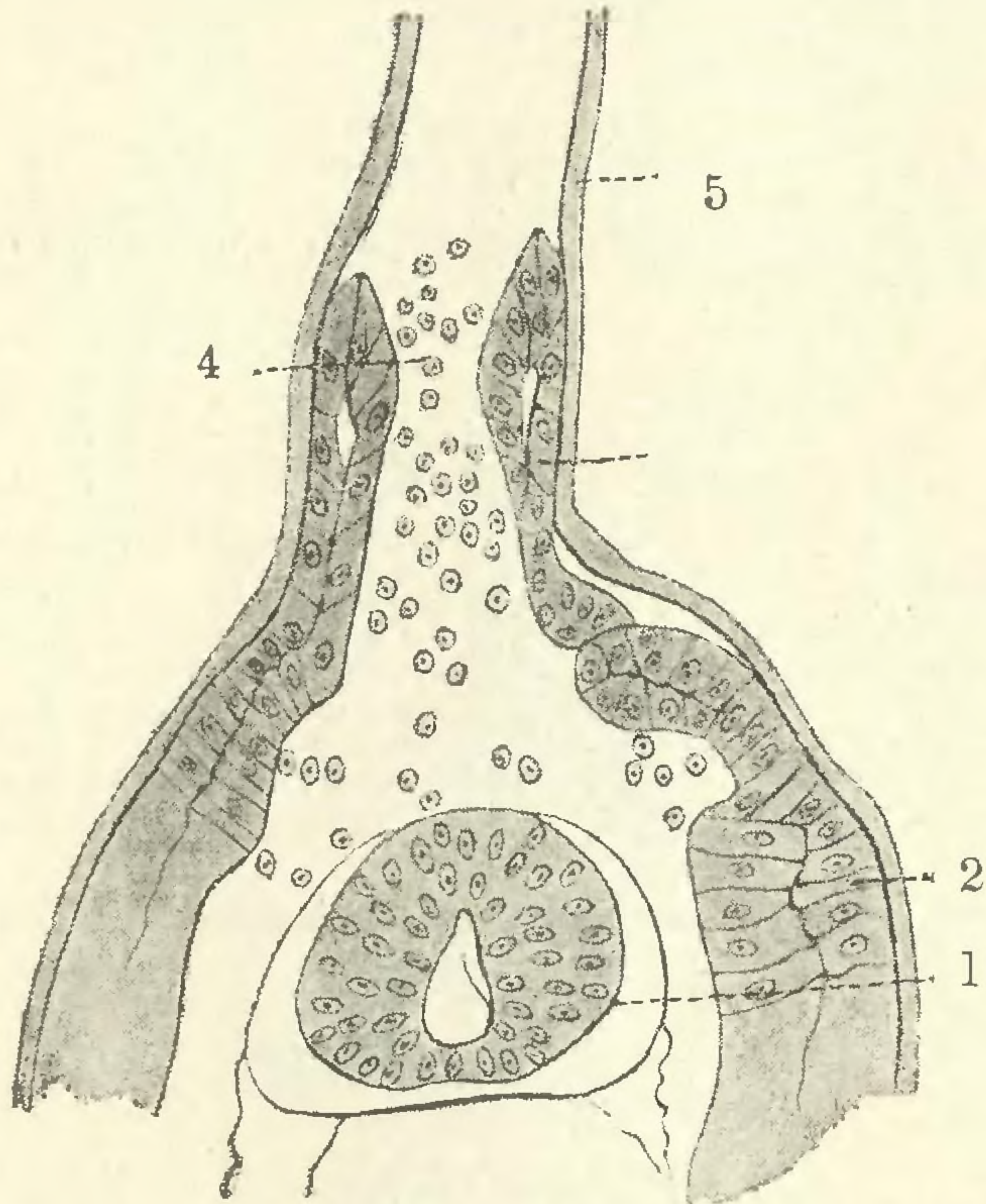


Рис. 218. Поперечный разрѣзъ черезъ спинной плавникъ малька стерляди (*Acipenser ruthenus*). 1 — спинной мозгъ; 2 — сомиты; 3 — мускульныя почки съ полостями внутри; 4 — клѣтки мезенхимы. По Заленскому.

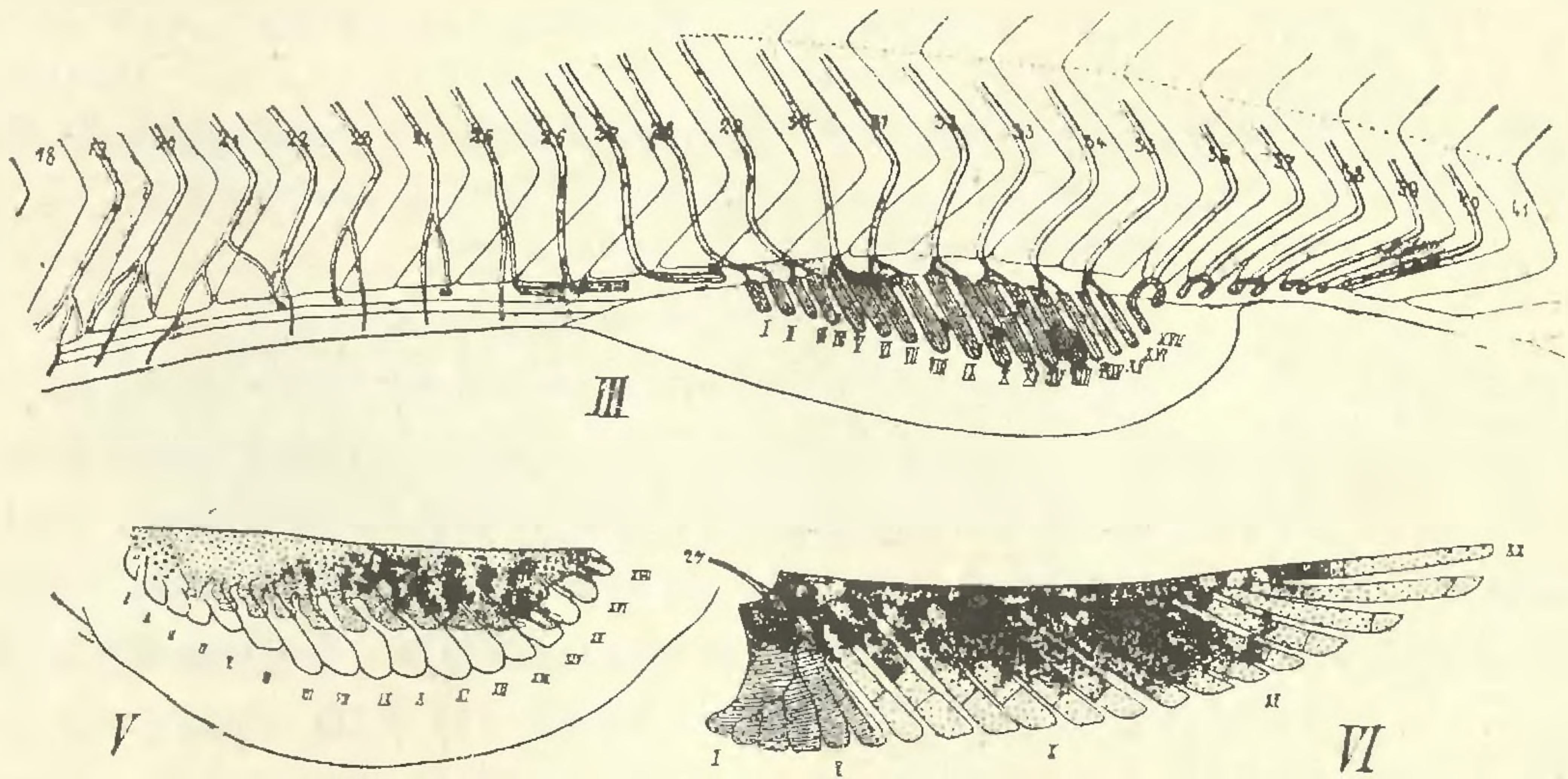


Рис. 219. Три стадіи развитія брюшного плавника акулы (*Sphinx niger*): III — возникновеніе мускульныхъ почекъ; V — закладка скелета, обозначеннаго пунктиромъ; VI — скелетъ брюшного плавника взрослой формы; арабскія цифры обозначаютъ порядокъ сомитовъ, а римскія — порядокъ мускульныхъ почекъ. На рис. III — вслѣдствіе образованія нервнаго сплетенія въ иннерваціи конечности принимаютъ участіе и нервы впереди конечности лежащихъ метамеръ. Такъ нервъ 27 метамеры иннервируетъ передніе темно заштрихованные (на рис. VI) лучи. По Браусу изъ Циглера.

(рис. 220). Эта пластинка распадается послѣ на переднюю часть, представляющую зачатокъ пояса конечностей, или зоноскелетъ, и заднюю, представляющую зачатокъ самой конечности, или *basipterygium*, могущій подвергнуться дальнѣйшему распаденію. Базиптеригій, такимъ образомъ, представляетъ зачатокъ всей конечности, который распадается на базальные элементы (*basalia*) и лучи (*radii*). Въ стадіи предхрящевой зачатокъ конечности является общимъ, но хрящи, соотвѣтствующіе отдѣльнымъ элементамъ конечности, залагаются самостоятельно (рис. 221). Впрочемъ, хрящевые лучи могутъ возникать какъ само-

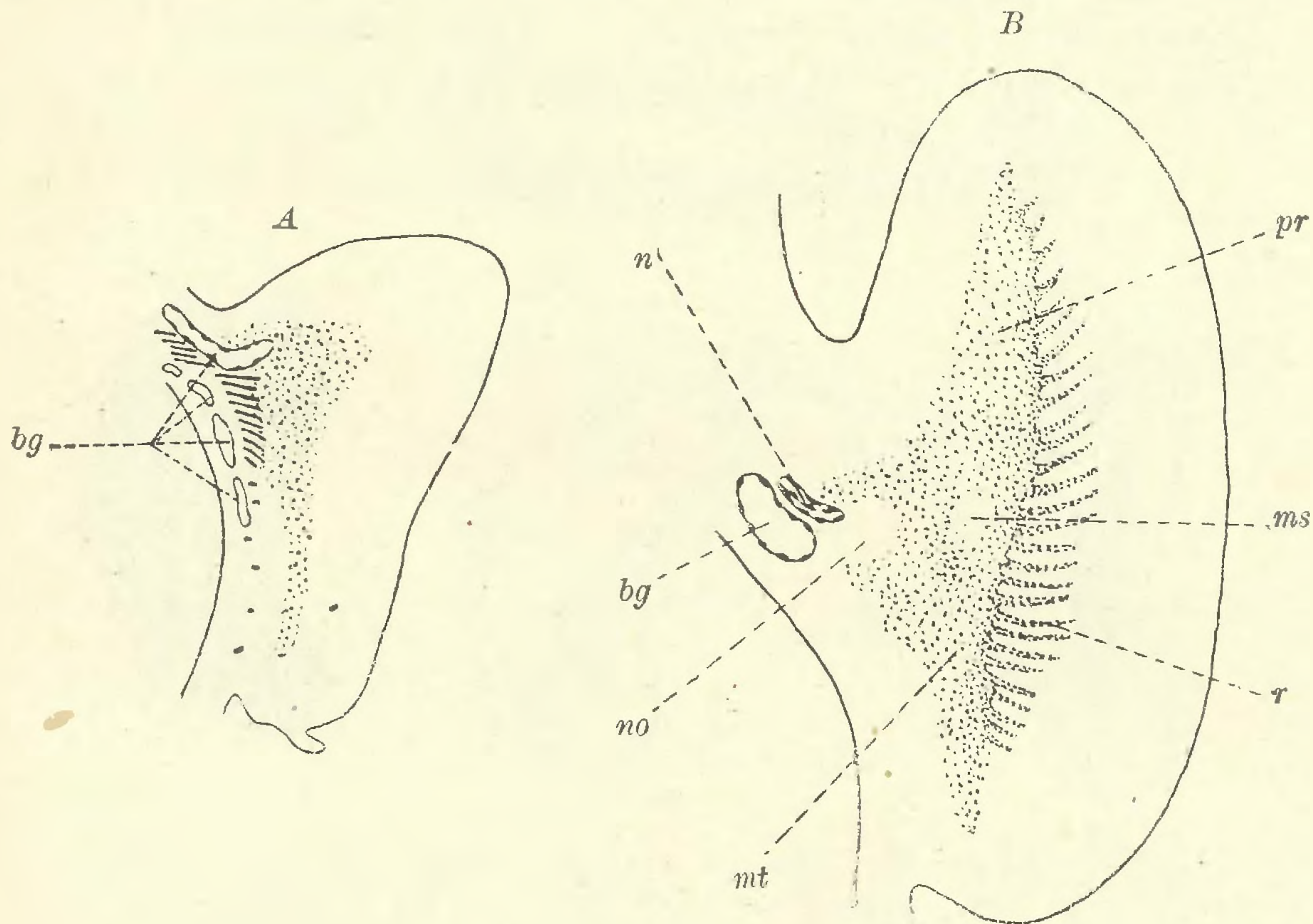


Рис. 220. *A* и *B*—двѣ стадіи развитія передняго плавника ската (*Togre d o*) въ горизонтальномъ разрѣзѣ. *bg*—сосуды; *ms*—*mesopterygium*; *mt*—*metapterygium*; *n*—нервъ; *no*—отверстіе въ зачаткѣ пояса для прохожденія нерва; *pr*—*propterygium*; *r*—лучи. По Моллье изъ Брауса.

стоятельно, такъ и въ видѣ отростковъ начинающей охрящевѣвать базальной пластинки. Нервы, идущіе въ конечность, хотя обыкновенно и вступаютъ между собой въ связь, образуя сплетенія (*plexus*; см. главу VII, E), но въ грудномъ плавникѣ селахій они еще сохраняютъ извѣстную самостоятельность и являются непосредственнымъ продолженіемъ спинномозговыхъ нервовъ, а слѣд. метамерными, и, сообразно вышеуказанной особенности развитія конечностей селахій, каждый нервъ дѣлится на двѣ вѣтви, иннервирующія оба сосѣднихъ луча, соотвѣтствующихъ данной метамерѣ. Каждому лучу у селахій соотвѣтствуетъ и своя мускулатура, которая, такимъ образомъ, тоже является метамерной (*Müller*, 1909).

Замѣчательная особенность въ развитіи плавниковъ скатовъ (*Torpedo*), а именно то, что эктодермическіе зачатки передней и задней конечности каждой стороны являются соединенными эктодермическимъ утолщеніемъ, какъ это открылъ Бальфуръ и подтвердилъ Рабль, свойственна только этимъ рыбамъ и представляетъ явленіе вторичнаго характера, стоящее въ связи, вѣроятно, съ своеобразной формой тѣла этихъ рыбъ. Аналогичнымъ образомъ у *Lorhius*, форма тѣла котораго приближается къ таковой скатовъ, въ известной стадіи мезодермическіе зачатки передней и задней конечности каждой стороны непрерывно соединяются между собой (Дерюгинъ, 1909).

Мало того, во многихъ случаяхъ, тѣ метамеры, которыя не участвуютъ въ образованіи парныхъ конечностей, все-таки образуютъ на соответствующихъ

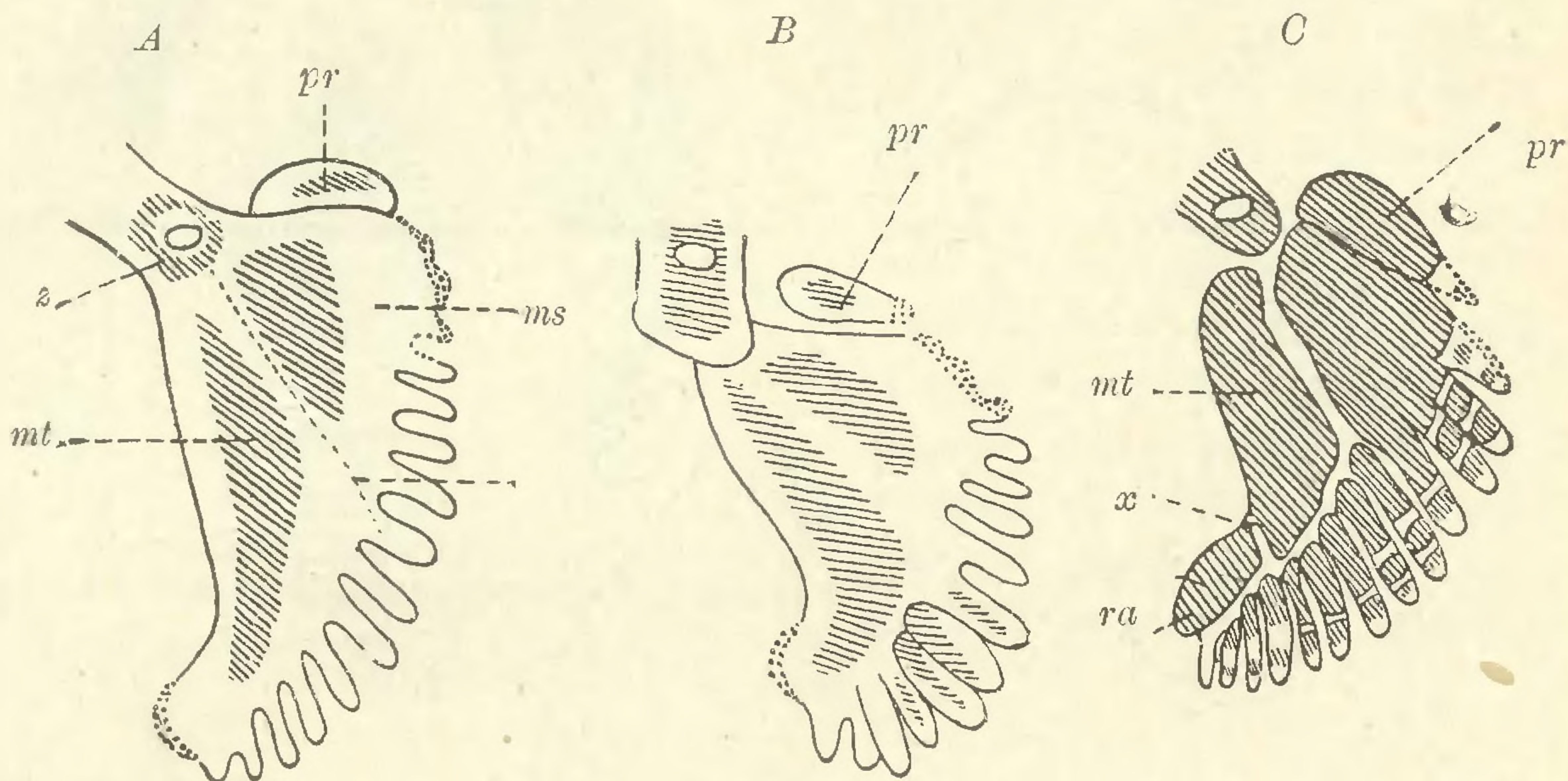


Рис. 221. Три стадіи развитія хрящей въ грудномъ плавникѣ акулы; *ms* — мезоптеригій; *mt* — метаптеригій; *pr* — проптеригій; *ra* — осевой лучъ, при *x* еще соединенный съ метаптеригіемъ; *z* — зачатокъ пояса. По Руге изъ Брауса.

мѣстахъ такъ называемыя абортивныя, т.-е. впоследствии исчезающія, мускульныя почки. При примѣненіи этихъ фактовъ къ теоріи конечностей, само собой напрашивается предположеніе, что у предковъ позвоночныхъ передніе и задніе плавники каждой стороны представляли собой двѣ боковыя складки, въ свою очередь являвшіяся результатомъ раздвоенія непарной, отгибавшей снизу хвостъ и отчасти брюшную поверхность, складки ¹⁾. Тамъ, гдѣ возникъ хрящевой скелеть, т.-е. въ области непарныхъ плавниковъ и въ области парныхъ, эти складки удержались въ видѣ конечностей, а на остальномъ протяженіи сгладились (рис. 222).

¹⁾ Раздвоеніе вдоль спинного и хвостоваго (а иногда и анальнаго) плавниковъ въ видѣ аномаліи наблюдалось у *Carassius* (Watasé, 1887; Cori, 1896), у *Cyprinus* (Hofer, 1904) и у *Salmonidae* (Schmidt, 1901).

По мнѣнію нѣкоторыхъ, боковыя складки (*metapleurae*) ланцетника могутъ быть сравнены съ означенными гипотетическими складками (Tascher, 1887; van-Wijhe, 1889 и 1901). Присутствіе въ нихъ у ланцетника участка полости тѣла не можетъ служить препятствіемъ для этого сравненія, такъ какъ мы уже видѣли, что мускульныя почки конечностей тоже могутъ содержать участки эмбриональной полости тѣла.

Вѣроятно, сначала скелетъ плавниковъ состоялъ только изъ хрящевыхъ лучей, и число послѣднихъ соответствовало числу метамеръ, участвующихъ въ

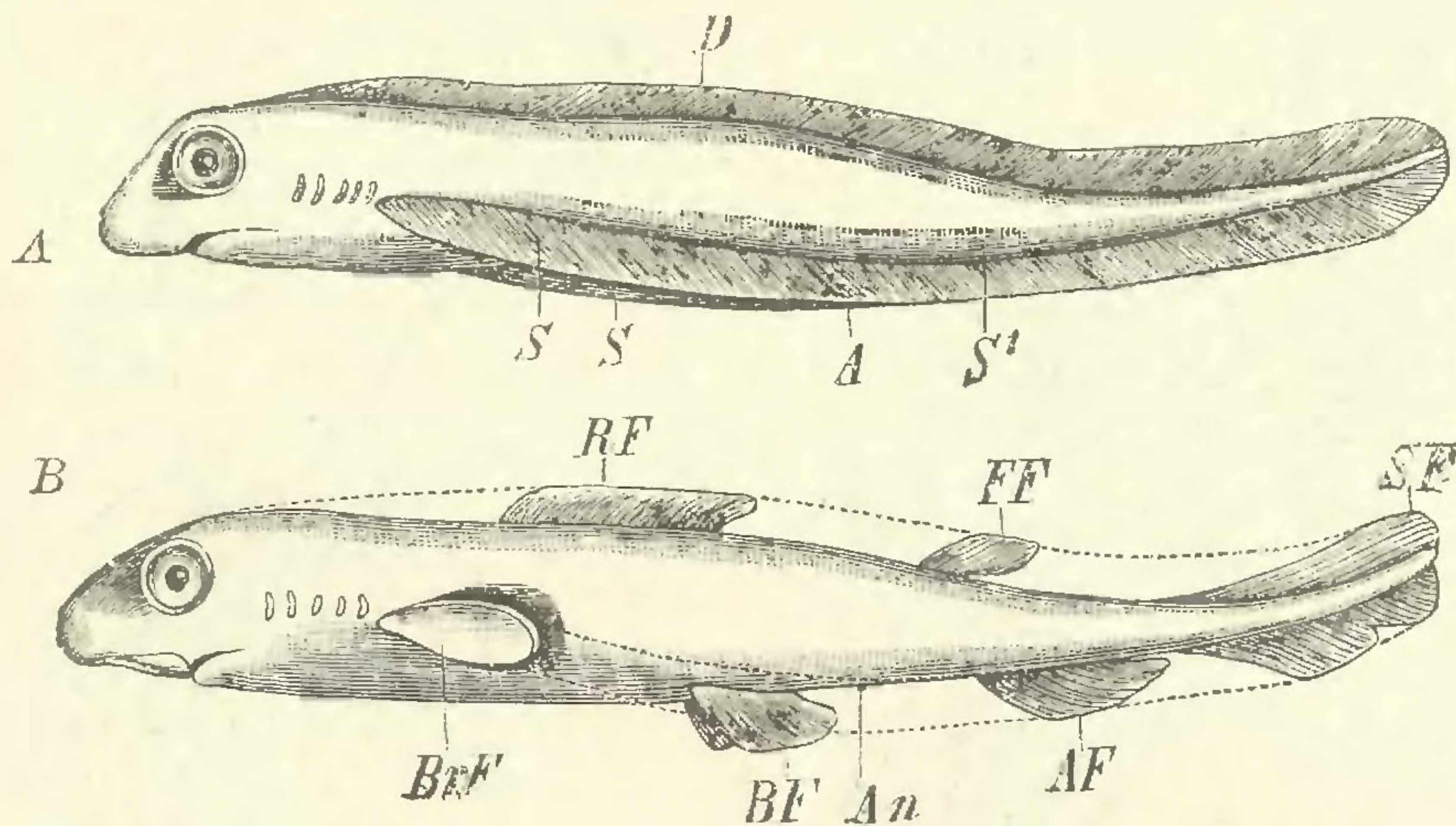


Рис. 222. Схема филогенетическаго развитія парныхъ и непарныхъ плавниковъ: *A* — непрерывный спинной плавникъ *D* при *S¹* продолжается въ боковыя складки — *S*; *B* — первоначальный непрерывный плавникъ разбился на непарные: передній спинной — *RF*, задній спинной — *FF*, хвостовой — *SF*, анальный — *AF*, и парные: грудные — *BrF* и брюшные — *BF*; *An* — задній проходъ. Изъ Видерсгейма.

образованіи конечности, а базальныя части возникли черезъ сліяніе основныхъ частей этихъ лучей; но это предположеніе покуда не подтверждается, какъ мы видѣли, данными эмбриологіи, ибо лучи возникаютъ или какъ отростки базальной пластинки, или они возникаютъ самостоятельно. Затѣмъ, надо думать, что базальныя части каждой пары плавниковъ отдѣлили отъ себя пару хрящей, давшихъ начало поясамъ конечностей. Но это предположеніе тоже не подтверждается, какъ мы видѣли, эмбриологическими данными, ибо прежній взглядъ, что зоноскелетъ возникаетъ у рыбъ обособленіемъ отъ базиптеригія, не находитъ безусловнаго подтвержденія: зоноскелетъ и базиптеригій залагаются одновременно, какъ одно цѣлое. Но за то это предположеніе подтверждается данными сравнительно-анатомическими, ибо при сравненіи, напр., заднихъ конечностей стерляди и *Scaphirhynchus* (рис. 223), можно видѣть обособленіе хрящей задняго пояса въ видѣ отростковъ базальныхъ частей. Во всякомъ случаѣ, задняя конечность осетровыхъ, состоящая изъ ряда параллельныхъ лучей, изъ коихъ передніе слились своими основными частями, является болѣе первичной, чѣмъ конечность двудышащихъ или

селахий. Такъ какъ парныя конечности являются метамерными, то у различныхъ формъ въ образованіи ихъ можетъ принимать участіе различное число метамеръ, а равно и сами метамеры, образующія конечности, могутъ быть различными по порядку. Повидимому, у высшихъ позвоночныхъ въ зависимости отъ обособленія шеи происходитъ постепенное смѣщеніе конечностей къзади, т.-е. впереди лежащія метамеры перестаютъ принимать участіе въ ихъ образованіи, а позади лежащія являются на ихъ смѣну и ихъ элементы входятъ въ составъ конечности (Сѣверцовъ, 1902). Такъ, напр., у гекконовъ при развитіи передней конечности мускульныя почки закладываются сравнительно на немногихъ метамерахъ, а именно,

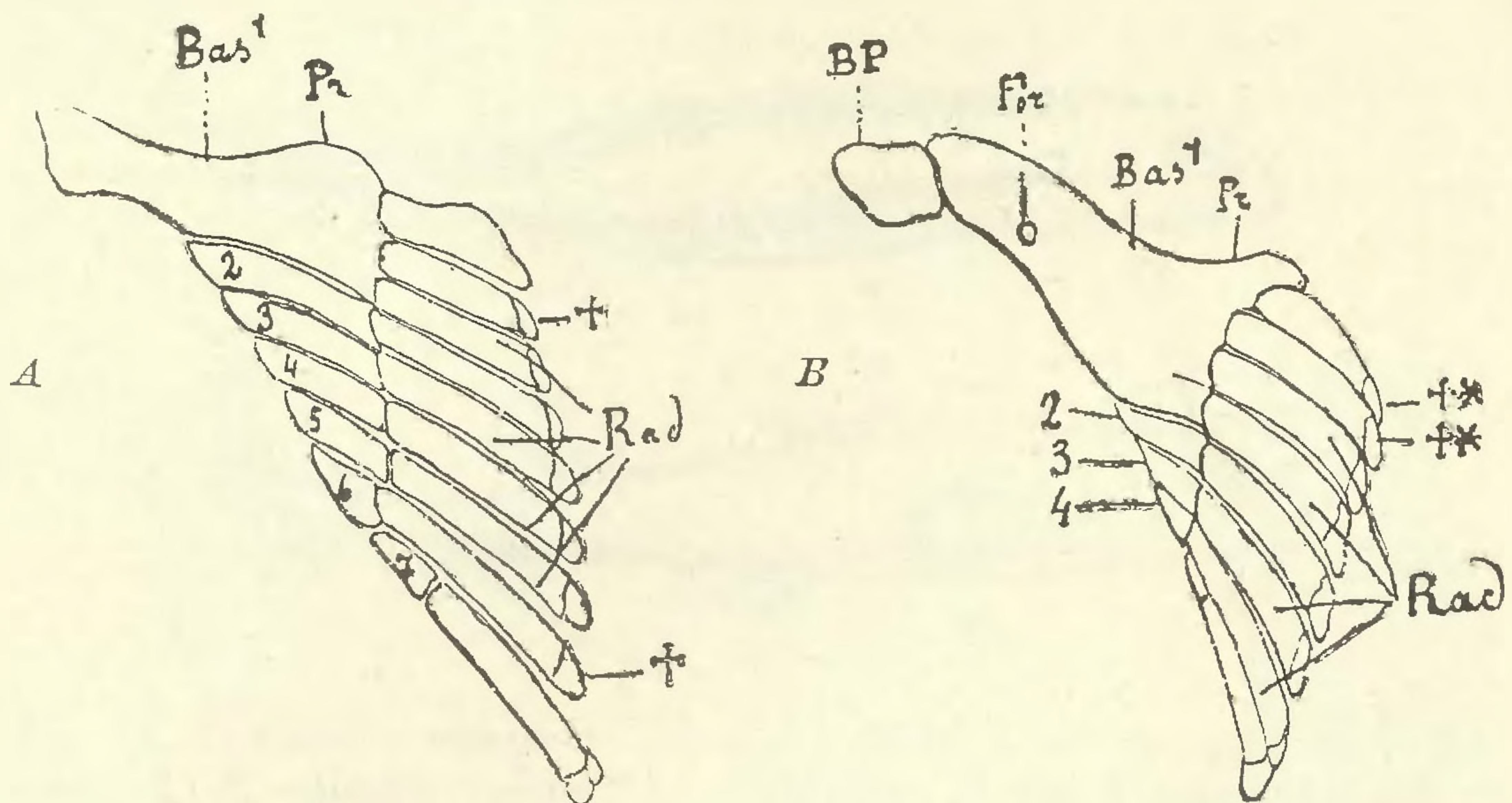


Рис. 223. Скелетъ задней конечности осетровыхъ рыбъ: *A*—*Acipenser ruthenus*; *B*—*Scaphirhynchus scaphroctus*. *Bas'*—*basale*, отъ котораго отдѣляется хрящикъ *BP*, представляющій собой задній поясъ и которое прободено отверстиемъ — *For* для прохождения нерва; *Pr*—передній край *basale*; *Rad*—лучи первого порядка; †—лучи второго порядка; 2—4—основныя лучи, еще не слившіеся съ *basale*. Изъ Видерсгейма.

начиная отъ второй и кончая девятой, но первыя четыре почки, соответствующія 2, 3, 4 и 5-ой метамерамъ, атрофируются (Сѣверцовъ, 1908).

Что касается до конечности двудышащихъ, то у нихъ закладывается такъ же, какъ и у другихъ формъ, базальная пластинка на протяженіи нѣсколькихъ метамеръ, но затѣмъ она распадается на цѣлый рядъ хрящей, лежащихъ первоначально метамерно другъ за другомъ: а потомъ они занимаютъ вышеуказанное положеніе на продольной оси органа, и къ нимъ присоединяются боковыя лучи, которые развиваются безъ прямого отношенія къ мускульнымъ почкамъ и къ метамеріи. Проксимальный осевой хрящъ даетъ начало элементамъ пояса (Semon, 1898; Заленс ій, 1899).

У высшихъ позвоночныхъ развитіе конечности можетъ быть сильно видоизмѣнено, хотя даже у рептилій, какъ указано, еще можно наблюдать закладку конечностей въ видѣ ряда мускульныхъ почекъ. При этомъ число метамеръ, принимающихъ участіе въ образованіи пятипалой конечности, невелико, но во всякомъ случаѣ, повидимому, не менѣе 8-ми (Сѣверцовъ, 1902 и 1908). У *Amniota* не только элементы пояса закладываются независимо отъ элементовъ конечности, но и отдѣльныя части скелета конечности, а равно и части пояса могутъ залагаться въ видѣ независимыхъ хрящей (Mehnert, 1890). Кромѣ ключицы всѣ кости конечностей и ихъ поясовъ у амфибій и *Amniota* хондрального происхожденія. Исторія раз-

витія пятипалой конечности покуда не даетъ намъ опредѣленныхъ указаній относительно ея происхожденія. Гегенбауръ прежде смотрѣлъ на конечность ископаемыхъ водныхъ рептилій *Ichtyopterygia* и *Sauropterygia* (рис. 225), какъ на переходную отъ многолучевой къ пятипалой. У нихъ за широкой плечевой и бедренной костью слѣдовали весьма укороченныя кости предплечья и голени, а элементы кисти и ступни, вмѣстѣ съ удлинненными пальцами, представляли какъ-бы рядъ лучей. Число пальцевъ было болѣе пяти, а равно каждый палецъ содержалъ большое число фалангъ. У *Sauropterygia intermedium* вклинивался иногда между укороченными костями предплечья или голени, и тогда къ плечевой или бедренной кости причленялось не двѣ, а три кости, такъ что сходство съ многолучевымъ плавникомъ еще болѣе увеличивалось. Но другіе думаютъ, что означенныя черты плавниковъ этихъ рептилій выработались какъ вторичное явленіе, при переходѣ ихъ отъ наземнаго образа жизни, какой свойственъ большинству рептилій, къ водному.

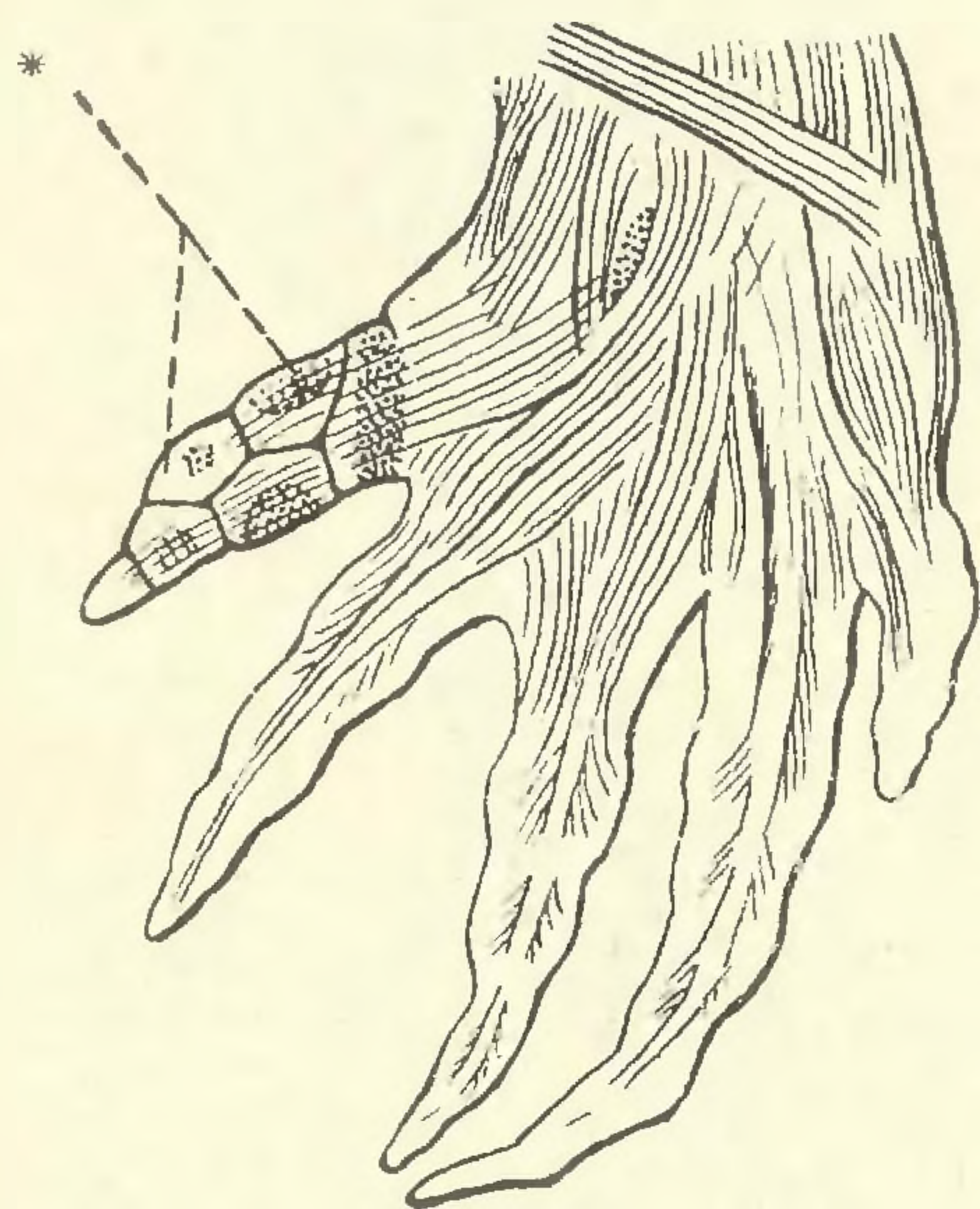


Рис. 224. Передняя конечность бѣлухи (*Delphinapterus leucas*); *—раздвоенный пятый палецъ. По Кюкенталю.

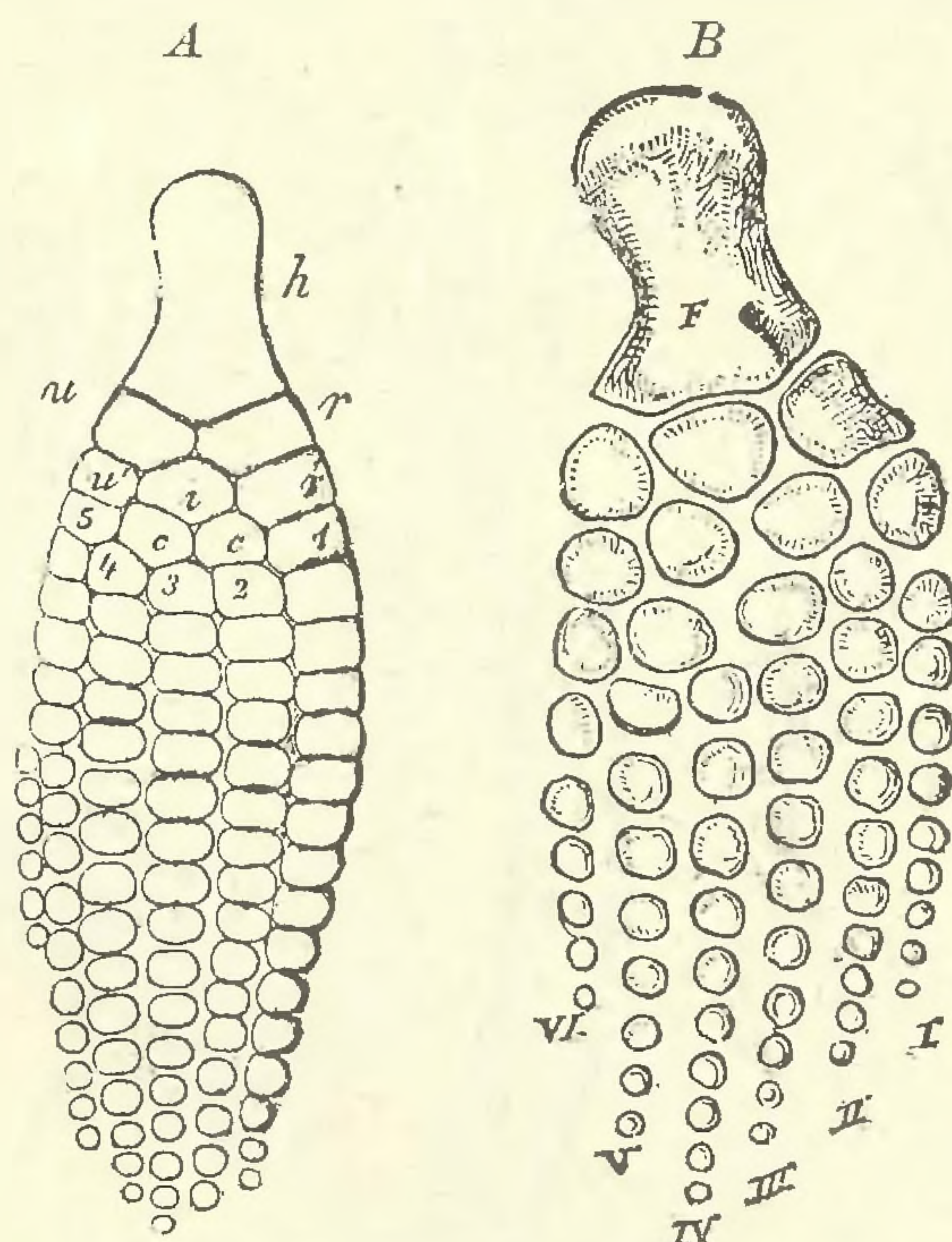


Рис. 225. Конечности ископаемыхъ рептилій. А—передняя конечность *Ichtyosaurus communis* (схематично). *h*—*humerus*; *u*—*ulna*; *r*—*radius*; *u'*—*ulnare*; *r'*—*radiale*; *i*—*intermedium*; *c* и *c*—*centralia*; 1—5—*carpalia distalia*. Изъ Гегенбаура. В—задняя конечность *Baptanadon discus*. *F*—бедро; I—VI—суставы пальцевъ. По Маршу изъ Рюменса.

Аналогичное измѣненіе конечности наблюдается у китообразныхъ, предки которыхъ были несомнѣнно наземными формами (рис. 227). У нихъ также укорачиваются кости конечностей, чрезвычайно увеличивается число суставовъ пальцевъ вслѣдствіе того, что концы (эпифизы) суставовъ окостенѣваютъ независимо отъ средней части (діафиза), а равно замѣчается у нѣкоторыхъ формъ въ эмбріональномъ состояніи увеличеніе числа пальцевъ вслѣдствіе расщепленія пятого и четвертаго пальца (рис. 224)¹⁾. Переходъ отъ плавника къ пятипалой конечности

¹⁾ Сходство не только между конечностями, но и прочими скелетными частями китообразныхъ съ одной стороны и водными ископаемыми рептиліями и съ другой—настолько велико, что были попытки (Steinmann, 1907 и 1908) разсматривать это сходство не какъ результатъ совпаденія подъ вліяніемъ одинаковыхъ условій (т. наз. конвергенціи),—но какъ выраженіе генетической связи между этими двумя группами, съ допущеніемъ такимъ образомъ непосред-

пытались искать между ганоидами у *Crossopterygii* (рис. 78, B), которые по многим особенностям приближаются къ амфибиямъ. У этой группы основаніе плавника покрыто кожей съ типичными чешуями, въ чемъ уже сказывается нѣкоторая склонность къ видоизмѣненію плавника въ конечность по типу сложнаго рычага. Передняя конечность *Polypterus*

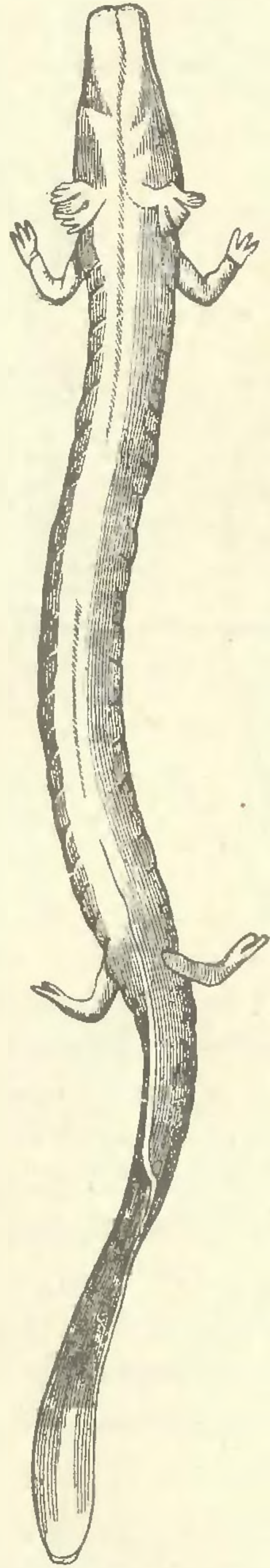


Рис. 226. *Proteus anguineus*.
Изъ Лудвига.

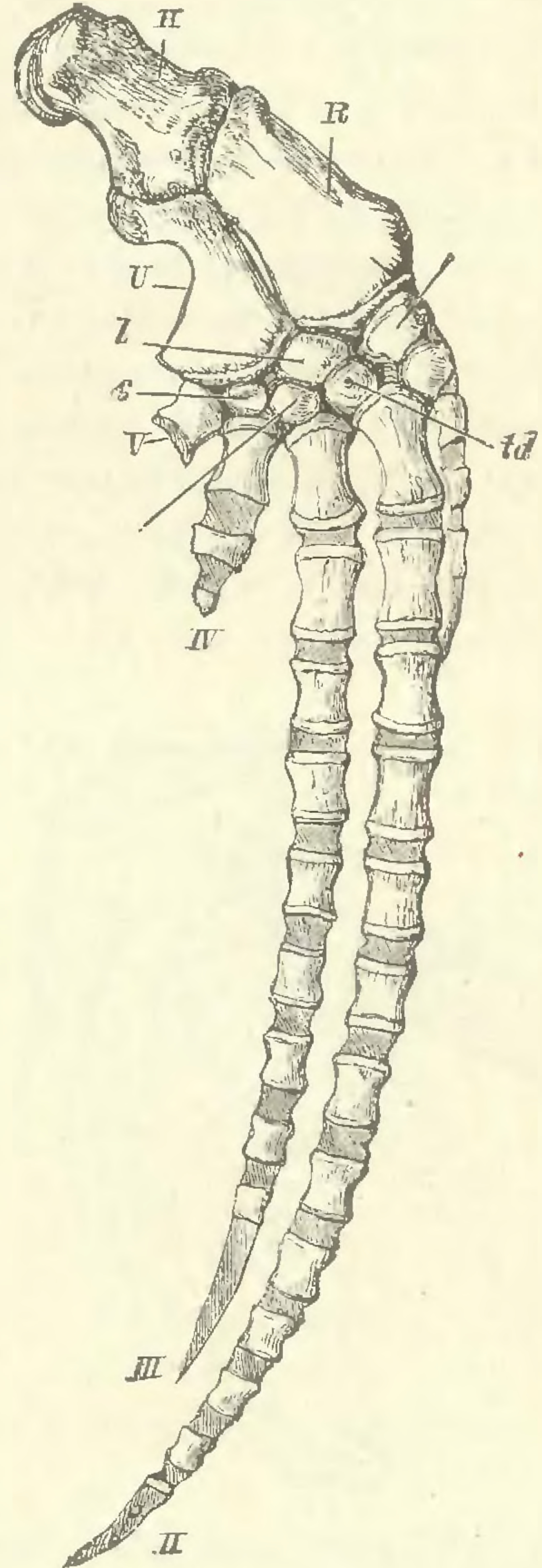


Рис. 227. Передняя конечность китообразнаго *Globiocephalus*. H—*humerus*; R—*radius*; U—*ulna*; s—*radiale*; l—*intermedium*; c—*ulnare*; td, a—*carpalia distalia*; I—VI—первые четыре пальца; V—рудиментъ пятого пальца. Изъ Боаса по Флоуэру

(рис. 228, A) описывается состоящей изъ костнаго *propterygium*, хрящевого и недоходящаго до плечевого пояса *mesopterygium* и костнаго же *metapterygium*. Но тѣ части, которыя считаютъ за *pro-* и *metapterygium* у взрослой формы, Гегенбауръ считаетъ за кости накладнаго характера. Однако у зародыша *Polypterus* имѣются хрящевые имъ соотвѣтствующіе элементы (Budgett, 1902). По предположенію Эмери, *propterygium* этой конечности при пере-

ственнаго и независимаго отъ прочихъ млекопитающихъ происхожденія китообразныхъ отъ ископаемыхъ водныхъ рептилій. Предположеніе это однако встрѣчаетъ серьезныя препятствія при ближайшемъ изученіи ископаемыхъ предковъ китообразныхъ (Strömer, 1908).

ходѣ въ пятипалую форму далъ *radius* или *tibia*, *metapterygium*—*ulna* или *fibula*, а плечевая и бедренная часть сбросились отъ элементовъ пояса. *Mesopterygium* распался на элементы *carpus* и *tarsus*, а его лучи — дали 5 пальцевъ. Лучи, сидящіе на *propterygium* и *metapterygium* дали добавочные пальцы, о которыхъ будетъ рѣчь ниже.

На иную точку зрѣнія сталъ Рабль (1901). Онъ принимаетъ, что при обособленіи конечностей изъ боковой складки произошло и весьма раннее раздѣленіе ихъ на два типа: у плавающихъ формъ — конечность явилась въ видѣ широкой многолучевой пластинки, а у

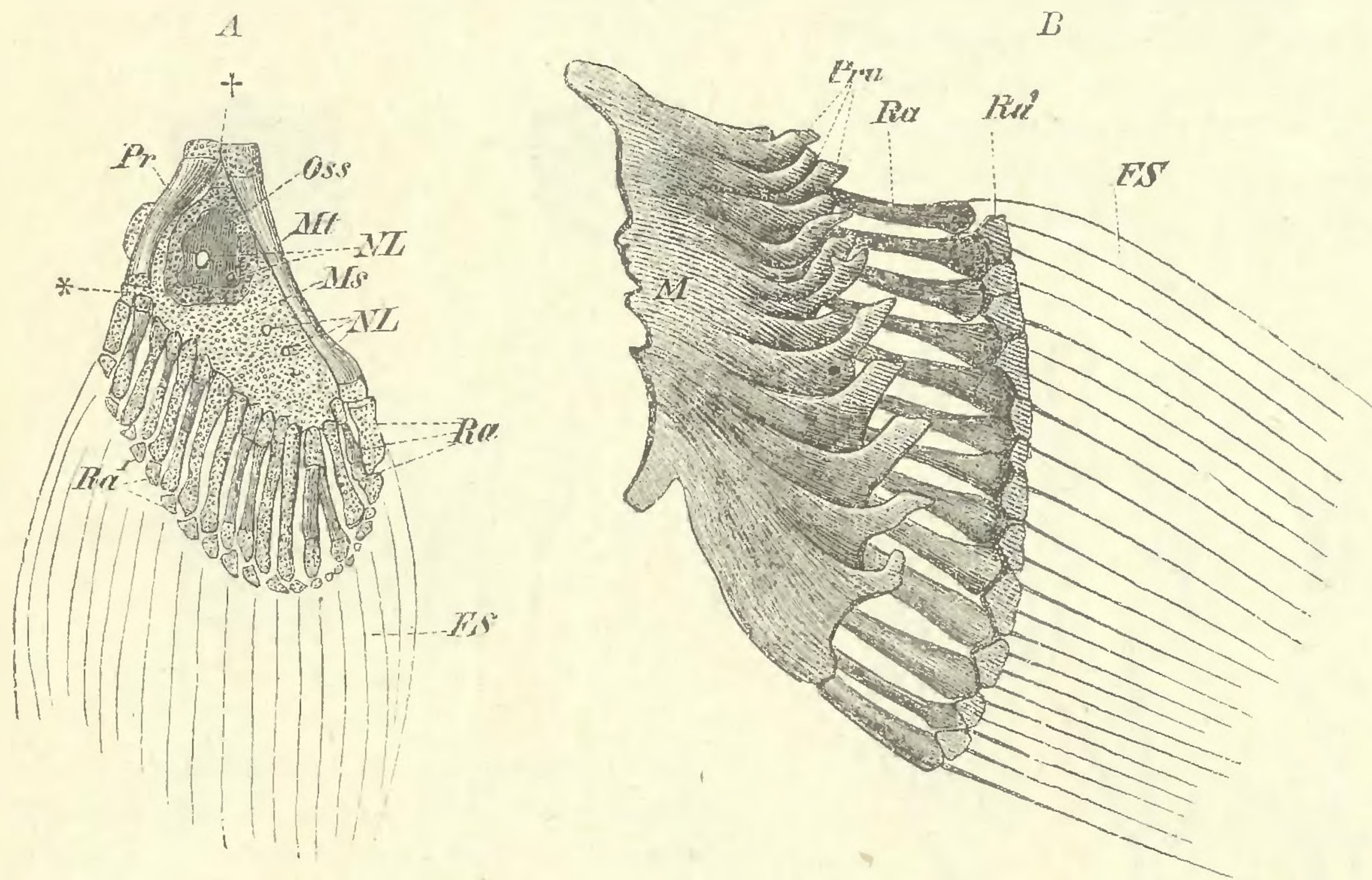


Рис. 228. А—передній плавникъ *Polypterus*. *Pr*, *Ms*, *Mt*—*pro*-, *meso*- и *metapterygium*; при † первый и послѣдній соприкасаются; *Oss*—окостенѣвшій участокъ *mesopterygii*; *—его хрящевой отростокъ, вѣдряющійся между первымъ рядомъ лучей и *propterygium*; *NL*—отверстія въ *mesopterygium* для выхода нервовъ, *Ra*, *Ra'*—лучи первого и второго порядка; *FS*—плавниковые лучи. Изъ Видерстейма. В—правый задній плавникъ *Sratularia folium*. *M*—*basale*; *Pra*—его отростки; *Ra*, *Ra'*—лучи первого и второго порядка; *FS*—плавниковые лучи. Изъ Видерстейма.

ползающихъ прибрежныхъ формъ — въ видѣ слабого, палочковиднаго придатка, какъ это наблюдается между двудышащими у *Lepidosiren*, котораго конечность представляетъ простой членистый стебельчатый придатокъ. Черезъ развитіе боковыхъ лучей эта конечность видоизмѣнилась въ двурядную конечность *Seratodus*, а не наоборотъ, какъ думаетъ Гегенбауръ. Для пятипалой конечности Рабль считаетъ исходной формой тоже стебельчатую конечность *Lepidosiren*. Стебельчатая конечность перешла въ конечность, раздѣленную на концѣ вилообразно, а эта послѣдняя постепенно увеличивала число своихъ лучей прибавленіемъ новыхъ на ульнарной или фибулярной сторонѣ, и такимъ образомъ получилась пятипалая конечность. Подтвержденіе своей гипотезы Рабль видитъ въ развитіи конечности амфибій, которая въ своемъ развитіи проходитъ вилообразную стадію, причемъ внутренняя вѣтвь развилки соотвѣтствуетъ первому, а наружная второму пальцу (рис. 229).

Точно также конечности низшихъ амфибій съ меньшимъ числомъ пальцевъ, напр. конечности *Proteus* (рис. 226), у котораго на передней три, а на задней два пальца, а элементы *carpus* и *tarsus* лишь въ числѣ трехъ (рис. 230), Рабль считаетъ за болѣе древнюю форму, а не за результатъ упрощенія пятипалой конечности.

Дѣйствительно-ли конечности низшихъ амфибій представляютъ собой первичную форму, или возникли путемъ редуцціи, — вопросъ, который можетъ быть рѣшенъ только изученіемъ развитія этихъ конечностей. Первые шаги, сдѣланные въ этомъ отношеніи учениками Рабля (Van-Pee, 1903), показали, что напр. двупалая конечность одного вида *Amphiuma* является результатомъ упрощенія трехпалой, свойственной другому виду, а не наоборотъ, какъ слѣдовало ожидать по теоріи Рабля. Въ общемъ все-таки вопросъ о переходѣ ихтиоптеригія въ хироптеригій остается доселѣ открытымъ, и надо ждать или ископаемыхъ формъ, или указашій со стороны эмбриологій при дальнѣйшемъ изученіи развитія пятипалой конечности.

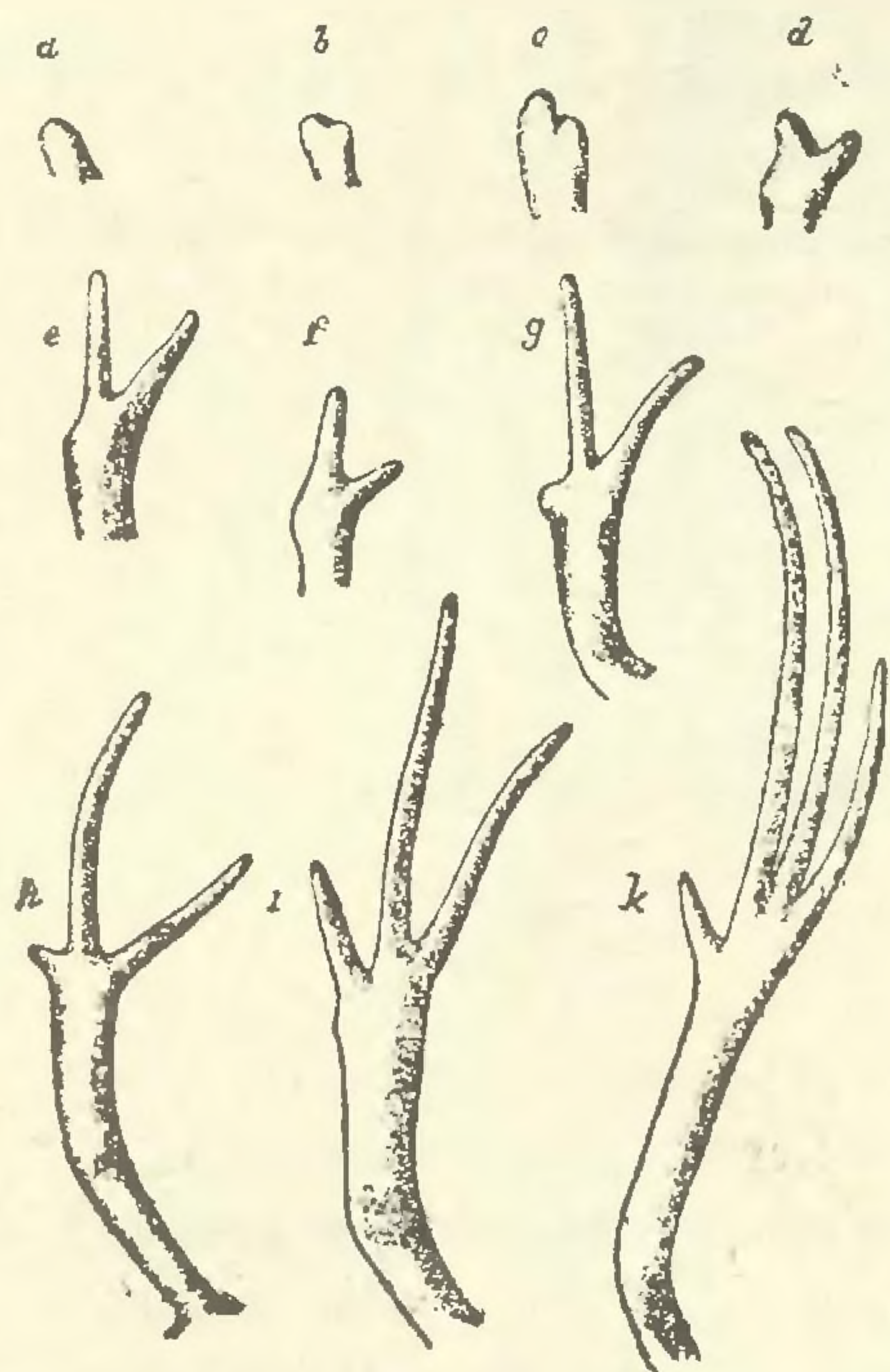


Рис. 229. Схема развитія передней конечности тритона (*Molge cristatus*). По Штрассеру изъ Рабля.

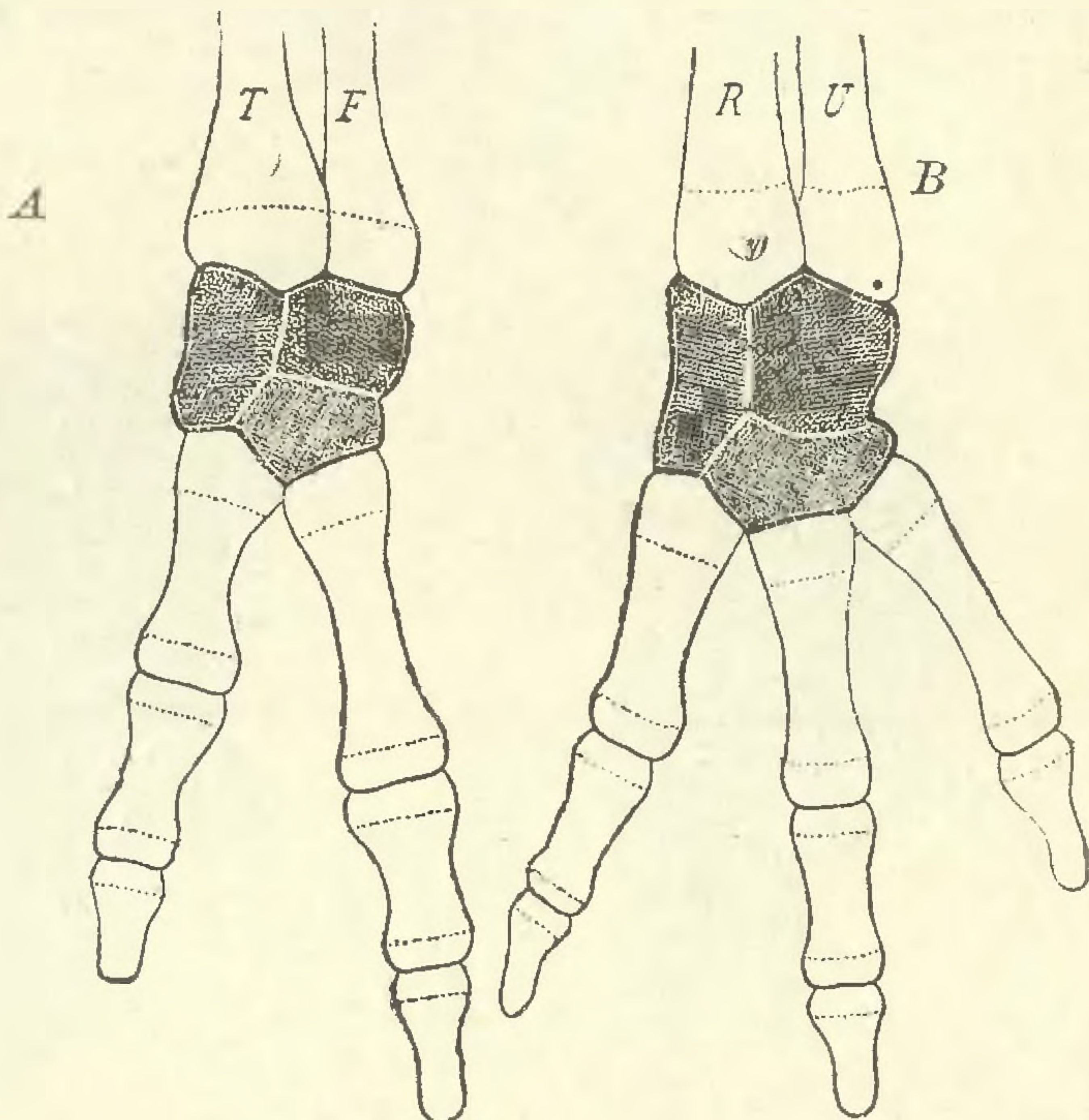


Рис. 230. Схема строения конечности *Proteus* по Раблю. *A*—задняя конечность, *B*—передняя; *T*—*tibia*; *F*—*fibula*; *R*—*radius*; *U*—*ulna*. Около *tibia* и *radius* лежатъ первичныя *tibiale* и *radiale*, дающія по Раблю у другихъ амфибій путемъ расчлененія нѣкоторые элементы кисти и ступни со стороны 1-го пальца; около *fibula* и *ulna* лежитъ хрящъ, расчленяющійся по Раблю у другихъ амфибій на *fibulare* и *ulnare* съ *intermedium* и еще рядъ элементовъ ступни и кисти; третій хрящъ (*basale*) даетъ по Раблю одно изъ *tarsalia* и *carpalia distalia*.

Исслѣдованіе развитія конечности у рептилій приводитъ Сѣверцова (1908) къ слѣдующимъ предположеніямъ касательно исходной формы конечности *Pentadactyloidea* вообще. Конечность эта была образована не болѣе, какъ семью (7) лучами, изъ которыхъ четыре лежали впереди главнаго луча (*praeaxialia*) и два позади (*postaxialia*), причемъ главный лучъ проходилъ, вѣроятно, черезъ *ulna* (*fibula*), *ulnare* (*fibulare*), *carpale 4* (*tarsale 4*) и четвертый палець. *Intermedium* первоначально лежало между *ulna* (*fibula*) и *radius* (*tibia*), и второе колѣно рычага (*zeugopodium*) состояло не изъ двухъ, а изъ трехъ костей, какъ это имѣетъ мѣсто у ископаемыхъ водныхъ рептилій (стр. 205; см. о значеніи колѣнной чашки на стр. 236).

Первоначально различіе между длинными костями перваго (*stylopodium*) и втораго (*zeugopodium*) колѣна рычага и короткими костями стопы или кисти (*autopodium*) не было такъ велико, и всѣ кости конечности имѣли характеръ сравнительно короткихъ, одинаковыхъ

элементовъ, сохранявшихъ лучеобразное расположеніе. Въ такой формѣ и съ такимъ расположеніемъ и закладываются элементы пятипалой конечности у зародыша рептилій.

Кости, входящія въ составъ cadaго луча, были довольно многочисленны. У нынѣ живущихъ рептилій, какъ напр.; у ящерицъ и крокодиловъ, большее число фалангъ наблюдается, какъ переходное состояніе, во время эмбриональнаго развитія. Приведенныя соображенія опять заставляютъ вспомнить о конечности ископаемыхъ водныхъ рептилій, которую еще Гегенбауръ считалъ первоначальной формой. Эта конечность, какъ мы видѣли выше, тоже иногда имѣла *intermedium* во второмъ колѣнѣ рычага (*zeugopodium*), не имѣла рѣзко выраженнаго раздѣленія костей по формѣ на длинныя и короткія и имѣла число лучей

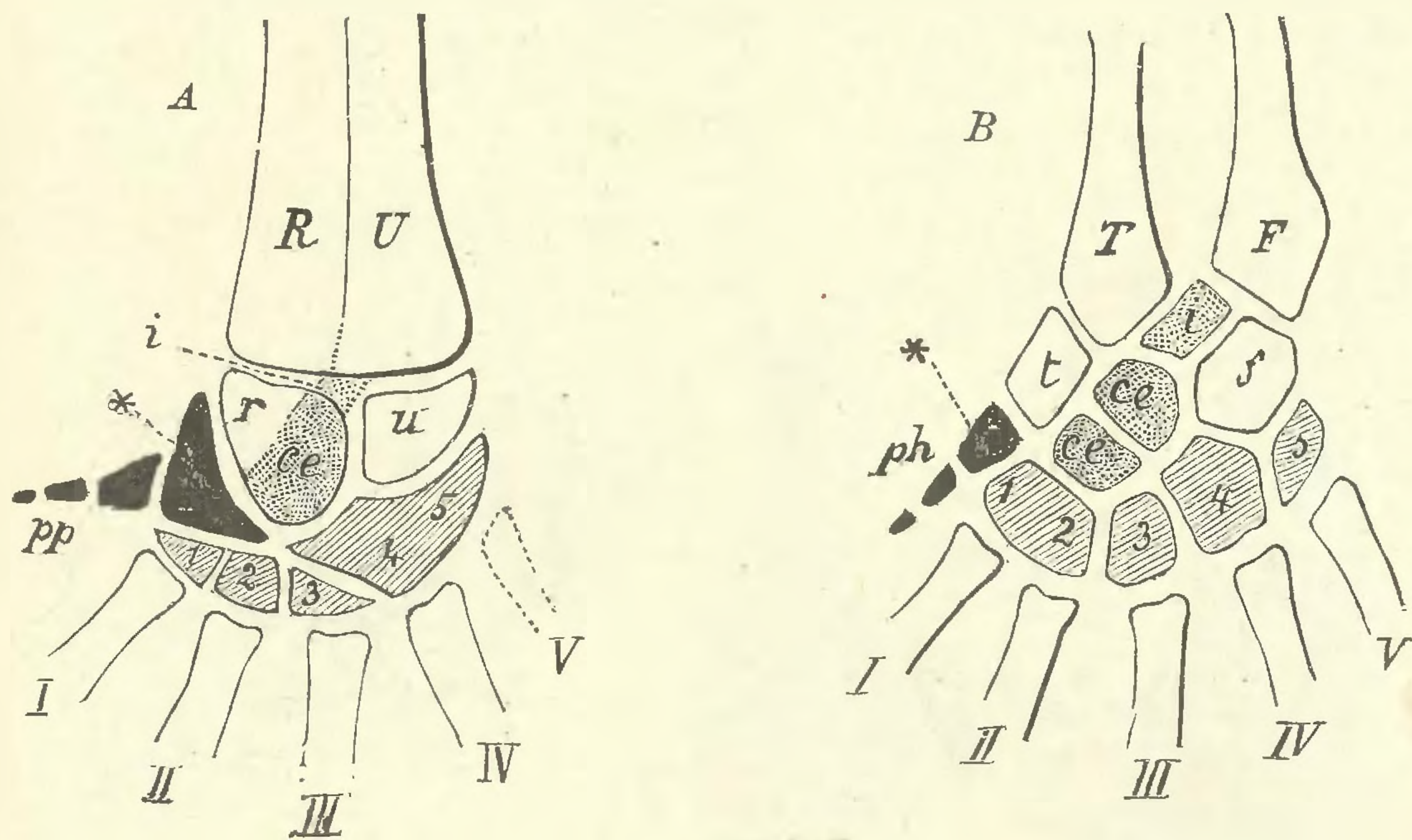


Рис. 231. Конечности амфибій. *A* — Передняя конечность *Anura*. *R* — *radius*; *U* — *ulna*; *i* — *intermedium*; *ce* — *centrale*; *r* — *radiale*; *u* — *ulnare*; 1—5 — *carpalia distalia*; I—V — *metacarpalia*; *pp* — *praepollex*; * — его *carpale*. *B* — задняя конечность *Urodela*. *T* — *tibia*; *F* — *fibula*; *t* — *tibiale*; *f* — *fibulare*; *i* — *intermedium*, сливающійся съ *ulnare*; *ce* — *centralia*; 1—5 — *tarsalia distalia*; I—V — *metatarsalia*; *ph* — *praehallux*; * — его *tarsale*.

Схема по Эмерп.

болѣе пяти. Если нѣкоторые изъ этихъ признаковъ возникли у китообразныхъ вторично, то у водныхъ рептилій они могли имѣть характеръ первичныхъ.

Указаніемъ на происхожденіе пятипалой конечности отъ многолучевой считается то обстоятельство, что въ первой находятъ слѣды лишннихъ пальцевъ или имъ соответствующихъ элементовъ кисти и стопы, какъ впереди большого пальца на передней (*praepollex*) и на задней (*praehallux*) конечности, такъ и позади мизинца (*postminimus*) (рис. 231).

Впрочемъ, относительно нѣкоторыхъ изъ этихъ элементовъ (именно по отношенію къ млекопитающимъ и въ частности человеку; рис. 232) другіе изслѣдователи полагаютъ, что мы имѣемъ дѣло частью съ удвоеніемъ обычныхъ элементовъ, частью съ т. наз. сезамонидными костями (Торниер, 1906). Подъ этимъ наименованіемъ анатомы соединяютъ образованія, повидимому, различнаго значенія. Иногда это, дѣйствительно простыя окостенѣнія сухожилій, лишеныя морфологическаго значенія, а иногда эти элементы залагаются хондрально, и въ этомъ случаѣ имъ нельзя отказывать въ извѣстномъ морфологическомъ значеніи (Thilenius, 1895). Тѣ добавочные элементы человеческой кисти и ступни, которые лежатъ со стороны *radius* и *tibia* и у взрослого сливаются съ костями *carpus* и *tarsus*, а также съ первымъ

metacarpale и *metatarsale*, нѣкоторыми считаются за *praepollex* и *praehallux*, а лежащая съ противоположной стороны *os pisiforme*—за *postminimus* (стр. 237).

При ненормальномъ увеличеніи числа пальцевъ, или такъ называемой полидактиліи, надо различать два случая. Въ одномъ случаѣ полидактилія является результатомъ простого расщепленія нормального зачатка. Такая форма полидактиліи весьма обычна у человѣка, свиней, также у птицъ и др. Въ другомъ случаѣ полидактилія является результатомъ возврата къ предкамъ и развитія зачатковъ, обыкновенно являющихся провизорными или рудиментарными. Таковы напр. случаи трехпалости лошади, когда развиваются, кромѣ обычнаго 3-го пальца, еще два боковые (2-ой и 4-ый), свойственные ископаемымъ предкамъ лошади, а у нея нормально представленные лишь рудиментарными *metacarpalia* и *metatarsalia*.

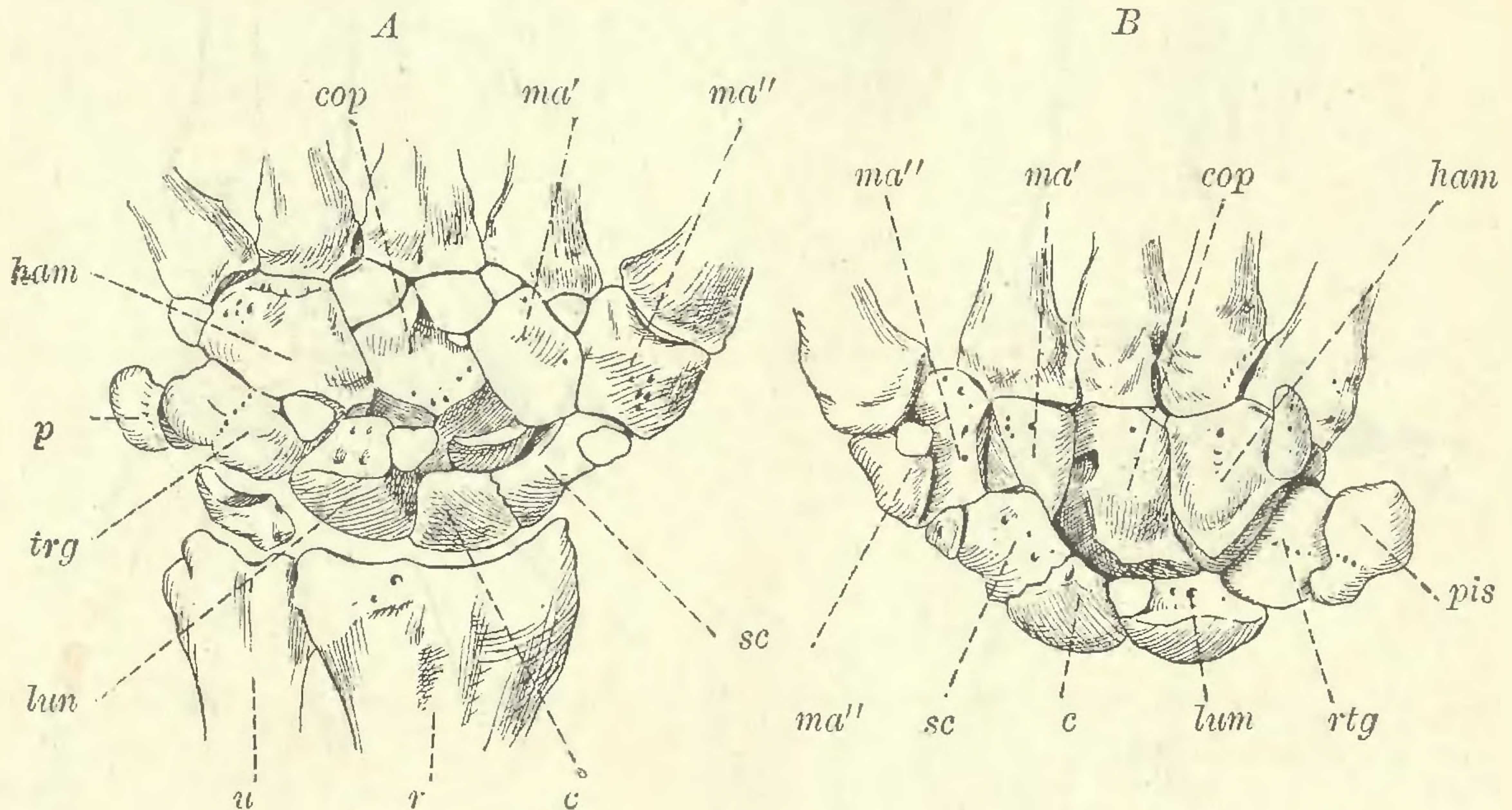


Рис. 232. Кисть человѣка съ обозначеніемъ добавочныхъ косточекъ *carpus*: *A*—съ ладонной, *B*—съ тыльной стороны. *c*—*centrale*; *cap*—*capitatum*; *ham*—*hamatum*; *lun*—*lunatum*; *ma'*—*multangulum minus*; *ma''*—*multangulum majus*; *pis*—*pisiforme*; *r*—*radius*; *sc*—*scaphoideum (naviculare)*; *trg*—*triquetrum*; *u*—*ulna*. По Пфицнеру.

Если теорія Гегенбауровскаго архинтеригія не объясняетъ намъ нѣкоторыхъ фактовъ, какъ было указано выше, то и теорія метамернаго происхожденія конечности, или теорія боковыхъ складокъ, какъ ее иногда зовутъ, тоже встрѣчаетъ нѣкоторыя затрудненія. В-первыхъ, если мы и принимаемъ, что базальная часть конечности возникла черезъ слияніе лучей, то эмбриологически этого покуда доказать не можемъ. Во-вторыхъ, согласно этой теоріи надо-бы ожидать простѣйшей формы пояса, или даже его отсутствія, у низшихъ рыбъ (у селахій), тогда какъ на дѣлѣ такая особенность строенія пояса (задняго) свойственна болѣе высоко стоящимъ ганоидамъ и костистымъ, тогда какъ у селахій пояса хорошо выражены. Также и простѣйшая форма конечности, оказывается, свойственна не селахіямъ, а ганоидамъ. Конечно, эти пункты не принадлежатъ къ числу имѣющихъ рѣшающее значеніе, но все-же ими пользуются въ своей аргументаціи защитники гипотезы Гегенбаура. Указываютъ они также и на ископаемыя, а равно современныя переходныя формы отъ двурядной конечности двудышащихъ къ однорядной конечности селахій. Такъ напр. у нынѣ живущей акулы *Chlamydoselache* имѣются лучи и на другой сторонѣ базальныхъ хрящей, а у ископаемой акулы *Pleurossanthus* (s. *Xenacanthus*) конечность, вслѣдствіе присутствія хорошо развитого др гого ряда лучей, приближалась къ двурядной, причемъ передній лучъ сидѣлъ даже непосредственно на самомъ плечевомъ поясѣ (рис. 233) (Braus, 1901). Затѣмъ, защитники теоріи Геген-

баура указываютъ на то, что до сихъ поръ мы можемъ говорить съ безусловной увѣренностью лишь о метамерной закладкѣ мускулатуры конечностей и о метамерномъ расположеніи иннервирующихъ эту мускулатуру нервовъ, но метамерная закладка мускулатуры не есть еще доказательство метамерности самого органа: мускулатура глаза развивается изъ сомитовъ, т.-е. вполне метамерныхъ частей мезодермы, а самъ глазъ вовсе не является органомъ метамернымъ. Браусъ утверждаетъ (1904), что лучи парныхъ конечностей у селахий являются будто-бы не метамерными, тогда какъ поддерживающіе элементы (Flossenträger) непарныхъ плавниковъ всегда метамерны. Потому эти послѣдніе представляютъ филогенетически, а иногда и онтогенетически, обособившіяся части осевого скелета, какъ было указано выше, а происхождение элементовъ боковыхъ плавниковъ совершенно иное и связи съ осевымъ скелетомъ они не имѣютъ. Однако, на нашъ взглядъ не исключена возможность филогенетическаго происхожденія

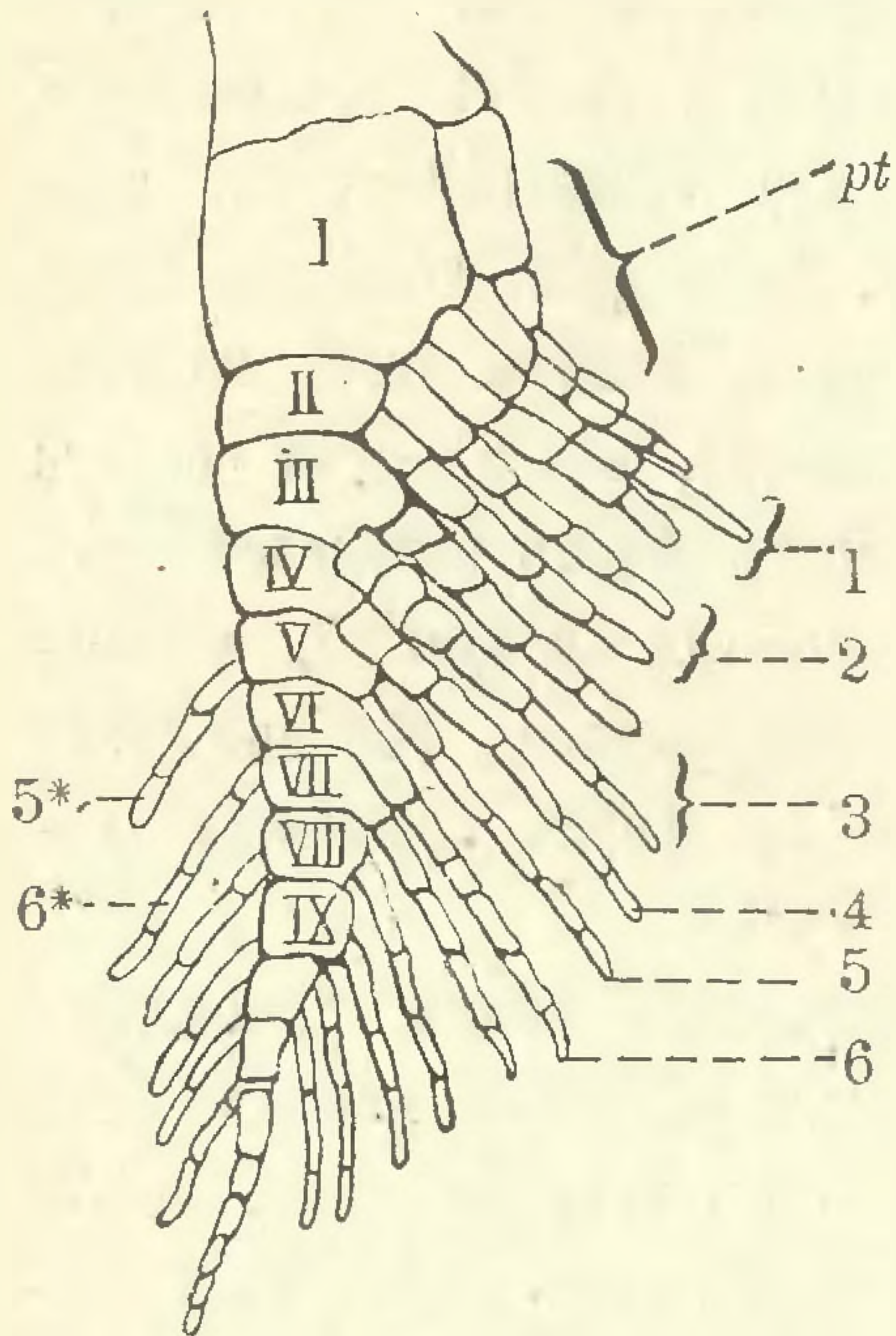


Рис. 233. Передняя конечность ископаемой акулы *Pleurolacanthus* (s. *Xenacanthus*). *pt*—проптеригій; *I*—металптеригій; *II*—*IX*—осевый лучъ; *1*—*6* передніе боковые лучи; *5** и *6**—задніе боковые лучи. По Фричу изъ Брауса.

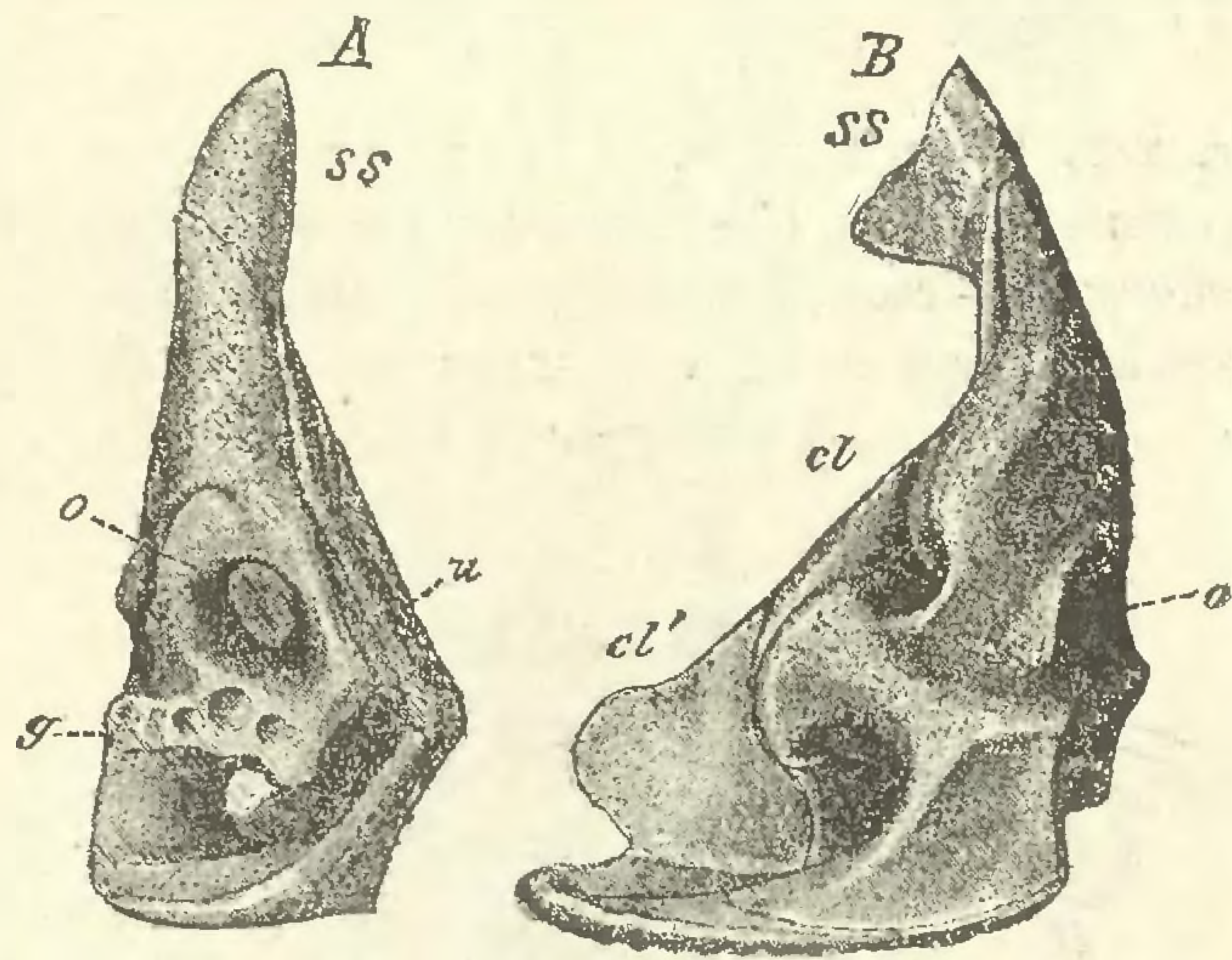


Рис. 234. Передній поясъ осетра (*Acipenser sturio*). *A*—сбоку и сзади; *B*—изнутри; *Cl*—*cleithrum*; *Cl'*—*clavicula*; *g*—сочленовная впадина для причлененія конечности; *ss*—обособившійся участокъ хряща; *o* и *u*—углубленія и впадины въ хрящевой массѣ. По Гегенбауру.

хрящей боковыхъ лучей насчетъ реберъ (Mivart, 1878). Мы видѣли, что ребра представляютъ собой элементы нижнихъ дугъ, и если-бы удалось доказать, что элементы конечностей суть не что иное, какъ части реберъ, то аналогія съ непарными плавниками, скелеть которыхъ представляетъ обособившіяся части верхнихъ (на спинной сторонѣ) и нижнихъ (на брюшной сторонѣ) дугъ, была-бы полная. Отметимъ, что у селахий, какъ мы видѣли, мускульная почка каждой метамеры парныхъ конечностей дѣлится такъ же, какъ и элементы позвоночника (стр. 200), на два участка: передній—краниальный и задній—каудальный. Что же касается ископаемыхъ формъ, то защитники метамернаго происхожденія парныхъ конечностей указываютъ на такія формы, какъ верхне-девонская акула *Cladoseleache*, у которой парные плавники построены весьма сходно съ непарными, а именно представляли складку кожи, поддерживаемую дистальными хрящевыми лучами, а въ основаніи залегала хрящевая пластинка, явственно слившаяся тоже изъ многихъ базальныхъ лучей (Dean, 1909). По мнѣнію некоторыхъ (Cope, 1890; Woodward, 1891) нижнедевонская акула *Climatius scutigera*

имѣла съ каждой стороны не два, а 6—7 боковыхъ плавниковъ. Однако, въ такомъ истолкованіи этихъ данныхъ между палеонтологами существуетъ разногласіе.

Передній поясъ селакій (рис. 215) представляетъ обыкновенно хрящевую дугу, иногда (у скатовъ) причлененную верхнимъ концомъ къ позвоночнику, а

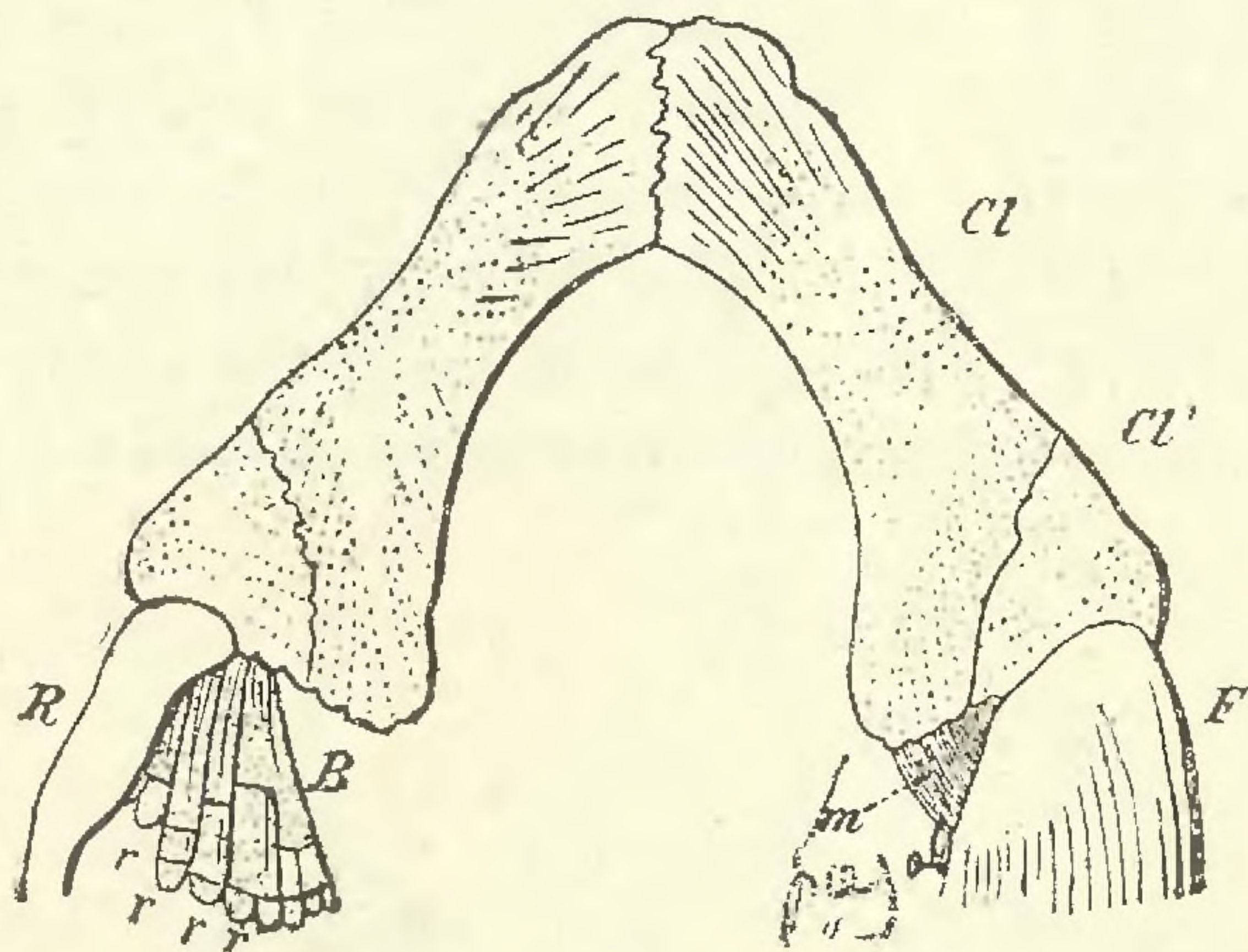


Рис. 235. Передній поясъ *Acipenser sturio* съ брюшной стороны. *Cl'*—*clavicula*; *Cl*—*infraclaviculare*; *F*—основаніе плавника; *m*—мышцы; *R*—краевой костный лучъ; *r, r'*—хрящевые лучи. По Гегенбауру.

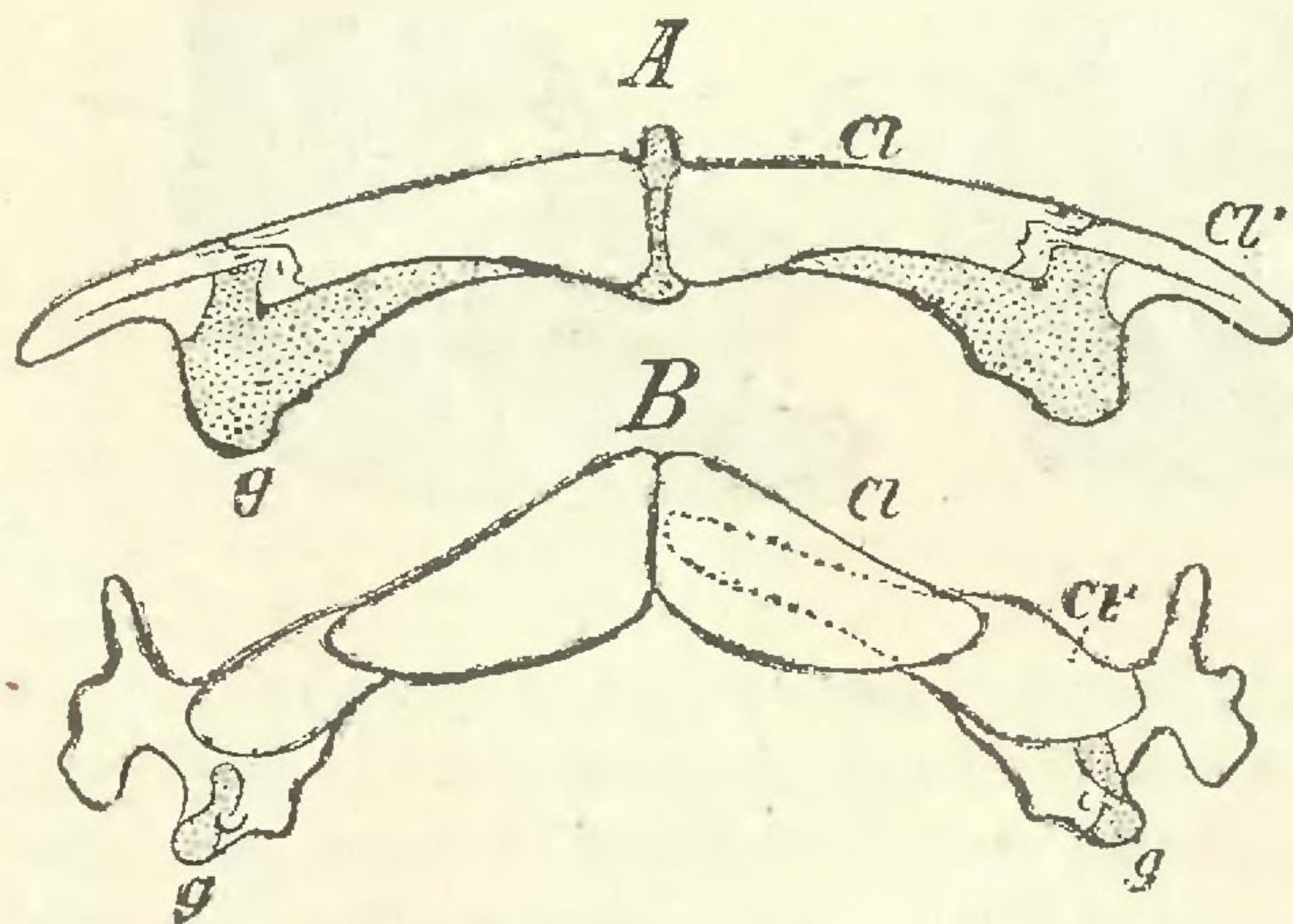


Рис. 236. Передній поясъ (съ брюшной стороны): *A*—*Ceratodus*; *B*—*Polypterus*. *g*—сочленовный бугорокъ. *cl*—*clavicula*; *cl'*—*cleithrum*. Изъ Гегенбаура.

нижнимъ концомъ обыкновенно соединенную съ дугой противоположной стороны посредствомъ хряща или рѣже фиброзной связки. Эта дуга несетъ отверстіе для прохожденія нерва (иногда два: верхнее и нижнее) и имѣетъ сочленовную ямку для базальной части плавника. Часть дуги, лежащая выше этой ямки, можетъ быть названа скапулярной, ибо въ этой области у высшихъ формъ развивается потомъ лопатка (*scapula*), а нижняя—коракондную, ибо она даетъ у тѣхъ же формъ коракондъ (*coracoideum*).

Хрящевой поясъ ганоидовъ (рис. 234 и 235) можетъ быть сведенъ къ тому же типу, но къ нему примыкаетъ нѣсколько костей, у осетровыхъ по характеру не отличающихся отъ кожныхъ костей.

Между ними можно отличить верхнюю, которую Гегенбауръ называетъ *cleithrum*, и нижнюю—ключицу (*clavicula*), а еще ниже ключиць лежитъ—*infraclaviculare*. *Infraclavicularia* правой и лѣвой стороны между собой со-

сочленены, что и замѣняетъ сочлененіе хрящей на брюшной срединной линіи, описанное у селакій, а здѣсь не имѣющее мѣста, ибо хрящи, по мѣрѣ развитія накладныхъ костей, подвергаются редукаціи и уже не соприкасаются своими нижними концами. Мелкія отверстія для прохожденія нервовъ, которыя мы видѣли у селакій, у осетровыхъ расширяются до степени большихъ оконъ.

Вся совокупность накладныхъ костей передняго пояса можетъ быть названа вторичнымъ поясомъ, въ отличіе отъ хрящевого первичнаго.

Въ переднемъ поясѣ *Crossopterygii* и двудышащихъ рыбъ (рис. 236) мы находимъ тѣ же двѣ главныхъ кости: *cleithrum*, принимающій участіе въ

образованіи сочленовой впадины, и ключицу, соединяющуюся у *Crossopterygii* съ таковой противоположной стороны, тогда какъ у двудышащихъ сохраняется связь хрящевого пояса правой и лѣвой стороны. *Cleithrum* и ключица, являясь костями накладными, совершенно утеряли, однако, характеръ костей кожныхъ и тѣсно прилегаютъ къ хрящевому поясу. Скапулярная часть пояса у этихъ рыбъ не развита.

Еще сильнѣе развитъ вторичный поясъ у *Amia* между ганоидами и у костистыхъ рыбъ (рис. 237, 238). У послѣднихъ главную роль играетъ *cleithrum*, который соединяется съ той же костью противоположной стороны, замѣщая собой отсутствующую ключицу. Онъ соединяется рядомъ косточекъ (*supracleithralia*) съ черепомъ и сопровождается иногда добавочными окостенѣніями (*postcleithralia*). Въ первичномъ поясѣ уже у *Crossopterygii* (*Polypterus*) появляются окостенѣнія, а у костистыхъ мы ясно можемъ отличить два отдѣльных болѣе постоянныхъ окостенѣнія: нижнее, представляющее собой коракондъ, и верхнее—лопатку, причѣмъ обѣ эти кости принимаютъ участіе въ образованіи сочленовой впадины.

Въ хрящевомъ зачаткѣ кораконда можно отличить у молодыхъ особей задній (посткоракондный) отростокъ, въ послѣдствіи редуцирующійся, и передній (прекоракондный), который у сельдевыхъ (*Clupea*) сливается съ соотвѣтствующимъ отросткомъ противоположной стороны, а иногда еще особый хрящъ на внутренней сторонѣ (мезокоракондъ) неизвѣстнаго значенія (рис. 239) (Дерюгинъ, 1909).

Точно также въ переднемъ поясѣ у ископаемыхъ амфибій (*Stegoserrhala*), кромѣ ключицъ и коракондовъ, имѣются кожные окостенѣнія, лежащія выше ключицъ и считаемыя Гегенбауромъ за *cleithra* (рис. 205). У нынѣ

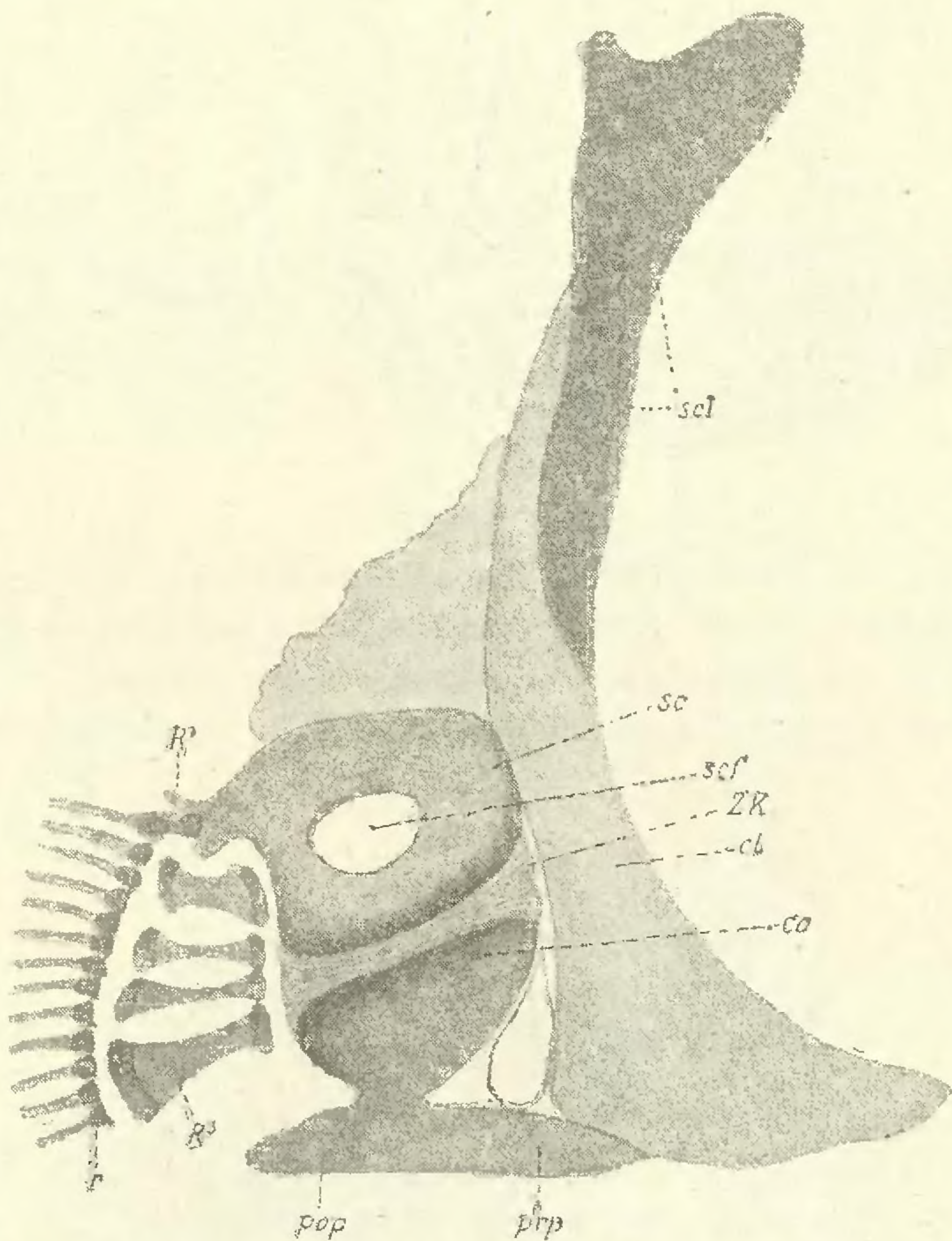


Рис. 237. Плечевой поясъ *Ammodytes tobianus* сбоку. *cl* — *cleithrum*; *co* — *coracoideum*; *sc* — *scapula*; *scf* — отверстие въ шей; *scl* — *supracleithrale*; *p.p.p.* — отростокъ посткоракондный; *p.p.p.* — отростокъ прекоракондный; *R* — лучи первого порядка; *r* — лучи второго порядка; *Zk* — промежуточный хрящъ неизвѣстнаго значенія. Кости изображены темнѣе. По Дерюгину.

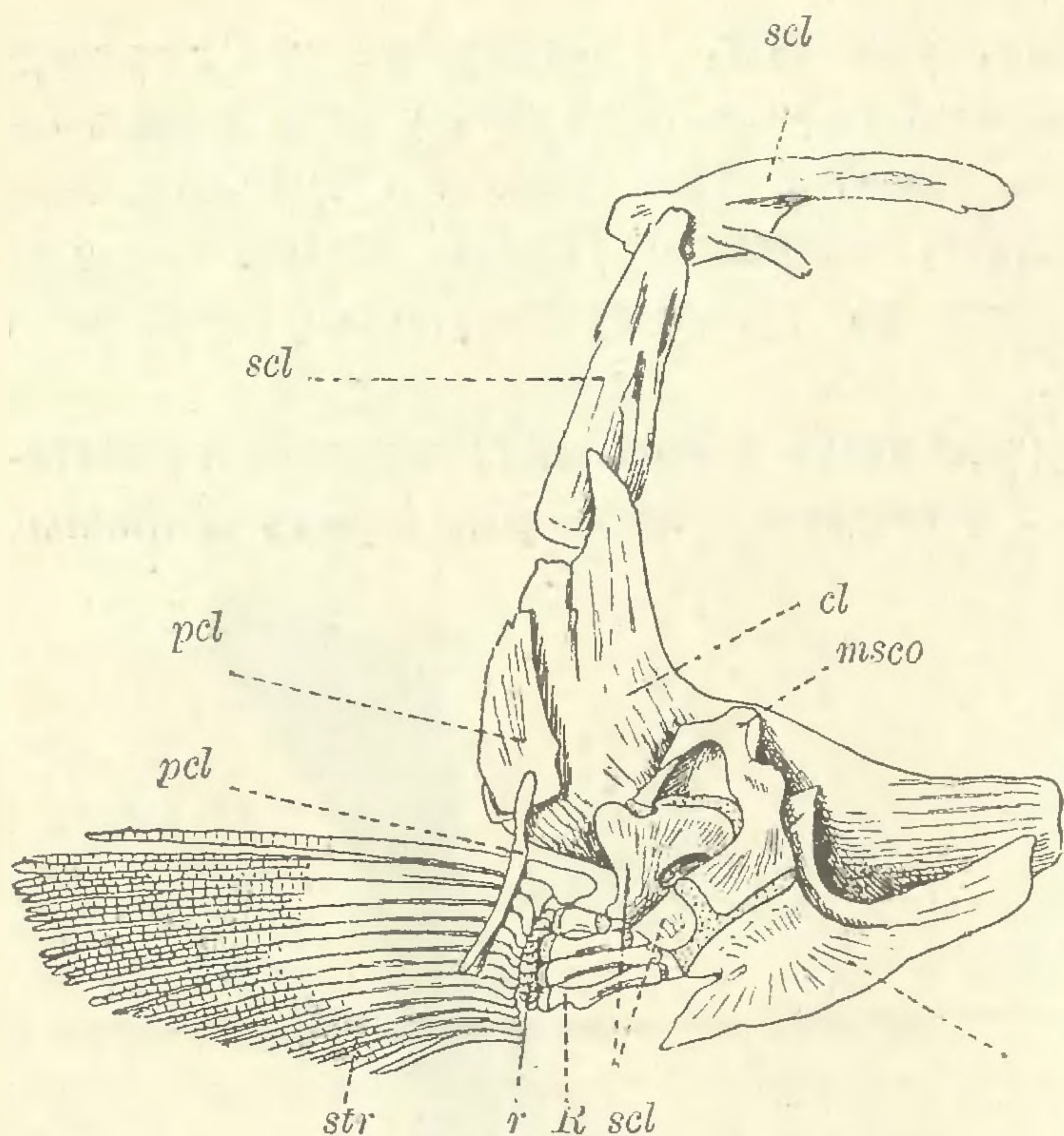


Рис. 238. Плечевой пояс форели (*Salmo fario*). *cl* — *cleithrum*; *scl* — *supracleithralia*; *pcl* — *postcleithralia*; *msc* — мезокоракондъ. *R* — лучи первого порядка; *r* — лучи второго порядка; *str* — кожные лучи. По Паркеру и Гасвеллу.

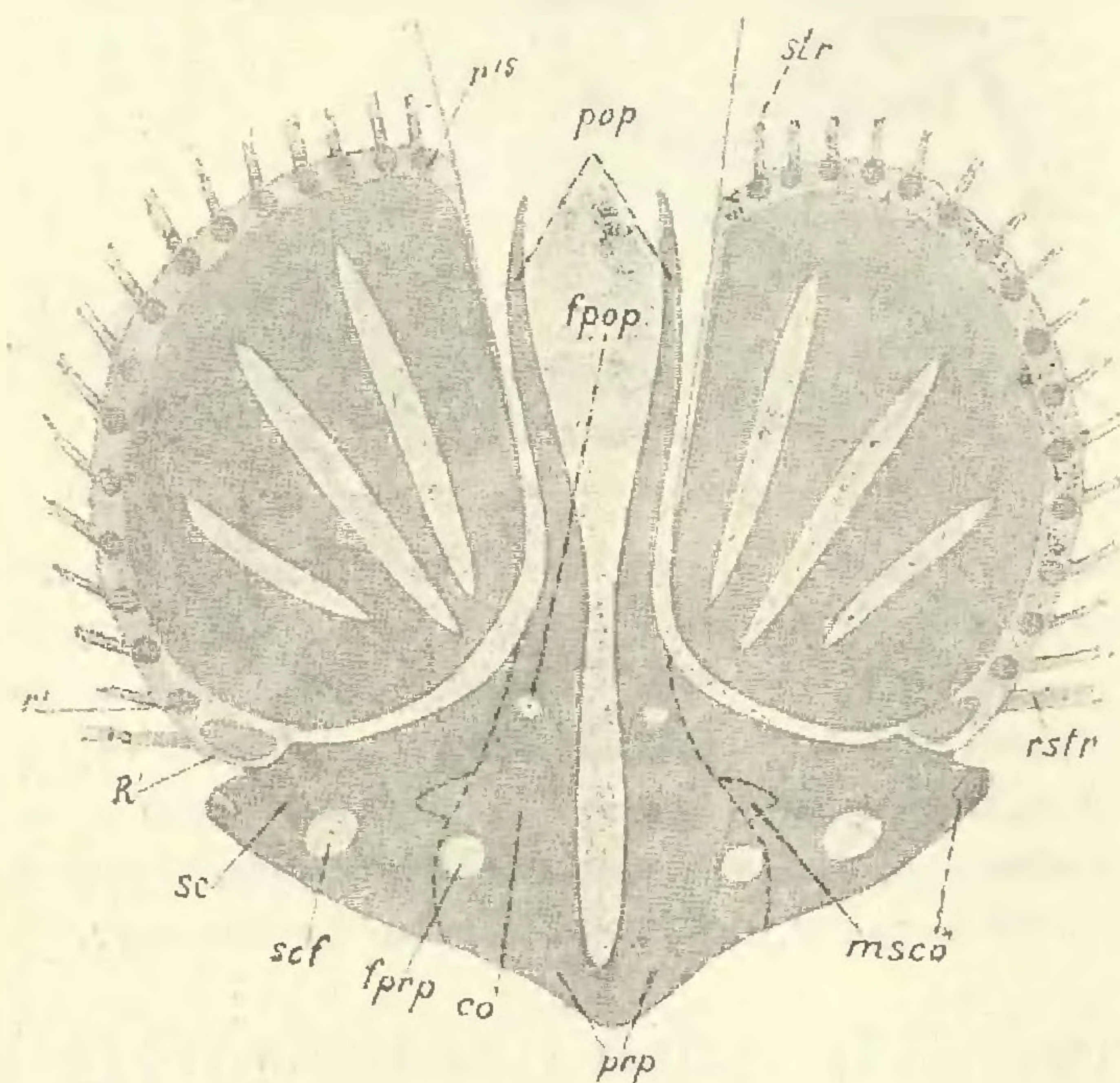


Рис. 239. Хрящевой передней пояс малька сельди (*Clupea*) съ брюшной стороны. *co* — *coracoideum*; *fprp* и *fpop* — отверстия въ прекоракондной (*prp*) и въ посткоракондной (*pop*) части; *msc* — мезокоракондъ; *sc* — *scapula*; *scf* — отверстие въ скапулярной части; *str* — костные лучи; *R* — лучи первого порядка; *r'* — *r'* — лучи второго порядка; *rstr* — краевой лучъ. По Дерюгину.

живущихъ амфибій и всѣхъ вышестоящихъ формъ *cleithrum* исчезаетъ вовсе.

У *Urodela* (рис. 240, А) въ хрящевомъ поясѣ можно отличить скапулярную часть и двураздѣльную коракондную: передній отростокъ ея получаетъ названіе *procoracoideum*, а задній — *coracoideum*, причемъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ концы этихъ двухъ хрящей одной и той же стороны могутъ сливаться между собой, такъ что образуется между ними не выемка, а отверстие или окошко (Sigen, Менорота). Кораконды отчасти упираются въ грудину, а впереди ея могутъ заходить концами другъ на друга (рис. 197) или даже сливаться, образуя продольную хрящевую пластинку — *epicoracoideum*. Въ области сочленованной впадины образуется окостенѣніе, представляющее собой лопатку, а выше ея лежащій хрящевой участокъ скапулярной части пояса получаетъ названіе *suprascapulare*.

У *Anura* (рис. 241, А) передній поясъ носитъ тотъ же характеръ, но окостенѣваетъ не только лопатка, а также и коракондъ, причемъ около *procoracoideum* образуется накладная косточка, охватывающая его передній край — ключица.

Впереди сходящихся на брюшной линіи *procoracoidea* лежитъ непарное и частью окостенѣвающее *prosternum* (стр. 186). У безногихъ *Gymnophiona* передній поясъ отсутствуетъ.

У рептилій передній поясъ (рис. 241) окостенѣваетъ еще болѣе, чѣмъ у амфибій. Впрочемъ у низшихъ формъ, напр. у *Hatteria* (рис. 240, *B*), или у формъ съ редуцированнымъ поясомъ вследствие отсутствія конечностей (*Anguis*) и нѣкоторыхъ другихъ передній поясъ весьма близокъ къ такому *Urodela* и

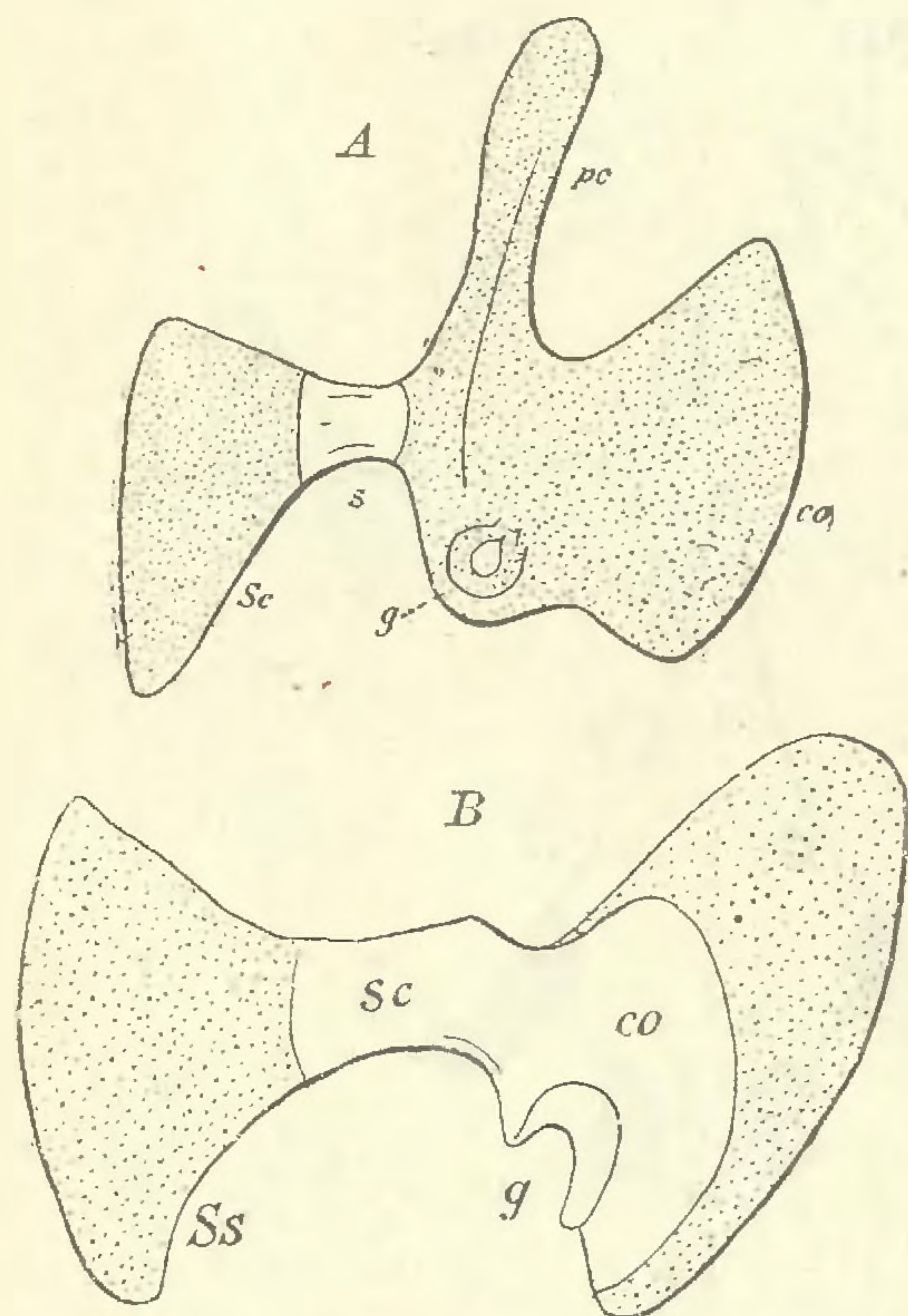


Рис. 240. *A* — правая половина передняго пояса амфибии *Menobranchius lateralis*. *s*—*scapula*; *Sc*—*suprascapulare*; *co*—*coracoideum*; *pc*—*procoracoideum*; *g*—сочленовная впадина. *B*—правая половина передняго пояса *Hatteria*. *c*—*scapula*; *Ss*—*suprascapulare*; *co*—*coracoideum*; *g*—сочленовная впадина.

Оба рисунка изъ Гегенбаура.

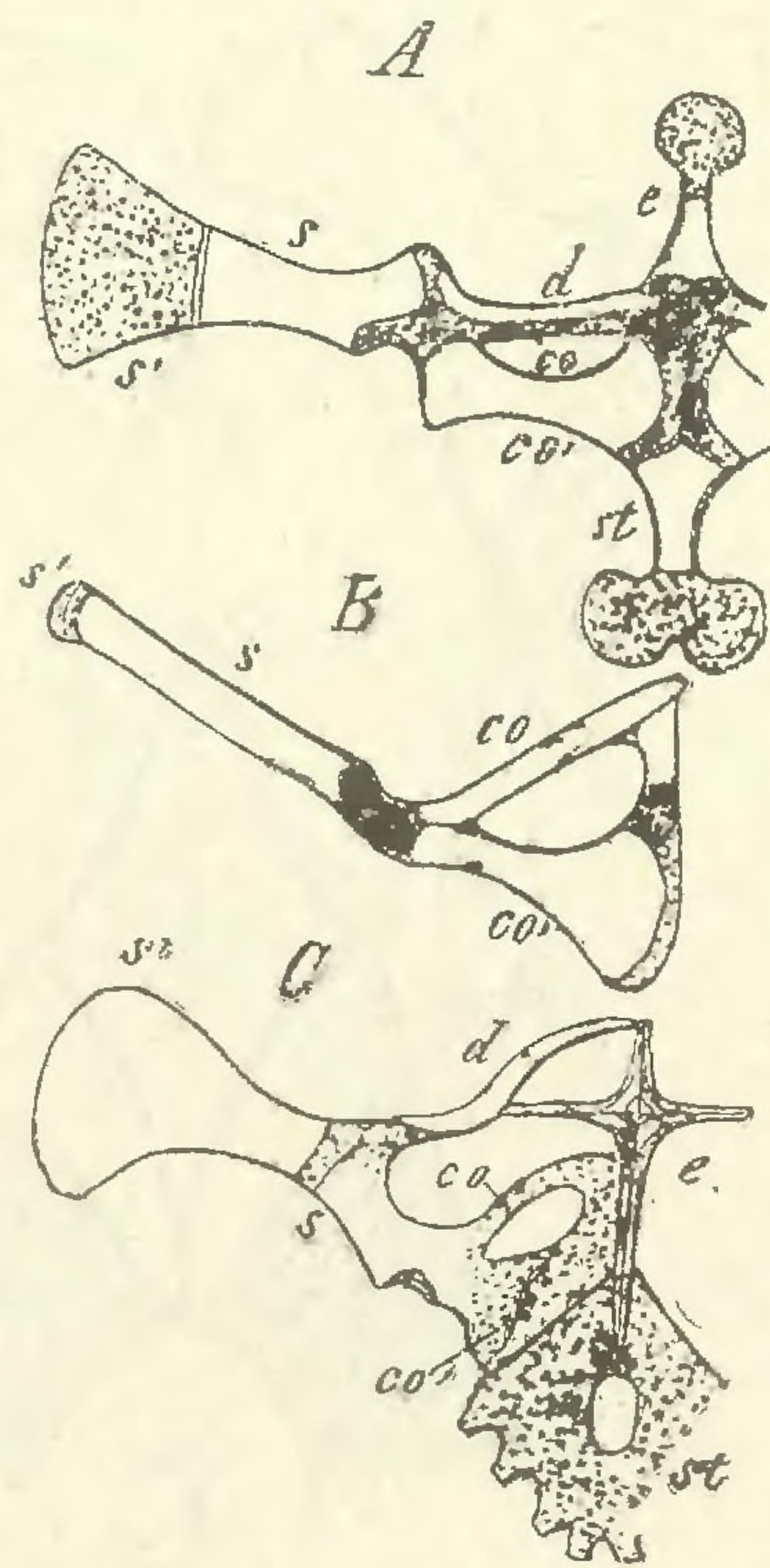


Рис. 241. Передній поясъ (съ брюшной стороны): *A*—лягушки; *B*—черепахи; *C*—ящерицы. *s*—*scapula*; *s'*—*suprascapulare*; *co*—*procoracoideum*; *co'*—*coracoideum*; *cl*—*clavicula*; *e*—*prosternum* (при *A*) и *episternum* (при *B*); *st*—*sternum*. Изъ Гегенбаура.

въ значительной мѣрѣ остается хрящевымъ. Окостенѣніе въ области сочленовной впадины представляетъ собой слившіеся вмѣстѣ лопатку и коракоидъ, а не окостенѣвшія части — верхняя представляетъ *suprascapulare*, а нижняя, вѣроятно, *procoracoideum*, тѣсно сливающимся съ коракоидомъ, а иногда отдѣленный отъ него окошкомъ. У ящерицъ эти части гораздо яснѣе выражены (рис. 200), и, кромѣ окостенѣвшаго коракоида, можно отличить лежащій ко-нутри отъ него хрящевой *epicoracoideum*, то парный, то сливающимся съ та-кимъ-же хрящемъ противоположной стороны, а затѣмъ еще частью тоже око-

стенѣвшій узкій участокъ первичнаго пояса, отдѣленный окошкомъ (*b*) отъ передняго края кораконда и представляющій *procoracoideum* (рис. 241, *C*).

У всѣхъ ящерицъ, кромѣ хамелеоновъ и амфисбеновыхъ, развита ключица и уже обособлена на большей части своего протяженія отъ *procoracoideum*.

У крокодиловъ (рис. 206) ключица отсутствуетъ, а лопатка и кораконды окостенѣваютъ на значительномъ протяженіи; *procoracoideum* невыражено. У черепахъ всѣ три элемента: узкая лопатка, коракондъ и *procoracoideum* око-

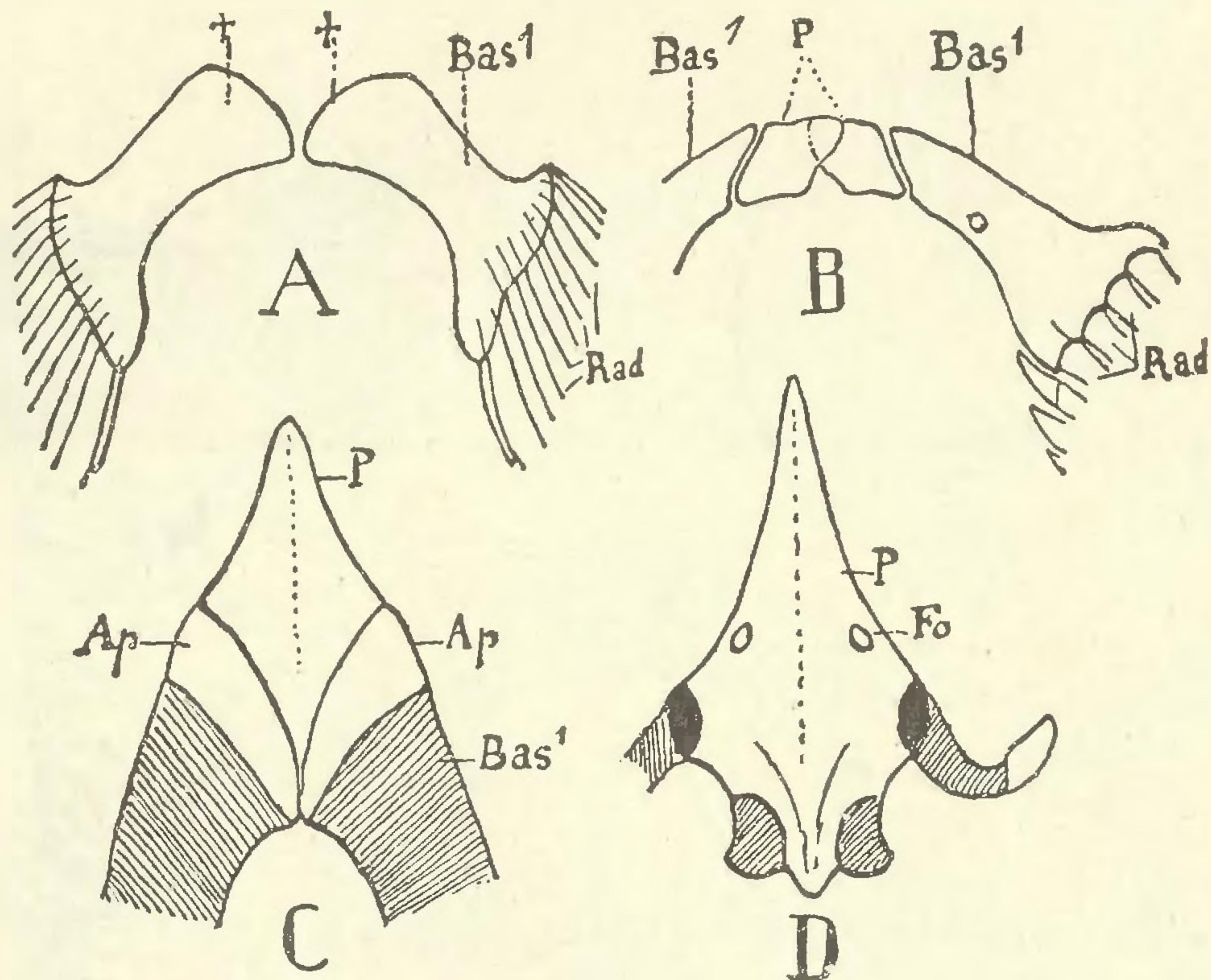


Рис. 242. Задній поясъ рыбъ и амфибій: А — плавники ископаемой акулы *Pleuracanthus*; поясъ представленъ расширенными концами *basale* (*metapterygium*), обозначенными крестиками †; В — задній поясъ *Scaphirhynchus cataphractus*, С — *Polypterus bichir*, D — *Menobranchus*. *Bas¹* — *basale*; *Ap* — его хрящевыя части; *Rad* — лучи; *P* — элементы задняго пояса; *Fo* — *canalis obturatorius*. По Видерсгейму.

стенѣваютъ, причемъ *procoracoideum* срастается въ одну кость съ лопаткой (рис. 241, *B*). Что же касается до ключицъ, то, можетъ быть, онѣ представлены костями брюшнаго щита (*epiplastron*), въ числѣ которыхъ Гегенбауръ находитъ и гомологъ *cleithrum* (*hyoplastron*) (стр. 75). У змѣй передній поясъ отсутствуетъ.

Передній поясъ птицъ (рис. 195) окостенѣваетъ вполне и несетъ явные слѣды приспособленія къ полету, а именно къ обезпеченію большей стойкости всего пояса. Лопатка чрезвычайно удлинена и саблевидной формы, какую она имѣла и у летающихъ рептилій (*Pterosauria*). Только у нелетающихъ пингвиновъ она не саблевидна, а плоская и расширена. Кораконды въ видѣ мощныхъ широкихъ костей упираются въ грудину. У страуса и заредыша киви въ кора-

контѣ имѣется окошко, отдѣляющее болѣе узкую переднюю часть, соответствующую *procoracoideum*, отъ задней, болѣе широкой. У всѣхъ *Ratitae* лопатка и коракоиды срались вмѣстѣ. Ключица птицъ представляетъ дугообразно согнутую кость, обыкновенно срастающуюся съ костью противоположной стороны (при посредствѣ непарнаго хрящика—*interclaviculare*) въ т. наз. дужку (*furcula*), прикрѣпляющуюся къ груди́нѣ связкой. У нѣкоторыхъ птицъ концы ключицъ могутъ быть связаны между собой лишь фиброзной связкой (попугаи, совы), а у нанду (*Rhea*) и киви (*Apteryx*) ключицы низведены на сте-

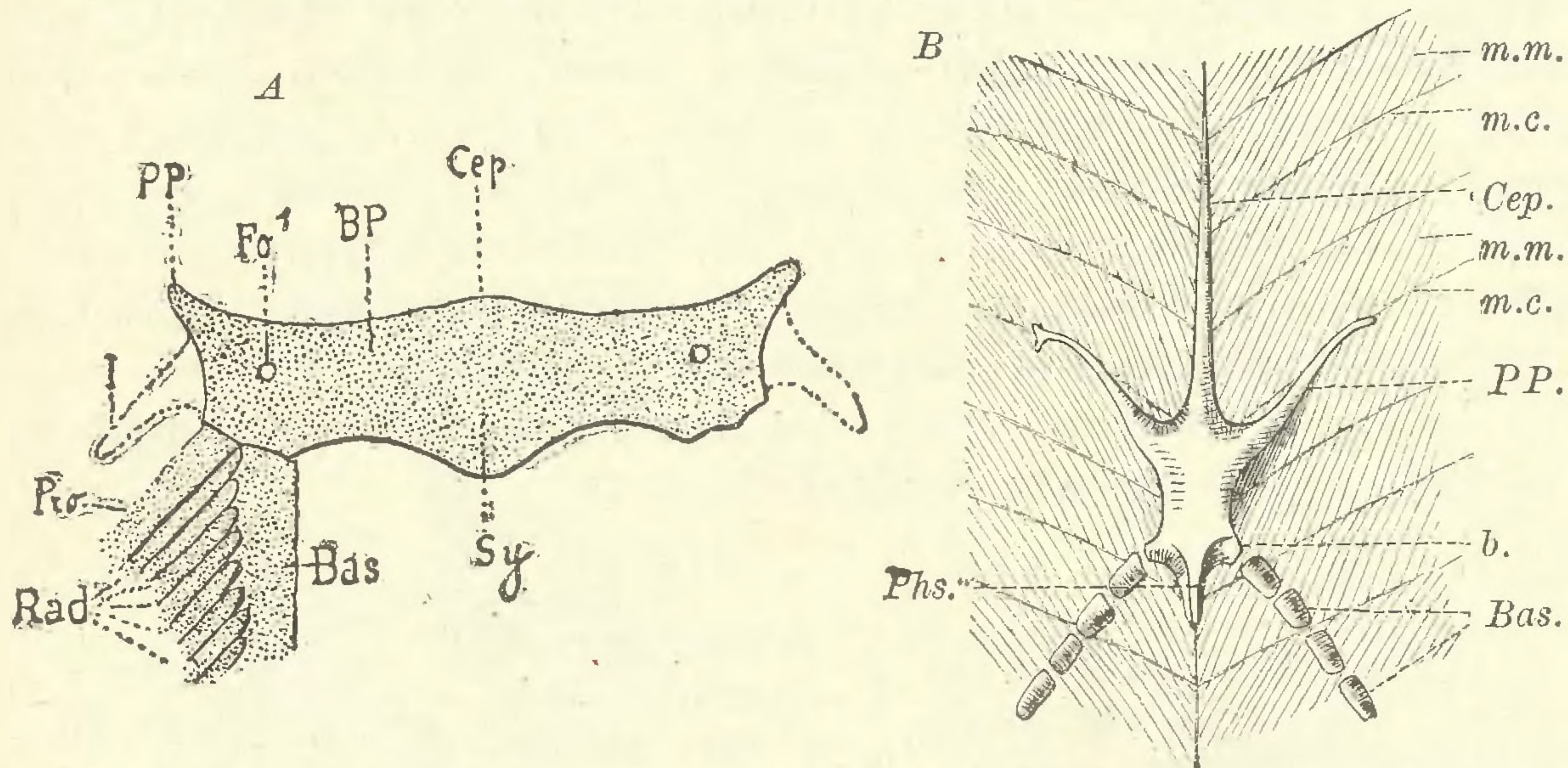


Рис. 243. Задній поясъ рыбъ. *A*—схематическое изображеніе наиболее полно представленнаго задняго пояса селажій. *Bas*—*basale (metapterygium)*; *Pro*—*propterygium*; *Rad*—лучи; *BP*—сѣдалищно-лобковая часть; *I*—*processus iliacus*; *Fo¹*—*canalis obturatorius*; *Sy*—мѣсто сращения правой и лѣвой половинъ пояса; *Cer*—*processus epirubicus*; *PP*—*processus praerubicus*. *B*—тазовою поясъ *Protopterus* съ брюшной стороны. *Bas*—элементы задней конечности, причленяющейся къ отростку *b*; *PP*—*processus praerubicus*; *Cer*—*proc. epirubicus*; *Phs*—*proc. hypoischadicus*; *m.m.*—миомеры; *m.c.*—миокоммы. По Видерсгейму.

пень отростка коракоидныхъ костей; у большинства же *Ratitae* онѣ вовсе исчезаютъ.

У нѣкоторыхъ видовъ вымершихъ моа (*Dinornis*), повидимому, вовсе не было плечевого пояса, какъ не было и скелета крыльевъ.

Передній поясъ млекопитающихъ представляетъ два типа: одинъ свойственъ яйцероднымъ и примыкаетъ къ поясу рептилій, другой—прочимъ млекопитающимъ и приближается къ поясу человѣка. У первыхъ (рис. 203) лопатки срались съ коракоидами, упирающимися своимъ нижнимъ концомъ въ груди́ну, и снабжены каждая выступомъ—*acromion*, къ которому примыкаетъ ключица и котораго зачатокъ есть уже у ящерицъ. Впереди коракоидовъ лежатъ двѣ кости, не достигающія до груди́ны, но сходящіяся вмѣстѣ позади *prosternum* на его внутренней поверхности; это—*procoracoidea*. Къ лопаткѣ и отросткамъ *prosternum* прилегаютъ двѣ тонкихъ ключицы. Нѣкоторыя сумчатые (*Trichosurus*) тоже имѣютъ въ эмбриональномъ состояніи коракоиды, достигающіе до

грудины, но впоследствии прирастающіе къ лопаткѣ и низводящіеся на степень ея отростка. Въ этомъ послѣднемъ видѣ они и находятся у всѣхъ живородящихъ млекопитающихъ. Лопатки этихъ послѣднихъ снабжены гребнемъ (*spina scapulae* ~~scapulae~~ *scapulae*), продолженіемъ кости и является *acromion*.

Ключица у млекопитающихъ смѣшаннаго происхожденія, ибо ея внутренней конецъ развивается хондрально, и вполне развита у формъ, коихъ передняя конечность можетъ дѣлать движенія въ различныхъ направленіяхъ, а именно у нѣкоторыхъ сумчатыхъ, у многихъ грызуновъ и насѣкомоядныхъ, всѣхъ полуобезьянъ и приматовъ. У другихъ сумчатыхъ, неполнозубыхъ, грызуновъ и многихъ хищниковъ имѣются лишь рудименты ключицы, не имѣющіе физиологическаго значенія, а у китообразныхъ, сиреновыхъ, копытныхъ и всеядныхъ хищниковъ ключица исчезла вовсе и только у немногихъ (у овцы) существуетъ лишь въ эмбриональномъ состояніи. Эти послѣднія группы характеризуются какъ разъ способностью производить передней конечностью однообразныя, преимущественно въ одной плоскости (маятникообразныя), движенія.

Отношенія вторичнаго пояса у различныхъ позвоночныхъ, по воззрѣніямъ Гегенбаура, представлены на прилагаемой таблицѣ.

	Ganoidei	Dipnoi	Teleostei
I. Cleithrum.	Обѣ въ видѣ кожныхъ или накладныхъ костей.	Обѣ прилегаютъ къ хрящевому поясу въ видѣ накладныхъ костей.	I—сильно развитъ въ видѣ накладной кости. II—исчезаетъ.
II. Clavicula.			
	Chelonia	Stegocephala	
I — hyoplastron.		I — въ видѣ кожной кости.	
II — epiplastron.		II — въ видѣ накладной кости.	
Обѣ въ видѣ кожныхъ костей.			
	Anura	Sauria и Monotremata	
I — исчезаетъ.		I — исчезаетъ.	
II — въ видѣ накладной кости, прилегающей къ хрящевому прокораконду.		II — въ видѣ накладной кости.	
	Прочія Mammalia		
I — исчезаетъ.			
II — въ видѣ частью накладной, а частью хондральной кости.			

Обратимся къ поясу заднихъ конечностей или тазовому рыбъ. Простейшую форму его мы находимъ не у селахий, какъ можно было бы ожидать, а у ганойдовъ (*Scaphirhynchus*), а именно въ видѣ двухъ пластинокъ, лежащихъ къ переднимъ базальнымъ хрящамъ заднихъ конечностей и прилежащихъ одна къ другой (рис. 223). Такъ какъ у нѣкоторыхъ ганойдовъ (какъ *Acipenser*, *Spatularia*, а также у нѣкоторыхъ ископаемыхъ селахий) вовсе не находимъ задняго пояса, а базальная часть задней конечности вы-

тянута въ отростокъ, занимающій то положеніе, которое имѣетъ самостоятельный хрящикъ въ предыдущемъ случаѣ, то возникновеніе этого послѣдняго путемъ обособленія отъ базальной пластинки болѣе, чѣмъ вѣроятно (рис. 242, *A* и *B*). У *Crossopterygii* (напр., у *Polypterus*) оба хряща сливаются вмѣстѣ и вытягиваются въ одинъ непарный отростокъ (*processus epi-pubicus*) и чрезвычайно приближаются по формѣ къ заднему поясу низшихъ амфибій (рис. 243. *C* и *D*). Высшіе ганюиды (*Lepidosteus*, *Amia*), а равно и костистыя рыбы не имѣютъ даже и рудимента задняго пояса.

У салахій задній поясъ имѣетъ видъ непарной поперечно вытянутой хрящевой пластинки, образованной, какъ показываетъ исторія развитія, сліяніемъ

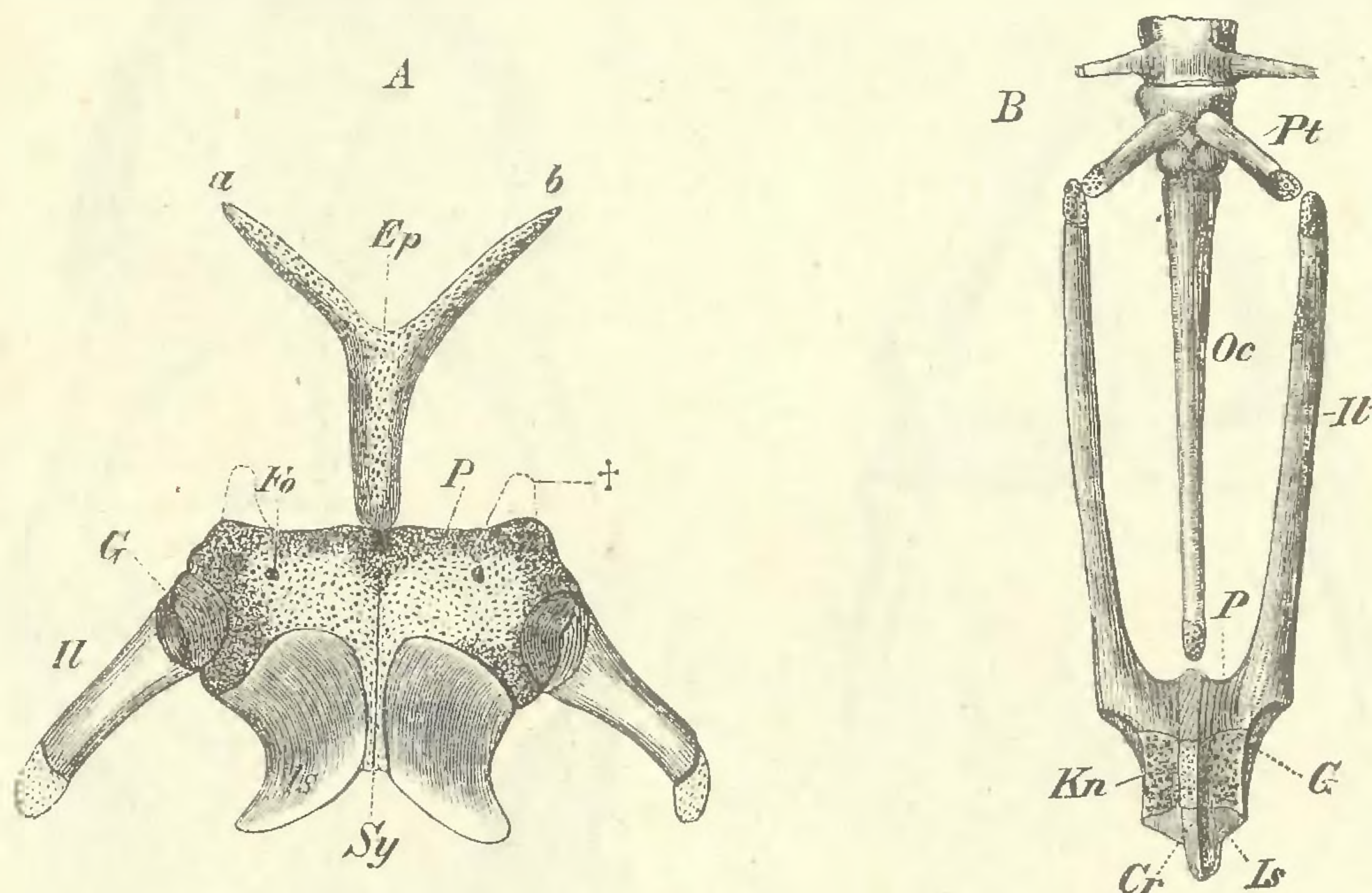


Рис. 244. Задній поясъ амфибій. *A* — задній поясъ пятнистой саламандры (*Salamandra maculosa*) съ брюшной стороны. *Il*, *Is*, *P*—его подвздошный, сѣдалищный и лобковый отдѣлы; *Fo*—*canalis obturatorius*; *Ep*—*epipubicum* съ отростками—*a* и *b*; *G*—сочленовная ямка для бедренной кости. *Sy*—сѣдалищно-лобковое сращеніе; †—выступы, встрѣчающіеся у многихъ хвостатыхъ амфибій и соответствующіе *proc. praepubicus*; *B* — задній поясъ лягушки съ брюшной стороны. *Cr* — киль; *Kn* — хрящевая часть пояса; *Oc* — *os coccygis*; *Pt*—поперечные отростки крестцового позвонка; остальные обозначенія тѣ же, что и въ предыдущемъ рисункѣ. Оба рисунка изъ Видерсгейма.

двухъ зачатковъ, но въ этой пластинкѣ можно отличить часть, лежащую ниже причлененія конечности, или сѣдалищно-лобковую (*pars ischio-pubica*), ибо у высшихъ формъ здѣсь залагаются кости сѣдалищная (*ischium*) и лобковая (*pubicum* s. *os. pubis*), и часть, лежащую выше мѣста причлененія конечности, или подвздошную (*pars iliaca*), ибо у высшихъ формъ здѣсь залагается подвздошная кость (*ilium* s. *ileum*). Эта часть вовсе не выражена въ поясѣ ганюидовъ, а между салахіями она сильнѣе выражена у *Holoscephali* (рис. 253, *B*), чаще-же остается на степени небольшого отростка (*pr. iliacus*). Впереди этого отростка съ каждой стороны пояса выступаетъ еще небольшой отростокъ (*pr. praepubicus*) (рис. 243, *A*).

Въ поясѣ селакій наблюдается съ каждой стороны по отверстию (*canalis obturatorius*) для прохожденія нерва (*n. obturatorius*). У двудышащихъ задній поясъ также представленъ непарной пластинкой съ невыраженной *pars iliaca* (рис. 243, B). Пластинка снабжена парными *processus praepubici* и непарнымъ *pr. epiubicus* на переднемъ краѣ и еще непарнымъ отросткомъ на заднемъ—*pr. hypoischadicus*.

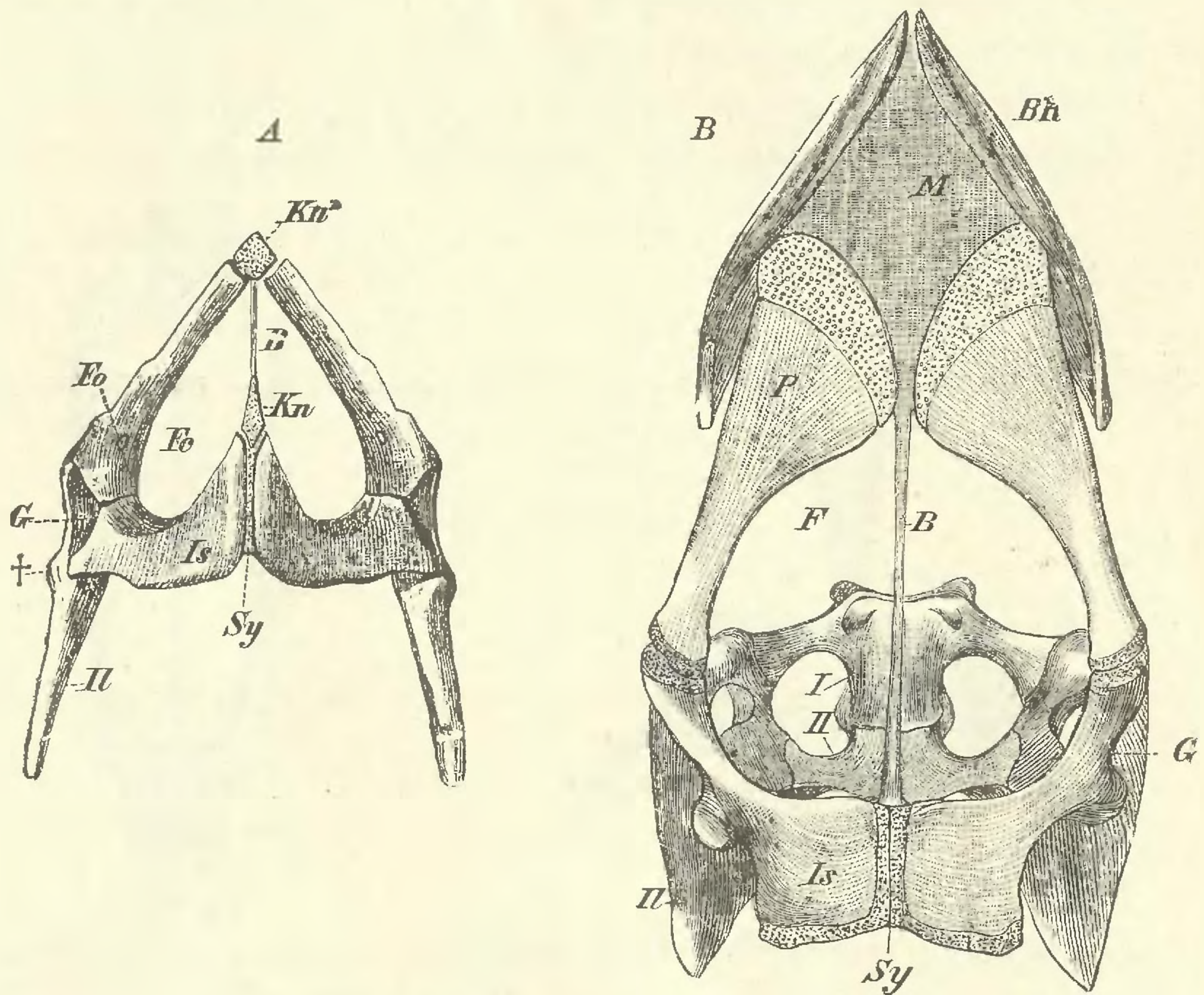


Рис. 245. Задній поясъ рептилій. А—задній поясъ ящерицы. Fc—*foramen ischio-pubicum s. obturatum*; Fo—*canalis obturatorius*; Il—*ileum*; Is—*ischium*; G—сочленовная ямка для бедреной кости. Kn¹—*epiubicum*; Kn—хрящъ, лежащій въ области сращенія (Sy) сѣдалищныхъ костей и соединенный съ *epiubicum* фиброзной связкой (B); †—*tuberculum ossis ilei*. B—задній поясъ молодого аллигатора. P—*pubicum*; M—фибровая перепонка между передними концами послѣдней пары брюшныхъ реберъ—BK; F—*foramen ischio-pubicum s. obturatum*; I, II—первый и второй крестцовые позвонки; остальные обозначенія, какъ въ предыдущемъ рисункѣ. Оба рисунка изъ Видерсгейма.

Задній поясъ низшихъ амфибій (*Metobranchus*) весьма близокъ къ такому *Polypterus*, но отличается болѣе сильнымъ развитіемъ *processus iliacus*, появленіемъ окостенѣній какъ въ подвздошной, такъ и въ сѣдалищной области и прободенъ *nervus obturatorius*, подобно поясу почти всѣхъ вышестоящихъ формъ (рис. 242, D). У немногихъ амфибій (*Dactylethra*, *Stegocerphala*) появляются окостенѣнія и въ лобковой части, такъ что всѣ три главныя части таза (*pubicum*, *ileum* и *ischium*) уже заложены. Затѣмъ, впервые у амфибій задній поясъ приходитъ въ связь съ позвоночникомъ (кроме

Proteus и Amphiuma), а именно съ крестцовымъ позвонкомъ, посредствомъ связокъ (Urdela) или посредствомъ сочлененія (Anura). У нѣкоторыхъ амфібій часть, соответствующая *pr. epiribicus* двудышащихъ рыбъ, является въ видѣ хорошо развитого обособленнаго хряща, спереди расщепленнаго въ видѣ буквы Y (рис. 244, A) или расширеннаго въ видѣ лопатки (*cartilago epiribica*).

У Anura въ зависимости отъ ихъ приспособленія къ движению на землѣ, причемъ главная работа падаетъ на заднія конечности, тазъ претерпѣваетъ нѣкоторое измѣненіе: подвздошныя кости удлинены и отклонены сильно назадъ, гдѣ онѣ замыкаются двумя сѣдалищными, впереди конхъ лежатъ оставшаяся хрящевой (хотя склерозированная) *pars pubica*, въ которой у *Dactylethra* имѣется окостенѣніе. Затѣмъ, сѣдалищныя кости сближены и поставлены {почти вертикально, образуя на срединной линіи сзади килевидный выступъ (рис. 244, B). *Canalis obturatorius* у Anura нѣтъ. Задній поясъ отсутствуетъ у *Gymnophiona*.

У рептилій мы встрѣчаемся съ новымъ шагомъ въ развитіи задняго пояса.

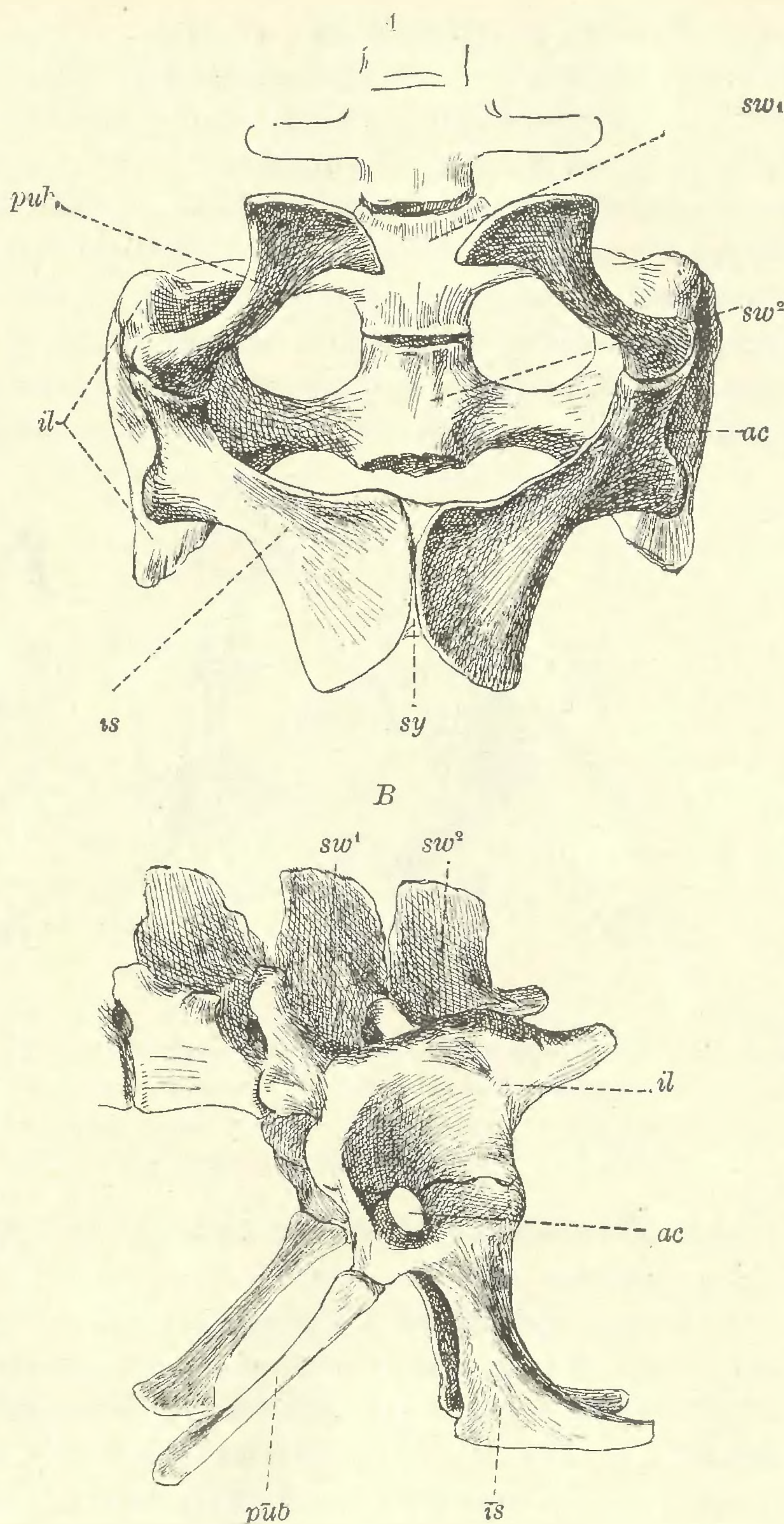


Рис. 246. Тазовой поясъ крокодила (*Rhamphostoma gangeticum*): A — съ брюшной стороны; B — сбоку. *ac* — вертлужная впадина съ отверстіемъ въ ней; *il* — *ileum*; *is* — *ischium*; *pub* — *pubicum*; *sy* — *symphysis ossis ischii*; *sw1* и *sw2* — первый и второй крестцовые позвонки. (Ориг. рис.).

Окостенѣваютъ обыкновенно всѣ три кости, а между лобковой и сѣдалищной костью, вслѣдствіе ихъ расхожденія, появляется отверстіе (*foramen ischio-pubicum s. obturatum*) (рис. 245). У большинства отверстія правой и лѣвой стороны раздѣлены волокнистымъ хрящемъ или связкой, раздѣляющей на двѣ половины и задній поясъ нѣкоторыхъ амфибій (*Amphiuma*), и лишь у нѣкоторыхъ черепахъ еще удерживается костная перемычка между внутренними концами сѣдалищной и лобковой костей той же стороны. Это отверстіе возникаетъ независимо отъ *canalis obturatorius*, который лежитъ у его наружнаго края, а у черепахъ *n. obturatorius* проходитъ черезъ самое *foramen obturatum*. Между внутренними концами лобковыхъ и сѣдалищныхъ костей лежатъ хрящи, составляющіе

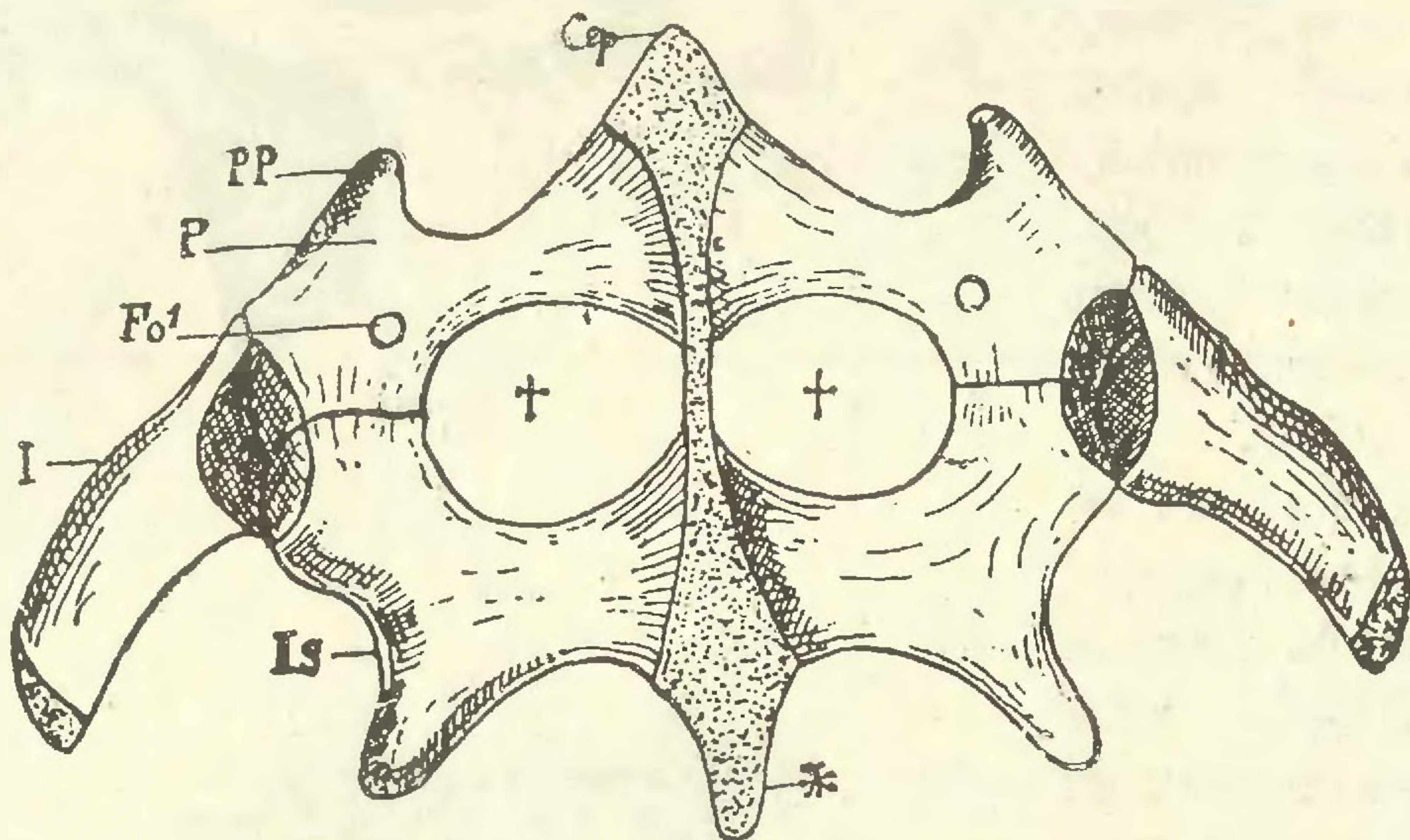


Рис. 247. Задній поясъ *Hatteria*. Сер.—*epirubicum*; Fo'—*canalis obturatorius*; I—*ileum*; Is—*ischium*; P—*pubicum*; PP—*praepubicum*; крестиками (+) обозначены *foramina ischio-pubica s. obturata*; *—*proc. hypoischadicus*, который у другихъ рептилій дѣлается самостоятельнымъ хрящемъ (*hypoischium*). По Видерстейму.

продолженіе хряща или связки, раздѣляющей оба *foramina obturata*. Передній хрящъ сравниваютъ съ *pr. epirubicus*, а задній съ *pr. hypoischadicus* рыбъ и называютъ *epirubicum* и *hypoischium* (иначе *os cloacae*). У большинства на боковыхъ частяхъ лобковыхъ костей развиты *processus praepubici*. Въ общемъ задній поясъ *Hatteria* (рис. 247) и отчасти черепахъ весьма близокъ къ поясу амфибій (рис. 244, А). У крокодиловъ, у которыхъ нѣтъ *hypoischium* (какъ и у хамелеоновъ), внутренние концы сѣдалищныхъ костей соприкасаются и образуютъ настоящее сращеніе (*symphysis*) (рис. 246, А). Другая особенность задняго пояса крокодиловъ состоитъ въ томъ, что отъ подвздошной кости впереди сочленовнои впадины обособляется самостоятельный хрящъ (*cartilago acetabularis*), вытѣсняющій лобковую кость отъ участія въ образованіи сочленовнои впадины (рис. 246, В).

Замѣчательно положеніе поясовъ конечностей у черепахъ, у которыхъ, вслѣдствіе образованія панцыря при участіи реберъ (стр. 75), оба пояса прикрываются панцыремъ и лежатъ такимъ образомъ внутри полости, ограниченной сверху реб-

рами. У безногихъ ящерицъ тоже имѣется рудиментъ задняго пояса, причемъ у амфибеновыхъ онъ уже не причленяется къ позвоночнику и состоитъ изъ косточекъ, соответствующихъ подвздошнымъ и лобковымъ. У нѣкоторыхъ змѣй сохраняется только рудиментъ лобковыхъ костей.

Чтобы выяснитъ особенности задняго пояса птицъ, надо обратиться къ поясу *Dinosauria*, изъ коихъ нѣкоторыя, хотя и не летали, но, подобно птицамъ, ходили только на заднихъ ногахъ, опираясь при этомъ на хвостъ. Мы не можемъ считать этихъ *Dinosauria* за непосредственныхъ предковъ птицъ, но ихъ задній поясъ и таковой птицъ выработали нѣкоторыя общія черты, что стоитъ въ связи съ сходнымъ способомъ хожденія. На рядѣ формъ изъ *Dinosauria* можно прослѣдить, какъ подвздошная кость постепенно разрасталась впередъ, или къзади, или въ обѣ эти стороны одновременно, причемъ

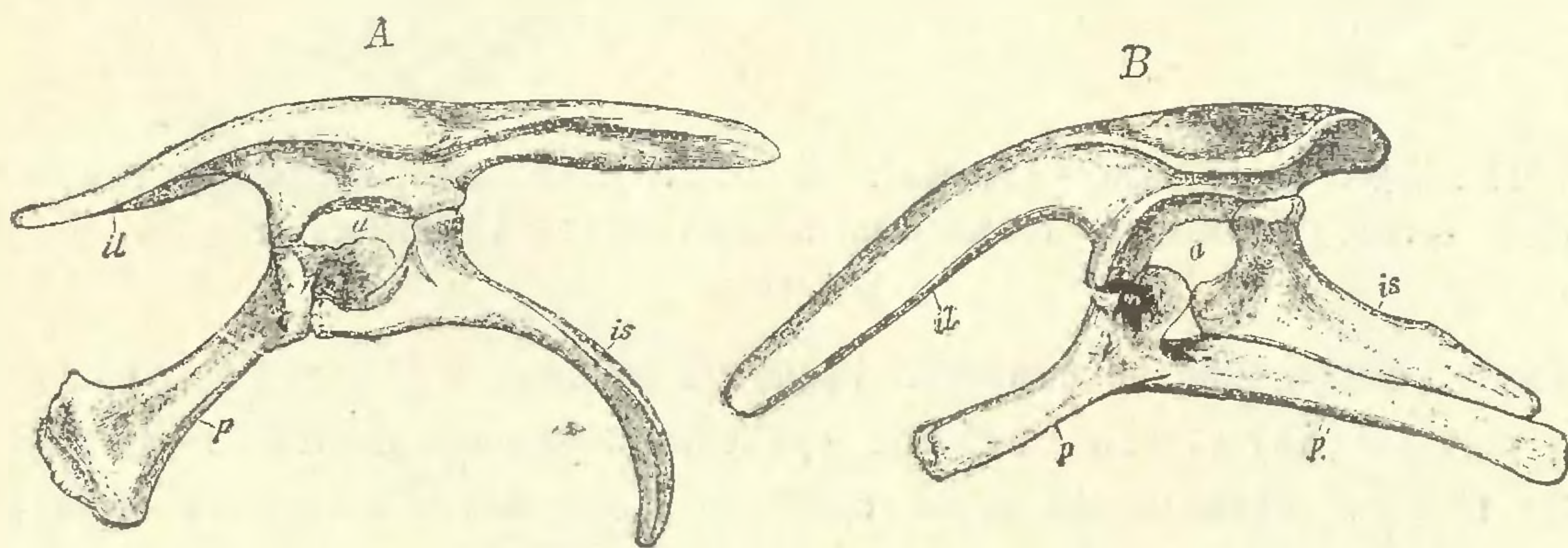


Рис. 248. Лѣвая половина задняго пояса *Dinosauria*: *A*—*Triceratops*; *B*—*Stegosaurus*. *il*—*ileum*; *p*—*pubicum*; *is*—*ischium*; *p'*—*proc. postpubicus*; *a*—сочленовная впадина въ видѣ сквозного отверстія. По Маршу изъ Гегенбаура.

сочлененіе ея распространялось на значительно большее число позвонковъ (до 10), чѣмъ у другихъ рептилій. Эта особенность еще сильнѣе выражена въ поясѣ птицъ (рис. 193 и 195, *B*).

Другая особенность, — это отгибаніе къзади сѣдалищныхъ костей, принимающихъ удлиненную форму, — также характерна для пояса нѣкоторыхъ *Dinosauria*, а равно и птицъ. Обѣ эти особенности выражены, напр., въ тазу *Triceratops* (рис. 248, *A*). Затѣмъ, лобковая кость у однихъ *Dinosauria* была направлена впередъ, а у другихъ, будучи направлена впередъ, въ то же время давала къзади длинный отростокъ (*pr. postpubicus*), который въ видѣ мощной кости лежалъ подъ отогнутой назадъ сѣдалищной костью, какъ это видимъ у *Stegosaurus* (рис. 248, *B*), *Laosaurus* и др.

Эта же особенность выражена и въ заднемъ поясѣ птицъ, но еще рѣзче, ибо у нихъ передняя часть лобковой кости отсутствуетъ и сохраняется только одна задняя часть. Однако *Archaeopteryx* сохранялъ короткую подвздошную кость, а лобковая и сѣдалищная кости у него не были еще отогнуты къзади. Въ то время какъ у *Dinosauria* передній отдѣлъ лобковой кости, а

равно и сѣдалищная кость были соединены посредствомъ сращеній (*symphysis*) съ костями противоположной стороны, у птицъ, исключая немногихъ, этихъ

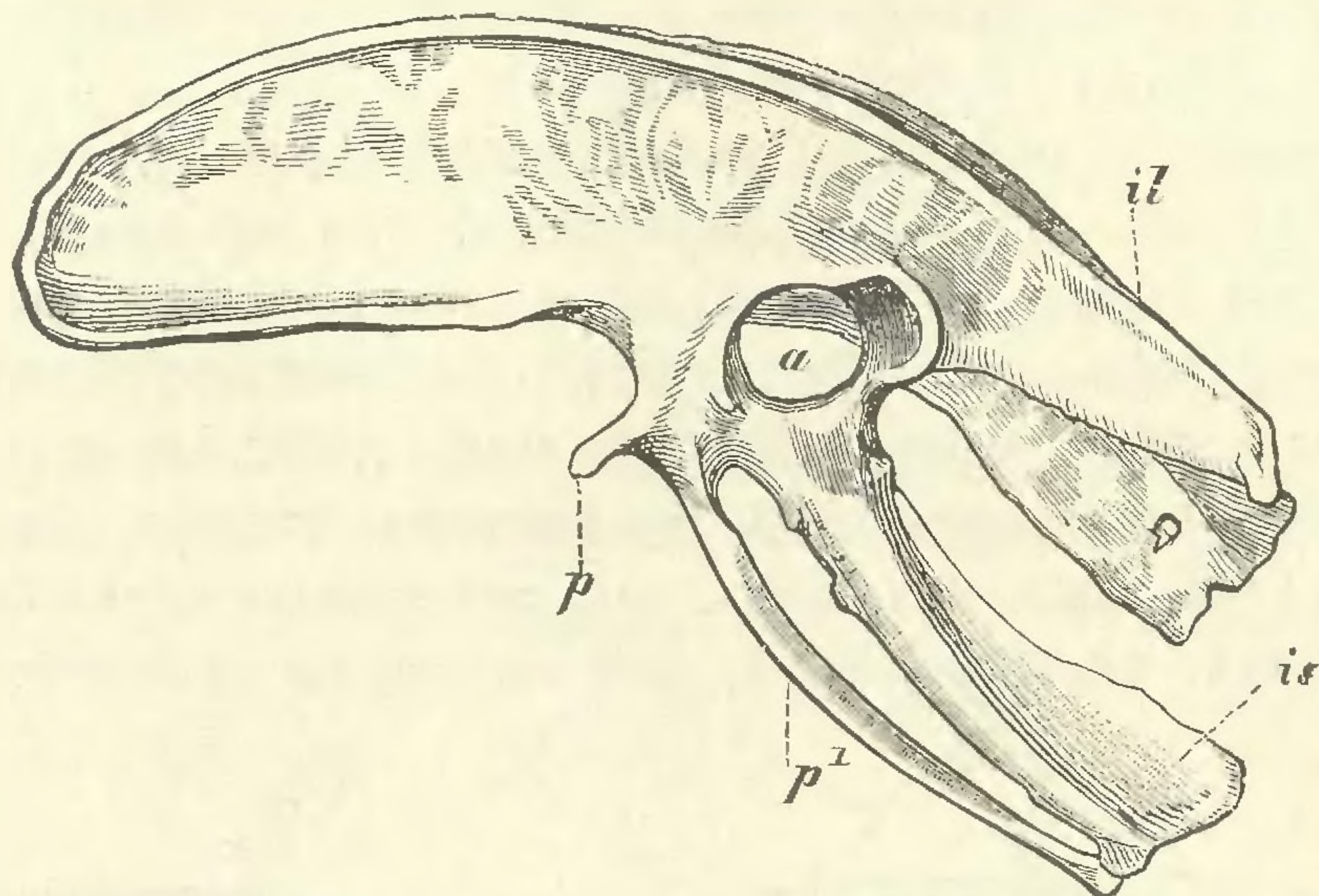


Рис. 249. Задній поясъ киви (*Apteryx*). *il*, *is*, *p¹*—подвздошная, сѣдалищная и лобковая кости; *p*—*proc. pectineus*; *a*—сочленовная впадина въ видѣ сквозного отверстія. Изъ Видерсгейма.

сращеній обыкновенно не бываетъ. Сращеній не было и у *Archaeopteryx*, но у страуса (*Struthio*) имѣется сращеніе лобковыхъ костей, тогда какъ у нанду (*Rhea*) сѣдалищныя кости сходятся подъ позвоночникомъ и образуютъ сращеніе. Зато, всѣ три кости одной стороны у птицъ могутъ срастаться между

собой позади сочленовной впадины, оставляя различно расположенныя окошки и выемки.

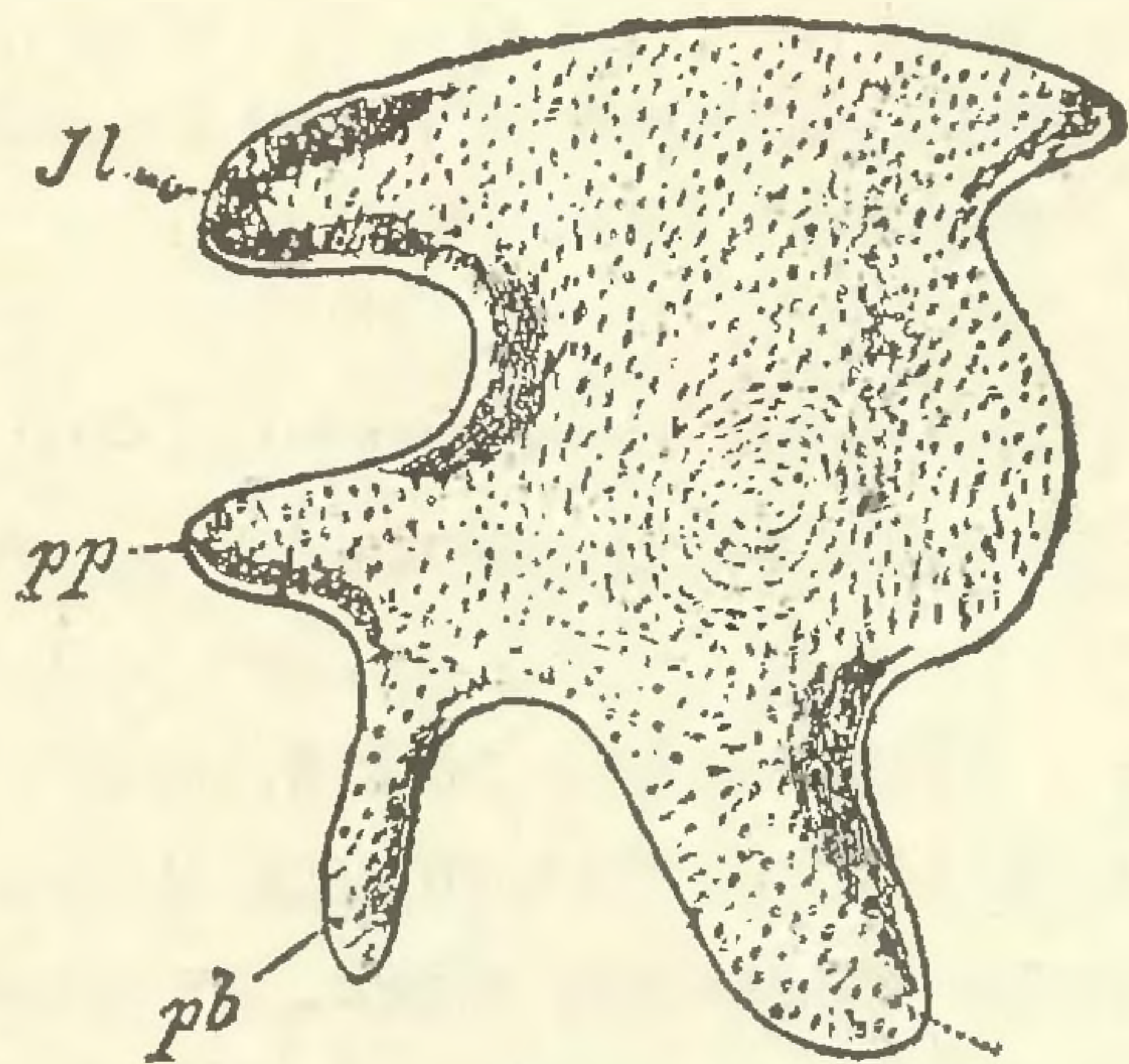


Рис. 250. Зачатокъ задняго пояса шестидневнаго зародыша курицы. *il*—*ileum*; *Is*—*ischium*; *pb*—*pubicum*; *pp*—*processus pectineus*. По Джонсону изъ Паркера.

У киви (*Apteryx*) и др. спереди на лобковой кости имѣется небольшой отростокъ (*pr. pectineus*) (рис. 249). У зародыша киви (Parker, 1890), а также и зародыша казуара (Sabatier, 1880), этотъ отростокъ имѣетъ нѣкоторое отношеніе къ зачатку лобковой кости и потому его приравниваютъ передней части лобковой кости *Dinosauria*.

Этотъ отростокъ одинаково имѣется на переднемъ краѣ хрящевого зачатка пояса *Carinata* (рис. 250) и слѣдъ его

иногда остается и на тазу взрослой птицы, но у *Carinata* онъ образуется отъ зачатка подвздошной кости, а не лобковой. Это обстоятельство составляетъ нѣкоторое препятствіе для принятія вышеизложенной, развитой Маршемъ, точки зрѣнія. Впрочемъ, *processus pectineus* *Ratitae*, повидимому, образуется при участіи зачатковъ, какъ лобковой, такъ и подвздошной кости одновременно.

Отмѣтимъ и то обстоятельство, что при развитіи лобковой части у птицъ наблюдается, что она, возникнувъ въ видѣ направленнаго внизъ отростка, лишь постепенно загибается кзади и принимаетъ собственное ей у взрослой формы положеніе.

Задній поясъ млекопитающихъ представляетъ самостоятельно окостенѣвающія кости: лобковую, ацетабулярную, подвздошную и сѣдалищную, причемъ ацетабулярная кость, гомологія которой съ ацетабулярнымъ хрящемъ крокодиловъ сомнительна, можетъ срастаться съ одной изъ трехъ главныхъ костей (рис. 251). Обыкновенно всѣ эти кости срастаются съ каждой стороны въ одну—безымянную (*inominatum*). Особого *canalis obturatorius* нѣтъ и *n. obturatorius* прохо-

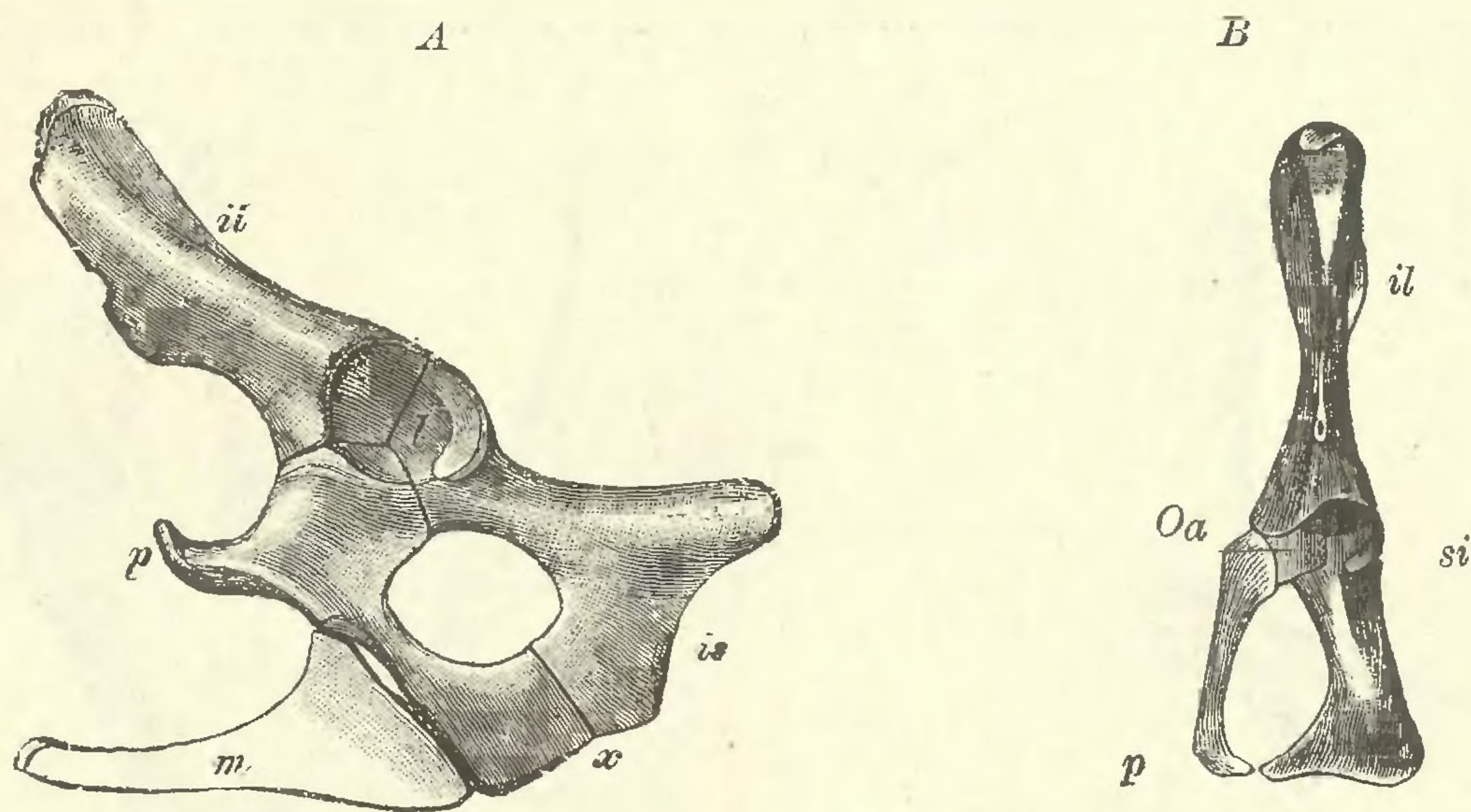


Рис. 251. Задній поясъ млекопитающихъ. *A*—лѣвая половина задняго пояса молодого утконоса (*Ornithorhynchus*). *il*—*ileum*; *is*—*ischium*; *l*—сочленовная яма для бедренной кости; *m*—*marsupiale s. epiribicum*; *p*—*pubicum*; *x*—мѣсто, гдѣ *pubicum* соприкасается съ *ischium*. Изъ Боаса. *B*—лѣвая половина задняго пояса грызуна *Rattus*. Изъ Бронна.

дуть черезъ *foramen ischio-pubicum s. obturatum*. У низшихъ млекопитающихъ (*Echidna*, сумчатая) впереди лобковыхъ костей на счетъ хрящевыхъ элементовъ, представляющихъ непосредственное продолженіе хряща, залегающаго въ лобковомъ сращеніи, и приравниваемыхъ *epiribicum* амфибій и рептилій (Leche, 1891; Widersheim, 1892), развивается пара особыхъ костей (рис. 252, *B*). Кости эти, служащія для прикрѣпленія мускулатуры сумки, носятъ названіе марсупіальныхъ (*ossa marsupialia*) и уже у нѣкоторыхъ сумчатыхъ (*Thylacinus*) являются рудиментарными. У плацентарныхъ по Гексли онѣ представлены связками или ничтожными хрящами, а по Видерстейму парнымъ или непарнымъ окостенѣніемъ въ хрящѣ лобковаго сращенія.

У большинства млекопитающихъ имѣются какъ лобковое, такъ и сѣдалищное сращеніе, вслѣдствіе чего тазъ имѣетъ удлинненно цилиндрическую форму, но у приматовъ, а равно у насѣкомоядныхъ и хищниковъ остается одно лобковое

сращеніе, а равно тазъ укорачивается и принимаетъ, особенно у приматовъ, коническую форму, отчасти дѣйствительно напоминающую форму таза.

У сиреновыхъ и китообразныхъ, съ каждой стороны тѣла среди мускуловъ и не причленяясь къ позвоночнику, залегаютъ рудименты таза и конечности. Въ наиболѣе полной формѣ эти рудименты представляютъ съ каждой стороны одну тазовую кость и двѣ кости конечности. Тазовая кость образована соединеніемъ направленной вверхъ *ileum*, направленной внизъ *ischium* и обращенной впередъ очень небольшой *pubicum*. Сзади тазовой кости и причленяясь къ ней лежитъ *femur*, а къ нему причленена короткая *tibia* (рис. 253, А). Но у ряда формъ среди Cetacea можно прослѣдить постепенную дальнѣйшую редуцію этого рудиментарнаго таза до степени небольшой кости, составленной

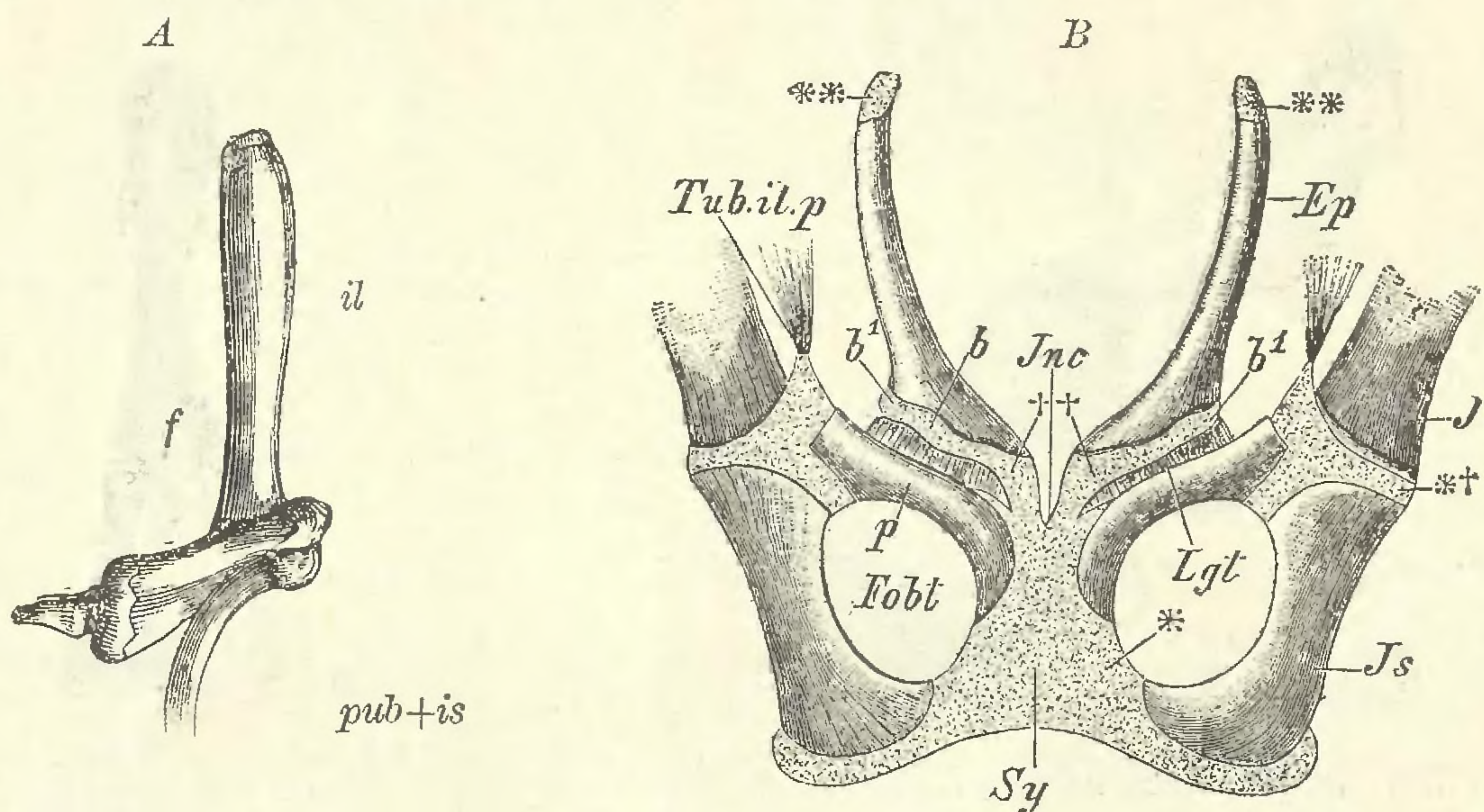


Рис. 252. Задній поясъ млекопитающихъ. А—задній поясъ и скелетъ конечности кита. (*Balaena mysticetus*). *il*—*ileum*; *pub+is*—*pubicum* и *ischium*, сросшіяся вмѣстѣ; *f*—*femur*; *t*—*tibia*. По Оуэну (Owen). В—задній поясъ зародыша опоссума (*Didelphys azarae*). *Ep*—*epipubica* s. *marsupialia* съ хрящевыми апофизами (**) и хрящевыми основаніями (*b*); *Fobt*—*foramen obturatum*; *Is*—*ischium*; *I*—*ileum*; *Jnc*—*cartilago interpubica*, образующій одно цѣлое съ хрящевымъ зачаткомъ марсупіальныхъ костей; *Lgt*—связка; *p*—*pubicum*; *Sy*—*symphysis*; *Tub. il. p*—*tuberculum ileo-pectineum*. По Видергейму.

изъ слившихся безъ границъ *ileum* и *ischium*, и редуцію конечности до степени небольшого хрящевого *femur* (Abel, 1908). Весь процессъ редуціи таза и конечности можно послѣдовательно прослѣдить на рядѣ ископаемыхъ предковъ сиреновыхъ, начиная отъ эоценоваго *Eotherium*, обладавшаго хорошо развитымъ тазомъ и функционировавшей пятипалой конечностью.

Большинство рыбъ имѣютъ двѣ пары конечностей, но у нѣкоторыхъ ганойдовъ (*Salamoichtys*) и костистыхъ (напр., угри и имъ родственныя формы, соединяемая иногда въ группу *Aprodes*) задняя пара отсутствуетъ. У круглоротыхъ, а иногда и у костистыхъ (напр., *Mugaena* изъ числа тѣхъ-же *Aprodes*) совсѣмъ нѣтъ парныхъ плавней.

Типичная конечность селакій, какъ мы видѣли, представляетъ собой три базальныхъ хряща (*pro-, meso-, metapterygium*), сочленяющихся съ переднимъ поясомъ одной стороной, а на другой (задней)—несущихъ хрящевые лучи, за коими слѣдуютъ роговые лучи, но иногда наблюдается въ переднихъ конечностяхъ четыре базальныхъ хряща, а въ задней конечности, наоборотъ, обыкновенно бываетъ только два хряща (*pro- и metapterygium*), а иногда остается только одинъ (*metapterygium*) (рис. 215 и 253).

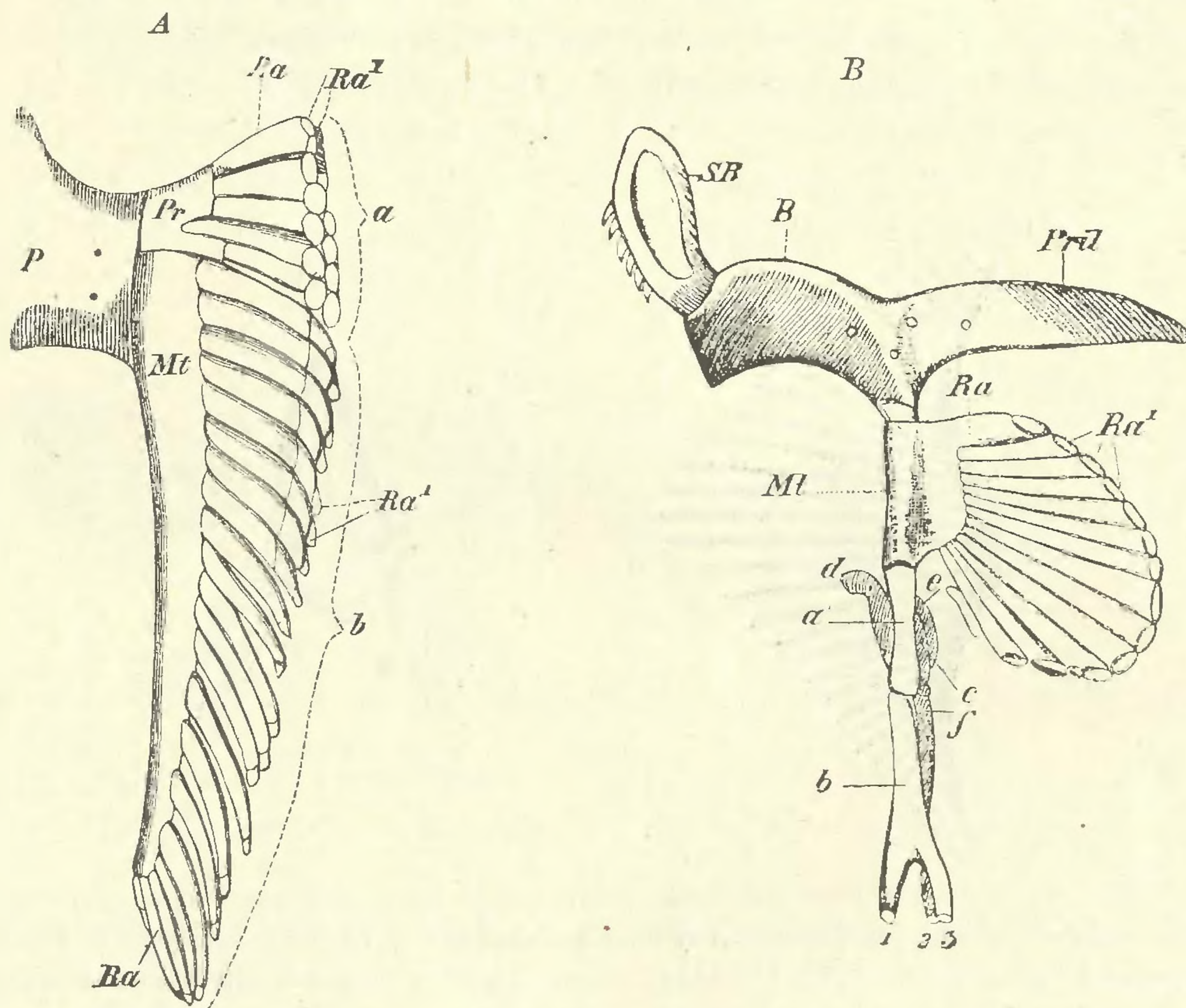


Рис. 253. Конечности селакій. А—задній поясъ и брюшной плавникъ акулы (*Hertanichus cinereus*) сверху. P—задній поясъ; Pr—*propterygium*; Mt—*metapterygium*; a—группа лучей, отходящихъ отъ перваго, b—отъ втораго; Ra—лучи перваго, Ra'—лучи втораго порядка. В—задній поясъ и брюшной плавникъ сѣмца химеры (*Chimaera*) сбоку. В—брюшной или сѣдалищно-лобковый отдѣлъ; Pril—спинной или подвздошный отдѣлъ пояса; SB—пластинка, играющая роль при совокупленіи; Mt—*metapterygium*; Ra—*propterygium*; Ra'—лучи, сидящіе на *metapterygium*; остальные буквы (a—f) и цифры (1, 2, 3) обозначаютъ части совокупительнаго аппарата. Оба рисунка изъ Видерсгейма по Давидову.

Конечность *Chlamidoselache* и ископаемаго *Pleuracanthus* приближается къ бисериальной, ибо имѣетъ лучи и на переднемъ краѣ базальныхъ хрящей, а у послѣдняго даже и на плечевомъ поясѣ (рис. 233). Интересное измѣненіе передней конечности наблюдается у скатовъ: *pro-* и *metapterygium* сильно вытянуты, первый—впередъ, второй—кзади; *propterygium* связанъ съ передней частью черепа посредствомъ фиброзной связки, или же оба *propterygia*

соединены впереди черепа (рис. 254, *A*). Вслѣдствіе разрастанія переднихъ конечностей все тѣло ската пріобрѣтаетъ своеобразную форму и является въ передней своей части расширеннымъ и въ то же время сильно сплюсненнымъ въ дорзо-вентральномъ направленіи, а жаберныя щели при этомъ сдвинуты подъ основаніе плавниковъ на брюшную сторону. Задняя конечность самцовъ селакій (рис. 253, *B*) измѣнена въ совокупительный органъ (см. главу XIII).

Конечность двудышащихъ является бисериальной и представляетъ членистый основной лучъ, на каждомъ членикѣ коего, кромѣ перваго, сидятъ безъ строгой симметріи тоже членистые боковые лучи, за которыми слѣдуютъ роговые лучи (рис. 213). Такова конечность *Ceratodus*. У *Protopterus* боковые

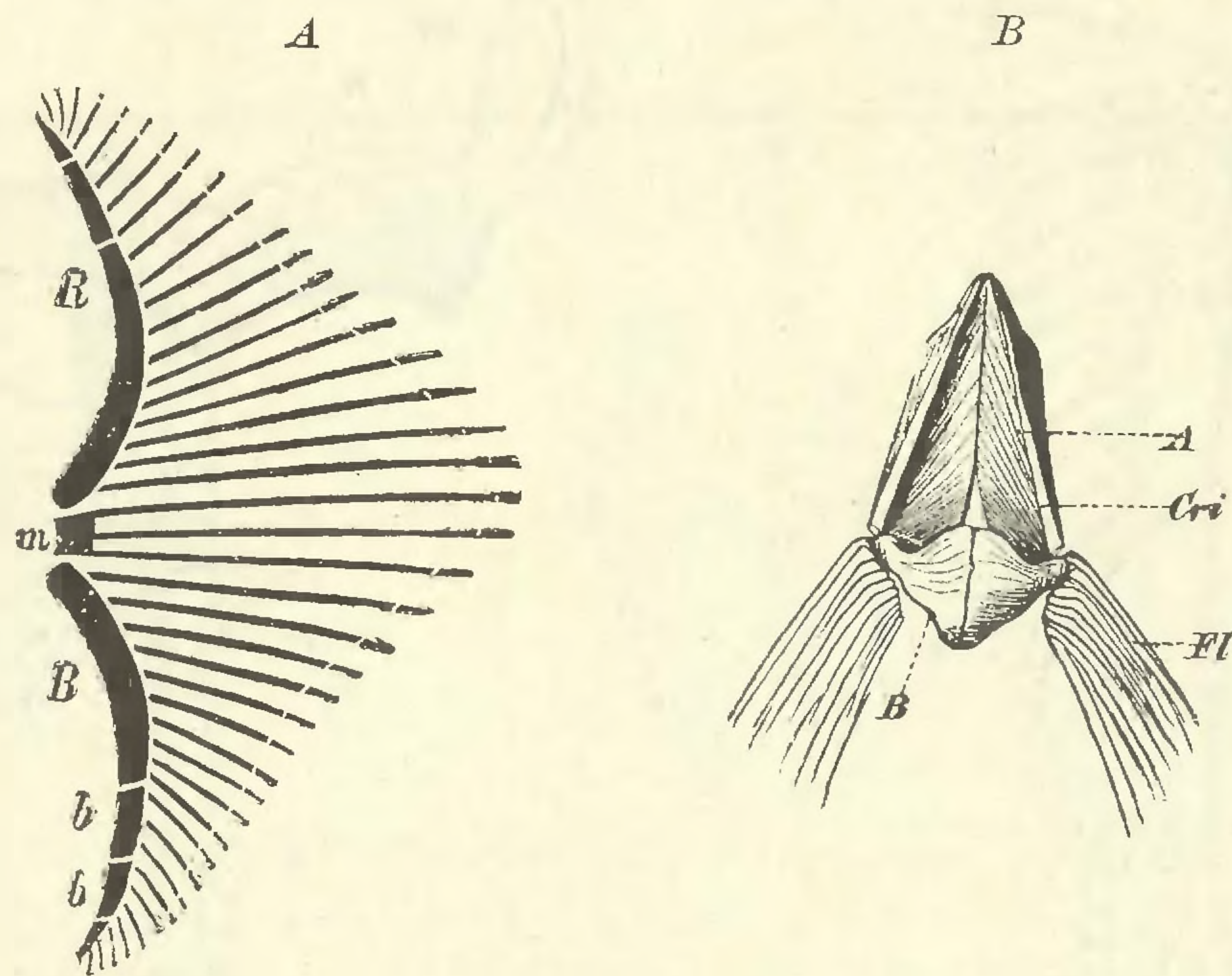


Рис. 254. *A*—схема передняго плавника скатовъ. *m* — *mesopterygium*; *R* — *propterygium* и *B* — *metapterygium*, раздѣлившіяся на нѣсколько хрящей (*b, b*). По Гегенбауру. *B*—брюшные плавники окуня (*Percis fluviatilis*) снизу. *A* и *B*—передній и задній отдѣлы базальной части (*metapterygium*); *Cri*—гребень для прикрѣпленія мышцъ; *Fl*—лучи. Изъ Видерстейма.

лучи одной стороны редуцированы, а у *Lepidosiren* редуцированы лучи обѣихъ сторонъ, такъ что конечность представлена однимъ членистымъ основнымъ лучомъ. Вслѣдствіе позднѣйшаго псворачиванія зачатка конечности двудышащихъ передніе лучи обращены къ брюшной, а задніе—къ спинной сторонѣ.

Задняя конечность ганондовъ представляетъ собой рядъ базальныхъ хрящей, изъ коихъ передній, самый крупный и часто прободенный отверстіемъ для прохожденія нерва, несетъ нѣсколько лучей, а послѣдующіе болѣе мелкіе по одному (рис. 223), но у *Spatularia* (s. *Polyodon*), повидимому, всѣ базальные хрящи сливаются въ одну основную пластинку, которая снабжена рядомъ отростковъ для прикрѣпленія мускуловъ (рис. 228, *B*). У высшихъ ганондовъ, напр. у *Polypterus*, мы находимъ одну въ значительной мѣрѣ окостенѣвшую базальную пластинку съ небольшимъ числомъ лучей.

Передняя конечность ганоидовъ представляетъ двѣ особенности. Во-первыхъ, къ первичному скелету плавника присоединяется вторичный, образованный костными лучами кожного происхожденія (рис. 235). Передній изъ нихъ носитъ названіе краевого и тѣсно прилежитъ или даже замѣщаетъ собой передній хрящевой лучъ. Затѣмъ, вторая особенность состоитъ въ томъ, что не всѣ лучи принимаютъ участіе въ сочлененіи съ поясомъ, а нѣкоторые не достигаютъ его и, являясь болѣе короткими, такъ сказать, выклиниваются изъ общаго ряда. Они причленяются къ заднему лучу, достигающему большей величины и нѣкоторыми сравниваемому съ *metapterygium* селакій.

У высшихъ ганоидовъ, напр. у *Amia*, *Polypterus* (рис. 228, А), имѣются два костныхъ краевыхъ луча. У *Amia* кромѣ этихъ краевыхъ лучей только еще одинъ первичный лучъ достигаетъ до пояса, а прочіе причленяются къ заднему краевому лучу, тогда какъ у *Polypterus* между двумя краевыми

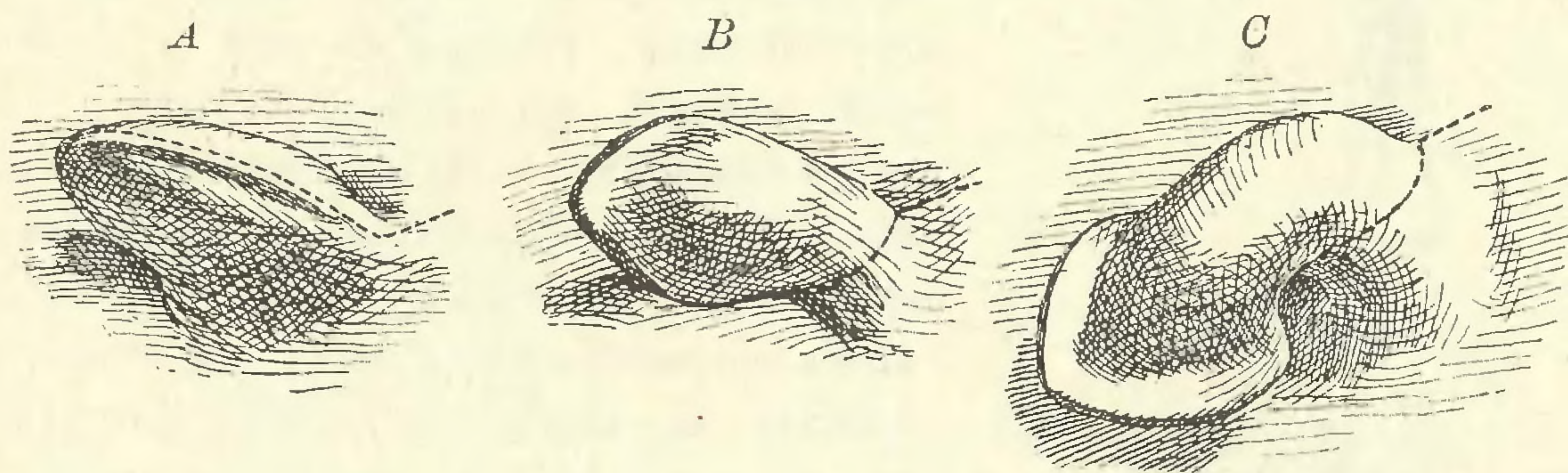


Рис. 255. А, В, С — три стадіи поворачиванія конечности зародыша ящерицы. По Браусу.

лучами лежитъ крупная хрящевая, но частью окостенѣвшая пластинка, уже не достигающая до пояса и несущая на себѣ всѣ лучи, кромѣ крайнихъ, сидящихъ на краевыхъ. Пластинка эта представляетъ собой *mesopterygium*, а краевые лучи, вѣроятно, замѣщаютъ собой *pro-* и *metapterygium*, имѣющіеся въ видѣ хрящей у зародыша *Polypterus* (Budgett, 1902). Въ дистальной части плавниковъ развиваются костные лучи второго порядка.

Что касается до костистыхъ рыбъ, то ихъ задняя конечность достигаетъ высокой степени упрощенія. Она, обыкновенно, имѣетъ одну окостенѣвшую базальную пластинку, на которой сидятъ прямо костные лучи кожного происхожденія (рис. 254, В). За отсутствіемъ задняго пояса эти пластинки, сравниваемые иногда съ *metapterygia*, обыкновенно сочленены одна съ другой и рѣдко бываютъ раздѣлены. Въ передней конечности сохраняются первичные окостенѣвшіе лучи, часто въ числѣ пяти (рис. 238). Эти лучи одними разсматриваются, какъ лучи перваго порядка, и тогда оказывается, что базальные элементы въ конечности костистыхъ рыбъ не выражены. Другіе въ этихъ лучахъ усматриваютъ гомологъ базальныхъ элементовъ. Такъ Гегенбауръ задній лучъ считаетъ за *metapterygium*, а передній—за *mesopterygium*, разобщенные выклинившимися лучами. Въ рѣдкихъ случаяхъ къ этимъ лучамъ прилежитъ рядъ коротенькихъ лучей второго порядка, а иногда и рядъ третьяго порядка (рис. 237).

Обыкновенно же къ лучамъ перваго порядка примыкаютъ костные лучи кожного происхожденія, составляющіе, какъ и въ заднихъ плавникахъ, большую часть плавника. Краевой передній лучъ у нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ, напр. у сомовыхъ (*Siluridae*), колюшекъ (*Gasterosteidae*) и др., иногда является весьма сильно развитымъ. У *Trigla* передніе членистые лучи являются самостоятельными и служатъ для передвиженія по дну. У летучихъ и порхающихъ

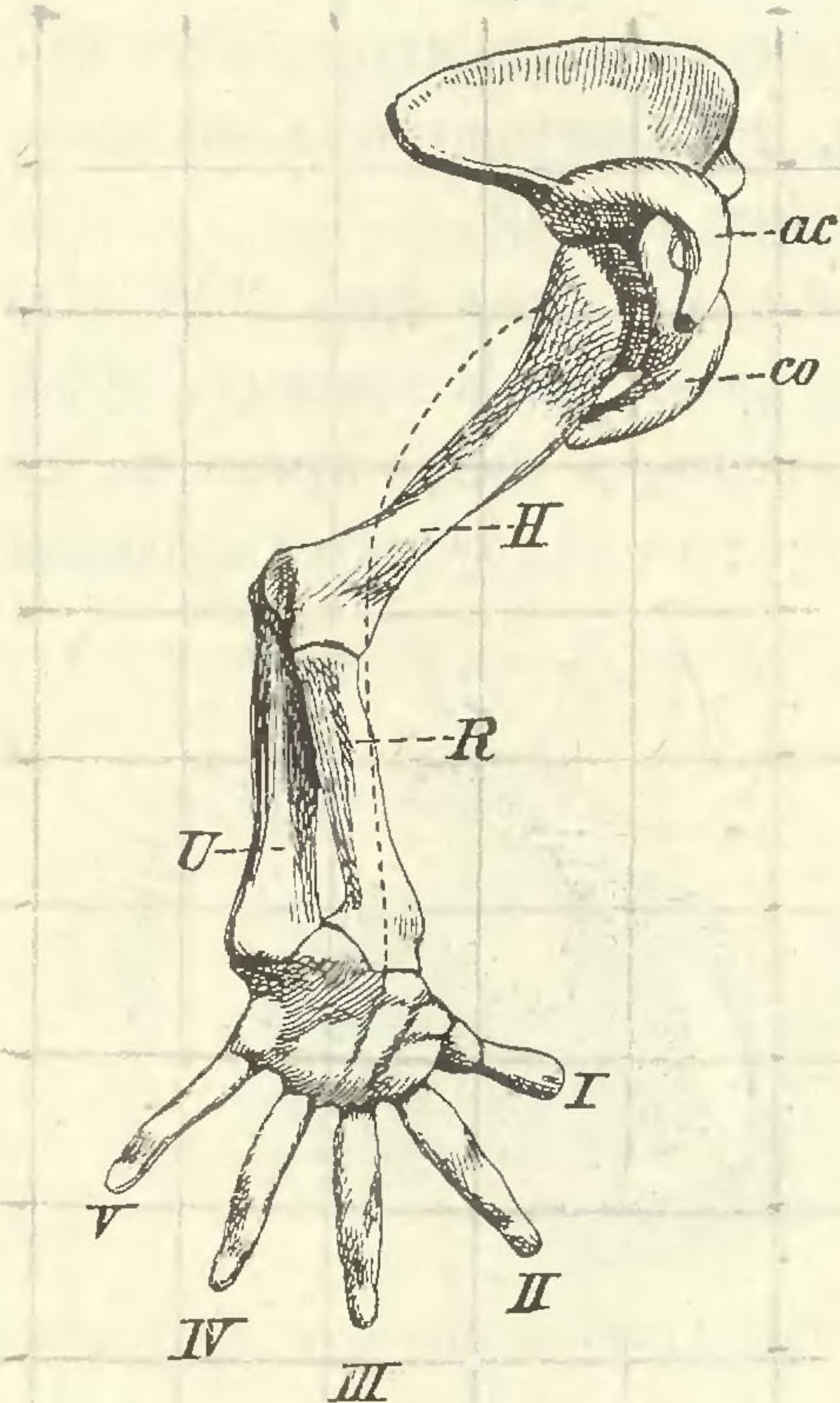


Рис. 256. Скелетъ правой руки человѣческаго зародыша. *ac* — *acrotion*; *co* — *coracoideum*; *H* — *humerus*; *R* — *radius*; *U* — *ulna*; *I—V* — пальцы. Ходъ перва обозначенъ пунктиромъ. По Браусу.

рыбъ (*Exocoetus*, *Dactylopterus*) и у нелетающей *Pterois* передніе плавники достигаютъ чрезвычайной длины.

При сравненіи пятипалой конечности съ таковою рыбъ надо помнить, что конечность первыхъ въ теченіе своего развитія подвергается, какъ и двудышащихъ, поворачиванію на своей оси (стр. 228), вслѣдствіе котораго передній край зачатка, несущій у селакій лучи, лежащіе впереди осевого луча, дѣлается брюшнымъ, а задній, несущій у селакій лучи, лежащіе позади осевого, дѣлается спиннымъ. Прежняя спинная поверхность оказывается направленной при этомъ къ головѣ, а брюшная къ хвосту (рис. 255). Еще рѣзче это поворачиваніе выражено въ конечностяхъ человѣка, а именно въ рукѣ, у которой спинная поверхность, продолжая поворачиваться далѣе, дѣлается наружной, а брюшная обращена къ тѣлу (рис. 256). Въ зависимости отъ этого нервы конечности образуютъ спиральный загибъ (линія пунктиромъ на рис. 256), указывающій на происшедшее поворачиваніе.

Амфибіи, кромѣ безногихъ *Gymnophiona*, лишь въ эмбриональномъ состояніи имѣющихъ зачатки конечностей (рис. 212), и кромѣ имѣющаго только переднія конечности *Siren*, имѣютъ обѣ пары конечностей, причемъ число пальцевъ, на переднихъ по большей части 4, а на заднихъ 5, но въ отдѣльныхъ случаяхъ число это можетъ не превышать 3 и 2-хъ (передняя и задняя конечность *Proteus*; рис. 226). Относительно расположенія частей конечность амфибіи (рис. 231) довольно близка къ данной выше схемѣ пятипалой конечности и отклоненія отъ этой схемы выражаются въ томъ, что *radius* съ *ulna*, а *tibia* съ *fibula* могутъ срастаться (*Апуга*), и что отдѣльные элементы въ *carpus* и *tarsus* могутъ сливаться между собой, вслѣдствіе чего, напр. у *Proteus*, число элементовъ въ *carpus* и *tarsus* низводится до трехъ (рис. 230). Отмѣтимъ, что у *Апуга* обыкновенно нѣтъ *intermedium*, но у нѣкоторыхъ *Urodela* имѣются два *centralia*. *Tibiale* и *fibulare* у *Апуга* чрезвычайно

вытянуты, чѣмъ увеличивается длина задней конечности, приспособленной для прыганья. Наиболее характерной особенностью конечностей амфибій надо считать присутствіе зачатка пальца и соотвѣтствующаго ему *carpale* или *tarsale* впереди перваго пальца, т.-е. элементовъ, представляющихъ собой *praepollex* на передней и *praehallux* на задней конечности. Послѣдній хорошо развитъ у *Алига* (рис. 257).

(Братимся къ конечностямъ рептилій. У большинства змѣй и нѣкоторыхъ ящерицъ (*Anguis*, *Ophisaurus*, большинство *Amphisbaenia*) нѣтъ ко-

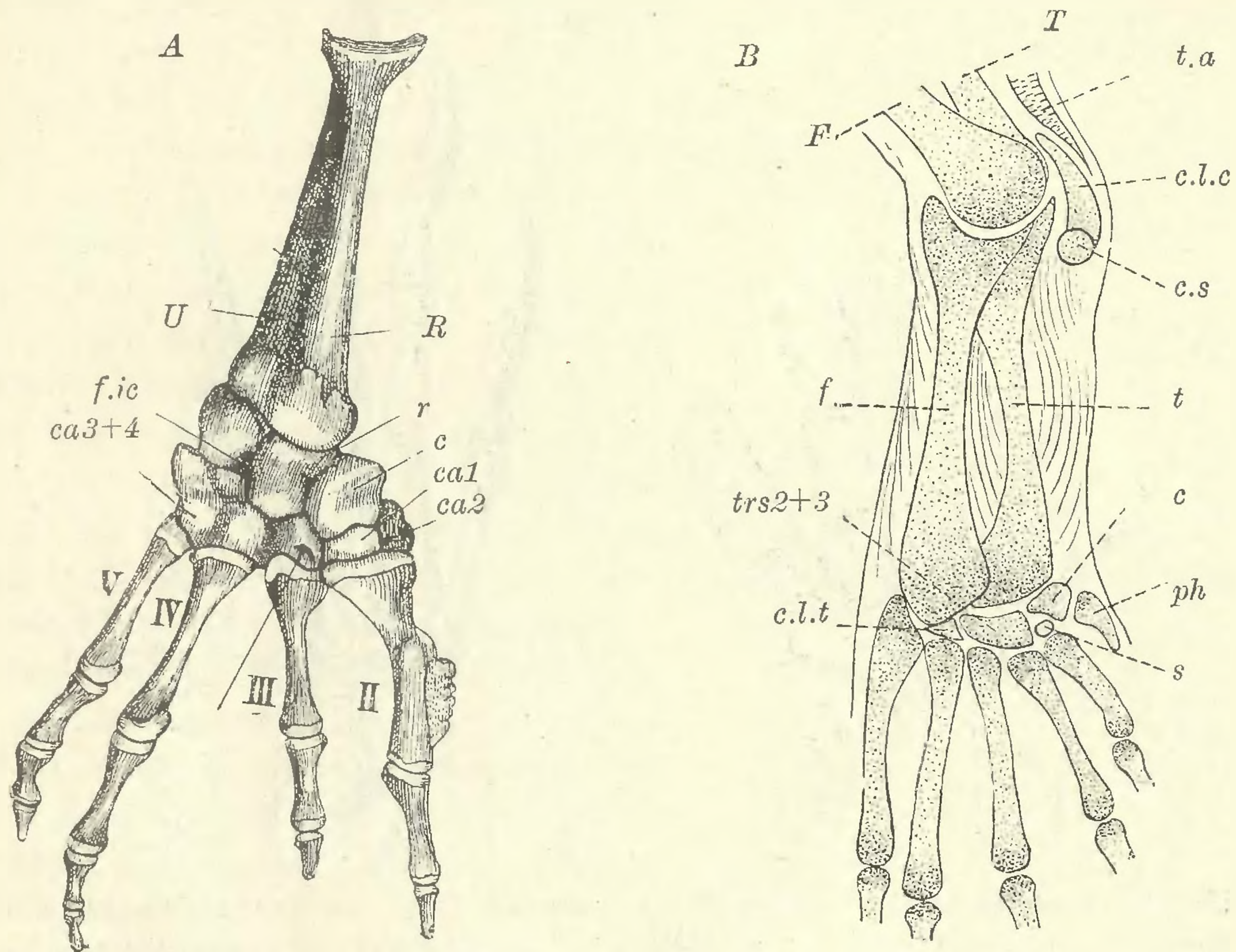


Рис. 257. Конечности лягушки. *A*—передняя конечность *Rana esculenta*. *c*—centrale; *ca 1—4*—*carpalia distalia*; *f.ic*—*foramen intercarpale*; *R*—*radius*; *r*—*radiale*; *U*—*ulna*; *u*—*ulnare*; *I—V*—*metatarsalia*. По Гауппу. *B*—задняя конечность *Rana temporaria*. *c*—centrale; *c.l.c.*—хрящъ въ *ligamentum calcanei*; *c.s.*—*cartilago sesamoidea*; *F*—*fibula*; *f*—*fibulare*; *ph*—*praehallux*; *s*—сезамовидная косточка (обыкновенно принимаемая за первое *tarsale*); *T*—*tibia*; *t.a*—ахиллесово сухожилие; *trs 2+3*—*tarsale 2* и *3*; *t*—*tibiale*; *I—V*—*metatarsalia*. По Чернову.

нечностей. Въ другихъ случаяхъ можетъ быть лишь задняя рудиментарная пара въ видѣ небольшихъ придатковъ, сидящихъ по бокамъ задняго прохода и снабженныхъ когтями, какъ напр. у *Pythonidae* и *Tortricidae* изъ змѣй, желтопузика (*Pseudopus*) и хвостонюга (*Pugopus*) изъ ящерицъ. У змѣй въ этихъ конечностяхъ можно отличить только двѣ косточки, изъ коихъ основную считаютъ за *femur*, а дистальную, несущую коготь, за *tibia* (рис. 211, *A*).

У *Chirotes* изъ амфисбеновыхъ развиты только однѣ переднія конечности. У нѣкоторыхъ видовъ *Serp* конечностей хотя и двѣ пары, но онѣ рудиментарны.

Конечности четвероногихъ современныхъ рептилій довольно близко примыкаютъ къ таковымъ амфибій, тѣмъ болѣе, что передняя конечность черепахъ и нѣкоторыхъ ящерицъ имѣетъ иногда, подобно таковой *Urodela*, два (у *Natteria* три) *centralia*. Какъ въ передней конечности, такъ и задней замѣчается стремленіе къ сліянію элементовъ *carpus* и *tarsus* (рис. 258 и 260).

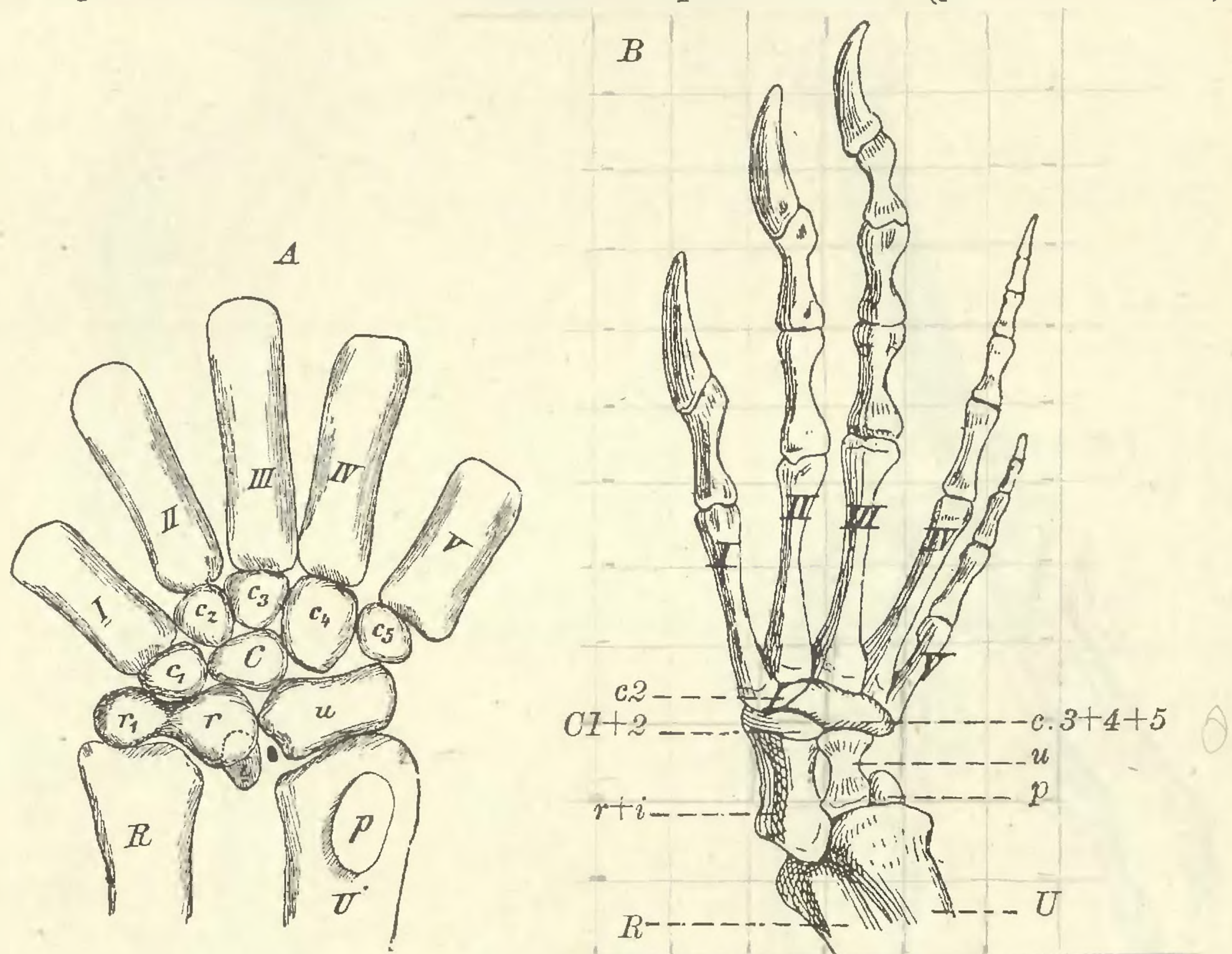


Рис. 258. Передняя конечность рептилій: А — ящерицы *Mabuia multifasciata* по Сѣверцову; В — молодого аллигатора (*Alligator*) по Кюкенталю. С — *centrale*; с 1—5 — *carpalia distalia*; i — *intermedium*; p — *pisiforme*; R — *radius*; r — *radiale*; r' — *radiale externum*; U — *ulna*; u — *ulnare*; I—V — *metacarpalia*.

Особенность эта сильнѣе выражена въ задней конечности, гдѣ *tibiale* часто сливается съ *intermedium* для образованія т. наз. *astragalus*, такъ что въ первомъ ряду имѣется всего двѣ кости, какъ это видимъ у *Crocodylia*, а у нѣкоторыхъ ящерицъ и черепахъ образуется въ *tarsus* сліяніемъ многихъ костей одна проксимальная большая кость — *tarsale proximale* (рис. 259, 260). Еще большаго выраженія эта особенность достигаетъ въ задней конечности нѣкоторыхъ *Dinosauria* и птицъ. У многихъ рептилій со стороны пятого пальца залагаются какъ въ *tarsus* (у ящерицъ), такъ и въ *carpus* (*pisiforme* крокодиловъ и черепахъ) добавочныя косточки, считаемыя за элементы, соответствующіе шестому пальцу, лежавшему позади мизинца, т.-е. *postminimus*. Выше было указано (стр. 205) своеобразное строеніе конечности у ископаемыхъ водныхъ

рептилій, выражающееся въ большомъ числѣ фалангъ и числѣ пальцевъ болѣе пяти, а иногда и въ положеніи *intermedium* во второмъ колѣнѣ рычага, и вообще въ однородности всѣхъ костей конечности (рис. 225). Чрезвычайное удлиненіе мизинца передней конечности характерно для ископаемыхъ *Pterosauria*, у которыхъ этотъ палецъ поддерживалъ летательную перепонку.

Передняя конечность птицъ видоизмѣнена въ крыло, и пальцы ея снаружи не выступаютъ, такъ что только по присутствію когтей, если они есть, можно отличить ихъ мѣстонахожденіе. У *Archaeopteryx* пальцы были, повидимому, свободны и онъ могъ ими пользоваться при лазаніи (рис. 93).

Во время эмбриональнаго развитія въ кисти птицъ можно отличить нѣсколько хрящевыхъ зачатковъ (рис. 261, А). Около дистальнаго конца *radius* лежитъ зачатокъ, вѣроятно, представляющій результатъ сліянія *radiale* и *intermedium*, а около *ulna*—зачатокъ, представляющій, вѣроятно, результатъ сліянія *ulnare* и *centrale*. Впереди ихъ лежатъ два зачатка, изъ коихъ одинъ соотвѣтствуетъ двумъ или болѣе, слившимся *carpalia distalia*, а другой простому *carpale*. Впереди этихъ косточекъ закладываются четыре *metacarpalia* и три пальца, изъ коихъ лишь средній состоитъ изъ двухъ суставовъ, а прочіе изъ одного. Пальцы эти одними считаются за 1, 2 и 3-й, другими за 2, 3 и 4-й.

Потомъ происходитъ сліяніе всѣхъ *carpalia distalia* между собой (рис. 261, В) и съ *metacarpalia* въ одну кость, такъ что получаютъ въ кисти птицы двѣ проксимальныхъ косточки и одна дистальная, причѣмъ послѣдняя съ явными слѣдами сліянія. На ней сидятъ три пальца (рис. 98 и 193).

У птицъ, утратившихъ способность летать, скелетъ крыла можетъ подвергаться редукаціи. У новозеландскаго киви (*Apteryx*) скелетъ крыла очень слабо развитъ и почти совсѣмъ спрятанъ подъ кожей, а у нѣкоторыхъ видовъ новозеландскихъ вымершихъ гигантскихъ птицъ моа (*Dinornis*) отсутствовалъ, повидимому, и самый скелетъ крыла.

Задняя конечность птицъ также претерпѣла измѣненіе, начало коего мы видѣли у нѣкоторыхъ нынѣ живущихъ рептилій, но которое еще рѣзче было выражено у нѣкоторыхъ ископаемыхъ *Dinosauria*, ходившихъ на заднихъ конечностяхъ. У зародыша птицы въ стопѣ отличаемъ три хряща: два прокси-

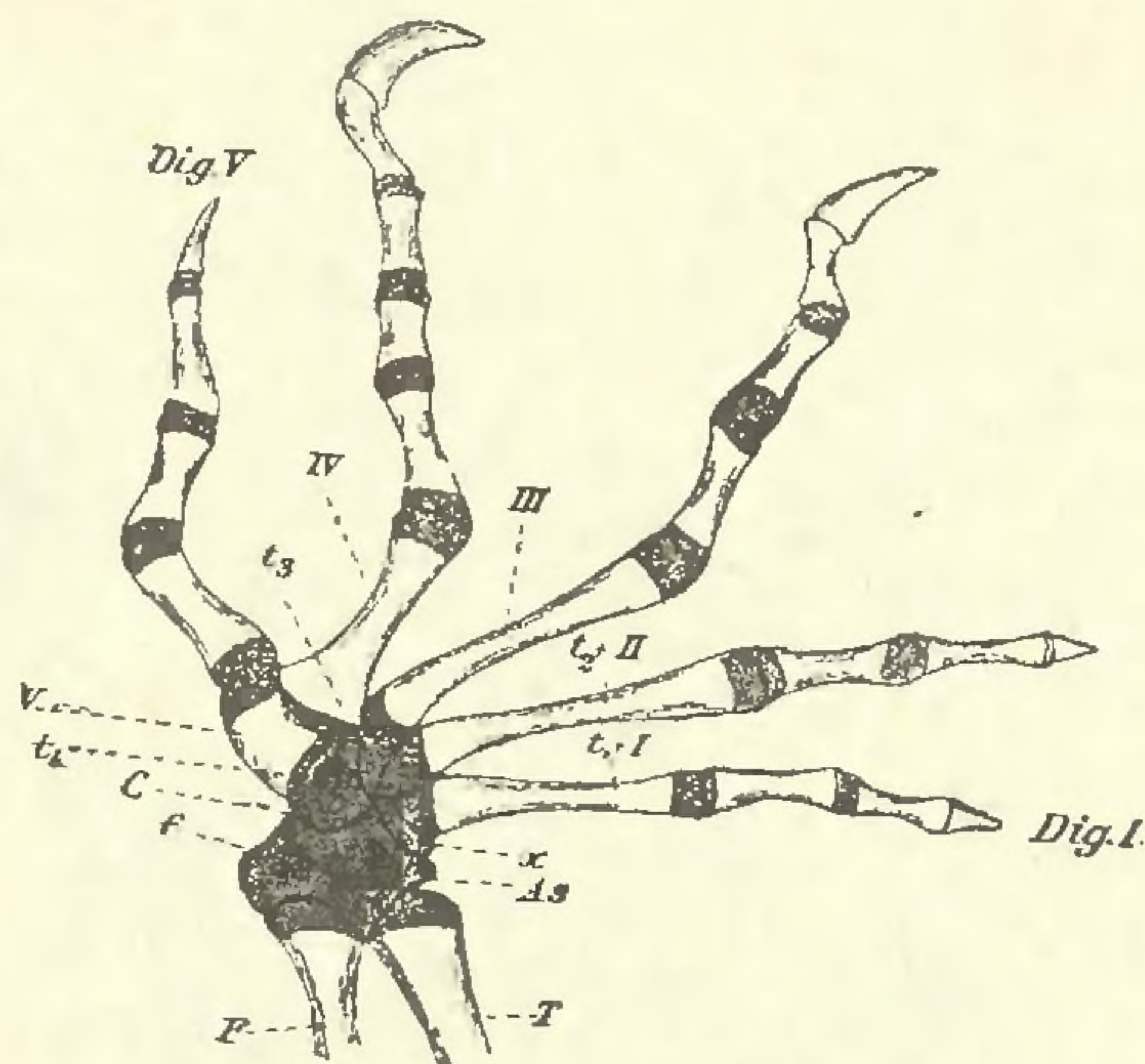


Рис. 259. Задняя конечность молодого геккона (*Ascalabotes fascicularis*). *As*—astragalus (*tibiale* + *intermedium*); *c*—centrale; *F*—fibula; *f*—fibulare; *T*—tibia; *t 1—4*—tarsalia distalia; *x*—косточка неизвѣстнаго значенія; *I—V*—metatarsalia. У взрослоаго *astragalus* срастается съ *centralia* и *fibulare* и образуетъ общее *tarsaleproximale*; а *tarsalia distalia 1* и *2* срастаются съ соотвѣтствующими *metatarsalia*. По Сѣверцову.

мальныхъ, соответствующихъ *tibiale* и *fibulare*, и одинъ дистальный, соответствующій всёму *tarsalia distalia* (рис. 262, *A* и *B*), а у зародыша пингвиновъ (*Impeps*) вмѣсто одного наблюдается 4 отдѣльныхъ хряща. Затѣмъ слѣдуетъ 4 или даже 5 *metatarsalia* и 4 пальца. При дальнѣйшемъ развитіи *tibiale* и *fibulare* сливаются съ дистальнымъ концомъ *tibia*, къ которой прирастаетъ и отчасти редуцированная *fibula*, а всё *tarsalia distalia* и *metatarsalia* сливаются

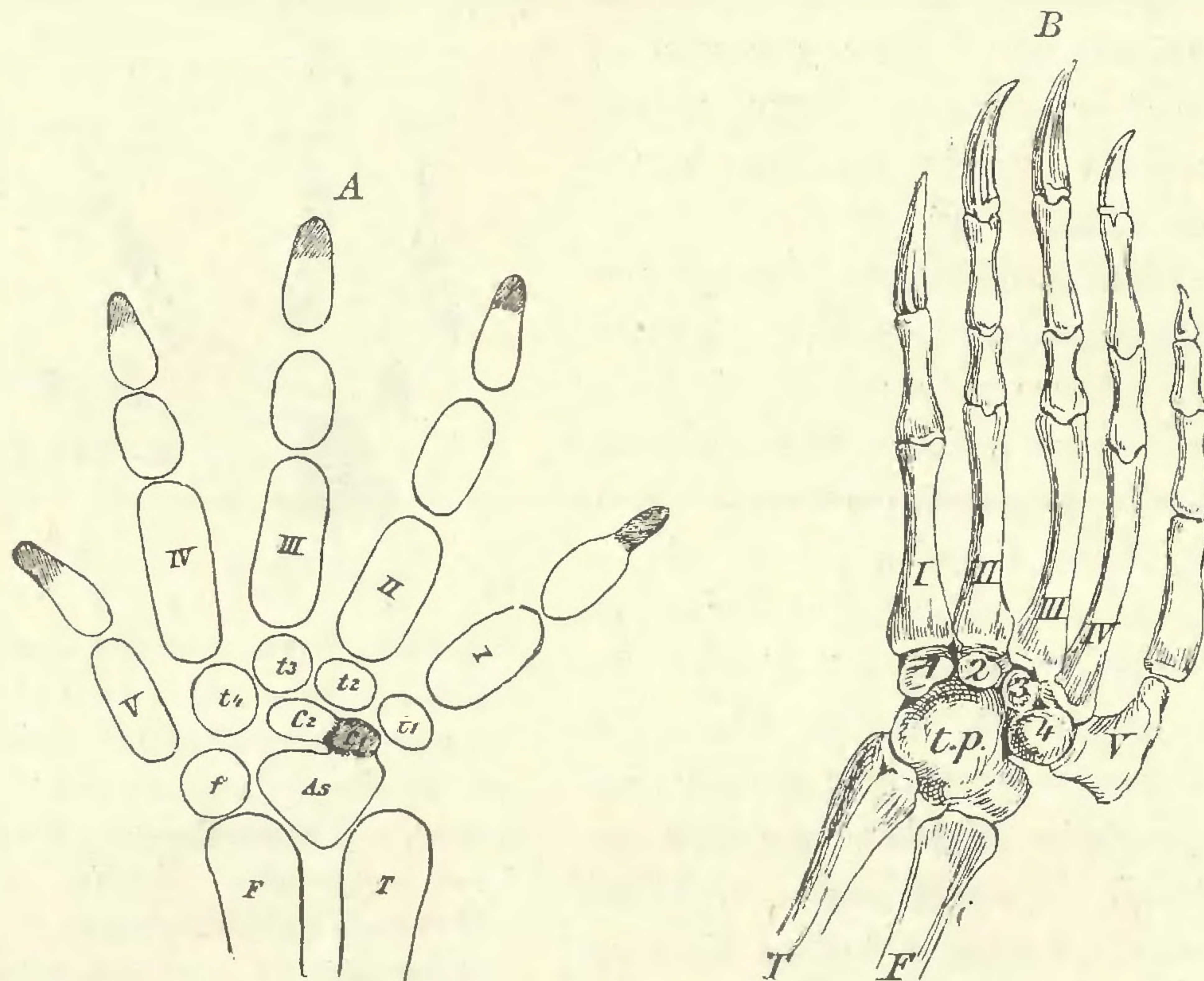


Рис. 260. Задняя конечность черепахъ: *A* — молодой *Emys lutaria* по Сѣв рцову; *B* — взрослой *Chelemys victoria* по Гофманну. *As* — *astragalus (tibiale + intermedium)*; *c₁* и *c₂* — *centralia*; *F* — *fibula*; *T* — *tibia*; *t₁₋₄* или *1-4* — *tarsalia distalia*; *t.p.* — *tarsale proximale (tibiale + intermedium + fibulare + centralia 1 и 2)*; у взрослой *Emys* — *astragalus + оба centralia + fibulare* тоже срастаются вмѣстѣ.

въ одну длинную кость — цѣвку (*tarso-metatarsus*), несущую пальцы (рис. 193). Кость эта весьма варьируетъ въ длинѣ, въ зависимости отъ образа жизни: она очень коротка у лазающихъ попугаевъ и всего длиннѣе у болотныхъ, напр. фламинго (*Phoenicopterus*). У пингвиновъ цѣвка короткая и подраздѣлена вдоль на три части, т.-е. несетъ явственные слѣды слиянія (рис. 262, *C*). Нѣкоторыя *Dinosauria* имѣли точно также слившіяся *tarsalia* и *metatarsalia*, и ихъ цѣвка чрезвычайно сходна съ таковой пингвиновъ. Число пальцевъ у птицъ обыкновенно 4, рѣже 3, или даже 2, какъ это имѣетъ мѣсто у страуса (*Struthio*).

Только сиреновыя и китообразныя между млекопитающими лишены заднихъ конечностей, хотя у нѣкоторыхъ китовъ есть подъ кожей, кромѣ элементовъ таза, еще и рудиментарная конечность (стр. 252, *A*). Конечности млекопитающихъ по своей формѣ представляютъ большое разнообразіе, а именно встрѣ-

чаются конечности, приспособленныя для рытья, плаванія, полета, бѣганія, хватанія. Конечности роющія характеризуются укороченіемъ длинныхъ костей, расширеніемъ кистевой части и сильными пальцами. Плавательныя конечности, или ласты, китообразныхъ и сиреновыхъ характеризуются также укороченіемъ длинныхъ костей и увеличеніемъ числа суставовъ, причемъ извѣ пальцы не обособлены и когти отсутствуютъ, хотя у зародышей китообразныхъ есть когти (рис. 227).

Летательныя конечности рукокрылыхъ характеризуются чрезвычайнымъ удлиненіемъ пальцевъ, на которыхъ натянута летательная перепонка. Бѣгательныя конечности копытныхъ характеризуются уменьшеніемъ числа пальцевъ, соприкасающихся съ землей, иногда до одного, причемъ пальцы несоприкасающіеся могутъ исчезнуть вовсе, и пальцы при этомъ одѣты копытами. Это измѣненіе сводится къ уменьшенію поверхности соприкосновенія между конечностью и землей, нашедшему выраженіе и у бѣгающихъ птицъ, какъ страусъ, тоже въ видѣ уменьшенія числа пальцевъ. Хватательная конечность (рука у человѣка, передняя и задняя конечность у полуобезьянъ и приматовъ и задняя у нѣкоторыхъ сумчатыхъ) характеризуются противоположеніемъ большого пальца и въ большинствѣ случаевъ измѣненіемъ когтей въ ногти, а въ рукѣ еще и большей или меньшей способностью лучевой кости вмѣстѣ съ кистью вращаться кругомъ локтевой, какъ около оси, причемъ рука обращается вверхъ то тыльной поверхностью (*pronatio*), то ладонной (*supinatio*).

Плечевая кость около дистальнаго сочлененія часто имѣетъ отверстіе (*foramen supracondyloideum*), которое было свойственно и нѣкоторымъ ископаемымъ рептиліямъ изъ *Therapsid*, считаемымъ предками млекопитающихъ. Локтевая кость снабжена на проксимальномъ концѣ направленнымъ вверхъ отросткомъ (*olecranon*) и играетъ болѣе важную роль, чѣмъ лучевая, и именно

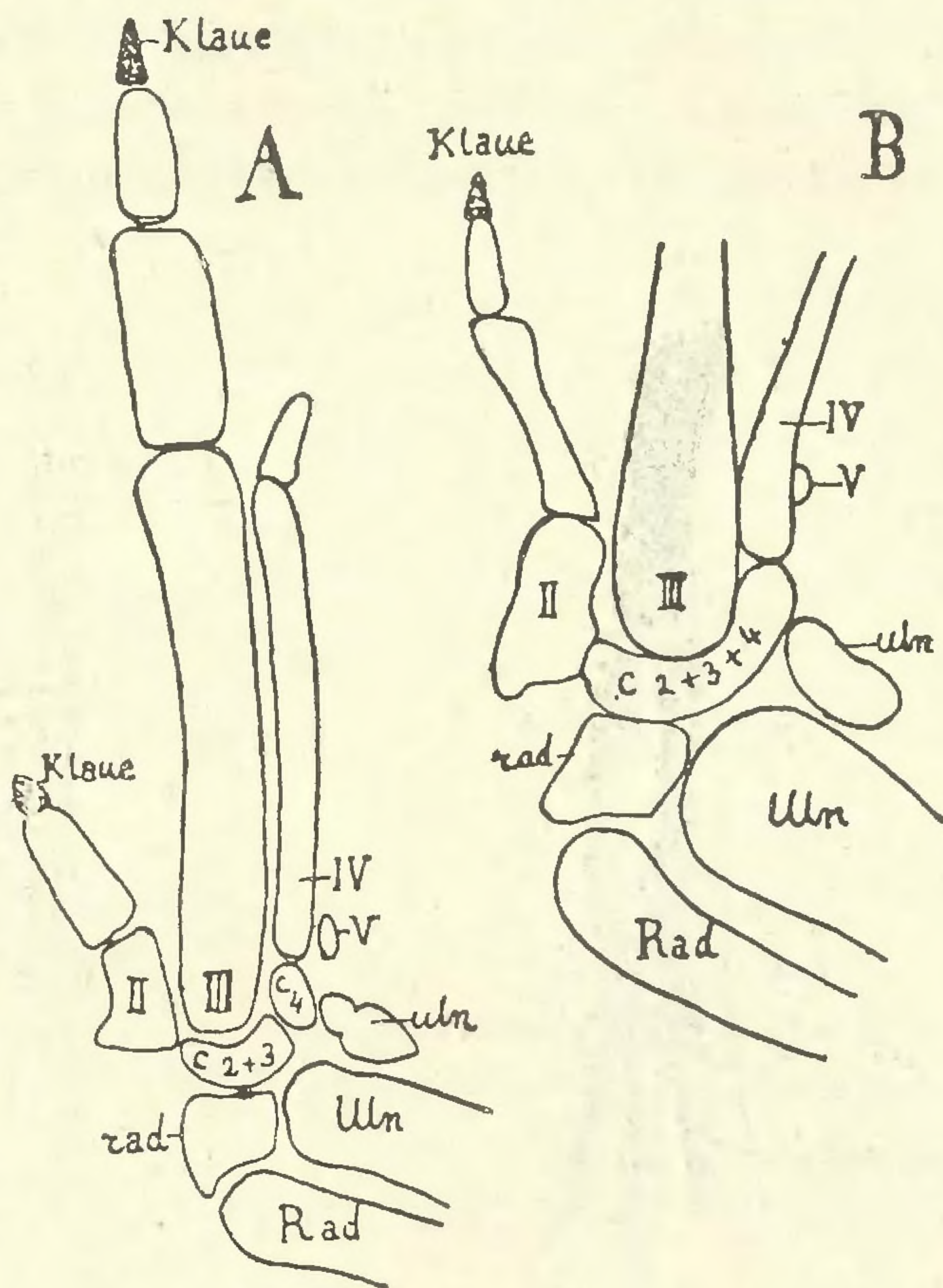


Рис. 261. Развитие кисти у крачки (*Sterna wilsoni*). *A* — начало окостенѣнія; *B* — передъ вылупленіемъ изъ яйца. *Rad* — *radius*; *Uln* — *ulna*; *rad* — *radiale*, слившееся съ *intermedium*; *uln* — *ulnare*, слившееся съ *centrale*; *c 2 + 3*, *c 2 + 3 + 4*, *c 4* — соответствующія *carpalia distalia*; *II—V* — соответствующія *metacarpalia*; *klaue* — коготь. По Leighton изъ Видерсгейма.

она образуетъ сочлененіе съ плечевой костью, хотя бываютъ случаи преобладанія лучевой и даже недоразвитія локтевой (у парнопалыхъ и рукокрылыхъ).

Въ задней конечности болѣе важную роль играетъ обыкновенно большая берцовая, а малая часто является рудиментарной, хотя у нѣкоторыхъ сумчатыхъ замѣчается обратное отношеніе. Въ колѣнномъ сочлененіи развивается колѣнная чашка (*patella*), которая имѣется уже у нѣкоторыхъ ящерицъ и многихъ птицъ, но отсутствуетъ у нѣкоторыхъ млекопитающихъ (у сиреновыхъ,

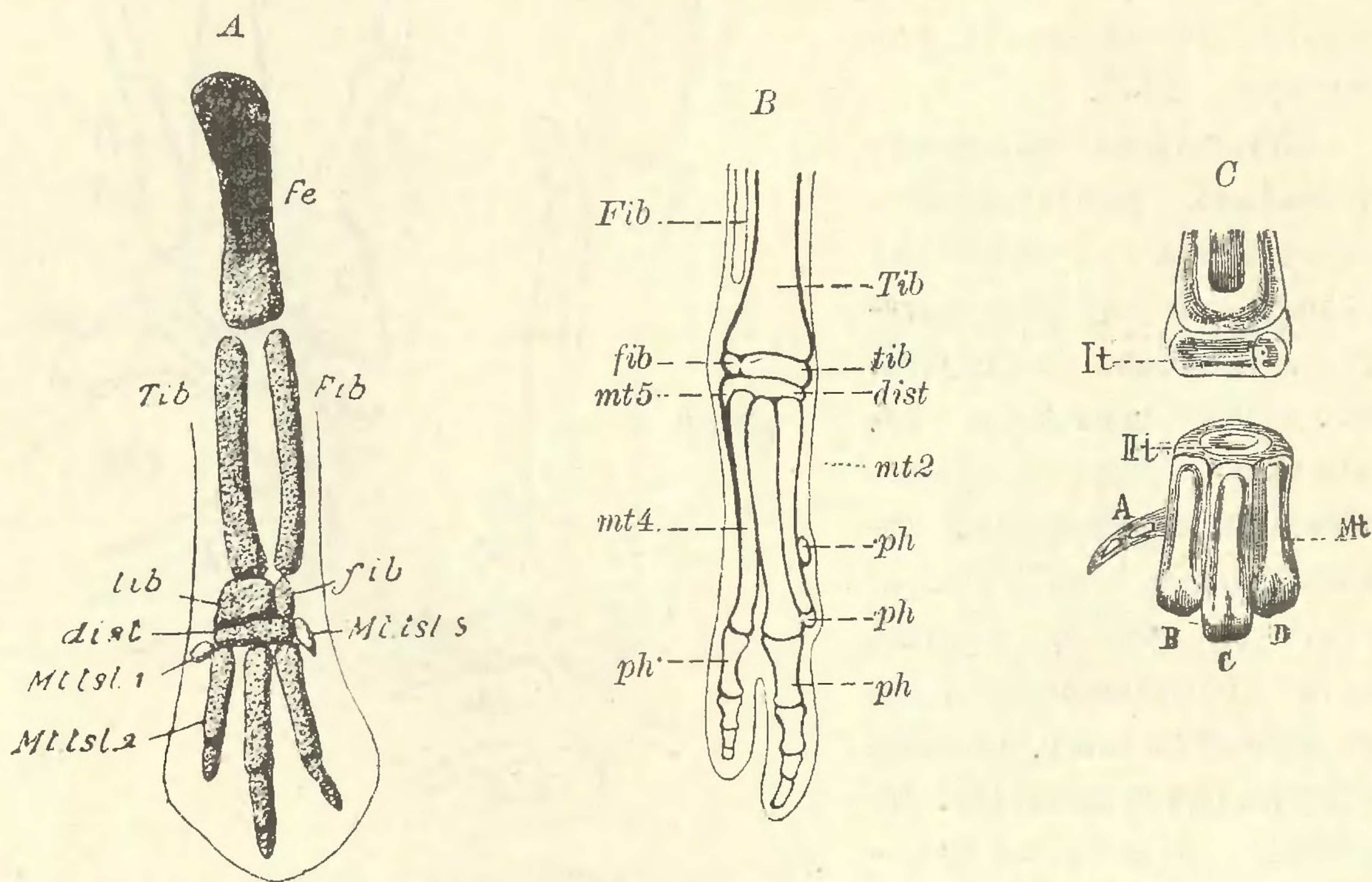


Рис. 262. А—нога зародыша киви (*Apteryx owenii*) по Паркеру. *Fe*—*femur*; *Tib*—*tibia*; *Fib*—*fibula*; *tib*—*tibiale*; *fib*—*fibulare*; *dist*—хрящъ, соответствующій *tarsalia distalia*; *Mt. 1-5*—*metatarsalia*. В—нога зародыша страуса (*Struthio camelus*) по Насонову. *Fib*—*fibula*; *Tib*—*tibia*; *f*—*fibulare*; *t*—*tibiale*; *dist*—*tarsalia distalia*; *mt 1-5*—*metatarsalia*; *ph*—фаланги пальцевъ. С—ступня не вполне окостенѣвшей конечности молодого пингвина (*Eudyptes chrysoloma*) по Мензбюру. *It*—часть элементовъ *tarsus*, сросшаяся съ *tibia*; *II*—часть элементовъ *tarsus*, сросшаяся съ *metatarsus*; *Mt*—*metatarsus*; А, В, С, D—*metatarsalia* внутреннего и слѣдующихъ пальцевъ.

китообразныхъ, рукокрылыхъ и др.). Обыкновенно принимаютъ, что она представляетъ собой настоящую сезамондную кость, т.-е. мѣстное окостенѣніе сухожилія, но по другому воззрѣнію (Bardleben, 1905; De-Vriese, 1909) *patella* кость рудиментарная и представляетъ особый остатокъ третьяго луча въ голени, въ которой второй лучъ представленъ *tibia*, а четвертый *fibula*. Однако, этотъ взглядъ нуждается въ эмбриологической повѣркѣ. Что касается до *carpus* и *tarsus*, то они представлены довольно полно у млекопитающихъ. Въ *carpus* многихъ млекопитающихъ, въ томъ числѣ и человека, найдено два *centralia*. Судьба ихъ у взрослой формы различна. Они могутъ сливаться то съ *radiale*,

то съ *intermedium*, то съ однимъ изъ сосѣднихъ *carpalia*. Въ *tarsus* млекопитающихъ находятъ два, а иногда даже три *centralia*. Однако, элементы *tarsus* хотя и носятъ одно и то же наименованіе, но не вполне равнозначущи у различныхъ млекопитающихъ. *Fibulare* даетъ мощный *calcaneus* или пяточную кость. Другая крупная кость—*astragalus* или таранная, образуется, повидному, черезъ слияніе *intermedium* съ однимъ изъ *centralia*. Что касается до *tibiale*, то оно у нѣкоторыхъ формъ (*Echidna*, *Mus* и др.) остается самостоятельнымъ, но обыкновенно сильно редуцируется, а иногда и вовсе исчезаетъ (*Sus*), а у другихъ, сливаясь съ однимъ изъ *centralia*, образуетъ особую косточку — *naviculare* или ладьевидную. Третье *centrale* можетъ сливаться съ однимъ изъ *tarsalia*. Для сопоставленія болѣе простой сравнительно-анатомической номенклатуры съ употребляемой въ анатоміи человѣка, даемъ прилагаемую табличку (по Гегенбауру съ небольшими измѣненіями), показывающую гомологію костей млекопитающихъ съ таковыми прочихъ позвоночныхъ.

Carpus.

scaphoideum (s. *naviculare*)—*radiale*
lunatum (s. *semilunare*)—*intermedium* +
 + *centrale proximale*
triquetrum (s. *cuneiforme*)—*ulnare*
centrale—*centrale distale*
trapezium (s. *multangulum majus*)—*car-*
pale 1
trapezoides (s. *multangulum minus*)—
carpale 2
capitatum (s. *magnum*)—*carpale 3*
hamatum (s. *uncinatum*)—*carpalia 4+5*

Tarsus.

astragalus—*intermedium* +
 + *centrale proximale*
calcaneus—*fibulare*
naviculare—*tibiale* + *centrale*
 + *distale*
cuneiforme 1 — *tarsale 1*
cuneiforme 2 — *tarsale 2*
cuneiforme 3 — *tarsale 3*
cuboides—*tarsalia 4+5*

У всѣхъ пятипалыхъ млекопитающихъ найдены рудименты *praepollex* и *prehallux*, иногда изъ двухъ косточекъ. У грызуна *Pedetes praepollex*, состоящій изъ двухъ косточекъ, снабженъ когтемъ. У большинства формъ эти рудименты рано сливаются съ сосѣдними. Лежащую съ противоположной стороны кисти косточку *os pisiforme*, на мѣстѣ которой у другого грызуна *Batyergus* лежатъ двѣ кости, нѣкоторые сравниваютъ съ *postminimus* (Bardleben, 1886; Emery, 1895; Ballowitz, 1904). Вообще-же загадочныя по своему значенію (стр. 209) сезамондныя кости довольно многочисленны въ кисти и стопѣ млекопитающихъ. Такъ Цфитцнеръ (1900) въ рукѣ человѣка насчитываетъ всего вмѣстѣ съ сезамондными 78 костей, изъ нихъ 33 приходится на *carpus* (рис. 232).

Обыкновенное число пальцевъ пять, причемъ первый имѣетъ два сустава, а прочіе по три — особенность, тоже выраженная уже у нѣкоторыхъ *Theromorpha*. Редукція пальцевъ и имъ соотвѣтствующихъ *carpalia* и *tarsalia* весьма частое явленіе.

Особый интересъ въ этомъ отношеніи представляютъ копытныя. У непарнопалыхъ (*Perissodactyla*) наиболее развитъ и служитъ опорой 3-й палець, причемъ наиболее развито 3-е *metacarpale* или *metatarsale* (рис. 263). У современной лошади развитъ только одинъ 3-й палець, а 4 и 2-е *metacarpalia* и *metatarsalia* прилегаютъ къ 3-му съ боковъ въ видѣ маленькихъ, такъ называемыхъ грифельныхъ, косточекъ. Предка копытныхъ надо искать между ископаемыми *Condylarthra* и, дѣйствительно, мы тамъ находимъ р. *Rhenacodus*, имѣвшій пять пальцевъ, но изъ нихъ 1 и 5-ый были короче

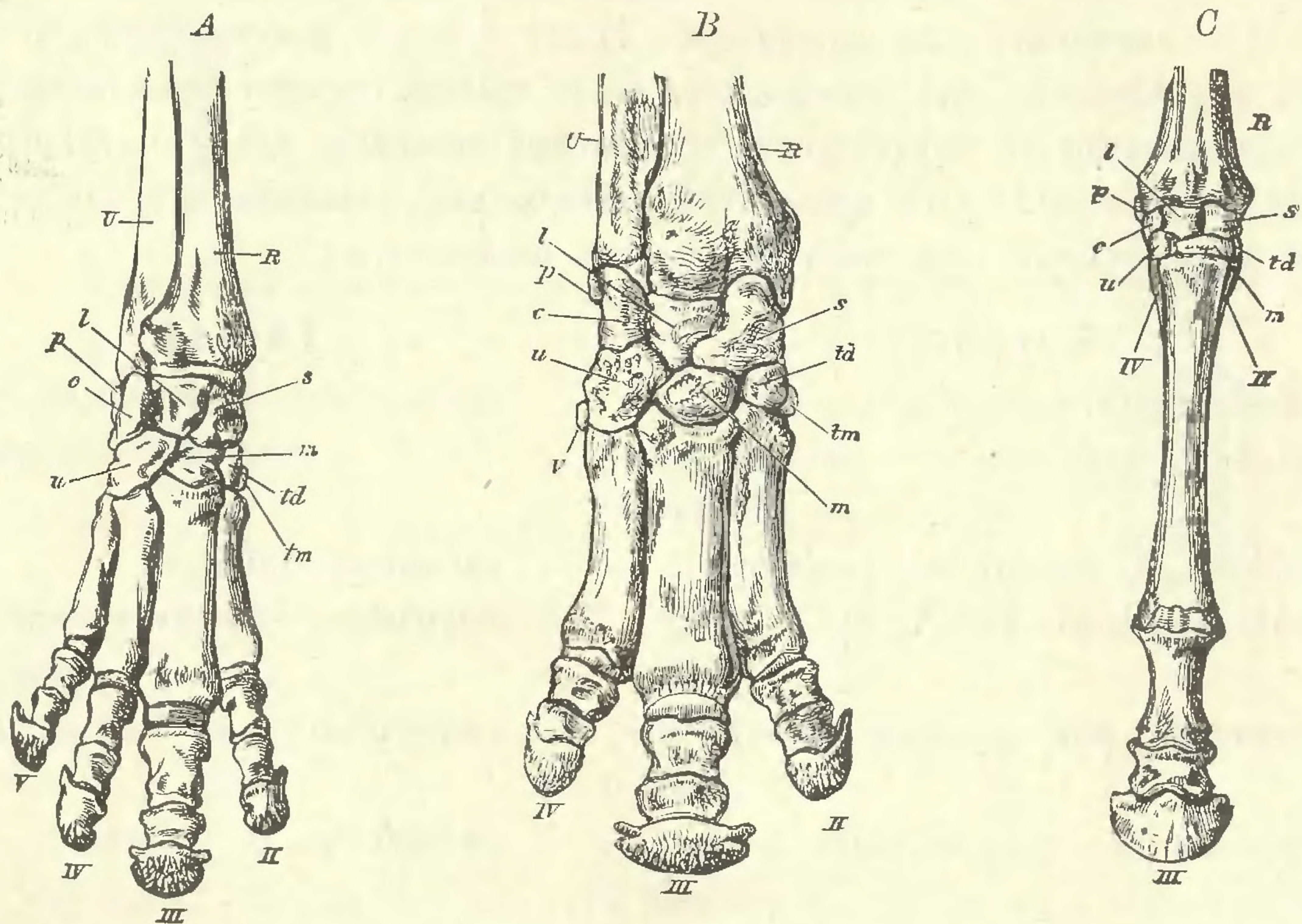


Рис. 263. Передняя конечность: А—тапира (*Tapirus*); В—носорога (*Rhinoceros*); С—лошади (*Equus*). R—radius; U—ulna; c—triquetrum (ulnare); l—lunatum (intermedium + centrale distale); lm—trapezium (carpale 1); m—capitatum (carpale 3); p—pisiforme; s—scaphoideum (radiale); td—trapezoides (carpale 2); u—hamatum (carpale 4 + 5); II—V—второй, третий, четвертый и пятый пальцы. Изъ Боаса по Флоуеру.

другихъ. *Hyrcotherium* (*Eohippus* и *Orohippus* С. Америки) имѣлъ на заднихъ ногахъ 3, а на переднихъ 4 пальца; *Anchilopus*—имѣлъ 3 пальца на переднихъ и заднихъ. Все это формы эоценовыя. Въ миоценѣ *Anchitherium* (Міо-, Ері-, *Mesohippus* С. Америки) имѣлъ по 3 пальца, но боковые не достигали до земли. Наконецъ плиоценовый *Hipparion* имѣлъ тоже по 3 пальца, но боковые были еще короче, а *Equus* имѣетъ всего одинъ палець (рис. 264). Впрочемъ за ближайшихъ предковъ лошади считаютъ не *Hipparion*, а с.-американскія формы *Proto-* и *Pliohippus*. У современныхъ непарнопалыхъ мы находимъ слѣдующія измѣненія. Переднія конечности тапира снабжены 4-мя пальцами, а заднія—3-мя и каждый съ копытомъ; у носороговъ на обѣихъ конечностяхъ по 3 пальца. Но во всѣхъ случаяхъ 3-й

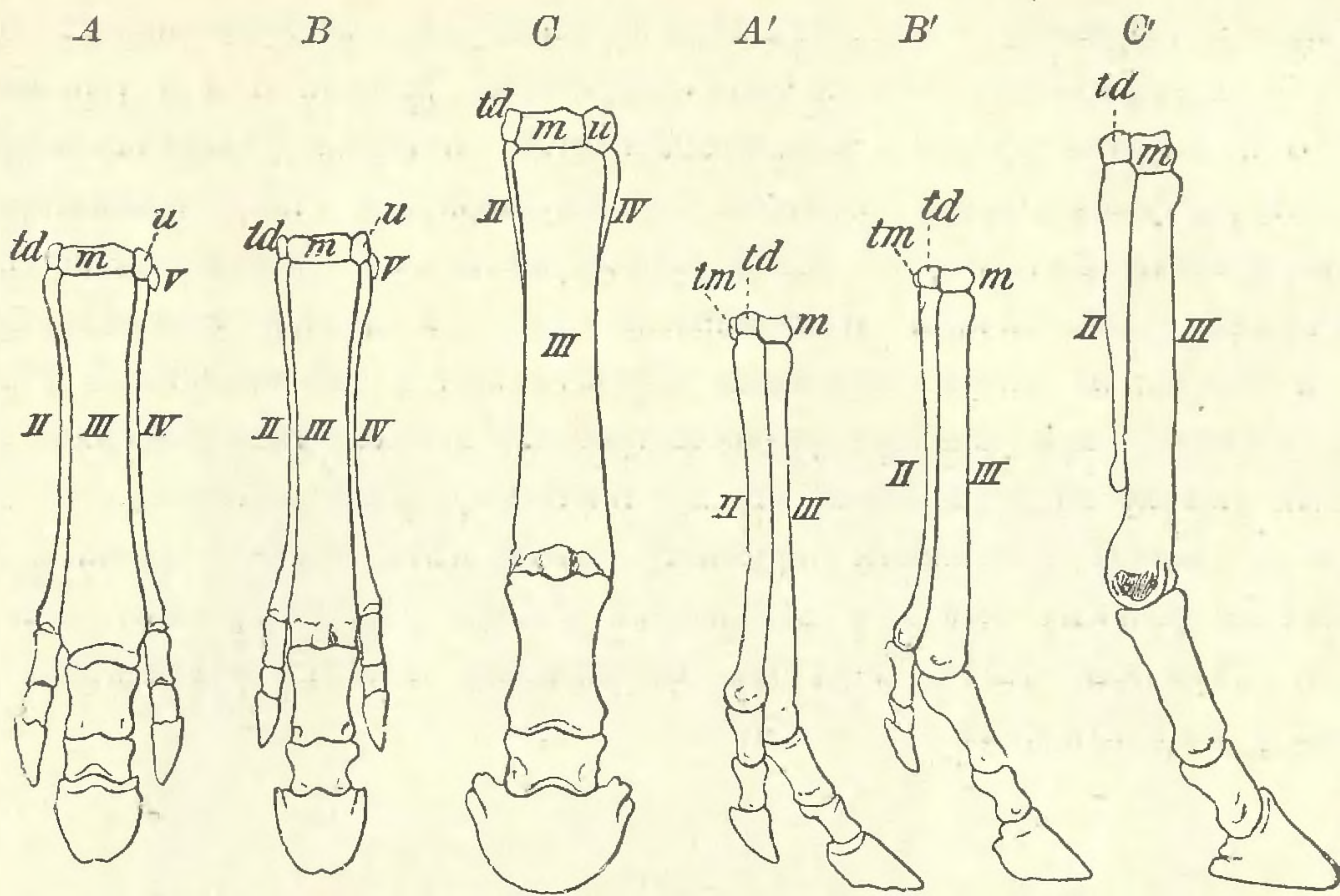


Рис. 264. Передняя конечность *Anchitherium* (A, A'), *Hipparion* (B, B') и *Equus* (C, C') спереди и сбоку. *m*—*capitatum* (*carpale* 3); *tm*—*trapezium* (*carpale* 1); *td*—*trapezoides* (*carpale* 2); *u*—*hamatum* (4 и 5 *carpalia*); II, III, IV, V—второе, третье, четвертое и пятое *metacarpale*; последнее въ видѣ рудимента. Изъ Боаса по Годри.

палецъ и его *metacarpale* или *metatarsale* наиболѣе развиты (рис. 263). По всей вѣроятности всѣ непарнопалыя произошли отъ пятипалаго *Phenacodus*.

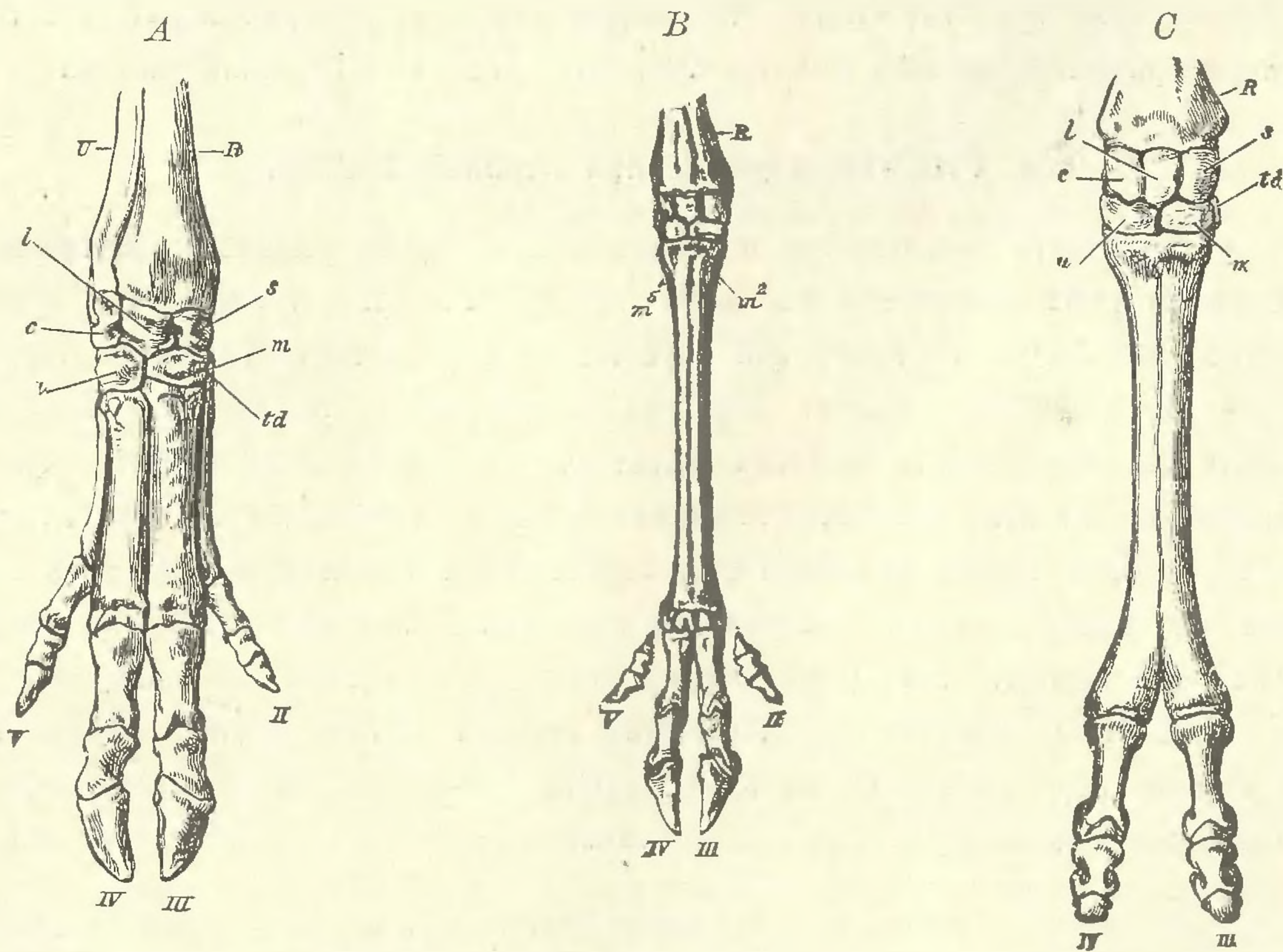


Рис. 265. Передняя конечность: А—свиньи (*Sus*), В—олениа (*Cervus*), С—верблюда (*Camelus*). *m*² и *m*⁵ рудименты второго и пятого *metacarpale*; остальные обозначенія тѣ же, что и въ рисунокѣ 263. Изъ Боаса по Флоуеру.

Парнопалыя копытныя (*Artiodactyla*), которыхъ первоначальнаго предка между *Condylarthra* мы покуда не знаемъ, развили 3 и 4-й пальцы, а равно 3 и 4-е *metacarpalia* или *metatarsalia*, которыя у конечныхъ формъ, какъ, напр., у жвачныхъ, сливаются въ одну непарную, такъ называемую бѣкательную кость (*canon*) (рис. 265), уже выраженную и у американскаго кабана *Dicotyles*. Аналогичный непарнымъ рядъ измѣненій возможно прослѣдить и здѣсь, но опорой животному служатъ всегда два пальца—3-й и 4-й. Такъ, у свиньи, при сильномъ развитіи третьяго и четвертаго пальцевъ, второй и пятый уже не касаются земли, но все-таки выражены явственно; у *Dicotyles* на задней конечности наружнаго пальца нѣтъ вовсе; у оленя и 2-й и 5-й пальцы развиты слабо; у верблюдовъ и ламъ (*Tyloroda*) отъ нихъ нѣтъ и слѣда (рис. 265). Порядокъ исчезновенія пальцевъ у сумчатыхъ иной, нежели у плацентарныхъ.

VII.

Нервная система позвоночныхъ.

Въ нервной системѣ позвоночныхъ отличаемъ: центральную часть, представленную головнымъ (*cerebrum*) и спиннымъ мозгомъ (*medulla spinalis*), и периферическую, представленную отходящими отъ нихъ нервами и ихъ гангліями. Къ периферической системѣ должна быть отнесена симпатическая система.

А. Развѣтіе центральной нервной системы.

У громаднаго большинства позвоночныхъ во время развитія центральная нервная система залагается въ видѣ эктодермическаго желобка, или нервной бороздки (рис. 266). Ея края, или нервные валики, потомъ смыкаются, начиная спереди, и желобокъ, такимъ образомъ, превращается въ трубку (рис. 267). Лежащій въ задней части желобка остатокъ бластопора превращается, какъ и у ланцетника, въ невроэнтерическій каналъ (*canalis neuroentericus*), сообщающій полость нервной трубки съ кишечной и впоследствии исчезающій (рис. 56 и 171). Нѣкоторое время можетъ сохраняться и переднее наружное отверстіе нервной трубки, или передній невропоръ (*neuroporus*), впоследствии замыкающійся.

Вслѣдствіе дальнѣйшаго разрастанія верхней части передняго отдѣла нервной трубки, передній конецъ нервной трубки смѣщается на нижнюю мозговую поверхность, гдѣ и надо искать слѣдъ невропора ¹⁾. У *Petromyzontidae*

¹⁾ Какая часть головного мозга взрослого соотвѣтствуетъ невропору—является спорнымъ. Обыкновенно принимаютъ, что невропору соотвѣтствуетъ вершина т. наз. воронки (*infundibulum*; стр. 252), гдѣ впоследствии помѣщается гипофизъ (*hypophysis*), но на основаніи изученія развитія круглоротыхъ Купферъ пришелъ къ заключенію, что невропору соотвѣтствуетъ

(но не у *Muricidae*), нѣкоторыхъ ганноидовъ, также у нѣкоторыхъ двудышащихъ (*Lepidosiren*), а главнымъ образомъ у костистыхъ рыбъ нервная система возникаетъ въ видѣ плотнаго утолщенія эктодермы, на поверхности коего все-таки замѣчается небольшое углубленіе. Правильнѣе говоря, нервный зачатокъ имѣетъ въ этомъ случаѣ форму плотной складки, коей два самыхъ внутреннихъ соприкасающихся слоя расположены иногда явственно эпителиоб-

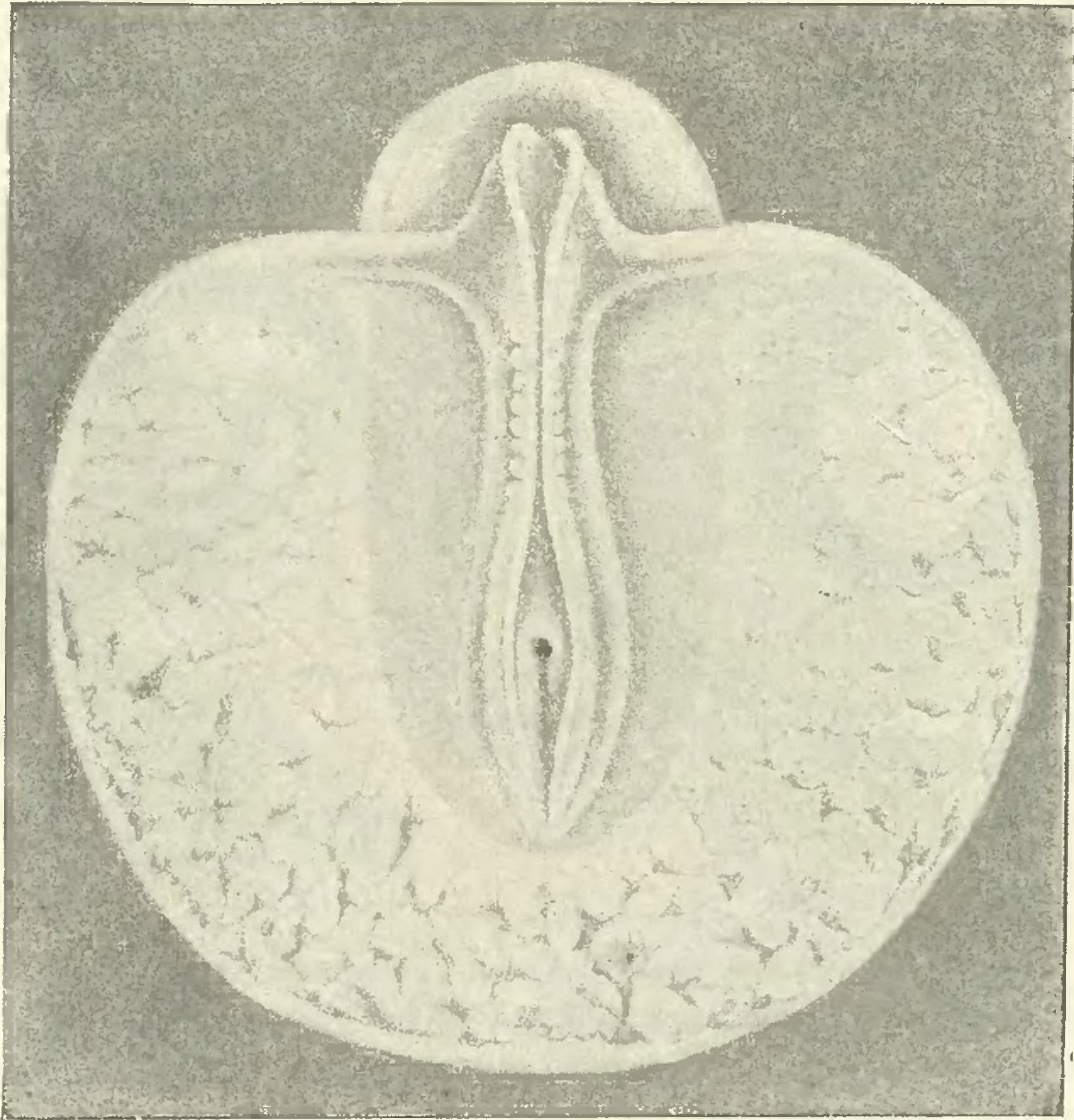


Рис. 266. Зародышъ альбатроса (*Diomedea immutabilis*), окруженный т. наз. свѣтлымъ полемъ (*area pellucida*), кругомъ котораго видно сосудистое поле (*area vasculosa*). Посрединѣ зачатокъ нервной системы въ видѣ нервного желобка, ограниченнаго нервными валиками. Желобокъ спереди и сзади расширенъ, а въ серединѣ, гдѣ по бокамъ его уже заложилась мезодермическіе сомиты, нервные валики начинаютъ сближаться. По Шауинсланду.

разно (рис. 268). Расхожденіемъ этихъ двухъ внутреннихъ слоевъ этой складки и образуется потомъ полость въ нервномъ зачаткѣ. Полость нервного зачатка

особый провизорный выступъ на задней стѣнкѣ мозга (*processus neuroporicus*), по своему положенію соответствующій какъ разъ обонятельной лопасти *Amprixus*, лежащей тоже, какъ мы видѣли (стр. 25), на мѣстѣ невропора. Однако, позднѣйшія наблюденія Гатчека (*Hatschek*, 1909) говорятъ скорѣе за то, что по отношенію къ позвоночнымъ первоначальное предположеніе болѣе примѣнимо. У круглоротыхъ тоже имѣется невропоръ на томъ мѣстѣ, гдѣ позже лежитъ вершина воронки, но онъ очень рано замыкается, а за то долѣе удерживается сообщеніе полости нервной трубки съ наружной средой впереди настоящаго невропора, т.-е. тамъ, гдѣ находится *processus neuroporicus*. Это сообщеніе и было принято Купферомъ за настоящій невропоръ.

представляет собой центральный каналъ (*canalis centralis*) головно-спинного мозга, мѣстныя расширения его получаютъ названіе желудочковъ (*ventriculi*). Ближайшій къ этимъ полостямъ слой клѣтокъ получаетъ эпителиеобразное расположение и называется эпендимой (*eependyma*), тогда какъ прочія клѣтки частью превращаются въ ганглиозныя, частью — въ опорныя клѣтки невроглии (*neuroglia*). Отъ клѣтокъ эпендимы такъ-же, какъ у ланцетника, отходятъ отростки, тоже играющіе роль опорныхъ элементовъ. Лежащее въ спинномъ мозгу около центрального канала и содержащее клѣтки вещества называется

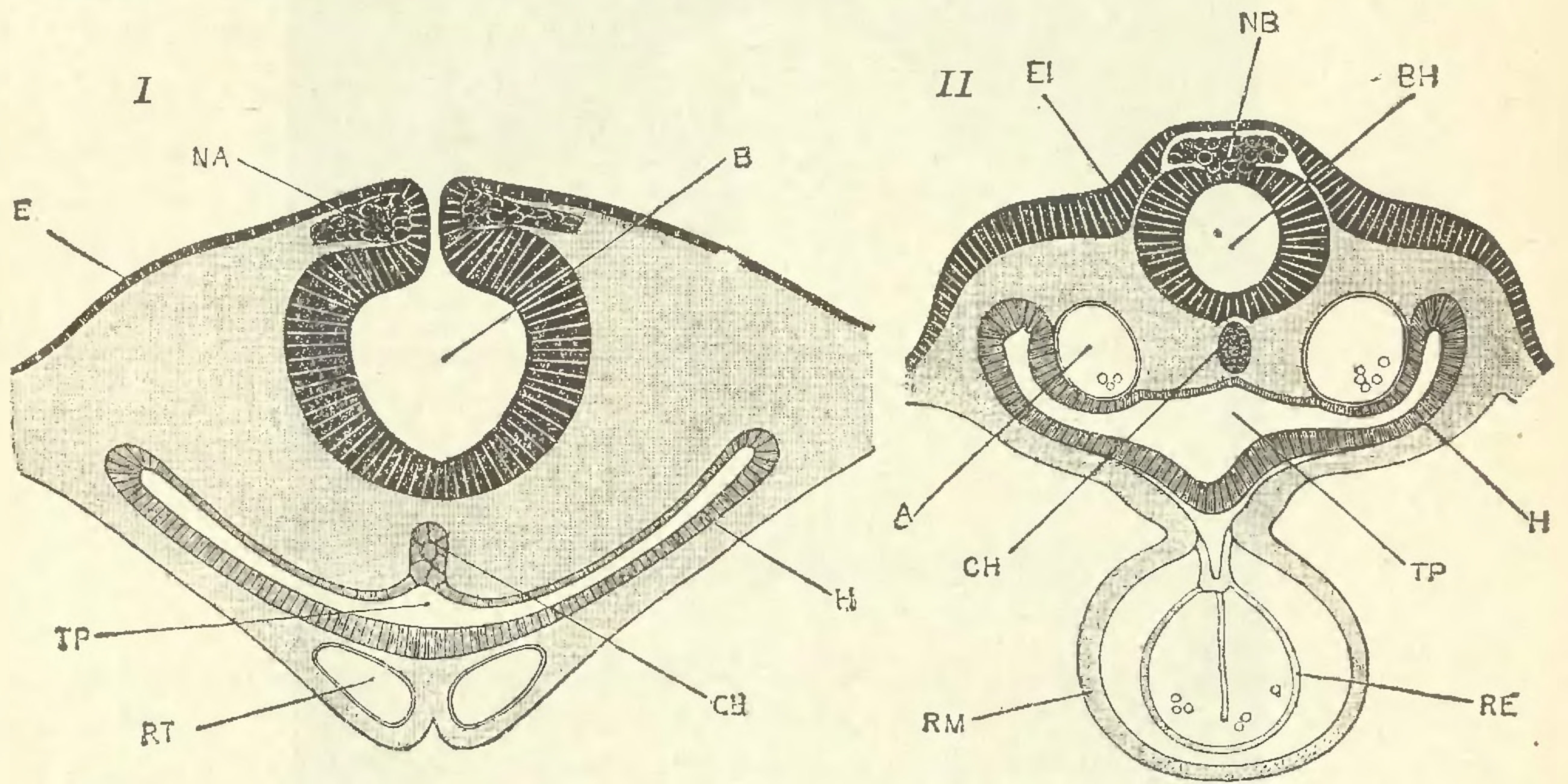


Рис. 267. I—поперечный разръзъ черезъ голову двухсуточнаго куринаго зародыша въ области среднего мозга. B—полость среднего мозга; CH—хорда; E—эктодерма; H—энтодерма; NA—ганглиозная пластинка; RT—зачатокъ сердца; TP—передняя часть кишечника, или глотка. Изъ Маршалля. II—поперечный разръзъ черезъ заднюю часть головы куринаго зародыша въ концѣ третьяго дня. A—корни аорты; BH—полость задняго мозга; CH—хорда; EI—зачатокъ слуховой ямки; NB—ганглиозная пластинка; RE—эндокардій; RM—миокардій; TP—передняя часть кишечника, или глотка. Изъ Маршалля.

сѣрымъ, а состоящее только изъ нервныхъ волоконъ и образующее периферическую часть—бѣлымъ. Въ головномъ мозгу распредѣленіе сѣраго и бѣлаго вещества иное.

Весьма рано у зародыша зачатокъ головного мозга расширяется и складкой, поднимающейся съ брюшной стороны, дѣлится на два отдѣла: передній (*Archencephalon*) и задній (*deuteroencephalon*), не обособленный отъ зачатка спинного мозга. Затѣмъ передній отдѣлъ, перетяжкой, обозначающейся на верхней его стѣнкѣ у большинства позвоночныхъ, дѣлится вторично тоже на два отдѣла¹⁾. Такимъ образомъ формируются на переднемъ концѣ нервной трубки три другъ за другомъ лежащихъ расширения—мозговые пузыри (*prosencephalon, mesen-*

¹⁾ Это раздѣленіе не выражено у нѣкоторыхъ рыбъ (*Crossopterygii, Dipnoi*), почему его нѣкоторые рассматриваютъ, какъ явленіе позднѣйшаго характера (Kerr, 1905--1906).

cephalon и *rhombencephalon*), причемъ отъ передняго изъ нихъ справа и слѣва отдѣляется по одному полному выросту—первичному главному пузырю, представляющему собою зачатокъ глаза (рис. 270, А). За судьбой этихъ послѣднихъ образований покуда слѣдить не будемъ (см. главу VIII, Е).

Какъ на спинномъ мозгу, такъ и на вышеупомянутыхъ мозговыхъ пузыряхъ описываются различными авторами небольшія утолщенія, отдѣленные перетяжками, или нейромеры (рис. 269)¹⁾.

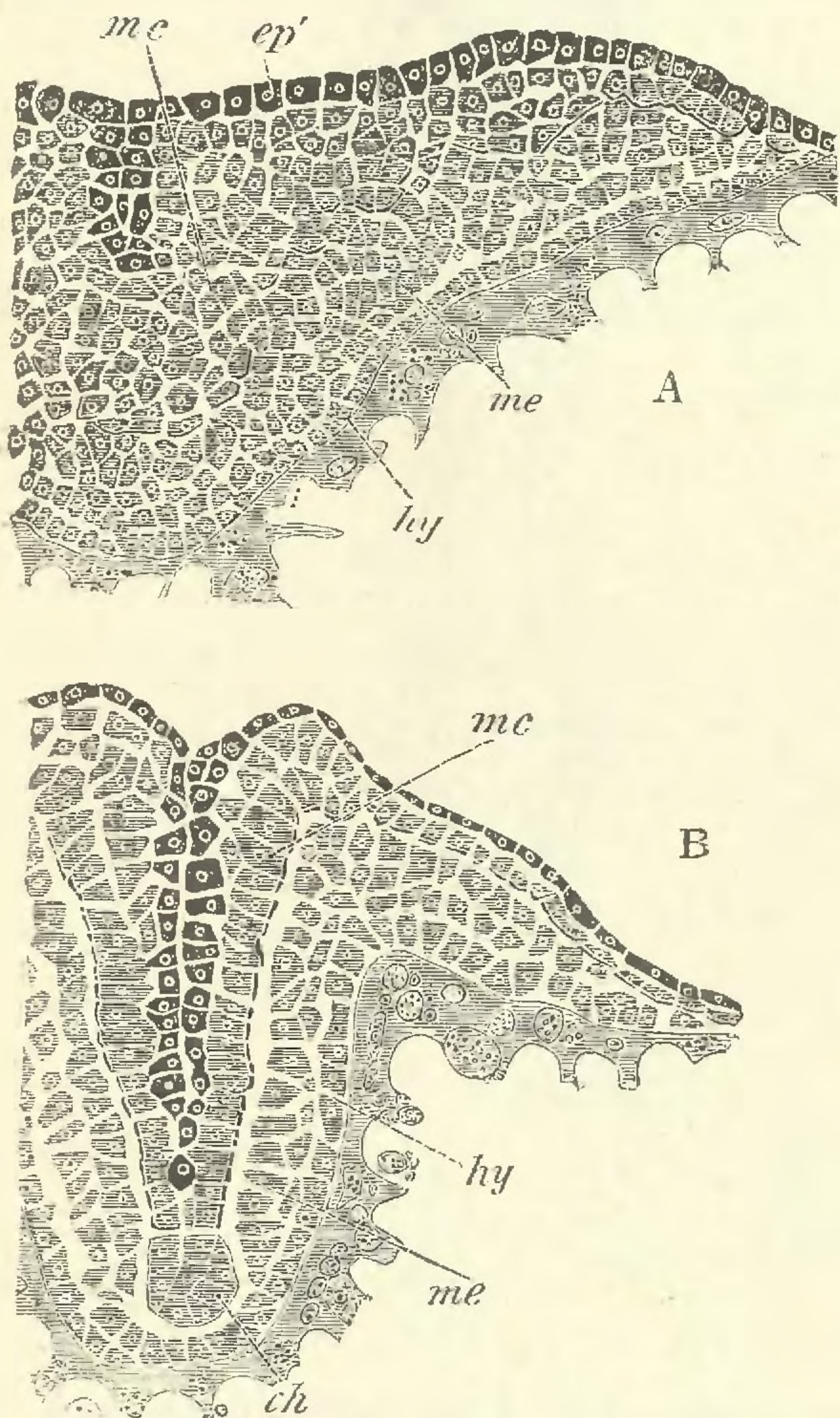


Рис. 268. Образование нервной системы у костистыхъ рыбъ. А — болѣе ранняя, В — болѣе поздняя стадія. *ch* — хорда; *ep'* — поверхностный слой эктодермы; *hy* — энтодерма; *me* — нервное утолщеніе; *me* — мезодерма. По Калберла изъ Бальфура.

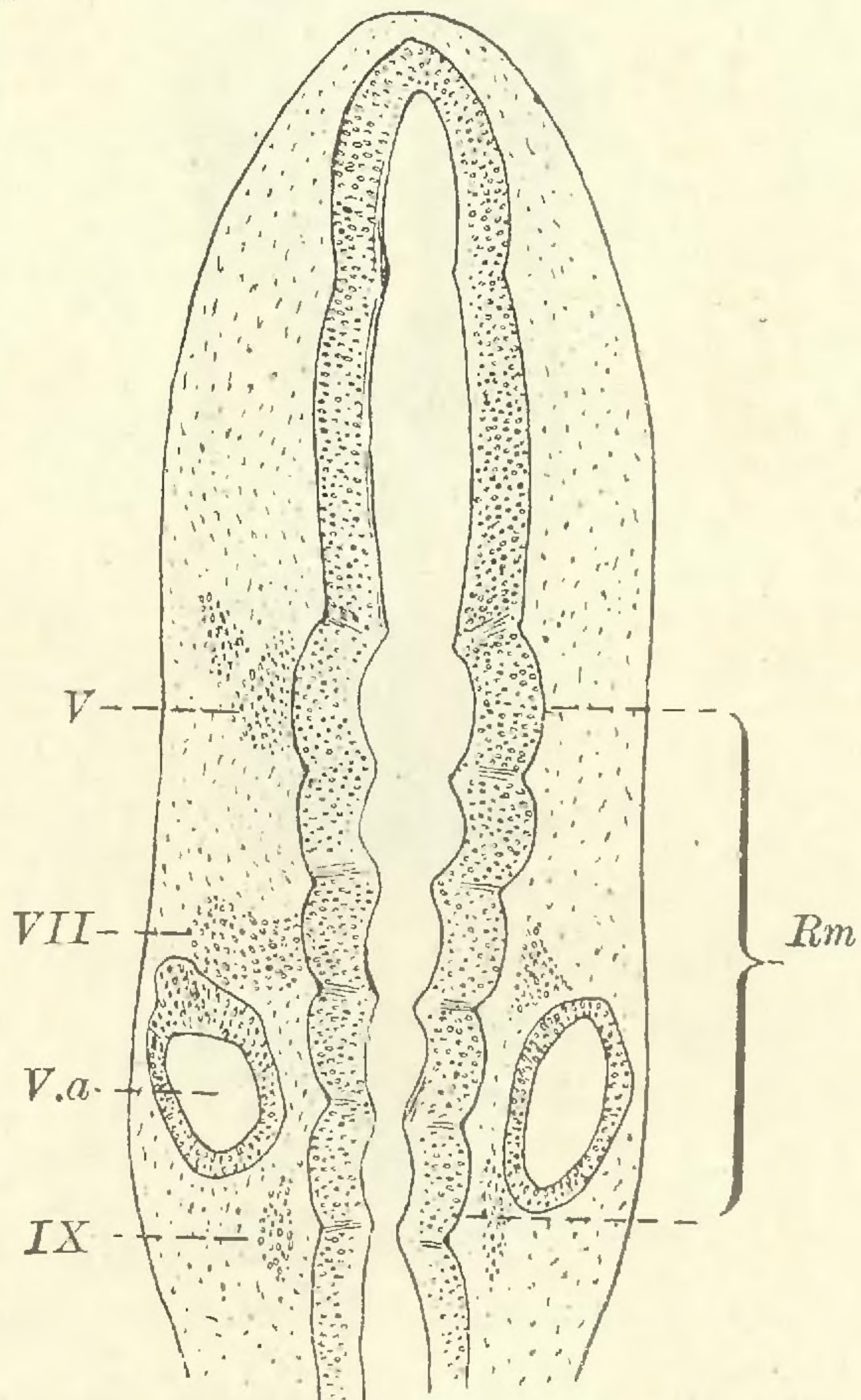


Рис. 269. Горизонтальный разрѣвъ головного конца зародыша ящерицы — геккона (*Ascalabotes fascicularis*). V, VII, IX — зачатки V, VII и IX пары нервовъ и ихъ гангліевъ; V.a — зачатокъ органа слуха (слуховой пузырь). Rm — энцефаломеры задняго мозга (ромбомеры). По Сѣверцову.

У цыпленка (Hill, 1900) на передній пузырь приходится—3 нейромеры (прозомеры), на средній—2 (мезомеры), на задній—6 (ромбомеры). Приблизительно то же число нейромеръ описывается и въ головномъ мозгу кролика, но на задній мозгъ приходится восемь нейромеръ (Meek, 1910). Установить точное соотвѣтствіе между всѣми нейромерами головного мозга, или иначе энцефаломерами, и метамеріей головы до сихъ поръ не удалось, хотя въ заднемъ пузырьѣ и въ спинномъ мозгу означенное соотвѣтствіе довольно ясно.

¹⁾ Метамерныя вздутія наблюдаются въ передней части спинного мозга нѣкоторыхъ рыбъ, напр. *Trigla*, и во взросломъ состояніи.

Несмотря на различіе въ способѣ развитія центральной нервной системы безчерепныхъ (стр. 21) и позвоночныхъ, сходство строенія этихъ органовъ у той и другой группы весьма наглядно. Полость передняго изъ трехъ эмбриональныхъ мозговыхъ пузырей соответствуетъ переднему расширенію мозговой полости ланцетника, а полость задняго—заднему расширенію.

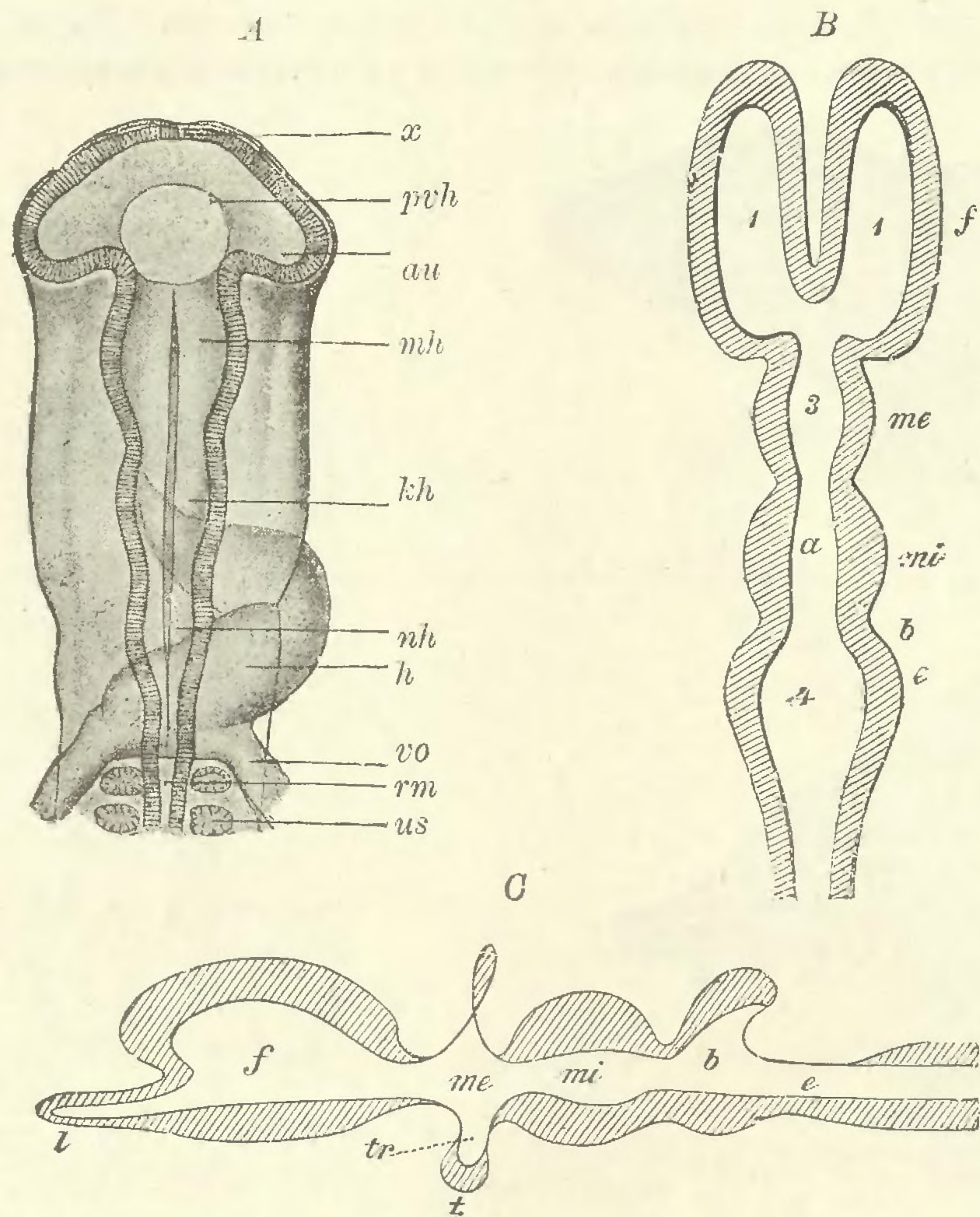


Рис. 270. А—голова двухдневнаго зародыша цыпленка, по Михалковичу изъ Гертвига. *prv*—передній мозговой пузырь; *x*—его передняя стѣнка, дающая впоследствии начало большимъ полушаріямъ; *au*—первичные глазные пузыри; *mh*—средній пузырь; *kh*, *nh*—дальнѣйшія подраздѣленія задняго пузыря; *h*—сердце; *vo*—*vena omphalomesenterica*; *rm*—спинной мозгъ; *us*—сомитъ. В—продольный схематическій разрѣзъ головного мозга въ горизонтальной плоскости изъ Боаса. *f*, *me*, *mi*, *b* и *e*—передній, промежуточный, средній, задній и продолговатый мозгъ; 1—боковые желудочки; 3—третій желудочекъ; *a*—Сильвиевъ водопроводъ; 4—четвертый желудочекъ. С—схематическій продольный разрѣзъ головного мозга въ сагиттальной плоскости изъ Боаса. *f*, *me*, *mi*, *b* и *e*—передній, промежуточный, средній, задній и продолговатый мозгъ; *k*—эпифизъ; *l*—обонятельная лопасть; *tr*—воронка; *t*—гипофизъ.

Возникающія черезъ разрастаніе передняго пузыря части головного мозга позвоночныхъ, по сравненію съ соответствующими частями безчерепныхъ, являются новообразованіемъ. Кишечно-жаберныя точно также имѣютъ на протяженіи втораго сегмента, или воротника, спинную нервную трубку, причѣмъ въ то время, какъ у однѣхъ формъ эта трубка можетъ сохранять у взрослога животнаго сообщеніе съ наружной средой посредствомъ передняго и задняго невропора, у другихъ—трубка эта теряетъ совершенно полость и превращается въ плотный тяжъ, прикрѣпленный на своемъ переднемъ и заднемъ концѣ къ эктодермѣ. Возникаетъ такая нервная система, по крайней мѣрѣ у нѣкоторыхъ формъ, впаиваніемъ эктодермы, какъ и нерв-

ная трубка позвоночныхъ. Впрочемъ, у нѣкоторыхъ, повидимому, родственныхъ кишечножабернымъ червей, а именно у *Rhognis* (при регенерациі, по Шульцу, 1903) и нѣкоторыхъ мшанокъ (при почкованіи, по Saeftigen, 1888), ихъ единственный ганглий тоже возникаетъ путемъ впячивания эктодермы и можетъ (у мшанокъ) даже у взрослой формы содержать внутри себя полость.

Вообще, возможно предположить, что центральная нервная система хордовыхъ прошла въ своемъ филогенетическомъ развитіи стадію мерцательнаго желобка, коего функція первоначально могла быть совершенно иной. Въ пользу этого предположенія говоритъ и то обстоятельство, что клѣтки энэндимы въ молодомъ состояніи животного несутъ мерцательные волоски, въ послѣдствіи исчезающіе.

Прослѣдимъ измѣненія, претерпѣваемыя тремя мозговыми пузырями, послѣ того какъ передній изъ нихъ отдѣлилъ отъ себя глазные пузыри (рис. 270). Отъ передняго пузыря (*prosencephalon*) спереди образуются иногда одинъ, а въ громадномъ большинствѣ случаевъ два новыхъ выступа, представляющихъ собой зачатокъ передняго или большого мозга (*telencephalon*), иначе мозговыхъ полушарій (*hemisphaerae*), коихъ полости получаютъ названіе боковыхъ желудочковъ. Прочая часть передняго пузыря образуетъ промежуточный мозгъ (*diencephalon* s. *thalamencephalon*), внутри коего заключенъ третій желудочекъ. Слѣдующій пузырь образуетъ средній мозгъ (*mesencephalon*), причемъ полость его низводится на степень узкаго канала — Сильвиева водопровода (*aqueductus Sylvii*), сообщающаго третій желудочекъ съ слѣдующимъ—четвертымъ. Задній пузырь (*rhombencephalon*) дѣлится на двѣ части: переднюю—задній мозгъ (*metencephalon*), или мозжечекъ (*cerebellum*), и заднюю — послѣдній (*myelencephalon*) или продолговатый мозгъ (*medulla oblongata*), причемъ въ этой послѣдней части находится четвертый желудочекъ, сообщающійся непосредственно съ центральнымъ каналомъ спинного мозга. Такимъ образомъ число отдѣловъ мозга возрастаетъ до пяти. У безчерепныхъ, какъ мы видѣли (стр. 9), уже намѣченъ третій желудочекъ, Сильвиевъ водопроводъ и четвертый желудочекъ, но такъ какъ полушарія отсутствуютъ, то третій желудочекъ занимаетъ переднюю часть нервной трубки, и передній мозгъ отъ промежуточнаго еще не обособленъ.

В. Головной мозгъ.

Прослѣдимъ дальнѣйшія измѣненія отдѣльныхъ частей головного мозга (рис. 271, 277, 284, 289 и др.).

Передній мозгъ представленъ полушаріями, которыя у большинства позвоночныхъ имѣютъ каждое свой желудочекъ, сообщающійся съ третьимъ желудочкомъ посредствомъ Монрессова отверстія (*foramen Monroi*), и обыкновенно сильно утолщаютъ свою верхнюю стѣнку, образуя т. наз. (*pallium* s. *episphaerium*). Будучи утолщена уже у нѣкоторыхъ *Amphibia*, у *Amniota* эта стѣнка образуетъ богатый ганглиозными клѣтками и достигающій у млекопитающихъ наибольшей толщины и сложности корковый слой сѣраго вещества, тогда какъ бѣлое вещество лежитъ подъ слоемъ сѣраго. Нижняя стѣнка полушарій

образуетъ по одному массивному ганглиозному утолщенію—базальному ганглию, или полосатому тѣлу (*corpus striatum s. hyposphaerium*). Эти ганглиозныя массы соединены между собой пучкомъ поперечно-идущихъ волоконъ, или передней комиссурой (*commissura anterior*), залегающей въ передней стѣнкѣ третьяго желудочка. На границѣ между полушаріями и промежуточнымъ мозгомъ образуется слѣпой непарный выступъ—парафизъ (*paraphysis*), коего морфологическое значеніе неизвѣстно. Его надо отнести къ переднему мозгу, потому что поперечная складка эпендимы (*velum transversum*), спускающаяся съ верхней стѣнки и отдѣ-

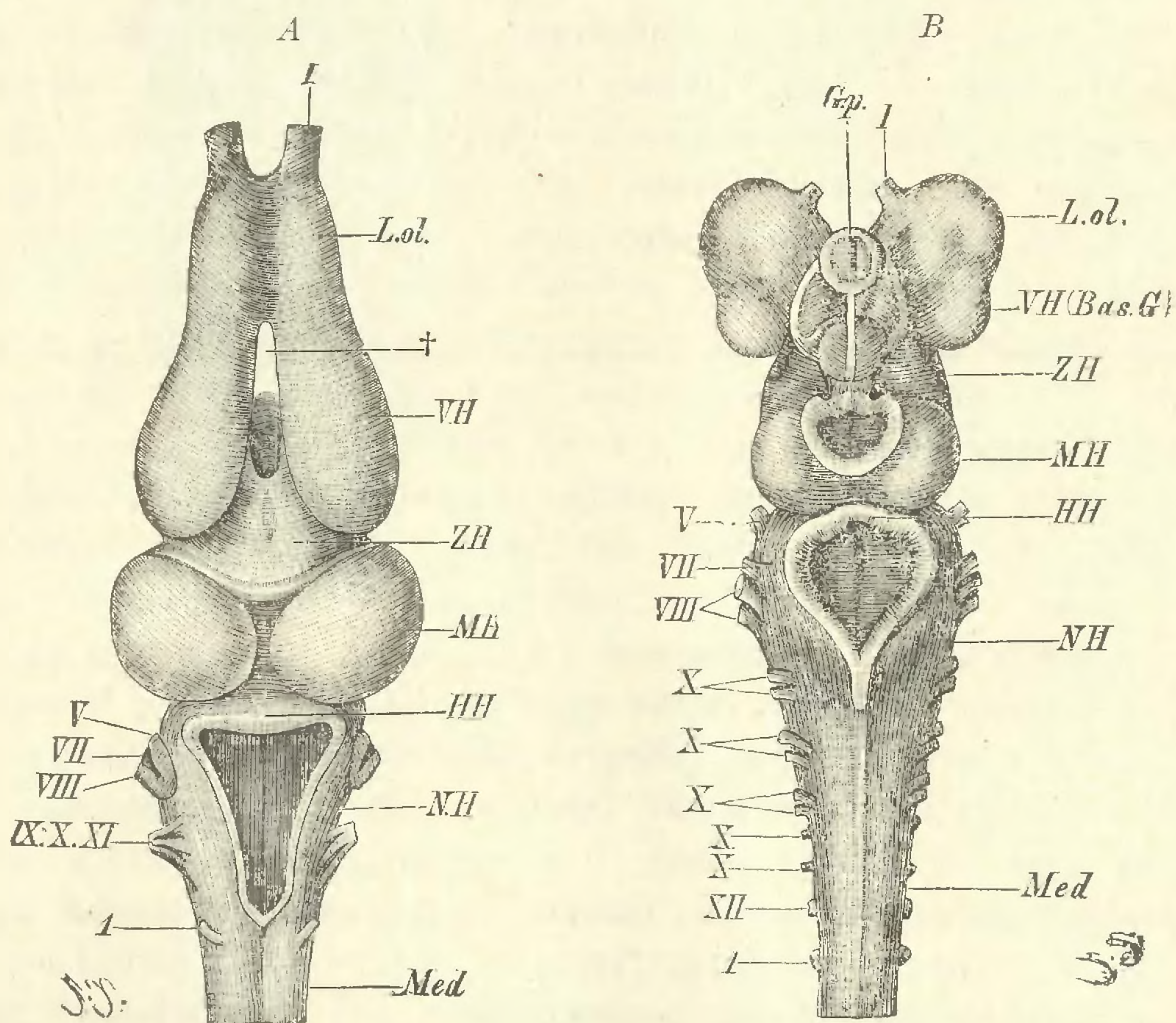


Рис. 271. *A*—головной мозг лягушки (*Rana esculenta*) сверху. *VH*—полушарія большого мозга; *ZH*—промежуточный мозг; *MH*—двухломіе; *HH*—мозжечекъ; *NH*—продолговатый мозг; *Med*—спинной мозг; *I—XI*—мѣсто отхожденія соответствующихъ паръ головныхъ нервовъ; *1*—подъязычный нервъ; *L.ol.*—обонятельныя лопасти; † промежутокъ между обоими полушаріями. Изъ Видерсгейма. *B*—головной мозг пескоройки (*Amphicoetes*) со спинной стороны. *VH (Bas. G)*—полушарія большого мозга; *L.ol.*—обонятельныя лопасти; *ZH*—промежуточный мозг; *Gr. I*—задній непарный глазъ, а при основаніи его стебелька передній непарный глазъ; *MH*—двухломіе; *HH*—мозжечекъ; *NH*—продолговатый мозг; *Med*—спинной мозг. *I—XI*—соответствующія пары головныхъ нервовъ; *XII*—передніе спинномозговые нервы. Изъ Видерсгейма.

ляющая у зародыша полость полушарій отъ третьяго желудочка, лежитъ позади парафиза (рис. 272). Складка эта имѣется во взросломъ состояніи у низшихъ позвоночныхъ, а провизорно существуетъ даже и у млекопитающихъ (Johnston, 1909). Впереди отъ полушарій отходятъ два выступа, въ которые продолжаются полости желудочковъ. Отъ этихъ выступовъ, или обонятельныхъ лопастей (*lobi*

olfactorii), берутъ начало обонятельные нервы (*nervi olfactorii*). Лопастн эти могутъ или оставаться въ широкомъ сообщеніи съ боковыми желудочками и являться непосредственными придатками полушарій, или же быть отдѣленными отъ полушарій длинной перетяжкой — *tractus olfactorius*. У низшихъ позвоночныхъ волокна обонятельнаго нерва получаютъ начало отъ базальныхъ гангліевъ (*corpora striata*), но съ развитіемъ коркового слоя полушарій волокна эти берутъ начало отъ его клѣтокъ. Впервые у двудышащихъ рыбъ (*Dipnoi*) и безногихъ амфібій (*Gymnophiona*), а потомъ у всѣхъ позвоночныхъ, начиная

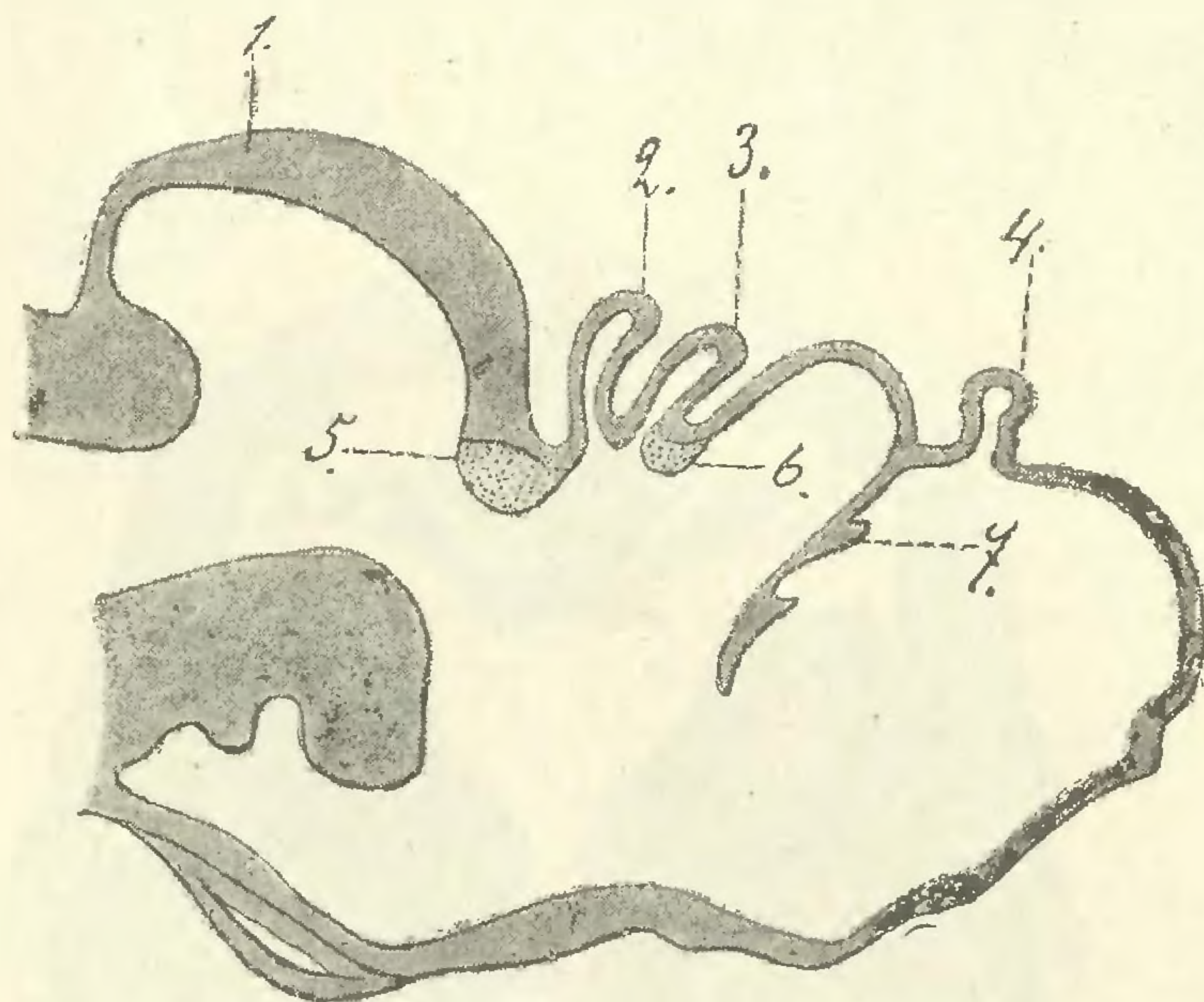


Рис. 272 Схема развитія передняго и промежуточнаго мозга въ сагиттальномъ разрѣзѣ. 1—средній мозгъ; 2—эпифизъ; 3—париетальный органъ; 4—парафизъ; 5—*commissura posterior*; 6 — *c. superior*; 7 — эпителиальная складка (*velum transversum*), отдѣляющая переднй мозгъ отъ промежуточнаго. По Видерсгейму.

съ рептилій, на верхней стѣнкѣ впереди Монроева отверстія появляется небольшое утолщеніе, а у млекопитающихъ это утолщеніе вдается въ полость бокового желудочка въ видѣ складки, отходящей отъ внутренней стѣнки полушарія (рис. 276, А и 273). Означенная складка, получающая названіе Аммонова рога (*hippocampus, s. cornu Ammonis*) (рис. 293), представляетъ собой новый обонятельный центръ, отъ котораго и берутъ начало волокна обонятельнаго нерва, получавшія начало у нѣкоторыхъ формъ, у которыхъ еще нѣтъ *hippocampus*, отъ клѣтокъ верхней стѣнки передняго мозга (*pallium*). Это перемѣщеніе обонятельнаго центра можно объяснить себѣ тѣмъ, что первоначальный *pallium* (*archipallium*), играющій у низшихъ позвоночныхъ роль обонятельнаго центра, оттѣсняется къ обращенной внизъ и внутрь стѣнкѣ полушарія (на которой и возникаетъ зачатокъ новаго обонятельнаго центра—*hippocampus*) вслѣдствіе того, что въ стѣнкѣ полушарій начинается развиваться и достигаетъ наибольшаго выраженія у млекопитающихъ новый *pallium* (*neopallium*), имѣющій уже

инныя функціи ¹⁾). Полость складки, образующей *hippocampus*, у млекопитающихъ открывается на наружной поверхности внутренней стѣнки полушарій посредствомъ щели (*fissura hippocampi*). Начиная съ двудышащихъ рыбъ и безногихъ амфибій, замѣчается постепенное обособленіе задней части полушарій въ видѣ небольшой лопасти, называемой височной или грушевидной (*lobus temporalis s. piriformis*), а такъ какъ въ эту лопасть у млекопитающихъ вдается *hippocampus*, то нижняя часть этой лопасти получаетъ названіе *lobus hippocampi*.

Между полушаріями можетъ устанавливаться связь при помощи нѣсколькихъ комиссуръ. Вы видѣли, что въ углубившейся между полушаріями передней стѣнкѣ,

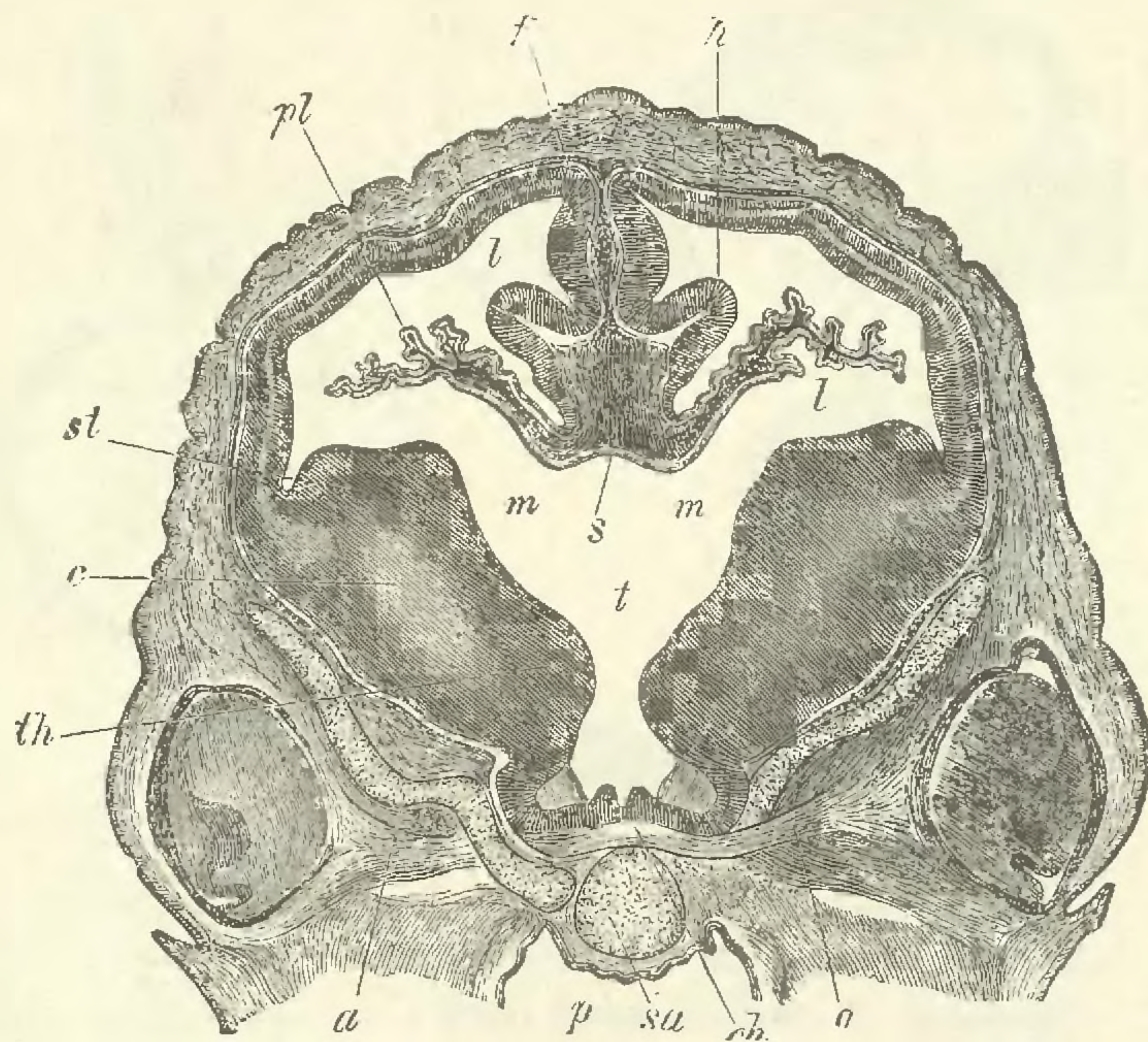


Рис. 273. Поперечный разрѣзъ черезъ мозгъ зародыша овцы въ области Монроева отверстія. *a*—orbitosphenoidum; *ch*—хиазма; *h*—Аммоновъ рогъ; *l*—боковые желудочки; *m*—Монроевы отверстія; *o*—зрительный нервъ; *p*—кишечникъ; *pl*—*tela chorioidea lateralis*; *s*—часть мозговой крышки на мѣстѣ перехода крышки третьяго желудочка въ *lamina terminalis*; *sa*—*praesphenoidum*; *st*—полосатая тѣла; *t*—третій желудочекъ; *th*—передній отдѣлъ зрительнаго бугорка. По Кѣлликеру.

(*lamina terminalis*), ограничивающей спереди третій желудочекъ, залегаетъ передняя комиссура (*commissura anterior*), а потомъ возникаютъ и другія перемычки. Появляясь впервые у амфибій, онѣ достигаютъ наибольшаго развитія у млекопитающихъ, гдѣ у большинства между полушаріями находимъ двѣ системы мощныхъ комиссуръ: верхнюю, или мозолистое тѣло (*corpus callosum*), и ниж-

¹⁾ Морфологию этой части мозга главнымъ образомъ разработали Edinger и Smith. Johnston (1910) рассматриваетъ *archipallium*, или лучше висцеральное *pallium*, и *neopallium*, или лучше соматическое *pallium*, какъ образованія одинаковой древности (если только послѣдній еще не древнѣе перваго) и возникшія путемъ разрастанія коркового слоя первоначально шарнаго средняго желудочка на боковые.

нюю, или сводъ (*fornix*) (рис. 276, B). Зачатокъ свода имѣется у амфибій (въ видѣ *commissura pallii anterior*) и онъ уже хорошо выраженъ у рептилій, а

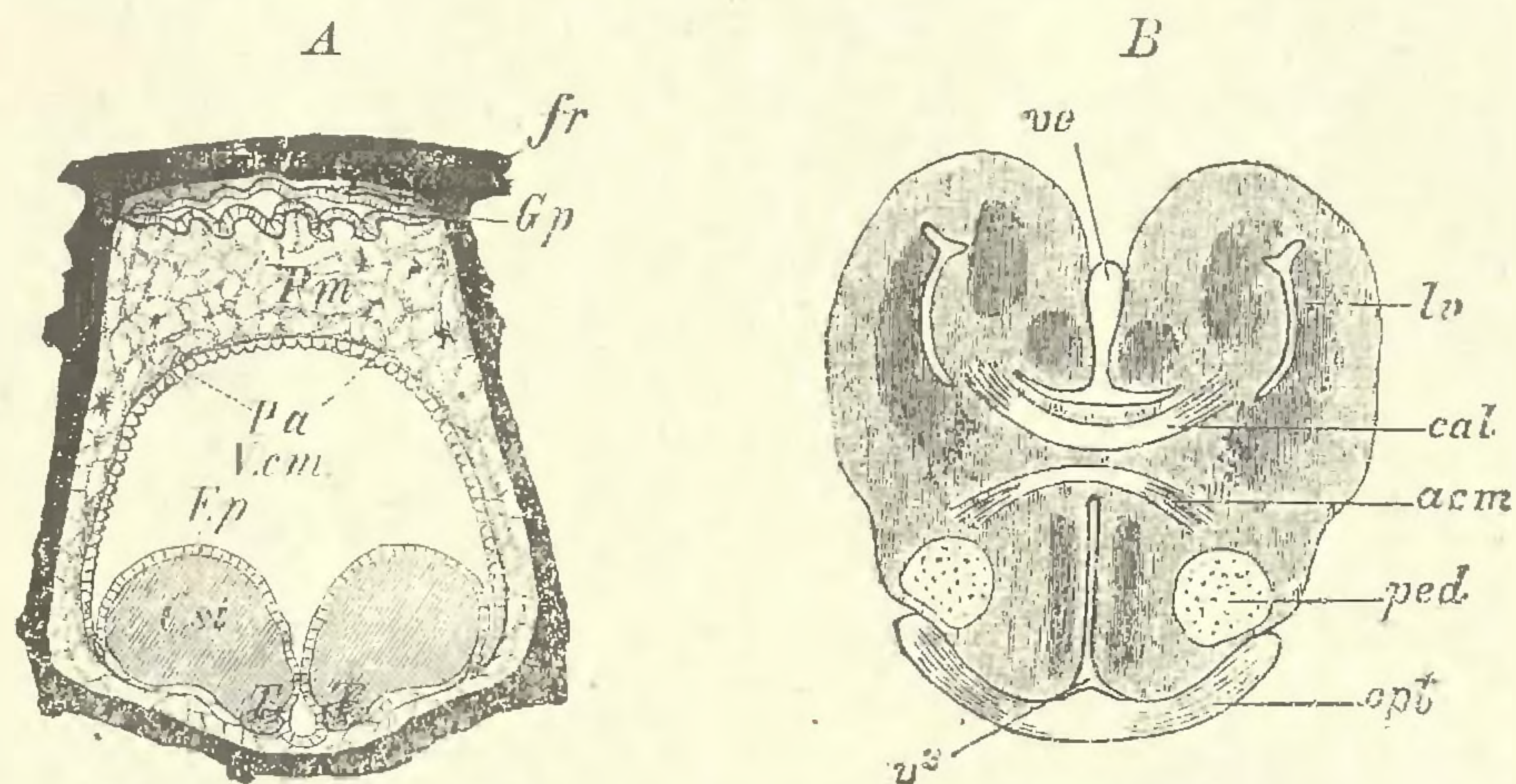


Рис. 274. А — поперечный разрѣзъ головного мозга костистой рыбы. *Cst* — базальные ганглии (*corpora striata*); *fr* — лобная кость; *Gr* — мѣшковидное расширение эпифиза; *Pa* — стѣвка передняго мозга, образованная единственнымъ слоемъ кѣтокъ эпэндимы; *Pm* — мягкая мозговая оболочка; *T* — *tractus n. olfactorii*; *V.cm* — общій желудочекъ передняго мозга. Изъ Видерсгейма. В — поперечный разрѣзъ головного мозга лягушки въ области комиссуръ передняго мозга; *ast* — передняя комиссура; *cal* — зачатокъ *fornix*; *lw* — боковые желудочки; *opt* — зрительный нервъ; *ped* — *pedunculi cerebri*; *ve* — общій желудочекъ полушарій; *v³* — третій желудочекъ. По Осборну.

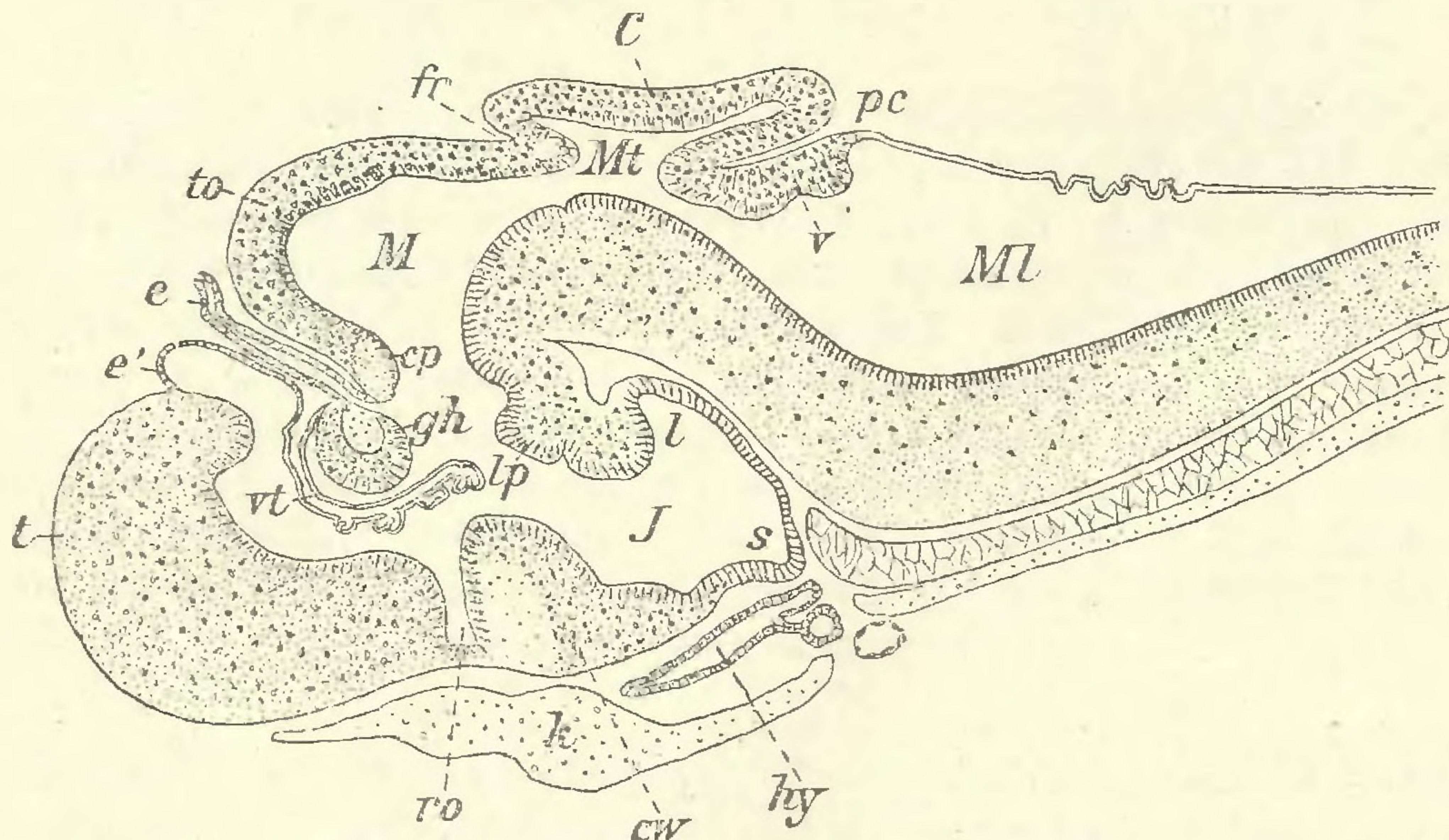


Рис. 275. Продольный (сагиттальный) разрѣзъ мозга зародыша акулы (*Spinax niger*). *sw* — перекрестъ (*chiasma*) зрительныхъ нервовъ; *e* — эпифизъ; *e'* — парафизъ; *fr* — борозда, отдѣляющая средній мозгъ отъ мозжечка; *gh* — *ganglion habenulae* и *commissura superior*; *hy* — гипофизъ; *J* — воронка (*infundibulum*); *k* — хрящъ въ основаніи черепа; *l* — *lobus posterior* промежуточнаго мозга; *M* — средній мозгъ; *lp* — *tuberculum posterius*; *ML* — продолговатый мозгъ; *Mt* — мозжечекъ; *pc* — *valvula cerebelli*; *ro* — *recessus opticus*; *s* — *saccus vasculosus*; *t* — передній мозгъ; *to* — двухолміе; *v* — *valvula cerebelli posterior*; *vt* — *velum transversum*. По Купферу.

мозолистое тѣло отсутствуетъ не только у этихъ группъ, но у низшихъ млекопитающихъ (Smith, 1895—7). Комиссуры эти очерчиваютъ у млекопитающихъ на

внутренней стѣнкѣ полушарій участокъ, въ которомъ не развивается нервной ткани и который остается въ видѣ тонкой пластинки (*septum pellucidum*). Полость, замкнутая между этими комиссурами и двумя *septa pellucida*, носитъ нерациональное названіе пятого желудочка (*s. ventriculus septi pellucidi*).

Мозолистое тѣло связываетъ между собой собственно стѣнки полушарій (*neopallium*), тогда какъ сводъ соединяетъ главнымъ образомъ оба *hippocampus* (*archipallium*), и у млекопитающихъ къ этой послѣдней комиссурѣ при-

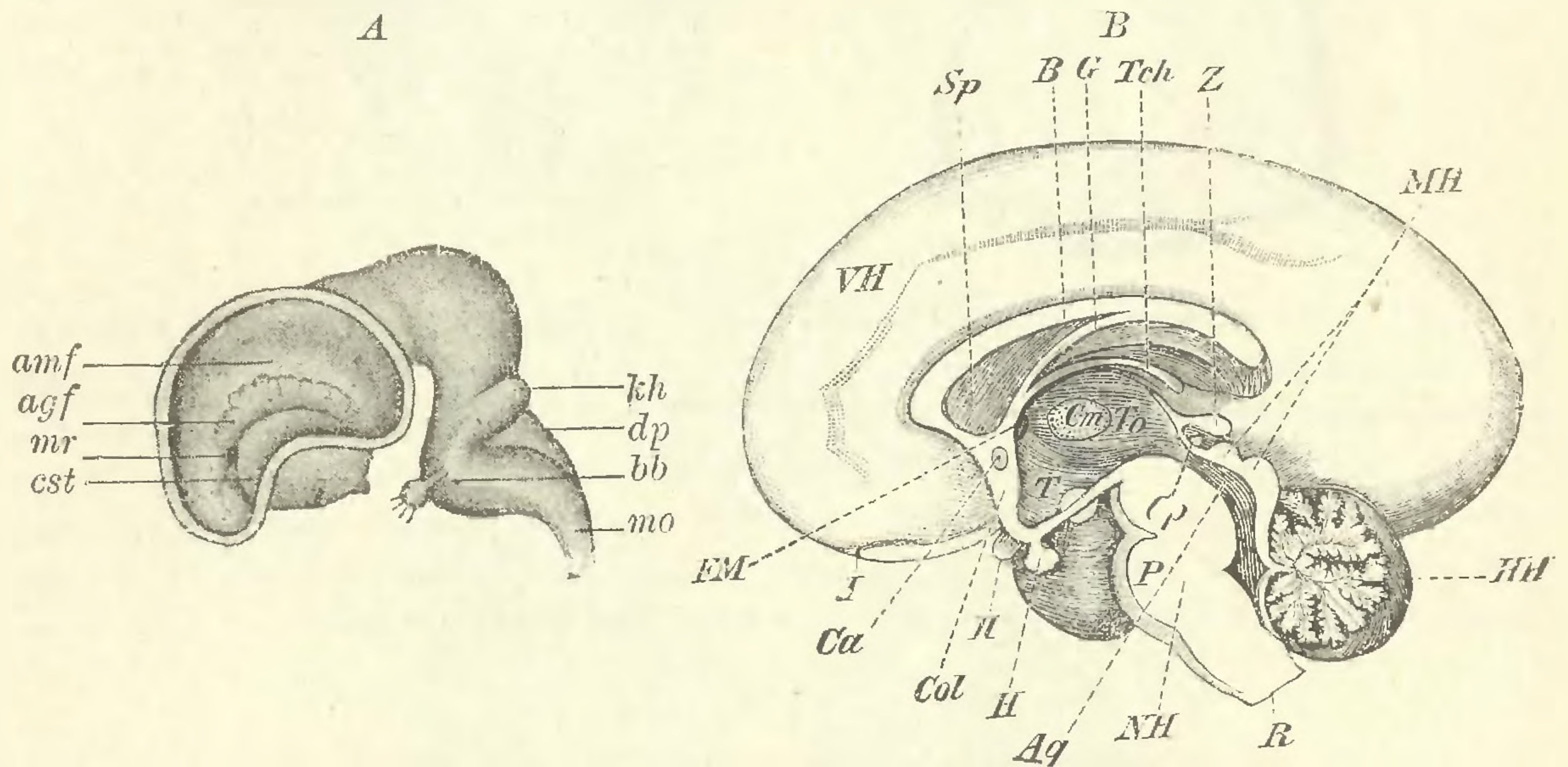


Рис. 276. А—мозгъ бычачьяго зародыша сбоку; полость большого мозга вскрыта; *cst*—полосатое тѣло; *mr*—Монроево отверстіе; *agf*—*tela chorioidea lateralis*; *amf*—складка Аммонова рога; *kh*—мозжечекъ; *dp*—крышка четвертаго желудочка; *bb*—сгибъ въ области Вароліева моста; *mo*—продолговатый мозгъ. Изъ Гертвига по Михалковичу. В—головной мозгъ человѣка въ продольномъ схематическомъ разрѣзѣ. *Aq*—Сильвиевъ водопроводъ; *B*—мозолистое тѣло; *Ca*—передняя комиссура; *Cm*—средняя комиссура; *Col*—передніе столбы свода; *Cr*—задняя комиссура; *Fm*—Монроево отверстіе; *G*—сводъ; *H*—гипофизъ; *HN*—мозжечекъ; *HN*—продолговатый мозгъ; *I* и *II*—обонятельный и зрительный нервы; *MN*—четверохолміе; *P*—Вароліевъ мостъ; *R*—спинной мозгъ; *Sp*—пятый желудочекъ; *T*—воронка; *Tch*—*tela chorioidea*; *To*—промежуточный мозгъ; *VH*—полушарія большого мозга; *Z*—эпифизъ. Изъ Видерстейма.

соединяются волокна, начинающіяся отъ лежащихъ въ основаніи мозга гангліозныхъ скопленій—*corpora candicantia*. Поднимаясь вверхъ, эти волокна, именуемая столбами (*columnae*), частью примѣшиваются къ вышеупомянутой комиссурѣ, а частью продолжаютъ въ область промежуточного мозга. Впрочемъ, слабый зачатокъ столбовъ можетъ быть отличенъ уже и у рептилій. Совокупность всѣхъ этихъ перемычекъ и образуетъ сводъ у млекопитающихъ. На поверхности полушарій у млекопитающихъ появляются вслѣдствіе увеличенія массы коркового вещества складки, или извилины (*gyri*), отграниченныя бороздами (*sulci*).

Обратимся къ промежуточному мозгу. Въ нижней стѣнкѣ третьяго желудочка проходятъ двѣ продольныхъ комиссуры—ножки большого мозга (*pedunculi cerebri*), и образуются два боковыхъ гангліозныхъ утолщенія—зрительные

бугры (*thalami optici*), у млекопитающихъ связанные поперечной средней комиссурой (*commissura media*), проходящей черезъ полость желудочка. Въ задней части утолщеніемъ бокового края верхней стѣнки промежуточного мозга возникаютъ два ганглиозныхъ скопленія—*ganglia habenulae*, соединенныхъ уже у круглоротыхъ верхней комиссурой (*commissura superior, s. habenularis*) (рис. 275). Волокна, идущія отъ столбовъ свода, доходятъ у млекопитающихъ по поверхности зрительныхъ бугровъ до *ganglia habenulae*. На границѣ промежуточного и среднего мозга позади верхняго придатка мозга, или эпифиза

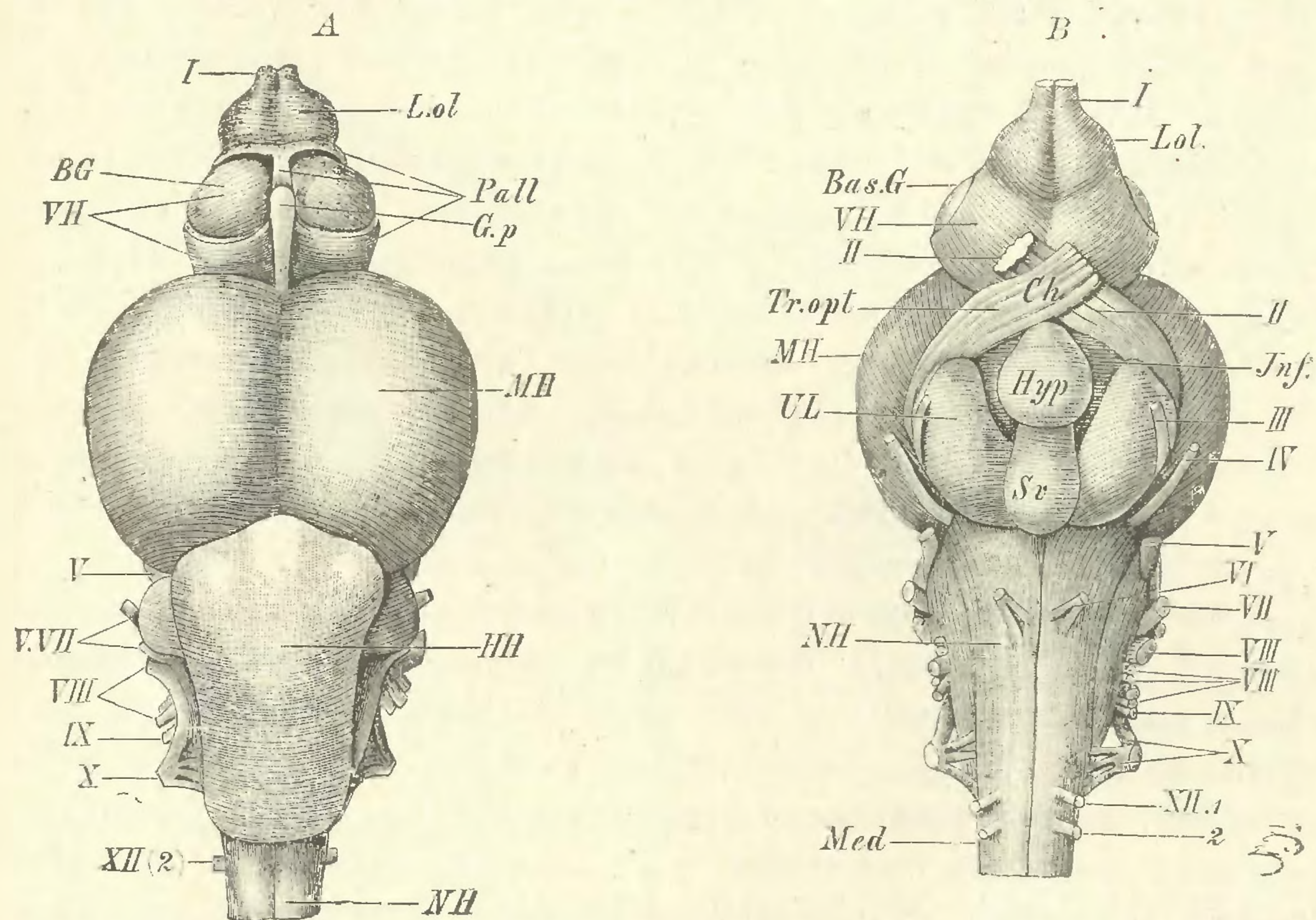


Рис. 277. Головной мозгъ лосося (*Salmo salar*): А—сверху, В—снизу. VII—полушарія большого мозга; въ А часть его верхней стѣнки (*Pall*) сръзана, такъ что базальные ганглии—*BG* (*Bas. G* при В)—обнажены; *L.ol*—обонятельныя лопасти; *G.p*—эпифизъ; *Inf*—воронка; *Hyp*—гипофизъ; *Sv*—*saccus vasculosus*; *UL*—*lobi inferiores*; *Tr.opt*—*tractus opticus*; *Ch*—хиазма; *MH*—двухолміе; *NH*—мозжечекъ; *NH*—продолговатый мозгъ; *Med*—спинной мозгъ; I—XII соотвѣтствующія пары головныхъ нервовъ. Изъ Видерсгейма.

(стр. 254), имѣется еще одна поперечная комиссура (*com. posterior*), тоже свойственная уже круглоротымъ. Верхняя стѣнка третьяго желудочка на значительномъ протяженіи можетъ оставаться весьма тонкой и состоящей только изъ одной эпендимы, причемъ она срастается съ нижней богатой сосудами оболочкой мозга. Пластинка, образовавшаяся путемъ означеннаго срастанія (*tela chorioidea*), свѣшивается въ полость желудочка въ видѣ системы складокъ, въ которыхъ развиваются многочисленные сосуды, образующіе сплетеніе (*plexus chorioideus*). Подобныя же сосудистыя сплетенія, появляющіяся уже у круглоротыхъ и селакій, развиваются и въ другихъ частяхъ головного мозга. Такъ въ верхней стѣнкѣ

четвертого желудка имѣется подобное же сплетеніе, которое въ отличіе отъ вышеупомянутаго передняго (*plexus chorioideus anterior*) называется заднимъ (*pl. ch. posterior*), а при образованіи Аммонова рога у живородящихъ млекопитающихъ позади его отъ внутренней стѣнки полушарій впячивается еще пара складокъ (рис. 273), образующихъ боковыя сплетенія (*pl. chorioidei laterales*), прилегающія къ Аммонову рогу и стоящія въ связи съ переднимъ сплетеніемъ (*pl. ch. anterior*). При развитіи *pl. ch. anterior* сплетеніе сосудовъ распространяется и на стѣнки парафиза, который подвергается значительной редуціи, хотя у амфибій и птицъ (Dexter, 1902), а можетъ быть и у другихъ позвоночныхъ, остатокъ парафиза имѣется и во взросломъ состояніи. Образование этихъ сплетеній стоитъ въ связи, вѣроятно, съ питаніемъ мозга, хотя возможно, что выстилающій ихъ изнутри слой кѣлокъ энэндимы имѣетъ железистое отпривленіе. Мы увидимъ, что въ центральную полость мозга открывается нѣсколько железистаго характера органовъ, можетъ быть, имѣющихъ отношеніе къ выдѣленію находящейся въ мозговыхъ полостяхъ жидкости.

На нижней поверхности промежуточнаго мозга имѣется непарный полый выступъ, или воронка (*infundibulum*), котораго зачатокъ мы видѣли у молодого ланцетника (стр. 9). Задній край воронки, какъ и у ланцетника, образуетъ небольшой бугорокъ (*tuberculum posterius*), а на задней стѣнкѣ воронки у всѣхъ позвоночныхъ имѣются два утолщенія — сосковидныя тѣла (*corpora mammilaria*). Въ воронку открываются хорошо развитые у рыбъ три придатка: задній непарный и облеченный кровеноснымъ синусомъ — сосудистый мѣшокъ (*saccus vasculosus*) и два полыхъ боковыхъ—нижнія лопасти (*lobi inferiores*) (рис. 277, B). Въ рудиментарномъ видѣ *lobi inferiores* и *saccus vasculosus*, невыраженный лишь у круглоротыхъ и *Proteus* между амфибіями, свойственны и другимъ позвоночнымъ и обыкновенно описываются, какъ части гипофиза (стр. 254), съ которыми онѣ приходятъ въ тѣсную связь. *Saccus vasculosus*, лежащій между сосковидными тѣлами, въ его наиболѣе типичной формѣ, состоитъ изъ трубчатыхъ мѣшечковъ, открывающихся въ воронку, и слѣдовательно имѣетъ явственно железистый характеръ¹⁾. Къ нижнему концу воронки примыкаетъ особый органъ—нижній придатокъ мозга, или гипофизъ (*hypophysis cerebri s. glandula pituitaria*) (рис. 277 и 291). Это органъ рудиментарный и у большинства представляетъ совокупность залегающихъ въ общей соединительно-тканной стромѣ кѣлочныхъ плотныхъ шнуровъ или даже трубокъ, внутри коихъ иногда наблюдается отложеніе коллоиднаго вещества.

По Галлеру (1896 и 1909), трубки эти будто-бы открываются обыкновенно въ общій резервуаръ, который въ свою очередь открывается въ черепную полость подъ верхней мозговой оболочкой (*dura mater*). Какое значеніе могла-бы имѣть такая своеобразная же-

¹⁾ Даммерманъ (1910), на основаніи изученія *saccus vasculosus* костистыхъ рыбъ (стр. 262), приходитъ къ заключенію, что этотъ придатокъ у нихъ носитъ характеръ скорѣе органа чувствъ, нежели железы, и сравниваетъ его съ описаннымъ выше (стр. 9) органомъ чувствъ на задней стѣнкѣ воронки Amphioxus.

леза—неясно. По Стерци (Sterzi, 1904) гипофизъ состоитъ изъ двухъ частей: прилежащей къ *saccus* хромофобной части и наружной хромофильной. Последняя получила названіе по присутствію въ ея веществѣ клѣтокъ съ особыми красящимися нѣкоторыми реактивами (растворами солей хромовой кислоты) зернами. Обѣ, по большей части, состоятъ изъ плотныхъ клѣточныхъ шнуровъ. Хромофобная часть преобладаетъ у низшихъ формъ, а хромофильная у высшихъ. Однако эта разница въ окраскѣ, по мнѣнію нѣкоторыхъ (Pigone, 1904), зависитъ только отъ функциональнаго состоянія этого органа, играющаго, очевидно, роль железы со внутреннимъ отдѣленіемъ.

Интересныя отношенія представляетъ этотъ органъ у круглоротыхъ. Тамъ онъ въ передней части имѣетъ видъ полого канала, открывающагося непар-

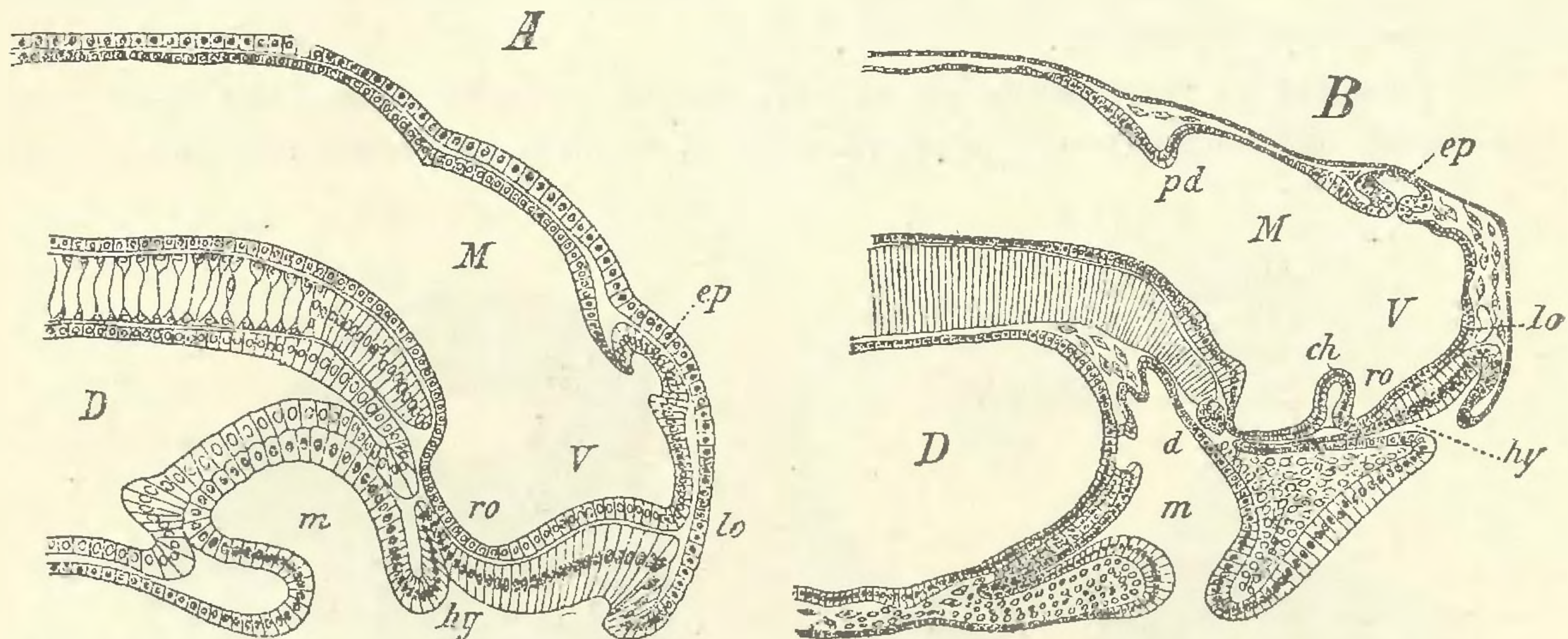


Рис. 278. Два срединныхъ сагиттальныхъ разрѣза личинки миноги (*Amphioxus*). *A* — послѣ вылупления; *B* — 4 мм. длиной; *D* — кишечникъ, продолжающійся впереди въ предротовую кишку; *M* — средний мозгъ; *V* — передній мозгъ; *ch* — хиазма зрительныхъ нервовъ; *d* — задній отдѣлъ ротовой полости; *ep* — эпифизъ; *hy* — гипофизъ; *lo* — обонятельная лопастъ, прилежащая къ обонятельной ямкѣ; *m* — ротовая полость; *pd* — складка на задней границѣ средняго мозга; *ro* — выступъ мозговой полости (*recessus opticus*). По Купферу.

нымъ отверстіемъ впереди глазъ, а его глубоколежащая часть имѣетъ типичный для гипофиза характеръ и примыкаетъ къ воронкѣ. Каналь же, оканчивающійся слѣпо у *Petromyzontidae*, открывается въ переднюю часть кишечника у *Murichidae*, у которыхъ и служитъ для проведенія воды къ жабрамъ. Возникаетъ этотъ органъ у круглоротыхъ въ видѣ углубленія эктодермы между ртомъ и непарной обонятельной ямкой. Углубленіе это растетъ по направленію къ переднему выступу кишечника и при своемъ вращаніи увлекаетъ за собой непарную обонятельную ямку, которая вслѣдствіе этого открывается въ гипофизарную трубку сверху (рис. 278). Такимъ образомъ, въ этой формѣ гипофизъ представляетъ большое сходство съ зачаткомъ ротовой полости и даже, какъ мы видѣли, открывается у *Murichidae* въ кишечникъ¹⁾. Поэтому Бирдъ (Beard, 1888) и Купферъ (1890) высказали предположеніе, что гипофизъ представляетъ собой остатокъ прежней ротовой полости позвоночныхъ (*palaeo-*

¹⁾ Съ гипофизомъ Ледро первоначально сравнивалъ вышеупомянутую переднюю нефридіальную трубку *Amphioxus*, но потомъ онъ призналъ ея истинный характеръ. Другіе (Willey, 1894) сравниваютъ съ гипофизомъ ямку Келликера.

stoma), а нынѣ функционирующій ротъ (*neostoma*) есть позднѣйшее приобрѣтеніе. У прочихъ позвоночныхъ гипофизъ возникаетъ въ видѣ выступа ротовой полости, которая также эктодермическаго происхожденія, а потомъ отдѣляется отъ ротовой полости и ложится у конца воронки, причемъ у *Amniota* гипофизъ осложняется образованіемъ еще новой части, представляющей собой обособившуюся часть воронки, соответствующую *saccus vasculosus* и *lobi inferiores*. Эта часть образуетъ заднюю лопасть гипофиза, образованную исключительно клѣтками невроглии и обыкновенно содержащую пигментъ (Kohn, 1910), и за этой частью гипофиза сохраняется названіе невральнѣй, въ отличіе отъ эктодермической—железистой.

У амфибій къ эктодермическому зачатку гипофиза будто-бы примыкаетъ еще и энтодермическій, отдѣляющійся отъ передней части кишечника, заходящей впередъ за ротовое

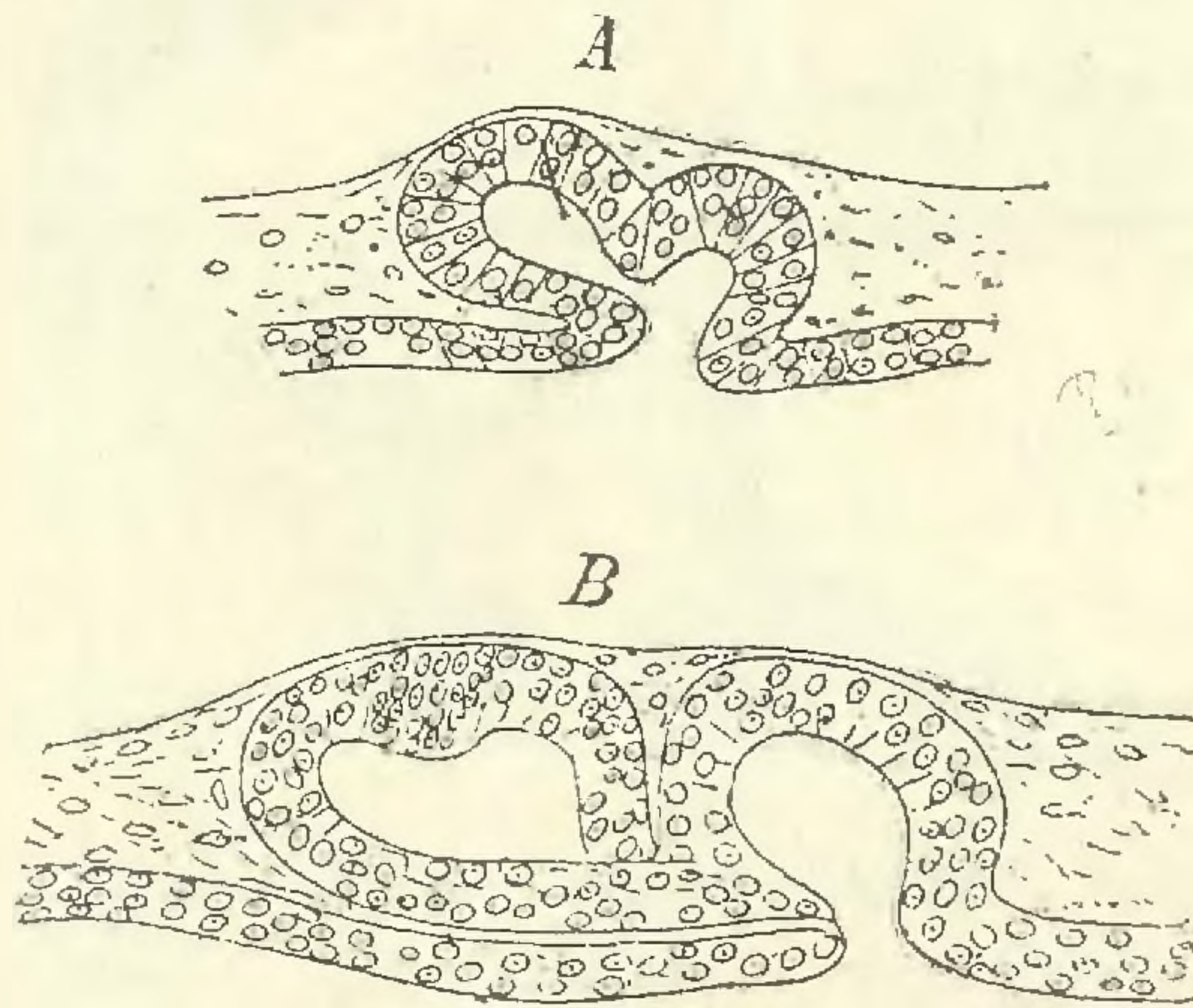


Рис. 279. Закладка паріетальнаго глаза и эпифиза у ящерацы (*Lacerta agilis*). *A*—общій зачатокъ; *B*—паріетальный глазъ отдѣлился. По Беранеку изъ Гегенбаура.

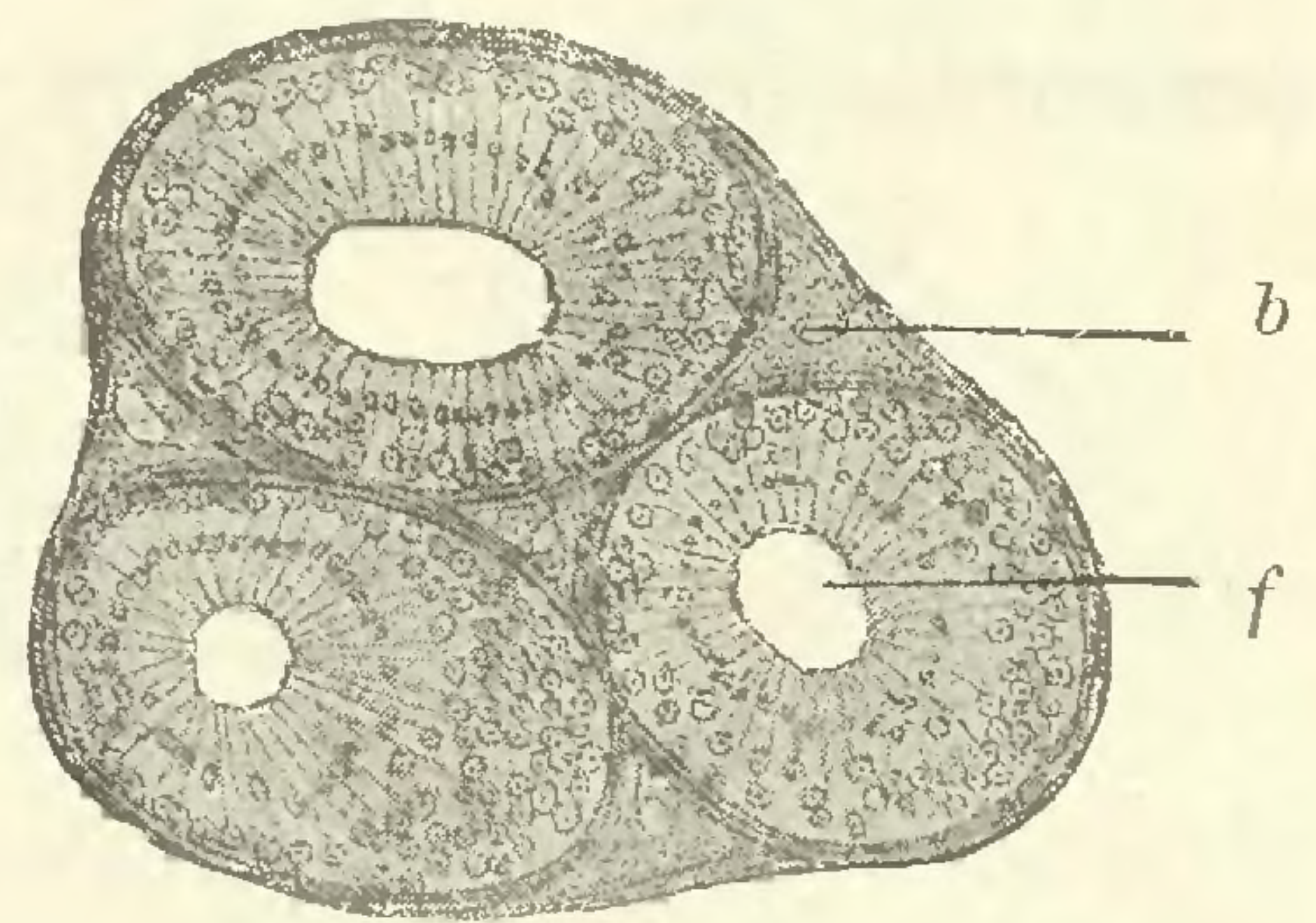


Рис. 280. Разрѣзь черезъ эпифизъ индюка. *f*—фолликулы съ ихъ полостями; *b*—соединительная ткань съ сосудами. По Михалковичу изъ Гертвига.

отверстіе, или такъ наз. предротовой кишки (рис. 278), но другіе наблюдатели отрицаютъ это участіе энтодермы въ образованіи гипофиза (Corning, 1899). Точно также имѣются указанія на участіе энтодермы въ развитіи гипофиза у костистыхъ рыбъ (Gregory, 1902). Но эти данныя тоже требуютъ подтвержденія. У *Crossopterygii* между ганондами даже въ постэмбриональномъ состояніи сохраняется еще полый ходъ, идущій отъ гипофиза черезъ особый каналъ въ хрящевомъ черепѣ и открывающійся въ ротовую полость. У человека подобный шнуръ, примыкающій съ одной стороны къ слизистой оболочкѣ рта, а съ другой—къ гипофизу и прободающій турецкое сѣдло сфеноидной кости, на которомъ лежитъ гипофизъ, сохраняется лишь въ видѣ аномаліи.

Нѣкоторые изслѣдователи, на основаніи того, что у *Muxinidae* гипофизарная трубка раздѣляется неполной перегородкой вдоль, а у *Bdellostoma* и зачатокъ ея является парнымъ, рассматриваютъ гипофизъ, какъ органъ парный, возрѣніе, которое уже высказывалось и ранѣе, а именно Дорномъ, сравнивавшимъ гипофизъ съ парой жаберныхъ щелей (см. главу IX, F), лежащей впереди ротового отверстія.

Верхняя стѣнка промежуточнаго мозга образуетъ два, одинъ за другимъ лежащихъ, выступа: передній—теменной или паріетальный, иначе парапинеальный органъ и задній—эпифизъ или пинеальный органъ (*epiphysis cerebri s. glandula pinealis*). Обыкновенно возникаетъ отъ мозга лишь одинъ задній выступъ,

отъ котораго обособляется потомъ впереди въ видѣ пузырька паріетальный органъ (рис. 279). У многихъ оба эти органа имѣютъ характеръ глазоподобныхъ, снабженныхъ каждый непарнымъ нервомъ пузыряей, причемъ задній лежитъ выше передняго (рис. 271, *B*), но у рептилій (*Hatteria*, многія ящерицы) такой характеръ удерживаетъ лишь паріетальный органъ, который посредствомъ непарнаго нерва, проходящаго черезъ теменное отверстіе (*foramen parietale*) черепа, стоитъ въ связи съ промежуточнымъ мозгомъ и получаетъ названіе третьяго или теменного глаза (рис. 281). У прочихъ позвоночныхъ паріетальный органъ отсутствуетъ, а эпифизъ, наоборотъ, въ той или другой формѣ свойственъ всѣмъ позвоночнымъ, но часто имѣетъ рудиментарный характеръ. У *Amniota* зачатокъ его, какъ и паріетальнаго глаза, можетъ давать отъ себя отрпыски, распадающіеся на небольшія замкнутыя фолликулы, иногда достигающія величины главнаго органа, которыя кругомъ обрастаютъ богатой сосудами соединительной тканью (рис. 280).

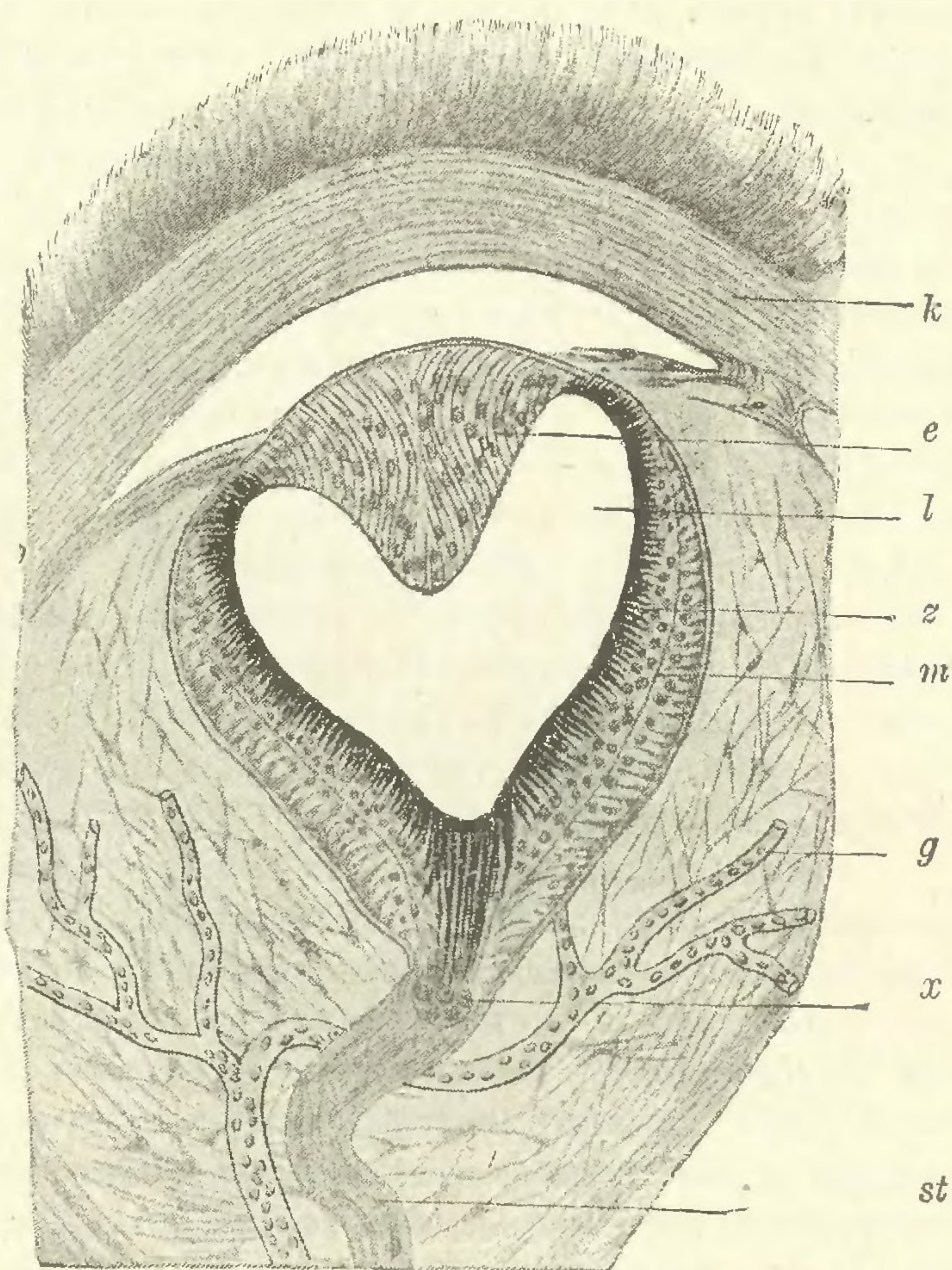


Рис. 281. Продольный разрѣзъ черезъ теменной глазъ *Hatteria punctata*. *k*—соединительно-тканый слой покрова; *e*—линза; *l*—полость глаза, выполненная жидкостью; *z*—внутренній слой ретины; *m*—ея наружный слой; *g*—кровеносные сосуды; *x*—кѣтки въ толщѣ зрительнаго нерва—*st*. Изъ Гертвига по Спенсеру.

Относительно природы непарныхъ теменныхъ придатковъ большинство изслѣдователей согласны, что мы имѣемъ дѣло съ рудиментарными зрительными органами. Впрочемъ, въ своей наиболѣе совершенной формѣ эти органы, повидимому, не лишены функціональнаго значенія. Такъ въ паріетальномъ глазу ящерицъ наблюдалось такое-же перераспределеніе пигмента подъ вліяніемъ свѣтовыхъ лучей (въ цѣляхъ урегулированія интенсивности освѣщенія), какое описывалось рапѣе для парныхъ глазъ. Подобно парнымъ глазамъ (стр. 243), эти органы возникаютъ въ видѣ выступовъ головного мозга, и, подобно сѣтчаткѣ парныхъ глазъ, ихъ зрительная часть содержитъ не только нерцинирующія, но и гангліозныя кѣтки; наконецъ, при развитіи какъ парныхъ зрительныхъ нервовъ (стр. 288), такъ и непарнаго, ихъ волокна растутъ отъ глаза къ мозгу (центростремительно). Все это заставляеть думать, что позвоночныя обладали нѣсколькими парами глазъ (Лосу, 1893), изъ которыхъ только передняя пара сохранилась, какъ таковая, а слѣдующія за ней пары стали непарными органами. Возни-

каетъ вопросъ, принадлежать-ли оба глаза: паріетальный и эпифізальный — одной парѣ или двумъ разнымъ парамъ. Обыкновенно паріетальный глазъ лежитъ впереди эпифіза и у ящерицъ обособляется отъ него спереди (Berganek, 1892). У нѣкоторыхъ глубоководныхъ костистыхъ рыбъ, напр. у *Argyropelcus* (Handrick, 1901) и *Cyclothone* (Gierse, 1904), оба эти органа сохранились въ видѣ двухъ другъ надъ другомъ лежащихъ стебельчатыхъ пузырьковъ. У *Amia* изъ ганонидовъ въ эмбриональномъ состояніи наблюдается тоже два пузырька: передній и задній (Hill, 1894).

Эти данныя говорятъ какъ будто въ пользу того, что оба эти органа принадлежать разнымъ парамъ. Тѣмъ болѣе, что наблюдалось иногда подхожденіе двухъ нервовъ: праваго и лѣваго, къ паріетальному глазу. Такъ у *Cyclothone* къ переднему пузырьку подходит пара нервовъ, существующихъ рядомъ со стебелькомъ, на которомъ сидитъ органъ (Gierse, 1904).

Съ другой стороны, зачатки того взгляда, что оба эти органа принадлежать одной парѣ, приводятъ то обстоятельство, что у *Hatteria* оба эти органа залагаются рядомъ и занимаютъ потомъ средняе положеніе, вслѣдствіе послѣдующаго смѣщенія (Dendy, 1899). У костистой рыбы *Orsapius* эпифізъ представленъ двумя самостоятельно возникающими выступами: главнымъ, лежащимъ на срединной линіи, и рудиментарнымъ, сдвинутымъ слегка влѣво (Terry, 1910). У *Geotria* изъ круглоротыхъ эпифізъ остается лежащимъ ближе къ лѣвой сторонѣ и во взросломъ состояніи (Dendy, 1907). Точно также у амфибій эпифізъ залагается въ видѣ пары зачатковъ, изъ которыхъ уцѣлѣваетъ лишь лѣвый, а правый исчезаетъ (Cameron, 1904). Изъ 600 зародышей цыпленка — у двухъ былъ обнаруженъ парный зачатокъ эпифіза (Hill, 1901), но въ этомъ случаѣ правый былъ больше. Парность зачатка эпифіза наблюдалась въ видѣ уклоненія отъ нормы и у черенгахъ (Новиковъ, 1910). Точно также у ископаемой рыбы *Titanichthys* (изъ *Ostracodermi*) въ черепѣ пара теменныхъ отверстій, а также у селахій, у которыхъ иногда наблюдается провизорное теменное отверстіе, оно иногда бываетъ парнымъ.

Однако, всѣ эти факты (кромя наблюденія Дэнди надъ *Hatteria*) могутъ быть истолкованы и съ точки зрѣнія принадлежности паріетальнаго и эпифізальнаго глазъ къ разнымъ парамъ, и являются одинаково понятными, если мы допустимъ, что какъ паріетальный, такъ и эпифізальный глазъ каждый имѣлъ соответствующую себѣ пару и утерять ее, причемъ въ одномъ случаѣ могъ исчезнуть правый членъ пары, а въ другомъ — лѣвый. Съ этой точки зрѣнія одинаково понятно и раздвоеніе зачатка эпифіза, и двойственность теменного отверстія, и даже смѣщеніе квазі-непарныхъ зачатковъ вбокъ. То обстоятельство, что эпифізъ иногда имѣетъ свою пару, едва-ли соответствующую паріетальному глазу, въ сущности говоритъ скорѣе въ пользу принадлежности этихъ органовъ къ разнымъ парамъ. Рѣшающимъ можетъ быть лишь способъ иннерваціи. Обыкновенно принимаютъ, что нервъ паріетальнаго глаза получаетъ волокна отъ *g. habenulae* (и притомъ отъ лѣваго), а эпифізальный отъ *commissura posterior*, но у *Geotria* по Дэнди и у ящерицъ по Новикову эпифізальный органъ получаетъ волокна не только отъ *c. posterior*, но и отъ *g. habenulae* и притомъ правой стороны. Въ этой особенноти означенные изслѣдователи видятъ доказательство принадлежности обоимъ этимъ глазъ къ одной парѣ, причемъ нервъ лѣваго члена пары (эпифізальнаго) беретъ начало справа, а нервъ праваго члена пары — слѣва, т.-е. зрительные нервы ихъ, какъ и зрительные нервы парныхъ глазъ, образуютъ перекрестъ (*chiasma*) (стр. 288). Однако, приведенныя данныя касательно иннерваціи этихъ органовъ указываютъ лишь на нѣкоторую общность ея, а отнюдь не на тождественность, каковая должна была-бы имѣть мѣсто, если-бы эти органы принадлежали къ одной парѣ. Поэтому, предположеніе о принадлежности ихъ къ разнымъ парамъ отнюдь не можетъ считаться окончательно устраненнымъ. Представляетъ-ли парафізъ — также остатокъ глазоподобнаго органа, какъ это высказывалось, остается покуда неяснымъ.

Средній мозгъ на своей поверхности образуетъ утолщеніе, раздѣленное одной продольной бороздой на двѣ лопасти, именуемая зрительными (*lobi or-*

tici), или иначе двухолміе (*corpora bigemina*) (рис. 272, А и 291). Если же позади этой пары появляется еще пара бугровъ (начиная съ рептиліѳ), то эта часть именуется четверохолміемъ (*corpora quadrigemina*). Нижняя и боковая стѣнки средняго мозга образованы продолженіемъ *pedunculi cerebri*, и еще нѣсколькими комиссурами, соединяющими впереди лежащія части мозга съ сзади лежащими, такъ что просвѣтъ средняго мозга суживается до степени узкаго канала—Сильвіева водопровода (*aquaeductus Sylvii*).

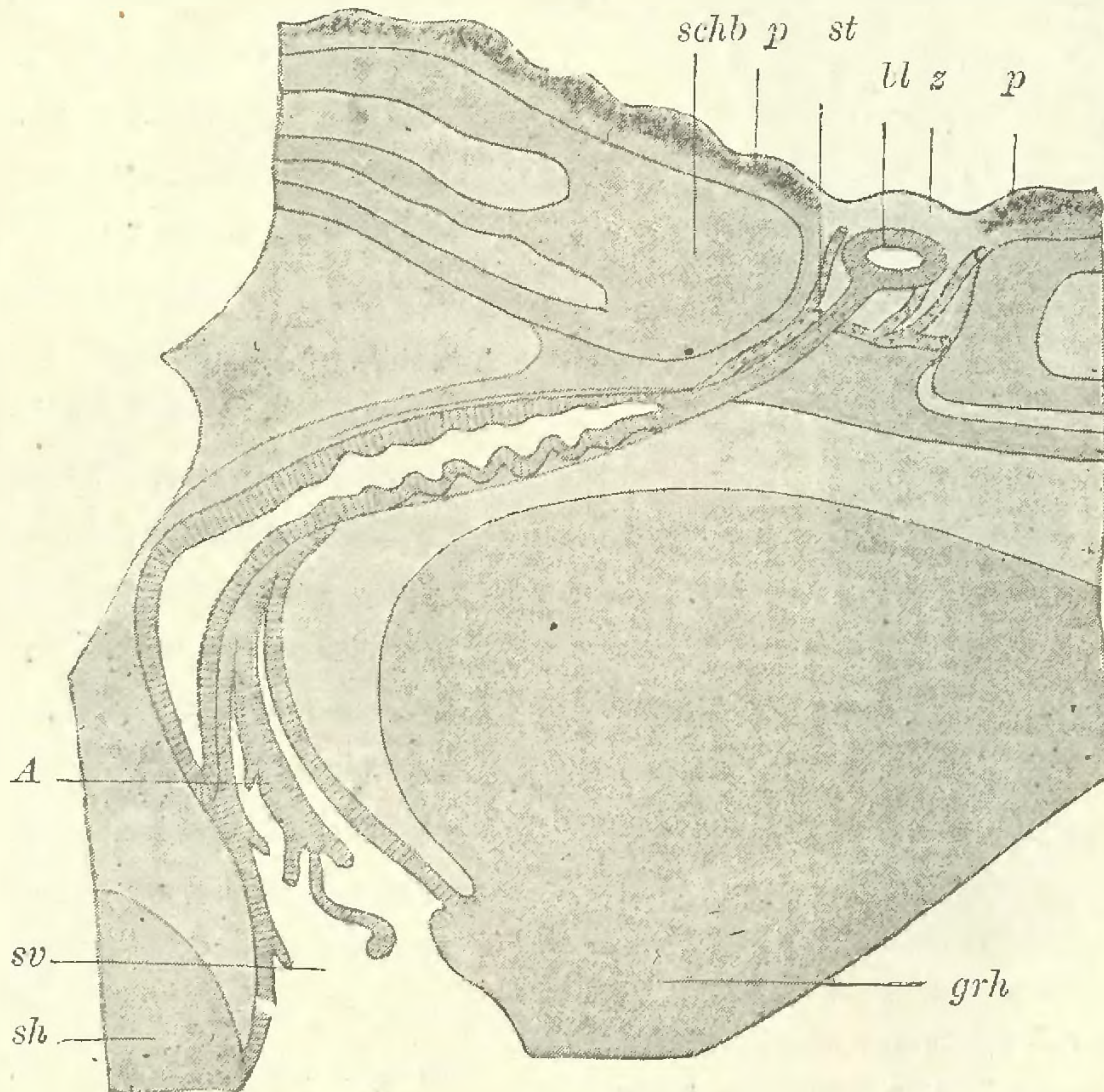


Рис. 282. Схематическій разрѣзъ черезъ теменной глазъ хамелеона (*Chamaeleo*). *schb*—теменная кость съ *foramen parietale*; *p*—пигментъ кожи; *st*—зрительный нервъ; *bl*—конечная часть въ видѣ пузырька; *z*—прозрачный участокъ кожи; *grh*—большой мозгъ; *sh*—его стѣнка; *sv*—третій желудочекъ, продолжающійся кверху въ основаніе энцефала—А. По Спенсеру изъ Гертвига.

Въ заднемъ пузырьѣ полость образуетъ расширение—четвертый желудочекъ, коего верхняя стѣнка образуетъ заднее сосудистое сплетеніе (*pl. chorioideus posterior*), а при препаровкѣ, вслѣдствіе удаленія эпендимы вмѣстѣ съ мозговыми оболочками, полость желудочка открывается сверху и является въ видѣ ромбоидальной ямки (*fossa rhomboidalis*). У низшихъ позвоночныхъ, какъ и у многихъ рыбъ и у амфибіѳ (рис. 271, А), на переднемъ краѣ ромбоидальной ямки замѣчается небольшой поперечный выступъ, представляющій собой зачатокъ **мозжечка** (*cerebellum*), который у другихъ позвоночныхъ получаетъ сильное развитіе, а у высшихъ (птицъ и млекопитающихъ) (рис. 292) можно отличить въ немъ срединную часть—*vermis*, получившую названіе вслѣдствіе присутствія на ея поверхности поперечныхъ перетяжекъ, придающихъ ей грубый видъ червя.

и двѣ боковыя—*fossuli*, тоже развивающія на своей поверхности складки въ связи съ увеличеніемъ поверхности сѣраго вещества. На сагиттальномъ разрѣзѣ высоко развитой мозжечекъ представляетъ собой центральный слой бѣлаго вещества, имѣющій видъ развѣтвленнаго дерева (*arbor vitae*) и заполняющій проме-

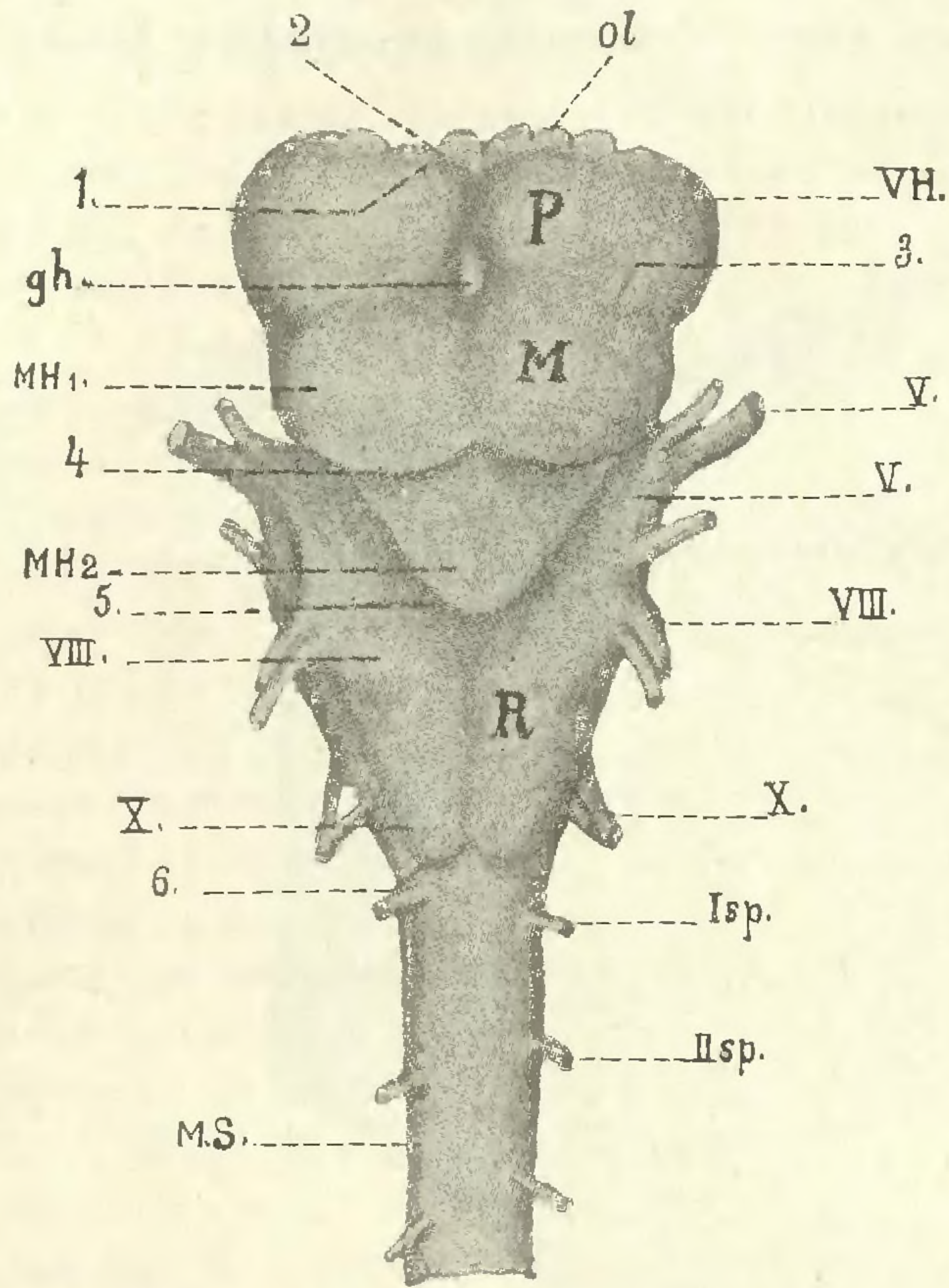


Рис. 283. Головной мозг *Muxine glutiposa*. *ol* — мѣсто отхожденія обонятельнаго нерва; (*P*) *VII* — полушарія; *gh* — *ganglion habenulae*; *M* — средний мозгъ, подѣленный на двѣ лопасти: переднюю (*MH₁*) и заднюю (*MH₂*); *R* — продолговатый мозгъ; *MS* — спинной мозгъ; 1, 2, 3, 4, 5, 6 — бороздки, отдѣляющія различныя части мозга; *V*, *VIII*, *X* — 5, 8 и 10-я пары головныхъ нервовъ и имѣ соответствующія лопасти въ мозгу; *Isp* и *IIsp* — двѣ переднія пары спинномозговыхъ нервовъ. По Стерци.

(*Апампіа*) лежатъ на одномъ уровнѣ, слѣдуя другъ за другомъ по прямой оси, начиная съ рептилій отдѣльныя части мозга образуютъ **изгибы**, которые достигаютъ наибольшаго развитія у млекопитающихъ. Въ области средняго мозга изгибъ обращенъ вогнутой стороной къ брюшной поверхности (теменной изгибъ). Въ области продолговатаго мозга образуется два изгиба: передній (изгибъ Вароліева моста) вогнутостью обращенъ къ спинной поверхности, а задній (затылочный) обращенъ опять вогнутостью къ брюшной (рис. 276). Всѣмъ *Апампіа* эти изгибы свойственны лишь въ эмбриональномъ состояніи.

жутки между вѣтвями этого дерева наружный слой сѣраго вещества. Между обѣими боковыми частями мозжечка у млекопитающихъ развивается мощная поперечная коммиссура, которая проходитъ подъ дномъ четвертаго желудочка и подъ *pedunculi cerebri*. Въ своей нижней части она получаетъ названіе Вароліева моста (*pons Warolii*). Въ связи съ развитіемъ мозжечка у млекопитающихъ возникаютъ вышеупомянутыя коммиссуры, соединяющія его съ передними частями мозга (*crura cerebelli ad cerebrum*), а равно и сзади лежащими частями (*crura cerebelli ad medullam*). Эти послѣднія образуютъ по бокамъ желудочка два утолщенія, или веревчатая тѣла (*corpora restiformia*), которыя вмѣстѣ съ пирамидами (*pyramides*), или двумя продольными утолщеніями на нижней поверхности, и составляютъ стѣнку послѣдняго или продолговатаго мозга (*medulla oblongata*).

Въ то время, какъ части головного мозга низшихъ позвоночныхъ

Головной мозг круглоротыхъ, отличающійся между прочимъ развитіемъ въ ширину и редуціей мозговыхъ полостей въ передней своей части, наиболѣе

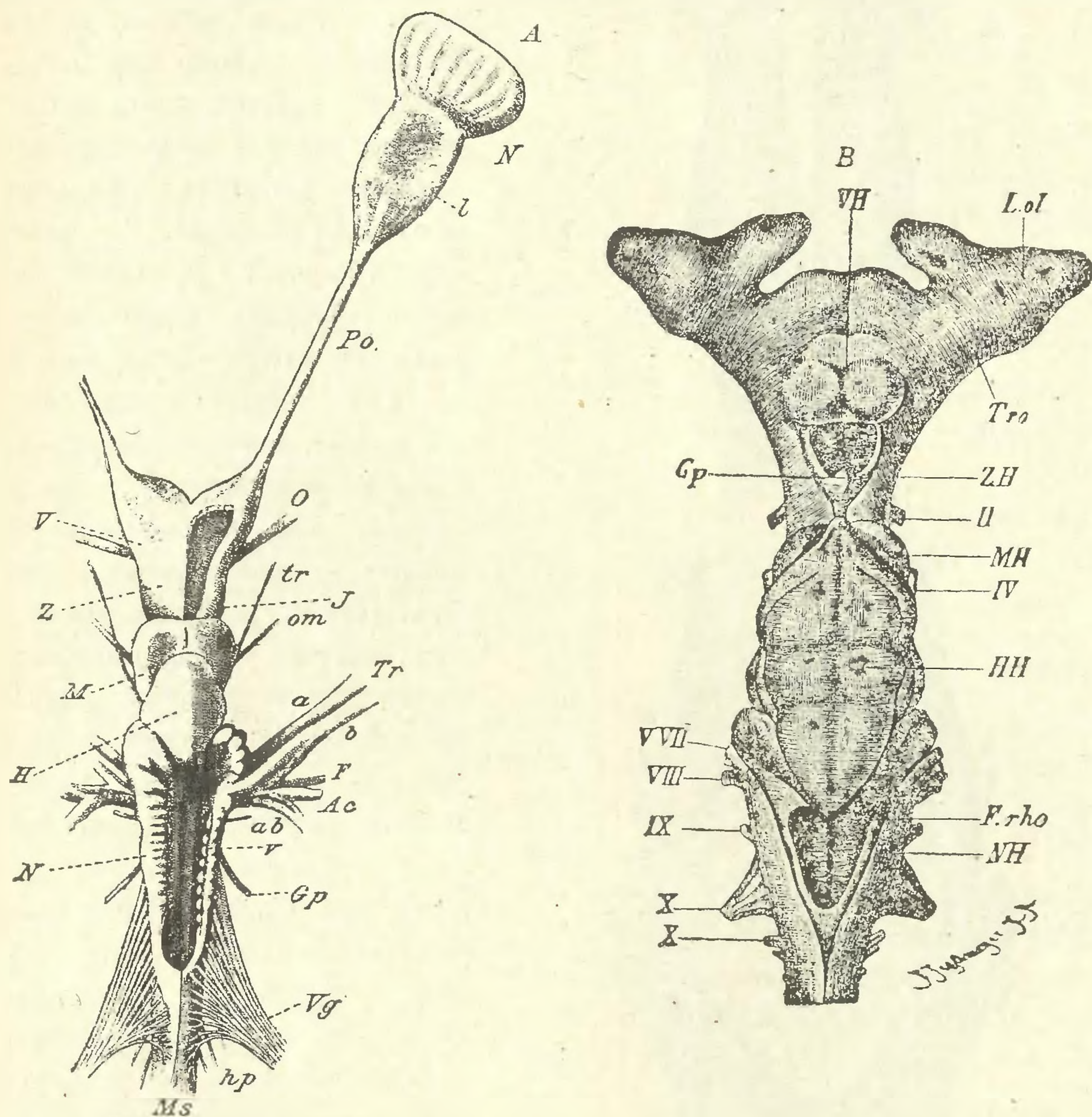


рис. 284. *A* — головной мозг акулы *Heteranchus cinereus* со спинной стороны. *N* — носовая капсула; *l* — *lobus olfactorius*; *Po* — *tractus olfactorius*; *V* — полушарія большого мозга; *Z* — промежуточный мозг; *M* — двухолміе; *H* — мозжечекъ; часть крышки 1-го желудочка удалена; а другая (*MS*) оставлена; *J* — входъ въ полость воронки; *O* — *opticus*; *om* — *oculomotorius*; *tr* — *trochlearis*; *Tr*, *a*, *b* — *trigeminus*; *F* — *facialis*; *Ac* — *acusticus*; *ab* — *abducens*; *Gp* — *glossopharyngeus*; *Vg* — *vagus*; *V* — гангліозныя сплетенія, дающія начало корнямъ *vagus*; *hp* — затылочная группа спинномозговыхъ нервовъ. Изъ Гегенбаура. *B* — головной мозг акулы *Scyllium canicula* со спинной стороны. *VH* — полушарія большого мозга; *Tro* — *tractus olfactorius*; *L.ol* — *lobus olfactorius*; *ZH* — промежуточный мозг; *Gp* — эпифизъ (срѣзаны); *MH* — двухолміе; *HH* — мозжечекъ; *NH* — продолговатый мозг; *F.rho* — *fossa rhomboidalis*; *II* — *X* — соответствующія пары головныхъ нервовъ. Изъ Видерстейма.

изученъ у представителей сем. *Petromyzontidae* (рис. 271, *B*). Обязательныя лопасти, содержащія внутри полости, составляющія непосредственное

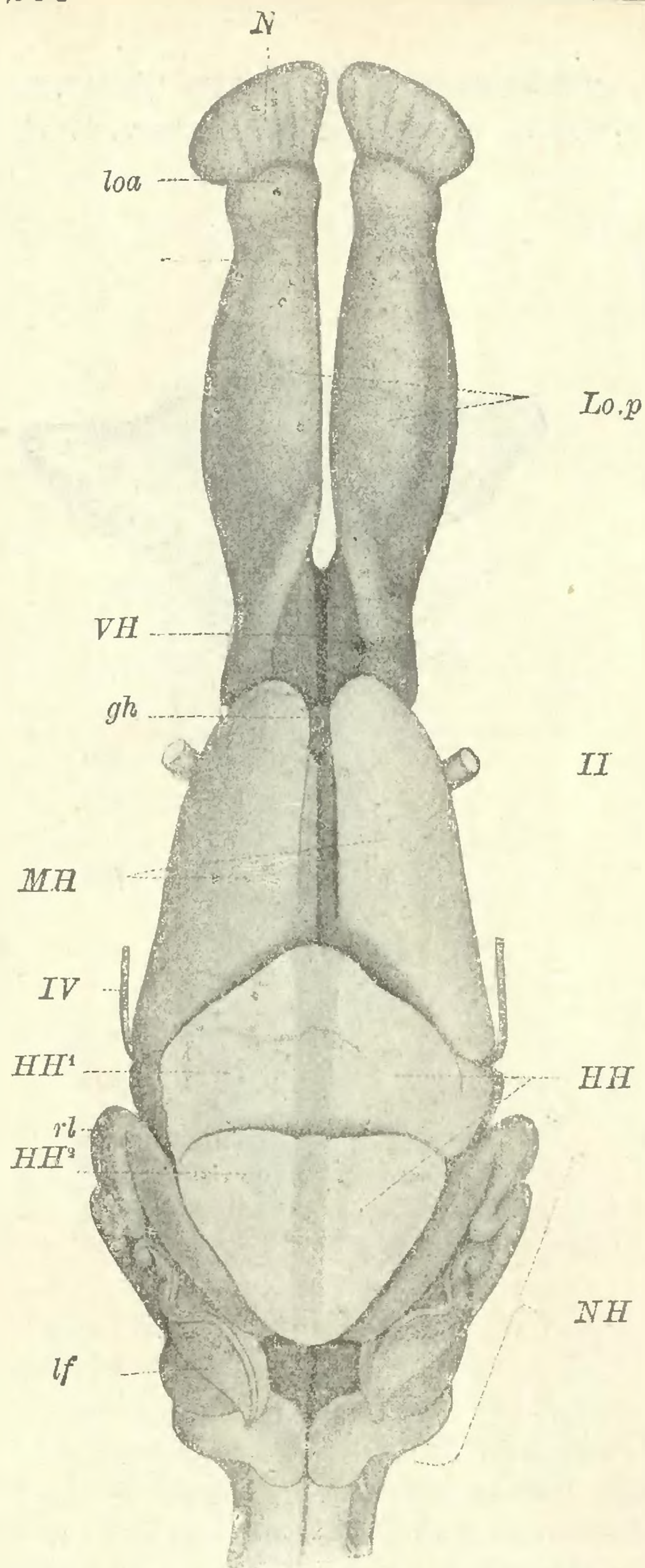


Рис. 285. Головной мозг зародыша химеры (*Chimaera monstrosa*) со спинной стороны. *N*—обонятельная ямка; *Lo.a* и *Lo.p.*—передний и задний отдѣлы обонятельныхъ лопастей; *VH*—полушарія большого мозга съ общимъ желудочкомъ внутри; *gh*—*ganglion habenulae*; *MN*—двухолміе; *HH*—мозжечекъ, подѣленный на переднюю (*HH₁*) и заднюю (*HH₂*) лопасти; *rl*—*recessus laterales*; *NH*—продолговатый мозгъ; *lf*—его *lobus facialis*; *II, IV*—соотвѣтствующія пары головныхъ нервовъ. По Шауинсланду.

продолженіе боковыхъ желудочковъ, едва обособлены отъ полушарій, которыхъ верхняя стѣнка состоитъ изъ одного слоя эпителиальныхъ клѣтокъ, но на бокахъ имѣются нервные элементы, а въ основаніи залегаютъ базальныя гангліозныя скопленія. Въ промежуточномъ мозгѣ на нижней поверхности лежитъ гипофизъ и позади его *saccus vasculosus*, а сверху два непарныхъ глаза: большій верхній, или энцефальный (по Купферу—паріетальный), и нижній меньшій, или паріетальный (по Купферу—парафизальный). Оба глаза имѣютъ характеръ пузырьковъ, причемъ верхній прилежитъ непосредственно къ соединительно-тканной верхней стѣнкѣ черепа, надъ которой кожные покровы лишены пигмента, а у морской миноги (*Petromyzon marinus*) оба глаза видрены въ соединительно-тканную стѣнку черепа и удалены отъ поверхности мозга. Верхняя стѣнка обоихъ пузырей прозрачна, а у морской миноги въ верхнемъ пузырьѣ она образуетъ утолщеніе, или линзу (Studnicka, 1893). Нижняя стѣнка верхняго пузыря содержитъ пигментъ, котораго нѣтъ въ нижнемъ, и по строенію напоминаетъ отчасти ретину. Она состоитъ изъ несущихъ на внутреннемъ своемъ краѣ мелкія палочки опорныхъ клѣтокъ и залегающихъ между ними перципирующихъ. Первые содержатъ въ себѣ зернышки кажущагося при отраженномъ свѣтѣ бѣлымъ и при проходящемъ темнымъ пигмента.

Послѣднія (темно-окрашивающіяся отъ нѣкоторыхъ реактивовъ) образуютъ выступы въ полость пузыря и у взрослой миноги соединены протоплазматическими перемычками, заполняющими полость пузырька, съ клѣтками верхней стѣнки пузыря. Въ периферической части ретины между опорными клѣтками залегаютъ ганглиозныя. Къ каждому глазу подходитъ свой нервъ, и оба нерва снабжены каждый ганглиознымъ утолщеніемъ, лежащимъ непосредственно подъ соотвѣтствующимъ глазомъ. Верхняя стѣнка средняго мозга миноги, подобно крышкамъ третьяго и четвертаго желудочковъ, тоже образуетъ *plexus choriodeus (medius)*. Мозжечекъ является въ видѣ слабаго утолщенія передняго края ромбоидальной ямки, и вообще вся задняя часть мозга является весьма близкой по строенію къ спинному.

Мозгъ *Muxinidae* (рис. 283) является упрощеннымъ по сравненію съ таковымъ *Petromyzontidae*. За необособленными отъ промежуточнаго мозга и нераздѣленными полушаріями слѣдуетъ подѣленный на передній и задній отдѣлъ средній мозгъ, а за нимъ—продолговатый мозгъ. Ни промежуточный, обозначенный лишь присутствіемъ *ganglion habenulae*, ни мозжечекъ—невъражены, хотя послѣдній иногда наблюдается въ видѣ непостояннаго рудимента. Недоразвитіе промежуточнаго мозга стоитъ въ связи съ недоразвитіемъ зрительнаго аппарата у *Muxinidae*.

Въ головномъ мозгу *селахій* (рис. 284 и 285) передній мозгъ имѣетъ верхнюю стѣнку утолщенную и раздѣленія на правое и лѣвое полушаріе не представляетъ. Хотя у нѣкоторыхъ скатовъ (*Rajidae*) и наблюдается на поверхности срединная продольная борозда, но полость въ переднемъ мозгу все-таки одна—общая, а у другихъ скатовъ и эта полость исчезаетъ, такъ что передній мозгъ представляется плотнымъ. У *Holoscephali* (рис. 285) передній мозгъ низведенъ на степень небольшого придатка съ непарнымъ желудочкомъ, а то, что прежде принимали за два полушарія, есть задніе отдѣлы большихъ обонятельныхъ лопастей. Обонятельныя лопасти или примыкаютъ непосредственно къ переднему мозгу, какъ у миноги, или же отдѣлены отъ него длинными *tractus olfactorius*. Паріетальный глазъ отсутствуетъ, хотя провизорное теменное отверстіе (иногда даже парное) было наблюдаемо при развитіи черепа, но эпифизъ, лежащій позади *pl. choriodeus anterior*, хорошо развитъ и своимъ переднимъ, расширеннымъ въ видѣ мѣшка, концомъ можетъ то лежать непосредственно подъ стѣнкой черепа, то выходить черезъ верхнее окошко черепа и распространяться въ подкожной соединительной ткани. *Saccus vasculosus, lobi inferiores* и *hypophysis* хорошо развиты. Средній мозгъ раздѣленъ сверху на два холма, но особенно сильно развитъ и подѣленъ на поперечныя лопасти мозжечекъ, который можетъ закрывать собой, какъ средній, такъ и продолговатый мозгъ. У формъ, обладающихъ электрическими органами, на бокахъ продолговатаго мозга обособляются двѣ лопасти (*lobi electrici*), содержащія гигантскія нервныя клѣтки, и по размѣрамъ иногда почти равняющіяся переднему мозгу (рис. 123). У *Holoscephali* съ каждой стороны продолговатаго мозга имѣется по двулопастному выступу (*recessus laterales medullae oblongatae*).

Въ головномъ мозгу ганноидныхъ и костистыхъ рыбъ (рис. 277) обонятельныя лопасти непосредственно прилежатъ къ переднему мозгу, коего верхняя стѣнка состоитъ лишь изъ одного слоя клѣтокъ эпендимы, и только у *Astia* изъ всѣхъ ганноидовъ въ этой стѣнкѣ развиты нервныя клѣтки, но зато базальныя гангліи достигаютъ значительнаго развитія. Полушарія, иногда подраздѣленныя продольной бороздкой, имѣютъ полости нераздѣленными ¹⁾ (рис. 274, А). Промежуточный мозгъ съ тѣми же придатками на его нижней поверхности, какъ и у селахій, причемъ у ганноидовъ *saccus vasculosus* носитъ, повидимому,

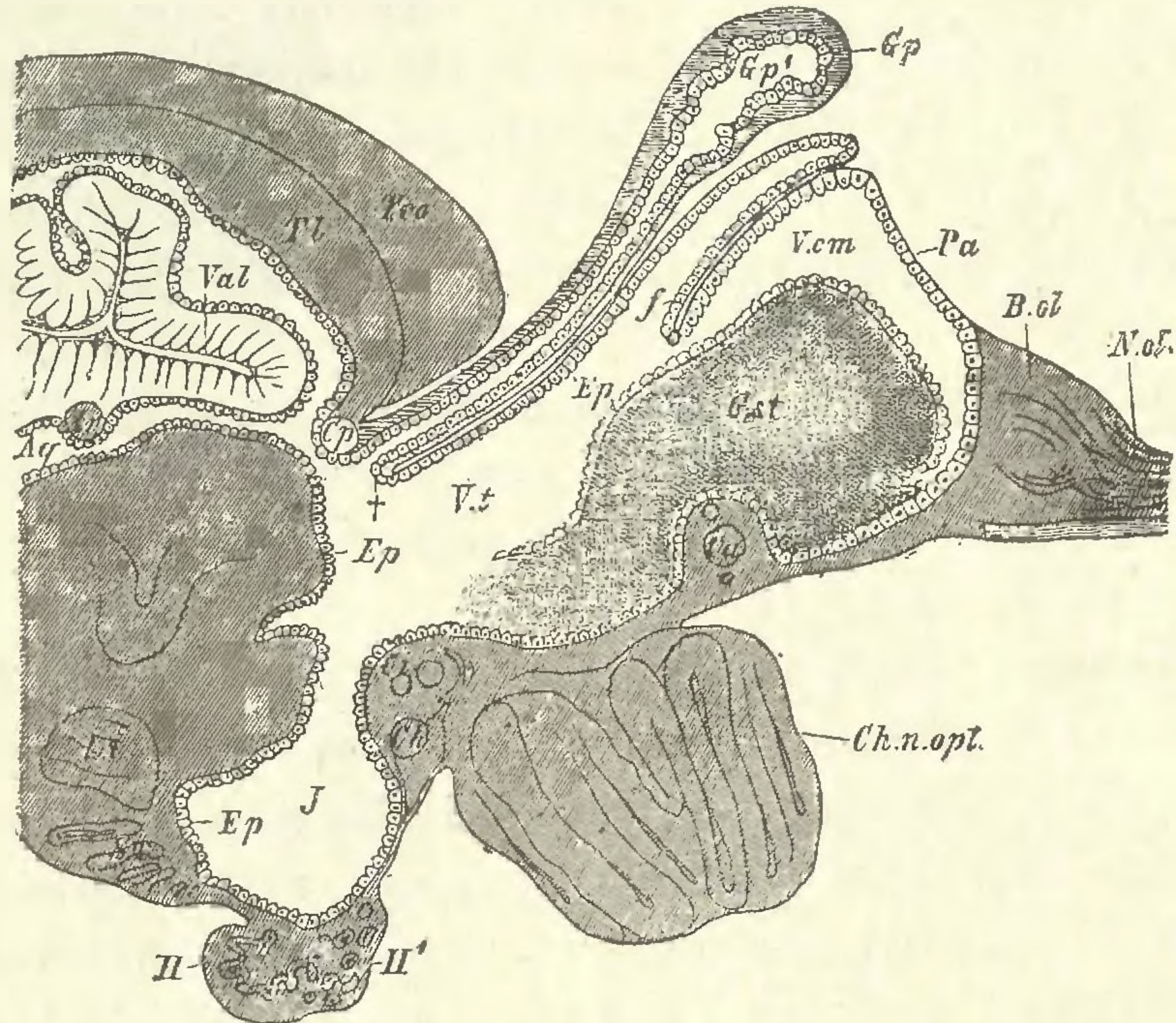


Рис. 286. Продольный разрѣзъ передней части головного мозга форели (*Salmo fario*). *Aq* — aquaeductus Sylvii; *B.ol* и *N.ol* — bulbus и nervus olfactorius; *Ca* — commissura anterior; *Ch. n. opt.* — chiasma nerv. opticorum; *Ch* — commiss. horizontalis; *Oi* — commiss. inferior; *Cp* — commiss. posterior; *O.st* — corpus striatum или базальный гангліи; *Ep* — эпендима; *f* — рудиментъ паріетальнаго органа; *Gr* — epiphysis; *Gr'* — его полость; *HH'* — hypophysis; *J* — infundibulum; *Le'* — lobi inferiores; *Pa* — pallium; *Sv* — saccus vasculosus; *Tco* — tectum loborum opticorum; *T* — torus longitudinalis; *tr.N* — n. trochlearis; *Val* — valvula cerebelli; *V.cm* — общій желудочекъ полушарій; *Vt* — третій желудочекъ. Схема Видерсгейма по Рабль-Рюкгардту.

железистый характеръ, а у костистыхъ онъ представляетъ поперечно складчатый мѣшокъ, содержащій въ однослойномъ эпителии нерципирующія клѣтки, а иногда (у *Gadus*) и гангліозныя. Степень развитія *saccus vasculosus* у различныхъ представителей костистыхъ различна и иногда онъ редуцированъ (у карповыхъ) или вовсе отсутствуетъ (у щуки — *Esox*). Гипофизъ у молодыхъ *Crossopterygii* еще сохраняетъ связь съ слизистой оболочкой ротовой полости (стр. 254).

¹⁾ Въ то время, какъ одни изслѣдователи рассматриваютъ передній отдѣлъ мозга ганноидовъ и костистыхъ рыбъ какъ редуцированныя полушарія, другіе — видятъ въ немъ еще недифференцированный на полушарія передній эмбриональный пузырь. Последнее наиболее примѣнимо къ мозгу *Crossopterygii*, отличающемуся значительными особенностями.

Эпифизъ въ видѣ трубчатого придатка, иногда оканчивающагося мѣшковиднымъ расширеніемъ подъ черепной крышкой, всегда развитъ. Наблюдаемый иногда впереди его полый выступъ (*Zirbelpolster*) одними принимался за парафизъ, другими—за паріетальный органъ, но повидимому это простой выступъ верхней стѣнки промежуточного мозга, состоящій изъ одной эпендимы, и во всякомъ случаѣ онъ лежитъ позади *velum transversum*, т.-е. съ *paraphysis* сравниваемъ быть не можетъ.

Паріетальный органъ закладывается у нѣкоторыхъ формъ, напр. у *Amia* изъ гангид въ и углубководныхъ *Cyclothone* и *Argyropelecus* изъ костистыхъ. У послѣдняго во взросломъ состояніи наблюдается два рудиментарныхъ органа: верхній эпифизальный—грибовидной формы и подъ нимъ лежащій паріетальный—колбовидной. Оба соединены стебельками съ мозгомъ и вѣдены въ хрящевую стѣнку черепа. Пузырьки эти не только не напоминаютъ глазъ, но и стѣнки ихъ потеряли характеръ нервной ткани (Handrick, 1901). Точно также сильно редуцированы оба стебельчатыхъ органа *Cyclothone*, но задній, или эпифизальный, сохраняетъ рядомъ со стебелькомъ нару подходящихъ къ нему нервовъ.

У другихъ формъ сохраняется теменное отверстие (*foramen parietale*), наблюдаемое у панцирныхъ сомо-выхъ, какъ *Callichtys*, и ископаемыхъ девонскихъ гангидовъ. У *Titanichtys* изъ *Ostracodermi* отверстие, какъ мы видѣли (стр. 256), было парнымъ. У третьихъ это отверстие появляется въ теченіи развитія и потомъ исчезаетъ, какъ это имѣетъ мѣсто у нѣкоторыхъ панцирнощекиль (*Cottidae*) и лососевыхъ (*Salmonidae*). Но ни въ томъ, ни въ другомъ случаѣ это отверстие не служитъ ни для прохожденія нерва паріетального глаза, обыкновенно не развивающагося, ни для прохожденія стебелька эпифиза.

Средній мозгъ чрезвычайно развитъ—значительно больше передняго—и раздѣленъ на два холма. Мозжечекъ, слабо выраженный у *Crossopterygii* между гангидами, чѣмъ они приближаются къ амфибіямъ (стр. 265), въ другихъ случаяхъ достигаетъ сильнаго развитія, и его передняя часть въ видѣ сложной поперечной складки (*valvula cerebelli*), существующей въ болѣе слабо развитомъ видѣ и у селакій, вдается внутрь средняго мозга и заполняетъ собой большую часть его полости (рис. 286).

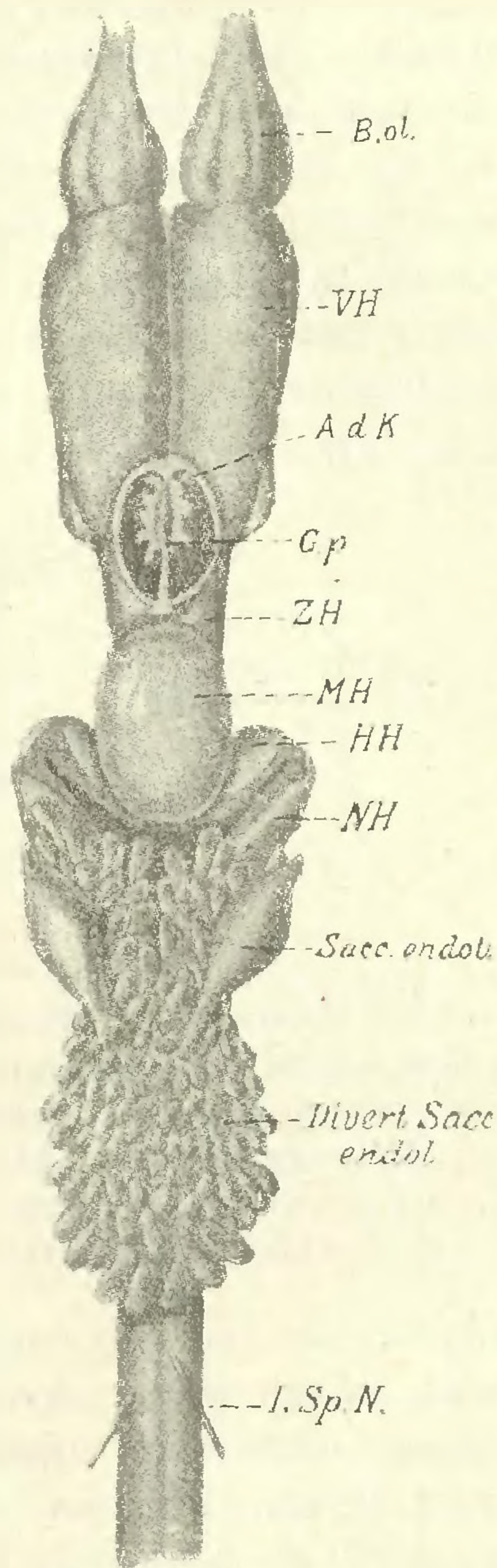


Рис. 287. Головной мозгъ *Protopterus annectens* со спинной стороны. *B.ol.*—обязательныя лопасти; *VH*—полушарія большого мозга; *Adk*—plexus, соединяющій полушарія; *Sp*—эпифизъ; *ZN*—промежуточный мозгъ; *MH*—средній мозгъ; *HH*—мозжечекъ; *NH*—продолговатый мозгъ; *Sacc. endol.*—и *Divert. Sacc. endol.*—saccus endolymphaticus, составляющій часть внутреннего уха и его выросты; *I. Sp. N.*—передняя пара спинно-мозговыхъ нервовъ. По Бурхардту.

Въ головномъ мозгу двудышащихъ рыбъ (рис. 287 и 288) полушарія, къ которымъ тѣсно примыкають обонятельныя лопасти, раздѣлены сполна. Оба полушарія сверху соединены другъ съ другомъ посредствомъ *plexus chorioideus*, особенно развитого у *Ceratodus*. Крышка полушарій (*pallium*) носитъ уже характеръ нервной ткани, причежь, однако, волокнистый слой (бѣлое вещество) лежитъ на периферіи, а клѣточный (сѣрое вещество) ограничиваетъ полость желудочковъ, а равно, въ зависимости отъ развитія *hippocampus*, впервые обособляются въ задней части боковой поверхности въ основаніи полушарій

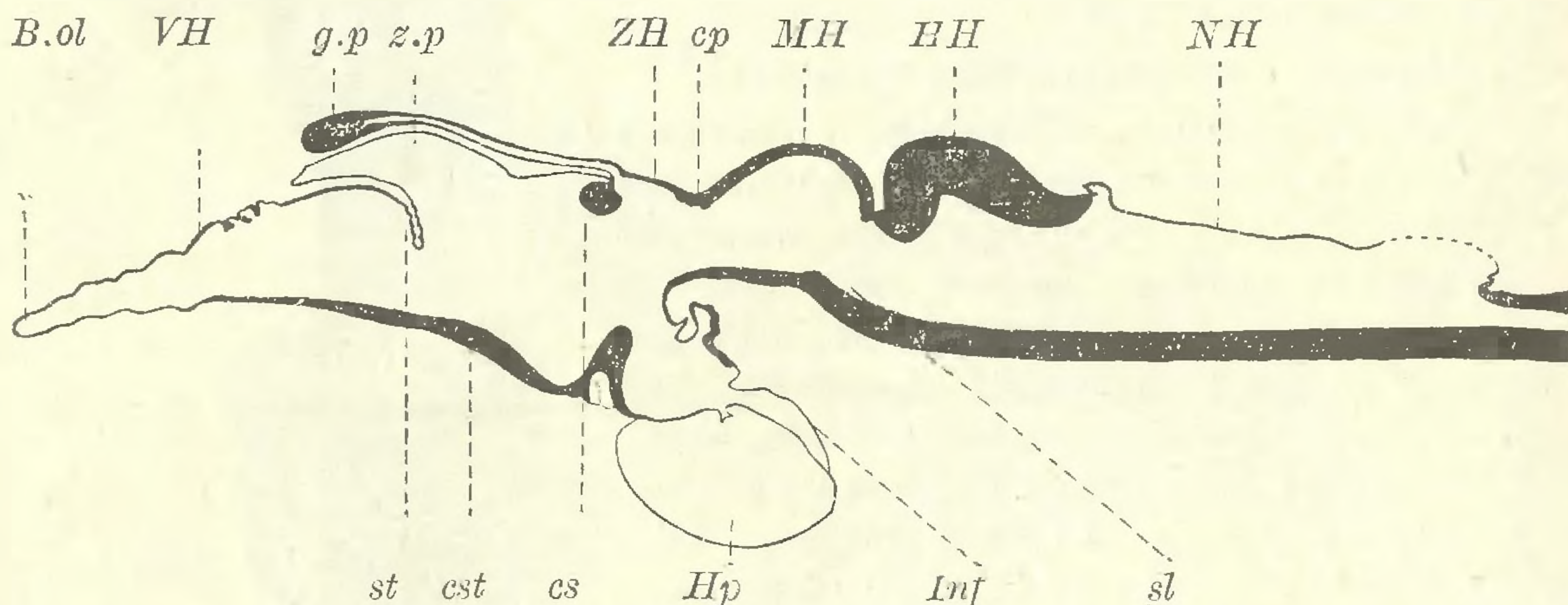


Рис. 288. Продольный (сагиттальный) разрѣзъ головного мозга *Ceratodus*. *V.l*—обонятельная лопасть; *V.H*—полушарія большого мозга; *g.p.*—эпифизъ; *z.p.*—выпяченная крышка промежуточного мозга (*Zirbelpolster*); *ZH*—промежуточный мозгъ; *cp*—*commissura posterior*; *MH*—средній мозгъ; *HH*—мозжечекъ; *NH*—продолговатый мозгъ; *sl*—сообщение полостей среднего и задняго мозга; *Inf*—воронка; *Hp*—гипофизъ; *cs*—*commissura superior*; *cst*—утолщеніе нижней стѣнки полушарій; *st*—*velum transversum*. По Бурхардту.

височныя лопасти (*lobi temporales*). Въ промежуточномъ мозгу отмѣтимъ эпифизъ, лежащій позади сильно развитой и выпяченной въ видѣ пузыря стѣнки промежуточного мозга (*Zirbelpolster*) и прободающій у *Protopterus* хрящевой черепъ, такъ что конечное пузыревидное расширеніе его лежитъ внѣ черепа. То-же наблюдается и у *Ceratodus* въ зародышевомъ состояніи. На нижней поверхности промежуточного мозга развиты тѣ же придатки, какіе мы видѣли и у предыдущихъ группъ. Средній мозгъ у *Ceratodus* въ видѣ двухломя, развитого сравнительно слабѣе передняго мозга, а мозжечекъ развитъ слабѣе, чѣмъ у селакій и костистыхъ. *Plexus chorioideus posterior* у *Protopterus* занимаетъ весьма значительное протяженіе и поперечно складчатъ и прикрытъ еще сверху придатками, принадлежащими внутреннему уху (рис. 287) (ср. главу VIII, *F*).

Головной мозгъ амфибій (рис. 271, *A*) стоитъ сравнительно на низкой ступени развитія и въ нѣкоторыхъ отношеніяхъ напоминаетъ даже мозгъ круглоротыхъ. Обонятельныя лопасти, примыкающія къ полушаріямъ и неясно отъ нихъ отграниченныя, срослись между собой. Полушарія раздѣлены сполна, и крышка полушарій имѣетъ характеръ нервной ткани съ тѣмъ же расположеніемъ бѣлаго вещества на периферіи и сѣраго ближе къ центру, какъ у двудышащихъ, но

базальные ганглии развиты слабѣе, чѣмъ у рыбъ. Кромѣ передней комиссуры, существующей и у рыбъ, появляется надъ ней небольшая перемычка, первый зачатокъ свода (*fornix*, или иначе *com. pallii anterior*) (рис. 274, B). Впрочемъ, нѣкоторый намекъ на образование этой перемычки находятъ и у *Dipnoi*. Височныя лопасти выражены ясно у *Gymnophiona*, у которыхъ имѣется и зачатокъ *hippocampus*. Гипофизъ хорошо развитъ, а воронка снабжена сзади непарнымъ выступомъ (*processus infundibuli*), стѣнка коего соответствуетъ *saccus vasculosus* и, вѣроятно, *lobi inferiores*. Эпифизъ у хвостатыхъ амфибій не выдается за предѣлы черепа, а у безхвостыхъ его утолщенный конецъ не только

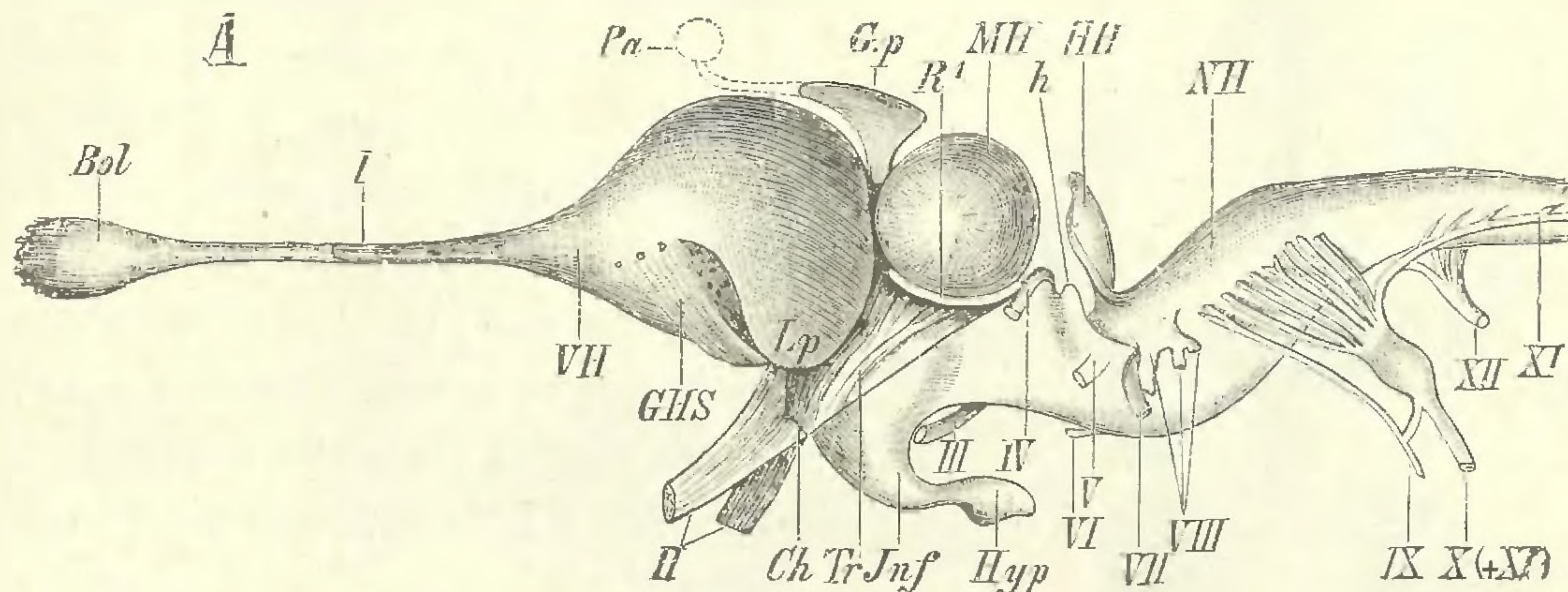


Рис. 289. Головной мозг *Hatteria punctata* сбоку. VII—полушарія большого мозга; MH—двухолміе; HH—мозжечекъ; NH—продолговатый мозгъ; Vol—обонятельныя лопасти; l—tractus olfactorius; Pa—париетальный органъ; G.p—эпифизъ; R¹—кольцевой валикъ при основаніи среднего мозга; h—бугорки мозжечка; GHS—pedunculi cerebri; Lp—височныя лопасти; Ch—хиазма; Tr—tractus opticus; Inf—воронка; Hyp—гипофизъ; I—XII—головные нервы. Изъ Видерстейма.

лежитъ внѣ черепа подъ кожей, но съ возрастомъ теряетъ сообщеніе съ промежуточнымъ мозгомъ и остается въ видѣ рудиментарнаго пузыревиднаго тѣльца (лобный органъ — *Stirnorgan*). Богатый сосудами выступъ впереди эпифиза, вѣроятно, представляетъ собой у *Urodela* парафизъ, а у *Anura*—выступъ верхней стѣнки промежуточнаго мозга (*Zirbelpolster*). Слѣдовъ теменнаго глаза не найдено, но у ископаемыхъ формъ (*Stegocerphala*) было теменное отверстіе. Средній мозгъ у амфибій въ видѣ двухолмія, хотя слабая тенденція къ обособленію задней пары бугровъ замѣчается у безхвостыхъ, а мозжечекъ какъ у круглоротыхъ и *Crossopterygii* (стр. 261, 262), въ видѣ небольшого утолщенія передняго края ромбодальной ямки, а у *Proteus* неразвѣтъ совсѣмъ (ср. *Muxine*).

Переходимъ къ головному мозгу рептилій (рис. 289 и 290).

Передній мозгъ рептилій, представленный полушаріями съ вполне обособленными боковыми желудочками, позволяетъ наблюдать впервые обособленіе периферическаго корковаго слоя сѣраго вещества (*cortex cerebri*), содержащаго особыя характерныя клѣтки, и глуболежащій слой бѣлаго вещества. Небольшое утолщеніе въ области Монроева отверстія представляетъ зачатокъ *hippo-*

campus, а равно система перемычекъ, соединяющая у вышестоящихъ формъ оба *hippocampus* и представляющая собой сводъ (*fornix*), получаетъ у рептилій болѣе сильное развитіе. Мозолистое тѣло, какъ и у низшихъ млекопитающихъ, отсутствуетъ. У *Hatteria*, а главнымъ образомъ у черепахъ и крокодиловъ, въ задней части полушарій обособляются височныя лопасти, что, естественно, стоитъ въ связи съ развитіемъ *hippocampus* и сопровождающихъ его *pl. chorioidei laterales*. Обонятельныя лопасти у нѣкоторыхъ формъ (безногія ящерицы и нѣкоторыя змѣи) тѣсно прилегаютъ къ полушаріямъ, но у большинства соединены съ ними посредствомъ *tractus olfactorius*. Гипофизъ подѣленъ на два отдѣла: передній и задній. Первый сблекаетъ собою второй и имѣетъ обычное строеніе, а задній представляетъ собой *processus infundibuli* въ сильно редуцированномъ видѣ. Эта часть сохраняетъ форму полого пузырька и соединена посредствомъ полого же стебелька съ полостью воронки. Къ пузырьку примыкаютъ трубчатые или плотные выросты, имѣющіе, вѣроятно, железистый характеръ и въ совокупности соответствующіе *saccus vasculosus* (Sterzi, 1904).

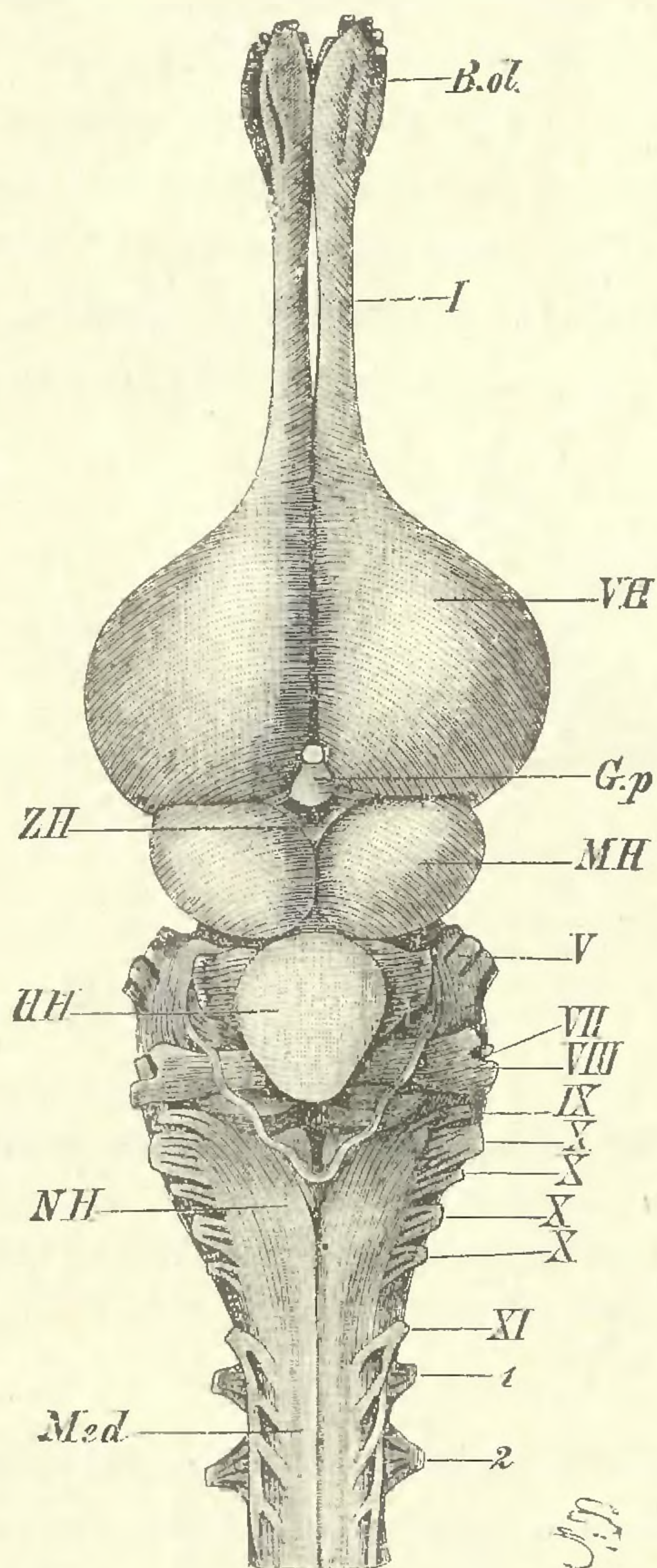


Рис. 290. Головной мозгъ аллигатора (*Alligator lucius*) сверху. *B.ol* — обонятельныя лопасти; *I* — *tractus olfactorius*; *VH* — полушарія большого мозга; *G.p* — эпифизъ; *ZH* — промежуточный мозгъ; *MH* — четверохолміе; *HH* — мозжечекъ; *NH* — продолговатый мозгъ; *Med* — спинной мозгъ; *V* — *XI* — головные нервы; *1, 2* — корешки подъязычнаго нерва. Изъ Видерсгейма.

а задняя стѣнка представляетъ два явственныхъ слоя: наружный и внутренній, изъ коихъ первый кремъ пигментныхъ клѣтокъ содержитъ и клѣтки ганглиознаго характера, а во внутреннемъ слоѣ находятся перципирующія клѣтки, раздѣленныя прослойками свободно-лежащаго пигмента (рис. 281). Эта часть пузыря, называемая ретиной, наибольшей сложности достигаетъ у *Hatteria*. Что ка-

сается до наружнаго слоя задней стѣнки пузыря, то его Гегенбауръ сравниваетъ съ вышеописаннымъ ганглиемъ непарныхъ глазъ миноги, обросшимъ глазной пузырь снаружи, но развивается этотъ слой простымъ расщепленіемъ стѣнки первоначальнаго пузыря (Dendy, 1899), и такимъ образомъ соображеніе Гегенбаура не подтверждается. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ (напр. у *Pseudopus*) внутри пузыря явственно наблюдается протоплазматическая сѣть съ ядрами, приравниваемая стекловидному тѣлу. Перципирующія кѣтки и кѣтки хрусталика снабжены волокнистыми продолженіями, вдающимся въ полость пузыря и припи-

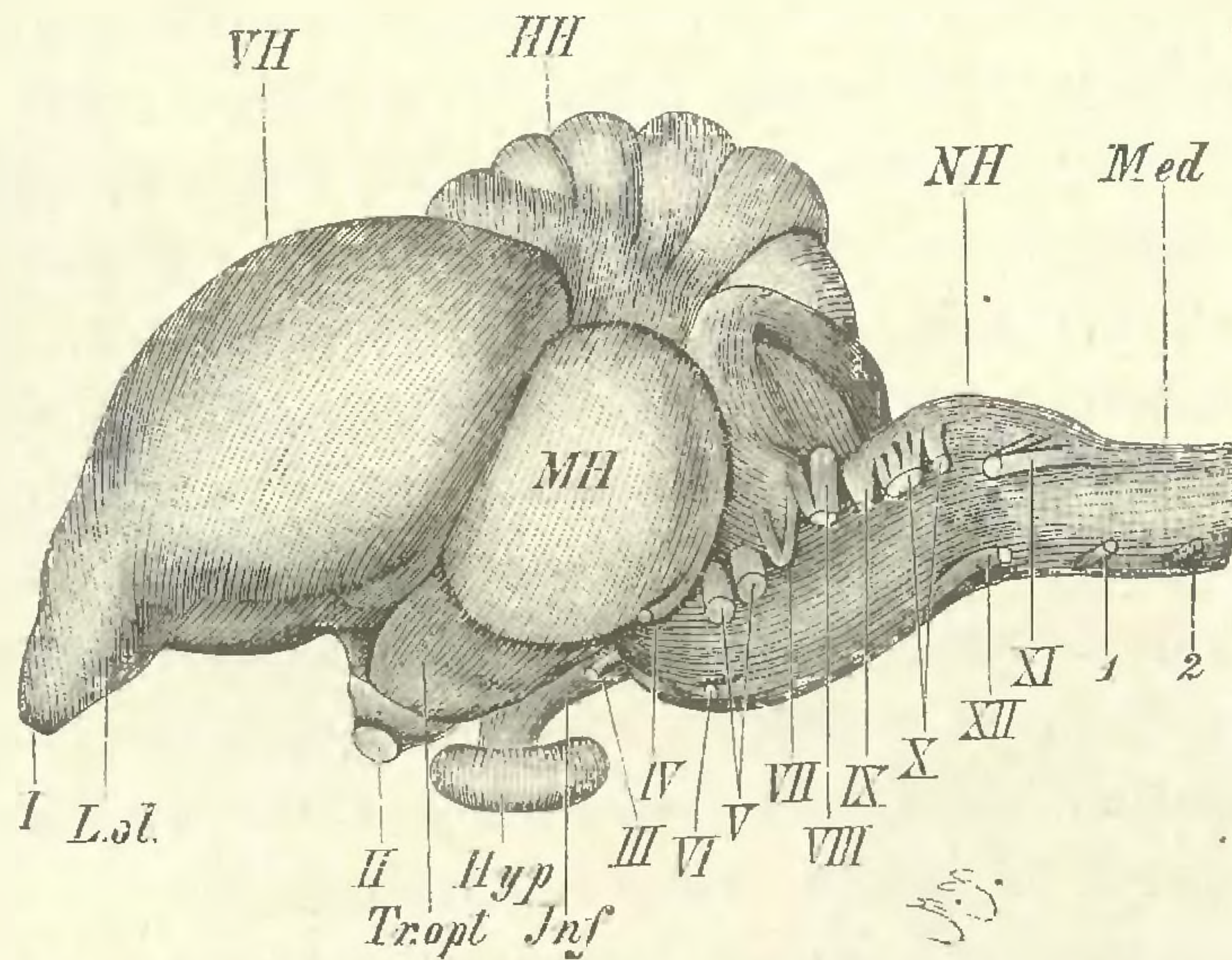


Рис. 291. Головной мозг голубя (*Columba livia*) сбоку. *VH*, *MH*, *NH*, *NH*, *Med*—передній, средний, задній, продолговатый и спинной мозг; *L.ol*—обонятельная лопасть; *Tr.opt*—*tractus opticus*; *Hyp*—гипофизъ; *Inf*—воронка; *I—XII*—головные нервы; *1, 2*—корешки подъязычнаго нерва, лежащіе въ области спинного мозга. Изъ Видерстейма.

мающими, такимъ образомъ, участіе въ образованіи стекловиднаго тѣла. Весь органъ одѣтъ богатой сосудами соединительной тканью, а покровы надъ нимъ бывають иногда лишены пигмента и слѣд. прозрачны. У хамелеоновъ паріетальный органъ варьируетъ отъ глазоподобнаго органа до степени просто устроеннаго пузырька (рис. 282), а у гекконовъ и нѣкоторыхъ другихъ ящерицъ вовсе отсутствуетъ, какъ и у прочихъ рептилій. Сзади паріетальнаго органа лежитъ эпифизъ въ большинствѣ случаевъ въ видѣ полаго выступа, вздутаго на концѣ у формъ, не имѣющихъ паріетальнаго глаза, а спереди парафизъ въ видѣ подушкообразнаго придатка верхней стѣнки, состоящаго изъ одного слоя кѣтокъ.

Средній мозгъ имѣетъ, обыкновенно, характеръ двухолмія, но иногда, однако, позади первой пары бугровъ, его составляющихъ, уже обособляется вторая пара бугорковъ. Мозжечекъ болѣе развитъ, чѣмъ у амфибій, а у крокодиловъ настолько развитъ, что прикрываетъ собой ромбоидальную ямку, причеъ средняя часть его уже утолщена и слегка обособлена отъ боковыхъ. Продолговатый мозгъ у рептилій уже образуетъ изгибъ, направленный вогнутостью къ спинной сторонѣ.

Головной мозгъ птицъ (рис. 291) является дальнѣйшимъ развитіемъ мозга рептилій и въ частности всего ближе къ мозгу крокодиловъ. Отличается птичій мозгъ отъ такового рептилій большимъ развитіемъ базальныхъ ганглиевъ и мозжечка. Базальные ганглии, или полосатые тѣла, достигаютъ у птицъ громаднаго размѣра и, выполняя собой полости полушарій, низводятъ боковые желудочки на стѣну щелевидныхъ просвѣтовъ. Въ связи съ этимъ дифференцировка коркового слоя ограничена сравнительно небольшимъ участкомъ поверхности полушарій. Связь полушарій ограничивается, кромѣ передней комиссуры, слабо развитымъ сводомъ.

Въ общемъ полушарія птицъ относительно больше таковыхъ рептилій и прикрываютъ собой часть промежуточнаго мозга. Обонятельныя лопасти, сильно развитыя у ископаемыхъ имѣвшихъ зубы (мѣловыхъ) птицъ, у современныхъ развиты слабо.

Гипофизъ близокъ къ таковому рептилій (стр. 266), но хромофобная часть редуцирована еще болѣе, чѣмъ даже у млекопитающихъ. Эпифизъ, вслѣдствіе сильнаго развитія полушарій, отклоняется назадъ и представляетъ собой стебельчатый мѣшокъ, который состоитъ изъ замкнутыхъ вытянутыхъ фолликулъ, вѣдренныхъ въ массу соединительной ткани и прикрѣпленныхъ къ твердой мозговой оболочкѣ (*dura mater*) (рис. 280). Паріетальнаго глаза нѣтъ. Средній мозгъ имѣетъ два большихъ переднихъ холма, сильно сдвинутыхъ на бока мозга, и два малыхъ заднихъ. Мозжечекъ чрезвычайно сильно развитъ и своей передней стѣнкой соприкасается съ задней стѣнкой полушарій, прикрывая собой средній мозгъ, а сзади закрываетъ переднюю часть сравнительно короткаго продолговатаго мозга. Въ мозжечкѣ можно отличить сильно развитую среднюю червеобразную часть (*vermis*) и боковые выступы (*flocculi*). Въ продолговатомъ мозгу выражены оба изгиба: какъ передній, обращенный вогнутостью къ спинной поверхности, такъ и верхній, обращенный вогнутостью къ брюшной.

Головной мозгъ млекопитающихъ характеризуется чрезвычайнымъ развитіемъ полушарій и мозжечка (рис. 292). Полушарія съ мощно развитымъ корковымъ слоемъ, образованнымъ сильно развившимся *neopallium*, тогда какъ *archipallium* идетъ на образованіе *hippocampus*, покрыты у многихъ на поверхности бороздами и извилинами. Полосатые тѣла слабо развиты и прикрываются волокнами, выходящими изъ крышки полушарій (*pallium*). Аммоновъ рогъ (*hippocampus*) является не въ видѣ простого утолщенія, а въ видѣ складки внутренней стѣнки полушарій, гдѣ вслѣдствіе этого имѣется щелевидное углубленіе (*fissura hippocampi*), и заполняетъ собой полость хорошо развитой височной лопасти. На горизонтальномъ разрѣзѣ каждаго полушарія (рис. 293) можно отличить три части бокового желудочка, или рога: передній (*cornu anterius*), занятый полосатыми тѣлами; средний или нижній (*cornu inferius*), занятый Аммоновымъ рогомъ, и задній рогъ (*cornu posterius*), занятый у приматовъ утолщеніемъ, называемымъ птичьей шпорой (*calcar avis*).

Что касается до комиссуръ между полушаріями, то кромѣ передней комиссуры, все еще преобладающей у яйцеродныхъ и сумчатыхъ, имѣются сводъ и

мозолистое тѣло, отсутствующее у этихъ двухъ группъ, но у высшихъ млекопитающихъ они получаютъ мощное развитіе и ограничиваютъ снизу и сверху полость пятого желудочка (*ventriculus septi pellucidi*) (стр. 276).

Если присоединить къ этимъ комиссурамъ еще заднюю, лежащую позади эпифиза, и появляющуюся у млекопитающихъ среднюю, соединяющую зрительные бугры, то главнѣйшія поперечныя перегородки передней части мозга будутъ исчерпаны. Впрочемъ, столь сильное развитіе передняго мозга, свойственное нынѣ

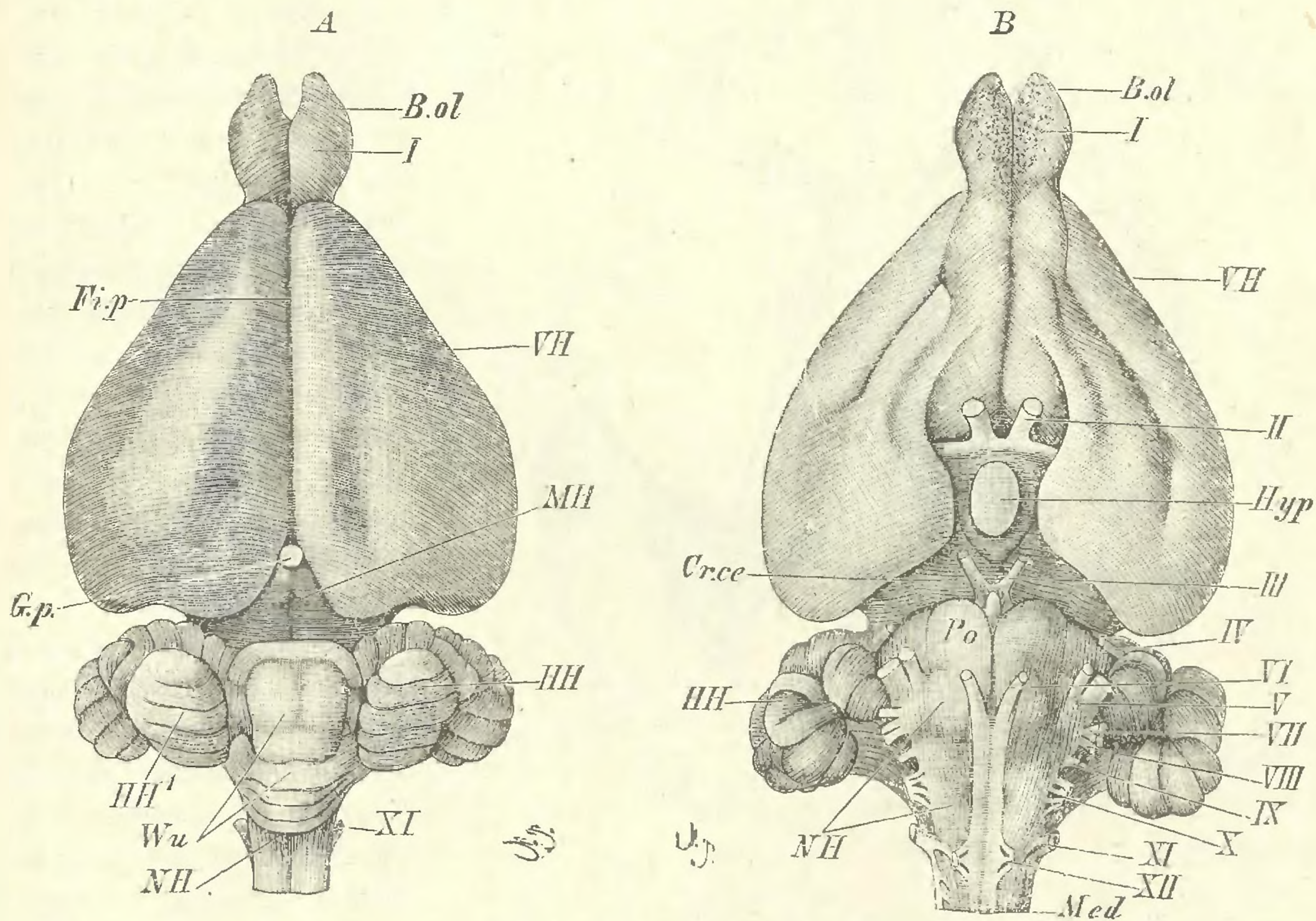


Рис. 292. Головной мозгъ кролика: А—сверху, В—снизу. УН—полушарія; МН—четверохолміе; НН, НН'—боковые отдѣлы мозжечка; НН—продолговатый мозгъ; В.ол—обонятельныя лопасти; Cr. се—*crura cerebelli ad cerebrum*; Fi.p—углубленіе, раздѣляющее полушарія; G.p—эпифизъ; Hup—гипофизъ; Med—спинной мозгъ; Po—Вароліевъ мостъ; Wu—*vermis*; I—XII—головные нервы. Изъ Видерсгейма.

живущимъ формамъ, у ископаемыхъ было не всегда выражено. Нѣкоторыя эоценовыя млекопитающія (напр. *Dinosceratidae*) при громадномъ черепѣ обладали мозгомъ весьма небольшихъ размѣровъ, причемъ полушарія были весьма умѣренной величины, и вообще мозгъ ихъ былъ чрезвычайно близокъ къ мозгу ящерицъ.

Обонятельныя лопасти представляютъ различныя степени развитія, а ихъ полости, представляющія продолженіе боковыхъ желудочковъ, сохраняются лишь у немногихъ формъ, а именно у непарноцалыхъ.

Присутствіе вышеупомянутыхъ извилинъ (*gyri*) и бороздъ (*sulci*) является одной изъ характерныхъ особенностей большихъ полушарій млекопитающихъ. Къ числу млекопитающихъ съ гладкими полушаріями (*Lissencephala*) принадлежатъ: утконосъ, половина сумчатыхъ, наѣкомоядныя, большая часть грызуновъ и рукокрылыхъ; остальныя (*Gyrencephala*)

с е р h a l a) имѣютъ извилистый мозгъ. Извилистость стоитъ въ зависимости отъ двухъ факторовъ: степени интеллекта и величины животнаго. При возрастаніи величины животнаго мозгъ вмѣсто того, чтобы увеличиваться въ объемѣ, начинаетъ пріобрѣтать извилистость. Такъ, слоны и киты обладаютъ мозгомъ, пожалуй, болѣе извилистымъ, чѣмъ человѣкъ. Съ другой стороны, изъ приматовъ самая маленькія обезьяны — американскіе игрунки, или уистити, и самое маленькое изъ жвачныхъ — яванскій козелокъ (*Tragulus javanicus*) имѣютъ гладкій мозгъ. Объемъ мозга уистити относится къ объему тѣла, какъ 1 : 20, это же отношеніе у гориллы равно 1 : 200; слѣдовательно, мозгъ уистити чрезвычайно объемистъ, но гладкій; мозгъ гориллы — мало объемистъ, но извилистъ.

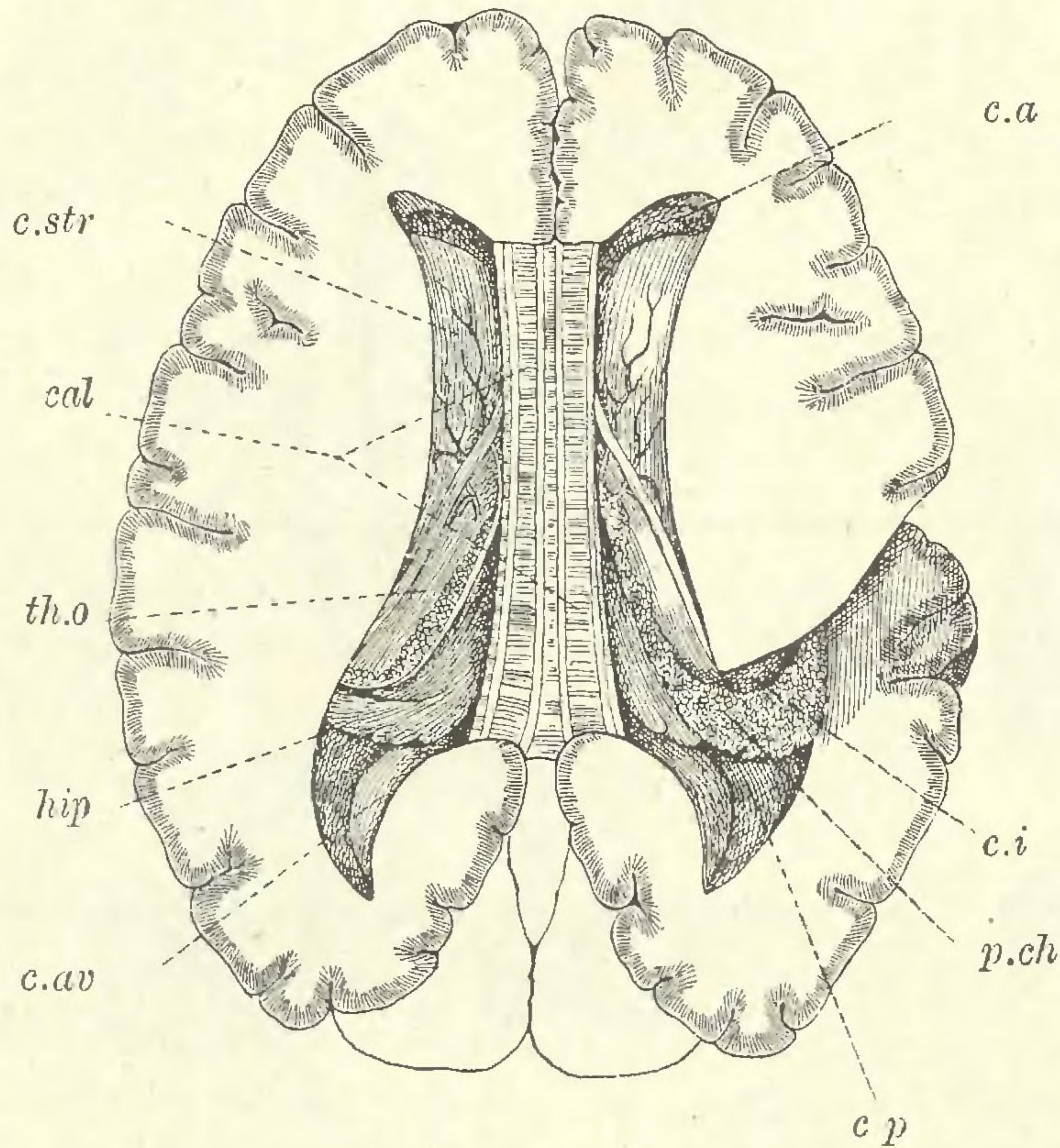


Рис. 293. Горизонтальный разрѣзъ полушарій человѣческаго мозга. *c.a* — *cornu anterius*; *cal* — *corpus callosum*; *c.av.* — *calcar avis*; *c.i* — *cornu inferius*; *c.str* — *corpora striata*; *c.p* — *cornu posterius*; *hip* — *hippocampus*; *th.o* — *thalamus opticus*. По Гейцманну и Цуккеркандлю.

полушарій также развиваются борозды, а именно *sulcus splenialis*, идущій параллельно и выше основанія мозолистаго тѣла, причеъ его передній конецъ можетъ обособляться въ видѣ *sulcus genualis*, и еще поперечная борозда, которая выходитъ на верхнюю поверхность полушарій позади Ролландовой подъ именемъ крестообразной (*sulcus cruciatus*), ибо крестообразно пересѣкаетъ углубленіе, раздѣляющее правое полушаріе отъ лѣваго (*fissura longitudinalis*; *Mantelspalte*). Позади ея, на границѣ теменной и затылочной долей, у приматовъ имѣется другая поперечная борозда — *sulcus parieto-occipitalis*. По расположенію извилинъ можно различить между млекопитающими, по крайней мѣрѣ, три типа.

Первый представленъ ехидной, у которой слабо развитая Сильвиева борозда никакого вліянія на другія борозды не оказываетъ. Последнихъ имѣется три поперечныхъ и впереди ихъ нѣсколько продольныхъ.

Второй типъ, выраженный съ наибольшей ясностью у хищниковъ, характеризуется присутствіемъ 2—5 извилинъ въ теменной части, огибающихъ дугообразно Сильвиеву борозду,

Въ полушаріяхъ млекопитающихъ, говоря вообще, мы можемъ отличить слѣдующія лопасти или доли (рис. 294 и 296): 1. обонятельную, которая редуцирована у приматовъ и водныхъ млекопитающихъ; 2. лобную, особенно хорошо развитую у приматовъ; 3. центральную, лежащую позади лобныхъ и развитую только у приматовъ; 4. теменную; 5. височную; 6. затылочную.

Изъ бороздъ отмѣтимъ на наружной сторонѣ полушарій поперечную косую борозду — Сильвиеву (*fissura Sylvii*) съ ея передней восходящей и задней горизонтальной вѣтвями, и выше и впереди ея лежащую Ролландову (*sulcus Rollandi s. centralis*). Обонятельная доля отдѣлена посредствомъ продольнаго *sulcus rhinalis*.

На внутренней сторонѣ по-

а также присутвіемъ хорошо развитой и спускающейся на боковыя поверхности крестообразной борозды, лежащей позади слабо развитой лобной лопасти (рис. 294 и 295).

Къ этому типу могутъ быть сведены: извилины мозга китообразныхъ, причемъ дугообразныя и осложненныя вторичными изгибами извилины являются растянутыми; извилины мозга слонсвъ, при чемъ дугообразныя и тоже осложненныя извилины, наоборотъ, здѣсь такъ согнуты, что кажутся поперечными; извилины копытныхъ, при чемъ ближайшія къ Сильвіевой бороздѣ извилины образуютъ вторичныя складки, тогда какъ верхнія сохраняютъ первично-дугобразный характеръ. Но во всѣхъ этихъ случаяхъ извилины центрируются около Сильвіевой борозды и составляетъ одну систему. У приматовъ, представляющихъ третій типъ, извилины располагаются въ двѣ системы: лобную и теменную (рис. 296). Въ человѣческомъ мозгѣ въ лобной системѣ мы находимъ: 3 лобныхъ извилины, сгибающихъ переднюю вѣтвь Сильвіевой борозды, и 2 центральныхъ, лежащихъ одна впереди, другая—позади Рол-

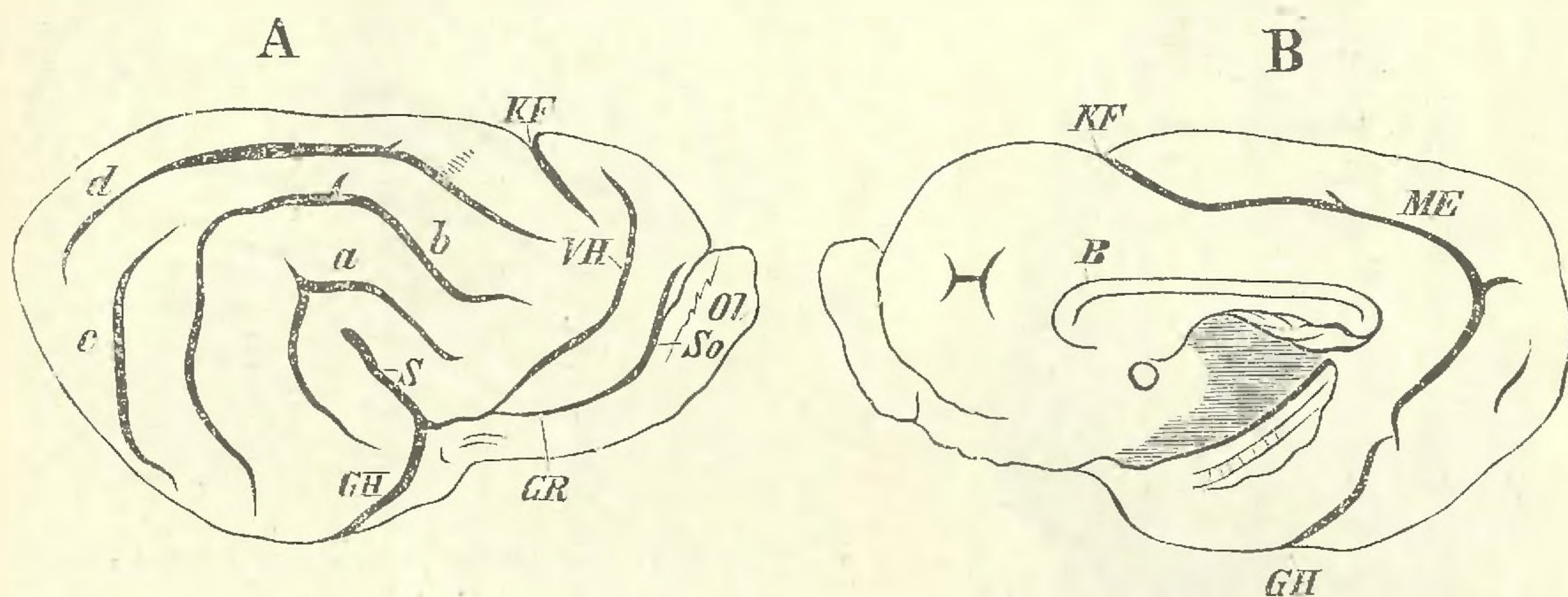


Рис. 294. А — наружная поверхность полушарій лисицы (*Canis vulpes*). *Ol* — обонятельная лопасть; *GR* — ея пограничная борозда; *VH*—Роландова борозда; *KF*—крестообразная борозда; *S*—Сильвіева борозда; *GH*—борозда, отграничивающая *lobus hippocampi*; *a, b, c, d* — четыре теменныхъ извилины. В — полушарія того-же животного съ внутренней стороны. *GH* и *KF* — то же, что и въ предыдущемъ рисункѣ. *ME* — *sulcus splenialis*; *B*—мозолистое тѣло. По Паншу изъ Видерсгейма.

ландовой. Въ теменной системѣ различаемъ: 2 теменныхъ извилины, лежащихъ другъ надъ другомъ; 3 височныхъ, тоже лежащихъ одна надъ другой, и также расположенныхъ 3 затылочныхъ. Обособленіе затылочной области стоитъ въ связи съ развитіемъ у приматовъ задняго рога. Крестообразная борозда развита только въ теменной части и не спускается на бока мозга. Что касается до вѣса мозга млекопитающихъ, то по Веберу (1897) абсолютный вѣсъ его превышаетъ человѣческій только у очень крупныхъ формъ, какъ слоны. Относительный вѣсъ также у человѣка наибольшій, исключая однако нѣкоторыхъ небольшихъ южно-американскихъ обезьянъ. Относительный вѣсъ мозга, если разсматривать его въ предѣлахъ болѣе или менѣе однородной группы, убываетъ съ увеличеніемъ вѣса тѣла. То же правило вѣрно и въ примѣненіи къ каждому отдѣльному индивиду: по мѣрѣ роста тѣла относительный вѣсъ убываетъ, ибо мозгъ перестаетъ расти ранѣе всего тѣла.

Крышка промежуточного мозга вмѣстѣ съ эпифизомъ, отодвинутымъ къ границѣ средняго мозга, прикрыта полушаріями. Эпифизъ имѣетъ форму овальнаго или плоскаго тѣльца изъ плотной эпителиальной ткани съ известковыми отложеніями. Посредствомъ двухъ стебельковъ (*pedunculi*) онъ стоитъ въ связи съ крышкой промежуточного мозга, такъ какъ промежуточная часть эпифизаль-

наго выступа, заключенная между *redunculi*, принимает соединительно-тканый характер. Паріетальный глазъ не развитъ.

Гипофизъ у млекопитающихъ состоитъ изъ двухъ лопастей. Передняя, въ которой хромофильная часть преобладаетъ надъ хромофобной, облекаетъ собой заднюю и представляетъ совокупность замкнутыхъ эпителиальныхъ трубокъ, внутри которыхъ нерѣдко наблюдалось отложеніе коллоидальнаго вещества. Иногда наблюдается внутри гипофиза замкнутая полость, тоже наполняемая коллоидаль-

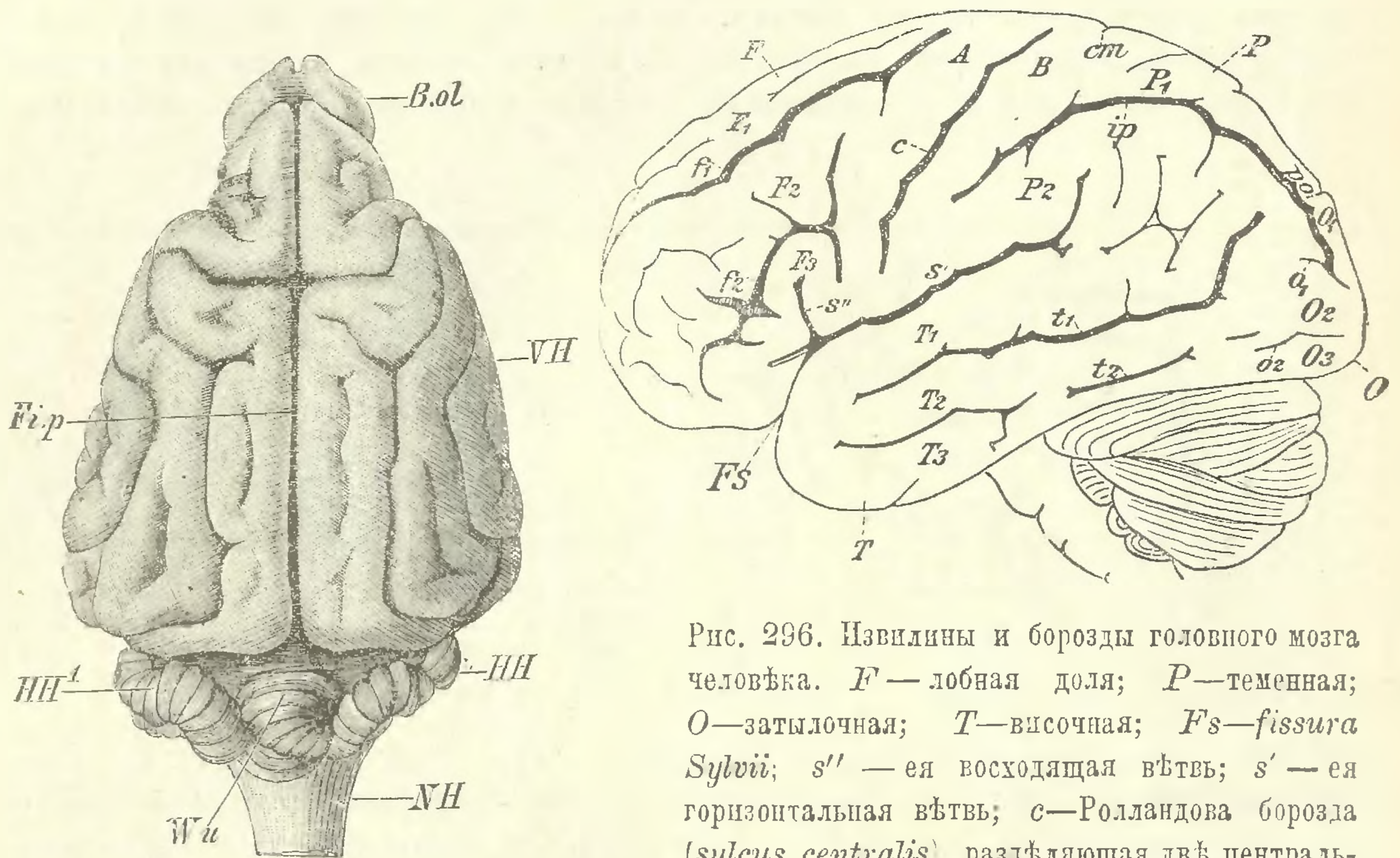


Рис. 295. Головной мозгъ собаки (*Canis familiaris*). *B.ol*—обязательныя лопасти; *VH*—большія полушарія; *Fi.p*—углубленіе, раздѣляющее полушарія; *HH*, *HH¹*—боковые отдѣлы мозжечка (*flocculi*); *Wu*—срединный отдѣлъ его (*vermis*); *NH*—продолговатый мозгъ. Изъ Вадерсгейма.

Рис. 296. Извилины и борозды головного мозга челоуѣка. *F*—лобная доля; *P*—теменная; *O*—затылочная; *T*—височная; *Fs*—*fissura Sylvii*; *s''*—ея восходящая вѣтвь; *s'*—ея горизонтальная вѣтвь; *c*—Роландова борозда (*sulcus centralis*), раздѣляющая двѣ центральныя извилины—*A* и *B*; *st*—*sulcus cruciatus*; *f1* и *f2*—двѣ лобныя борозды, раздѣляющія три лобныхъ извилинъ—*F1*, *F2*, *F3*; *ip*—теменная борозда, раздѣляющая двѣ теменныя извилины—*P1* и *P2*; *o1* и *o2*—двѣ затылочныя борозды, отдѣляющія три затылочныхъ извилинъ *O1*, *O2*, *O3*; *po*—*sulcus parieto-occipitalis*; *t1*, и *t2* двѣ височныхъ борозды, отдѣляющія три височныхъ извилинъ *T1*, *T2*, *T3*. По Эккеру.

нымъ выдѣленіемъ. Задняя лопасть, образованная клѣтками невроглии, представляетъ собой также видоизмѣненный, сохраняющій полость лишь у новорожденныхъ *processus infundibuli*. Средній мозгъ является въ видѣ слабо развитого четверохолмія, но мозжечекъ настолько сильно развитъ, что спереди соприкасается съ задней стѣнкой передняго мозга, а сзади набѣгаетъ на основаніе продолговатаго. Поверхность *vermis* и *flocculi* изобилуетъ складками, причемъ осложненіе складчатости боковыхъ частей обыкновенно идетъ параллельно съ упрощеніемъ средней части, а въ связи съ развитіемъ *flocculi* сильно развита

соединяющая ихъ поперечная коммиссура — Вароліевъ мостъ (*pons Varolii*), а равно и продольныя коммиссуры, соединяющія мозжечекъ съ прочими частями мозга.

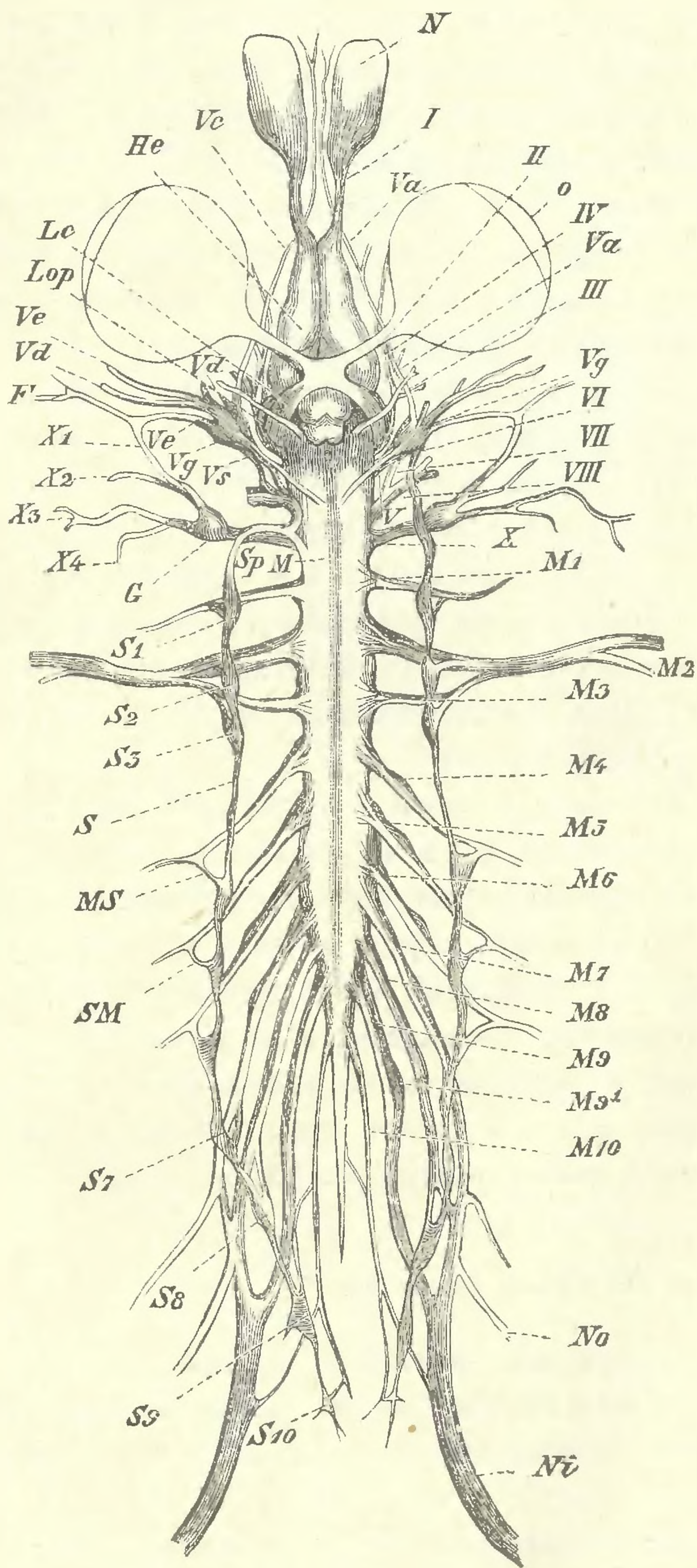


Рис. 297. Первая система лагушки (*Rapaeulepta*). *F*—лицевой нервъ; *G*—ганглий блуждающаго нерва; *He*—передній мозгъ; *Lop*—средній мозгъ; *Lc*—*tractus opticus*; *M*—слизистой мозгъ; *M'*—*M*¹⁰—слизистозовые нервы, соединяющіеся при *SM* и *MS* съ ганглиями (*S'*—*S*¹⁰) симпатической системы (*S*); *N*—носовая капсула; *Na*—*n. ischiadicus*; *No*—*n. obturatorius*; *o*—глазное яблоко; *Va*—*Ve*—вѣтви тройничнаго нерва; *Vg*—*g. Gasserii*; *Vs*—соединеніе слъзчатическаго нерва съ *g. Gasserii*; *I*—*X*—нервы головного мозга; *X*¹—*X*⁴—вѣтви блуждающаго нерва. По Эккеру изъ Видерштейма.

Въ продолговатомъ мозгу обособляются на бокахъ веревчатая тѣла (*corpora restiformia*), а на днѣ—пирамиды (*pyramides*). *Telae chorioideae*, какъ передняя, такъ и боковыя, а равно и задняя, хорошо развиты. Всѣ изгибы мозга рѣзко выражены.

С. Спинной мозгъ.

Спинной мозгъ представляетъ собой трубку, полость которой низведена на степень небольшого выстланнаго эпендимой канала, около котораго и располагается сѣрое вещество, тогда какъ бѣлое занимаетъ периферію органа. Впрочемъ, у рыбъ эти два вещества отграничены не рѣзко. У *Cyclostomi* и *Holocephali* спинной мозгъ имѣетъ форму широкой ленты съ продольной выемкой на брюшной поверхности. У другихъ онъ можетъ имѣть слегка вытянутую въ поперечномъ направленіи овальную въ разрѣзѣ форму, но всегда имѣется вышеупомянутое продольное щелевидное углубленіе на брюшной сторонѣ (*fissura mediana inferior*), возникновеніе котораго объясняется тѣмъ, что краевыя части брюшной поверхности усиленно разрастаются и тѣмъ обуславливаютъ появленіе углубленія между ними. Спинной мозгъ амфибій и вышестоящихъ формъ въ мѣстѣ отхожденія нервовъ передней и задней конечности является утолщеннымъ, а у птицъ имѣется и заднее расширеніе, или ромбоидальный синусъ (*sinus rhomboidalis*), заполненное, однако, неврогліей и пронизанное центральнымъ каналомъ. У нѣкоторыхъ млекопитающихъ имѣется расширеніе центрального канала въ заднемъ концѣ спинного мозга, или конечный желудочекъ (*ventriculus terminalis*), съ утолщенными стѣнками.

У нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ, а также у безхвостыхъ амфибій, рептилій, птицъ и млекопитающихъ спинной мозгъ не доходитъ до конца позвоночнаго канала, а заканчивается тонкимъ редуцированнымъ участкомъ — конечной нитью (*filum terminale*). У безхвостыхъ амфибій и многихъ млекопитающихъ (насекомоядныхъ, рукокрылыхъ и приматовъ), кромѣ упрощенія задней части спинного мозга до степени рудимента, происходитъ и укорачиваніе его, вслѣдствіе чего проксимальные участки выходящихъ отъ задней части его нервовъ втягиваются въ позвоночный каналъ и лежатъ тамъ въ видѣ пучка, называемаго лошадинымъ хвостомъ (*cauda equina*) (рис. 297).

D. Мозговая оболочка.

Строеніе мозговыхъ оболочекъ само по себѣ не представляется сложнымъ, но сравненіе оболочекъ головного и спинного мозга, вслѣдствіе измѣнившагося взгляда на строеніе послѣднихъ (Sterzi, 1902), оказывается весьма затруднительнымъ.

Центральная нервная система ланцетника одѣта сплошнымъ соединительно-тканымъ слоемъ, но съ появленіемъ черепа и позвоночника обособляются мозговая оболочка, исходнымъ пунктомъ для образованія которыхъ является соединительно-тканная выстилка, одѣвающая внутреннюю поверхность окружающихъ мозгъ хрящей или костей и соотвѣтствующая надхрящницѣ или надкостницѣ. Эта первоначальная мозговая оболочка (*meninx*) потомъ дифференцируется на

нѣсколько оболочекъ, причемъ дифференцировка эта идетъ иначе въ головномъ мозгу, нежели въ спинномъ.

Въ головномъ мозгу верхній, прилежащій къ скелету, слой получаетъ названіе твердой мозговой оболочки (*dura mater*) и онъ отдѣленъ отъ нижележащаго слоя лимфосодержащей субдуральной полостью (*cavum subdurale*). Нижележащій слой получаетъ названіе первичной мягкой мозговой оболочки (*pia mater primitiva*). У рыбъ и хвостатыхъ амфибій (у послѣднихъ лишь въ задней части черепа) субдуральная полость не выражена, ибо вмѣсто нея находимъ слой ячеистой, богатой лимфой и жиромъ ткани. *Pia mater*, богатая сосудами, мѣ-

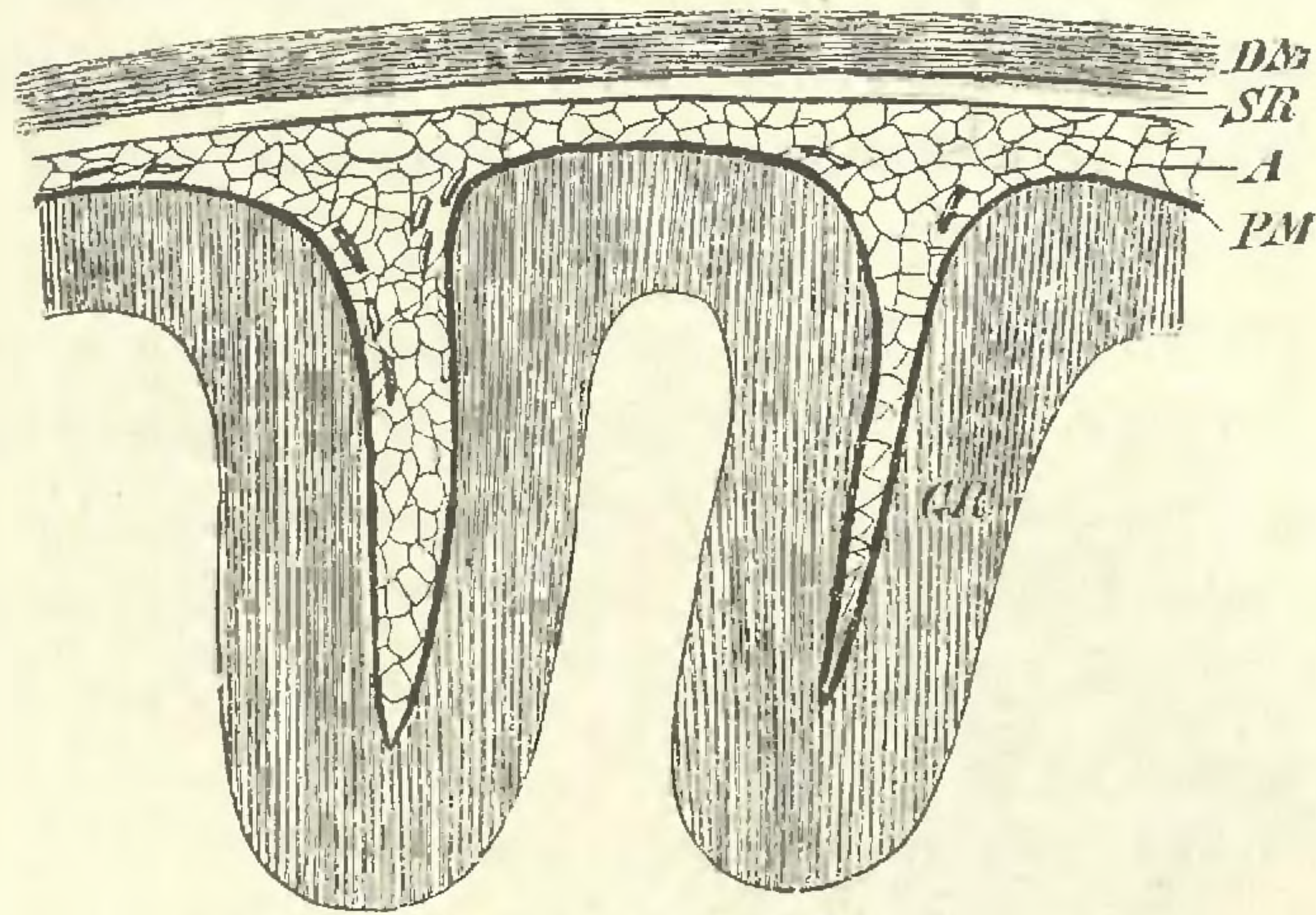


Рис. 298. Мозговые оболочки человѣка. *DM* — твердая, *A* — паутинная, *PM* — вторичная мягкая мозговая оболочки; *SR* — *cavum subdurale*; *GR* — сѣрое мозговое вещество. Изъ Видерсгейма по Швальбе.

стами срастается съ утонченной до степени одного слоя кѣтокъ стѣнкой головного мозга, или эпендимой, и образуетъ вдающіяся въ мозговую полость и богатая сосудами складки (*telaе chorioideae*) съ ихъ сосудистыми сплетеніями (*plexus chorioidei*) (стр. 251).

У млекопитающихъ *pia mater primitiva* раздѣляется на два слоя: верхній, состоящій изъ ячеистой изобилующей лимфатическими полостями нѣжной ткани, представляетъ паутинную оболочку (*arachnoidea*), а нижній, богатый сосудами, слѣдующій за извилинами мозговой поверхности, представляетъ вторичную мягкую оболочку (*pia mater secundaria*). Обѣ онѣ раздѣлены лимфосодержащей субарахноидальной полостью (*cavum subarachnoideale*) (рис. 298).

У млекопитающихъ *dura mater* вдается между обѣими половинами большого мозга въ видѣ серповидной сагиттальной складки (*falx*), зачатокъ которой есть и у птицъ, и между большимъ и малымъ мозгомъ въ видѣ поперечной складки—намета (*tentorium*), причемъ оба эти образованія могутъ иногда окостенѣвать и прирастать къ черепу (хищники и др.).

Такимъ образомъ отношенія оболочекъ головного мозга могутъ быть выражены слѣдующимъ образомъ:

- | | | |
|---------------------------------------|---|---------------------------------|
| I. <i>dura mater</i> | | |
| II. <i>cavum subdurale</i> | } | |
| III. <i>pia mater primitiva</i> . . . | | 1. <i>arachnoidea</i> |
| | | 2. <i>cavum subarachnoidale</i> |
| | | 3. <i>pia mater secundaria</i> |

Въ спинномъ мозгу дифференцировка первоначальной простой соединительно-тканной обкладки происходитъ иначе: въ то время, какъ въ головномъ мозгу *dura mater* въ то же время представляетъ и надхрящницу или надкостницу, въ спинномъ—эти двѣ оболочки уже у рыбъ являются раздѣленными полостью, заполненной ячеистой тканью и называемой перидуральной (*cavum peridurale*). Получаются такимъ образомъ двѣ оболочки, какъ и въ головномъ мозгу, но, по-видимому, иного морфологическаго значенія: верхняя (*endorhachis*) представляетъ собой скелетную оболочку, а внутренняя (*meninx*) не только *dura mater*, но и всѣ прочія оболочки, обособляющіяся лишь у вышестоящихъ формъ. Начиная съ амфибій, *dura mater* раздѣляется субдуральной полостью отъ нижележащей богатой сосудами оболочки—*pia mater primitiva*, и, наконецъ, у млекопитающихъ эта послѣдняя обособляется на верхнюю—*arachnoidea* и нижнюю—*pia mater secundaria*, отдѣленные другъ отъ друга посредствомъ *cavum subarachnoidale*, какъ и въ головномъ мозгу. Эти отношенія могутъ быть изображены слѣдующимъ образомъ:

- | | | | |
|------------------------------|---|---|---------------------------------|
| I. <i>endorhachis</i> | | | |
| II. <i>cavum peridurale</i> | } | | |
| III. <i>meninx</i> | | 1. <i>dura mater</i> | |
| | | 2. <i>cavum subdurale</i> | |
| | | 3. <i>pia mater primitiva</i> } a. <i>arachnoidea</i> | |
| | | | b. <i>cavum subarachnoidale</i> |
| | | | c. <i>pia mater secundaria</i> |

Е. Периферическая нервная система.

Между отходящими отъ центральной нервной системы нервами отличаютъ: чувствительные или чувствующие, т.-е. проводящіе раздраженія отъ органовъ чувствъ къ центру; двигательные, т.-е. несущіе импульсъ отъ центра къ мышцамъ, и смѣшанные, содержащіе волокна того и другого рода. Чувствительные нервы при отхожденіи своемъ обыкновенно снабжены утолщеніями, содержащими гангліозныя клѣтки, или гангліями, и корешки ихъ отходятъ, какъ и у безчерепныхъ, отъ спинной части нервной трубки, а корешки двигательныхъ—отъ брюшной (рис. 301). Свойственное *Ascania* (стр. 7) чередованіе въ расположеніи нервовъ правой и лѣвой стороны въ большей или меньшей степени замѣтно у всѣхъ рыбъ, кромѣ высшихъ, т.-е. *Teleostei*. Въ связи съ периферическими нервами стоитъ система гангліевъ и нервовъ, дающихъ вѣтви къ внутреннимъ органамъ, или симпатическая (рис. 297). Какъ периферическая, такъ и симпатическая система можетъ принадлежать головѣ или туловищу, причемъ, говоря вообще, на одну метамеру приходится пара чувствующихъ

спинныхъ нервовъ и имъ соответствующихъ ганглиевъ, пара брюшныхъ нервовъ и пара симпатическихъ ганглиевъ, но въ головѣ расположеніе ихъ является болѣе сложнымъ.

Съ точки зрѣнія топографической различаютъ нервы головные (*nervi cephalici*) и спинномозговые (*nervi spinales*).

Закладка спинномозговыхъ нервовъ и ихъ ганглиевъ происходитъ у зародыша слѣдующимъ образомъ: еще до замыканія нервной трубки въ мѣстѣ перехода ея въ эктодерму образуется съ каждой стороны по набуханію изъ эктодермическихъ клѣтокъ (рис. 267). Набуханія эти первоначально имѣютъ видъ двухъ вдоль всего спинномозгового зачатка лежащихъ пластинокъ, а при замыканіи нервной трубки они срастаются въ одну пластинку, лежащую поверхъ нервной трубки подъ эктодермой и носящую названіе гангліозной пластинки

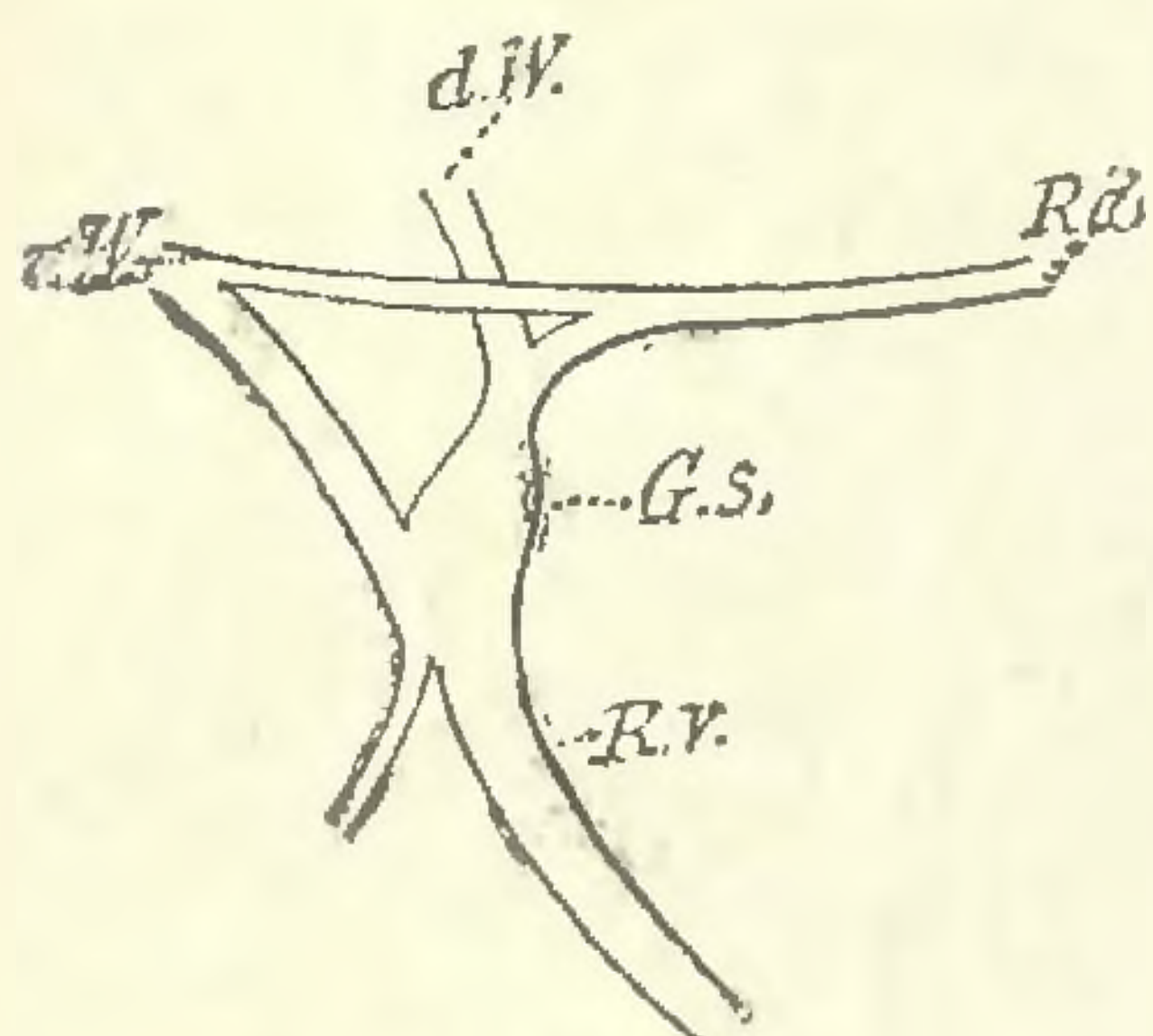


Рис. 299. Корешки спинномозгового нерва акулы (*Squalium*). *d.W.* — спинной и *v.W.* — брюшной корешокъ; *Rd* и *Rv* — спинная и брюшная вѣтви; *G.S.* — гангліи. По Иерингу (Ihering) изъ Гегенбаура.

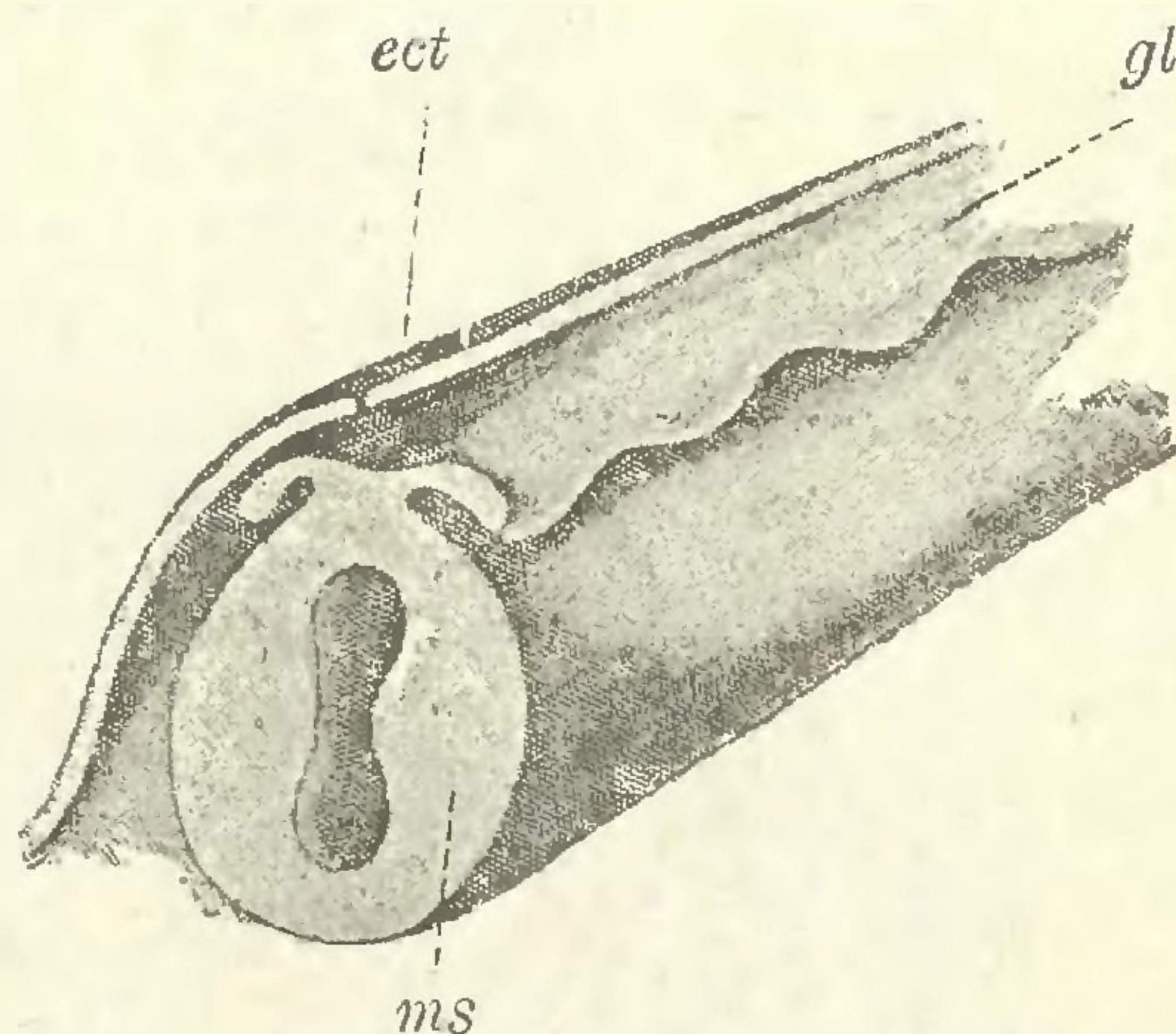


Рис. 300. Участокъ спинного мозга зародыша позвоночнаго въ схематическомъ изображеніи. *ect* — эктодерма; *gl* — гангліозная пластинка; *ms* — спинной мозгъ. Изъ Вндерстейма по Кингслею (Kingsley).

(рис. 300). Пластинка эта, хотя и тянется непрерывно, но образуетъ въ каждой метамерѣ расширеніе. Эти расширенія, разрастаясь все болѣе и болѣе внизъ, обособляются и получаютъ характеръ ганглиевъ (рис. 301).

Есть указанія, что и эктодерма спинной поверхности отдѣляетъ отъ себя клѣтки, входящія въ составъ туловищныхъ ганглиевъ. Связь между гангліями и спиннымъ мозгомъ устанавливается вслѣдствіе того, что отростки клѣтокъ ганглиевъ растутъ въ двухъ направленіяхъ, а именно въ центробѣжномъ, образуя чувствительный нервъ, и въ центростремительномъ, образуя корешокъ, связующій гангліи съ спиннымъ мозгомъ. Кромѣ того, отъ клѣтокъ спинного мозга вырастаютъ волокна, которыя пронизываютъ гангліи и присоединяются къ периферическимъ волокнамъ. Что касается до двигательныхъ нервовъ, то они возникаютъ какъ отростки клѣтокъ, лежащихъ въ нижней половинѣ спинного мозга, причѣмъ въ каждой метамерѣ образуется тоже по парѣ нервовъ ¹⁾. Только у

¹⁾ Возможность развитія нервовъ независимо отъ центральной нервной системы, принимавшаяся на основаніи наблюденій надъ развитіемъ трансплантированныхъ конечностей у

многъ (*Petromyzontidae*) нервы чувствительный и двигательный, подобно таковымъ ланцетника, остаются раздѣленными; у всѣхъ прочихъ позвоночныхъ

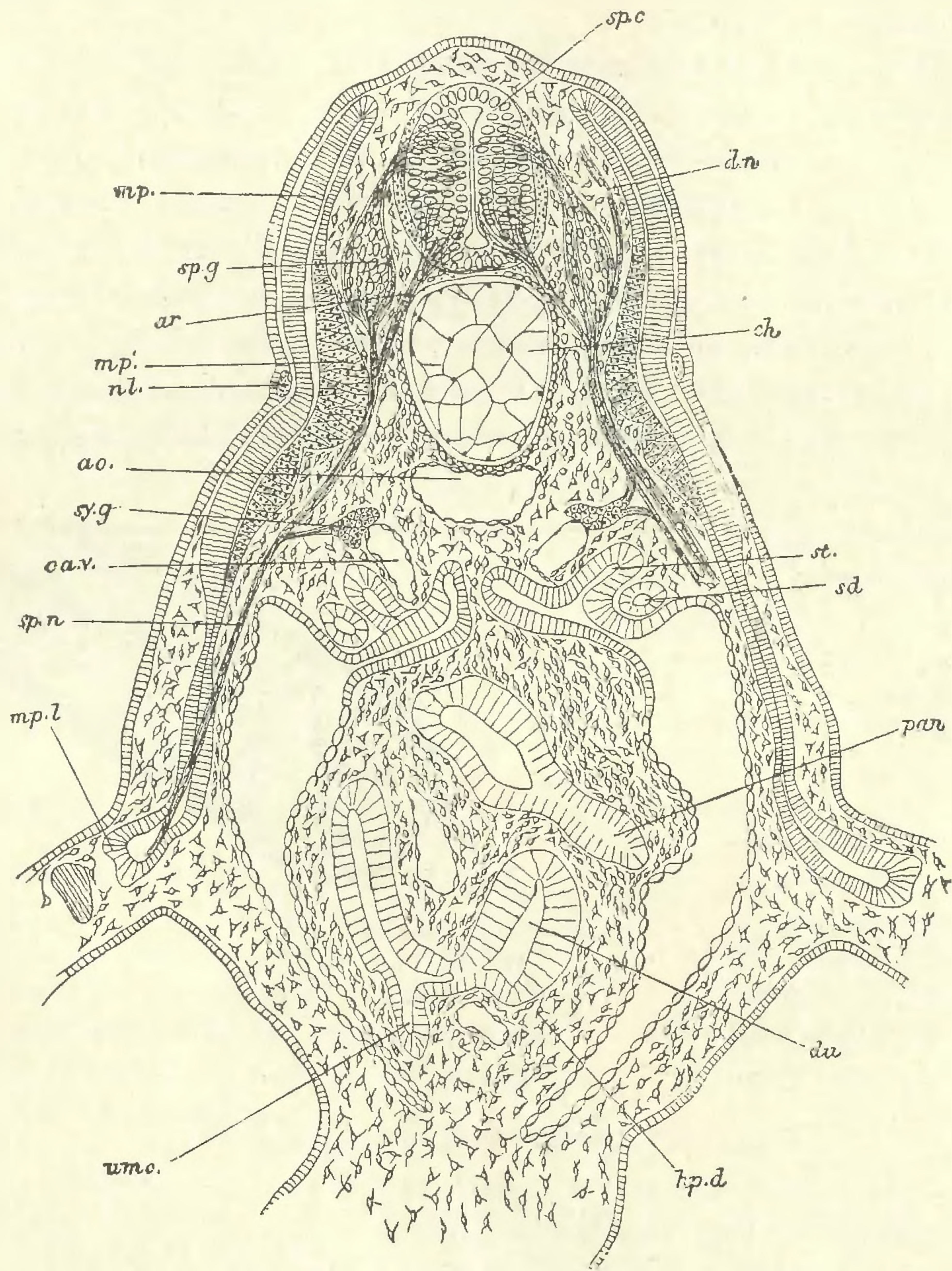


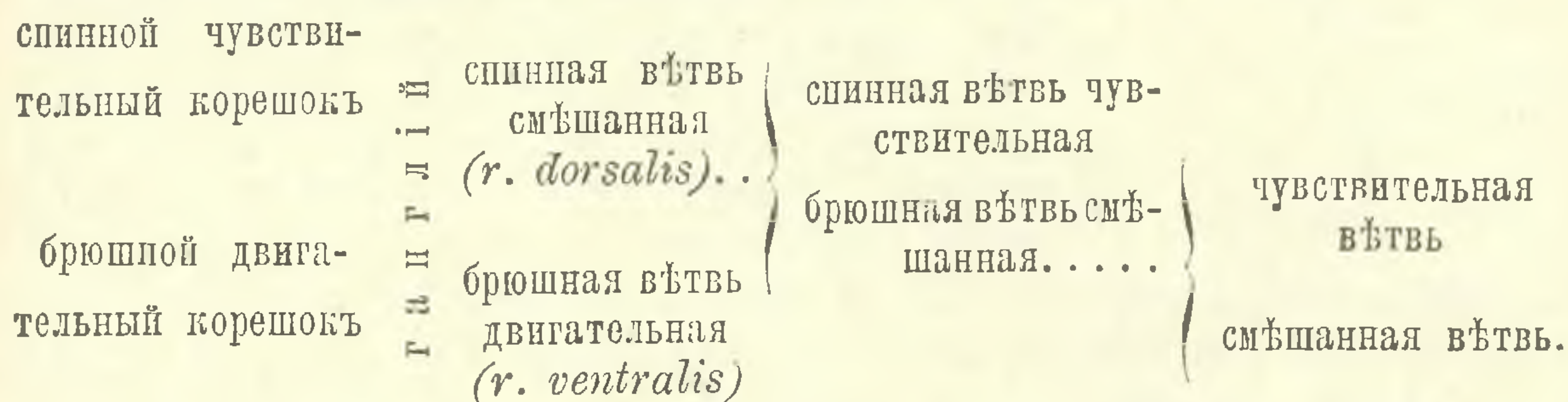
Рис. 301. Поперечный разрѣзъ черезъ зародышъ акулы (*Scyllium m*) въ передней части туловища. *ao* — аорта; *ca.v.* — кардинальная вена; *ch* — спинная струна; *du* — средняя кишка, отдѣлая вмѣстѣ съ зачаткомъ печени (*hp.d*) и панкреатической железы (*pan*) клетками висцерального листка мезодермы; *tr* — наружная стѣнка мѣтома; *tr'* — мышечная пластинка; *tr.l* — участокъ послѣдней, на счетъ котораго развиваются мускульныя почки конечностей; *nl* — боковая вѣтвь блуждающаго нерва; *sc* — нефридіальная воронка; *sd* — нефридіальный каналецъ; *sps* — спинной мозгъ; *sp.g* — гангліи спинного корешка; *sp.n* — спинномозговой нервъ; *sy.g* — симпатическій гангліи; *итс.* — мѣсто отхожденія отъ кишки стебелька, соединяющаго кишечникъ съ желточнымъ пузыремъ. Изъ Гертвига по Бальфуру.

(въ томъ числѣ у *Muxinidae*) двигательные нервы соединяются каждый съ соотвѣтствующимъ чувствительнымъ. Такимъ образомъ, въ каждой метамерѣ амфибій (Braus, 1905), повидимому, должна быть отринута (Harrison, 1907; Ramon y Cajal, 1907).

имѣется одна пара нервовъ, но каждый изъ нихъ образуется спиннымъ, несущимъ ганглий, чувствительнымъ корешкомъ и брюшнымъ—двигательнымъ. Впрочемъ, какъ у безчерепныхъ, такъ и у всѣхъ позвоночныхъ спинной корешокъ не есть исключительно чувствующій: къ нему присоединяются двигательныя волокна.

Вскорѣ по соединеніи нервъ разбивается на двѣ вѣтви: спинную (*ramus dorsalis*) — смѣшанную и брюшную (*ramus ventralis*) — двигательную. Самое соединеніе спинныхъ и брюшныхъ корешковъ происходитъ вслѣдствіе того, что отъ брюшного корешка отходитъ вѣтвь, присоединяющаяся къ спинной вѣтви, а отъ ганглія отходитъ вѣтвь, присоединяющаяся къ брюшной (рис. 299). Спинная вѣтвь въ свою очередь снова дѣлится на двѣ: спинную—чувствительную и брюшную—смѣшанную, причемъ чувствительная оканчивается въ покровахъ, тогда какъ смѣшанная тоже частью оканчивается въ покровахъ, а частью даетъ нервы къ мускулатурѣ, но мускулатурѣ, развивающейся изъ боковыхъ пластинокъ, т.-е. висцеральной. Брюшная чисто двигательная вѣтвь иннервируетъ мускулатуру, развивающуюся изъ сомитовъ, т.-е. паріетальную.

Эти отношенія могутъ быть изображены слѣдующимъ образомъ:



Симпатическіе ганглии отдѣляются отъ спинномозговыхъ и, спускаясь внизъ, ложатся метамерно подъ позвоночникомъ, не теряя связи съ спинномозговой периферической системой (рис. 301).

Нервы, идущіе къ конечностямъ, отходятъ не непосредственно отъ спинного мозга, а отъ сплетеній, образуемыхъ нѣсколькими нервами. Такихъ сплетеній (*plexus*) различаютъ нѣсколько. У *Amphibia* имѣется шейно-плечевое (*plexus cervicobrachialis*), которое у *Amniota* обособляется на шейное (*pl. cervicalis*) и плечевое (*pl. brachialis*). Отъ шейно-плечевого сплетенія у первыхъ и отъ плечевого—у вторыхъ и берутъ начало нервы мускуловъ передней пары конечностей (*nervi thoracici superiores et inferiores* и *n. brachiales superiores et inferiores*). Затѣмъ различаютъ сплетеніе поясничное (*pl. lumbalis*) и крестцовое (*pl. sacralis*), отъ которыхъ берутъ начало нервы задней пары конечности (*nervi obturatorii, femorales* и *ischiadici*), а равно и нервы мускулатуры клоаки.

У рыбъ, у которыхъ сплетенія вообще еще не получили такого развитія, иногда они соединяются посредствомъ продольной вѣтви — собирающаго нерва, или коллектора (*n. collector*), съ рядомъ лежащихъ нервовъ (рис. 302), какъ спинномозговыхъ, такъ и черепныхъ (послѣднее, конечно, въ переднемъ спле-

olfactorius (рис. 303) ¹⁾. Обонятельный нервъ и зрительный, изъ коихъ первый отходить отъ обонятельныхъ лопастей, а второй на нижней поверхности на границѣ промежуточного и средняго мозга, причемъ нервъ правой и лѣвой сто-

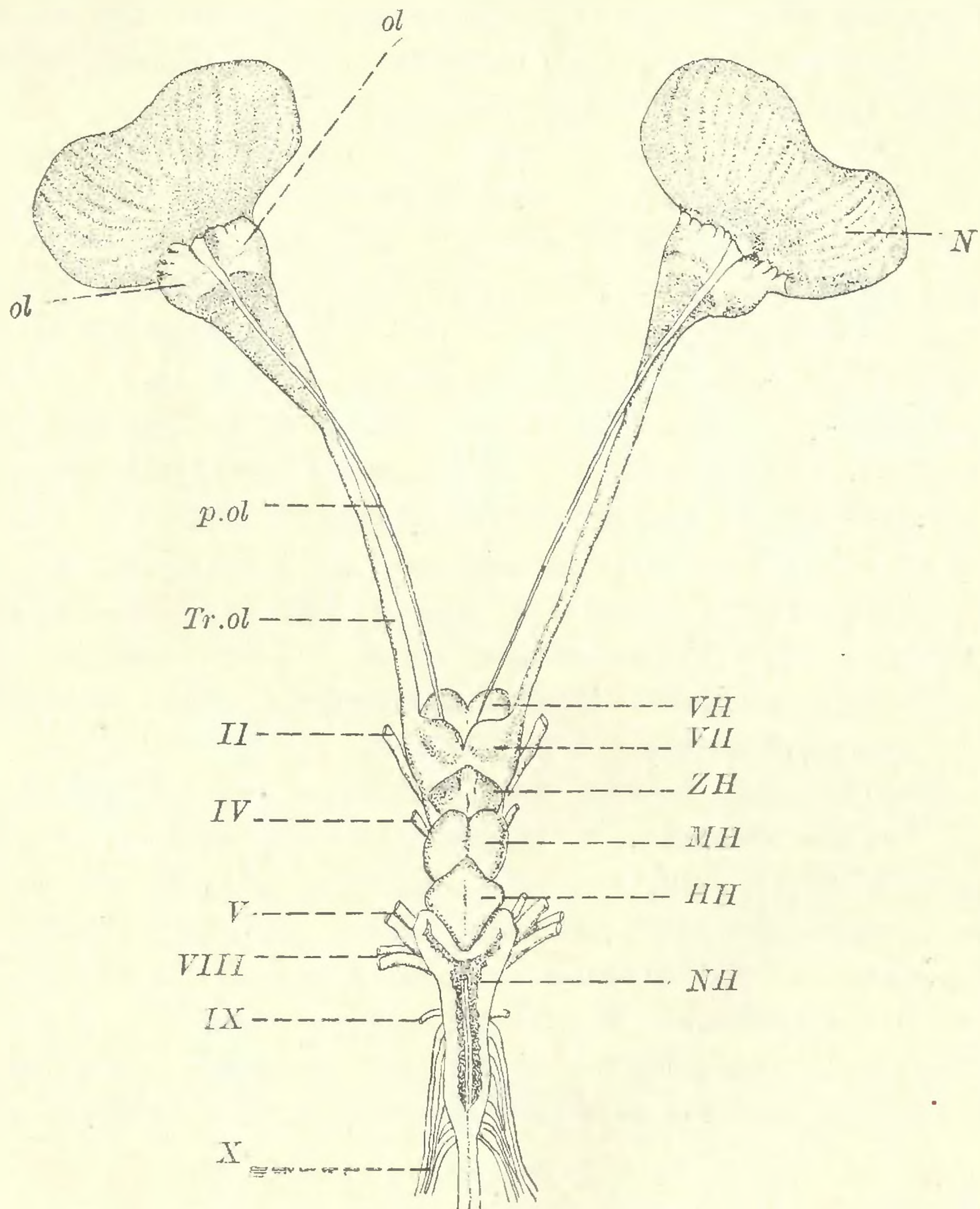


Рис. 303. Мозгъ акулы *Hexanchus griseus* со спинной стороны. *N* — обонятельный органъ; *ol* — *n. olfactorius*; *p.ol* — *n. praeolfactorius*; *Tr.ol.* — *tractus olfactorius*; *VH* — полушарія большого мозга; *ZH* — промежуточный мозгъ; *MH* — двухолміе; *HH* — мозжечекъ; *NH* — продолговатый мозгъ; *II* — *X* — соответствующія пары головныхъ нервовъ. По Лоси.

роны перекрещиваются своими основными частями, т.-е. образуютъ лежащую впереди гипофиза хиазму (*chiasma*) (рис. 297), должны разсматриваться какъ образованія совершенно своеобразныя. Ихъ развитіе совершенно непохоже на

¹⁾ У двудышащихъ рыбъ впервые была открыта отходящая на нижней поверхности передняго мозга пара нервовъ, снабженная гангліями и дающая вѣтви къ эпителию передней части обонятельныхъ мѣшковъ (Pincus, 1895; Сѣверцовъ, 1902). Сѣверцовъ называетъ ихъ предглазными (*praeoptici*), такъ какъ корни ихъ лежатъ впереди корней зрительныхъ нервовъ. Если принять во вниманіе, что передняя часть зародышевой нервной трубки является подо-

развитіе прочихъ нервовъ, какъ увидимъ ниже. Весьма вѣроятно, что эти нервы являются древнѣйшими, а прочіе представляютъ собой позднѣйшее приобрѣтеніе (Frorier, 1892). У ланцетника, кромѣ непарнаго обонятельнаго нерва, только еще двѣ переднія пары нервовъ, отходящихъ другъ противъ друга, а не отступа одинъ отъ другого, какъ прочіе, и лишенныхъ соотвѣтствующихъ двигательныхъ вѣтвей, можно приравнять головнымъ.

Что касается до прочихъ нервовъ, то, если они представляли нѣкогда собой спинномозговые нервы, мы можемъ поставить вопросъ, которые изъ нихъ соотвѣтствуютъ спиннымъ вѣтвямъ, которые—брюшнымъ. Вопросъ этотъ, однако, является одной изъ самыхъ запутанныхъ проблемъ сравнительной анатоміи.

Мы не можемъ руководиться исключительно фізіологическими указаніями, ибо большинство головныхъ нервовъ, а именно V, VII, IX и X, XI и XII, являются смѣшанной природы (Van-Wijhe, 1882) и только слуховой (VIII), подобно обонятельному (I) и зрительному (II), является чисто чувствительнымъ нервомъ. Изъ трехъ нервовъ, иннервирующихъ мускулатуру глаза, т.-е. III, IV и VI, только III является всегда двигательнымъ, а IV и VI у *Amniota* содержатъ примѣсь чувствительныхъ волоконъ, и лишь у *Amniota* оба они являются чисто двигательными. Отмѣтимъ, однако, что въ то время, какъ эти послѣднія три пары нервовъ снабжаютъ вѣтвями мускулатуру, которая развивается изъ сомитовъ, т.-е. паріетальную, и слѣд. сходны въ этомъ отношеніи съ брюшными вѣтвями спинномозговыхъ нервовъ, прочіе смѣшанные нервы отдаютъ свои двигательныя волокна мускуламъ, развивающимся изъ боковыхъ пластинокъ, т.-е. висцеральнымъ, и въ этомъ отношеніи сходны съ спинными вѣтвями спинномозговыхъ нервовъ. Изъ этого уже можно извлечь нѣкоторое указаніе. Другой критерій, а именно мѣсто отхожденія нервовъ, тоже является по отношенію къ головнымъ весьма условнымъ. III и IV пары берутъ начало отъ средняго мозга, а всѣ прочія—отъ продолговатаго, но всѣ головные нервы, вслѣдствіе сильнаго развитія нервнаго вещества на верхней поверхности мозга, сдвинуты ближе къ

гнутой и, вѣроятно, соотвѣтствуетъ вершинѣ воронки, то эти нервы являются въ сущности лежащими впереди обонятельныхъ и занимали-бы это положеніе, если-бы мы разогнули нервную трубку. Поэтому я ихъ называю предобонятельными (*n. praeolfactorii*). Съ этимъ наименованіемъ согласуется и вышеуказанное положеніе ихъ периферическихъ окончаній. Этотъ нервъ существуетъ и у ганонидныхъ рыбъ (у *Amia* и *Lepidosteus*; Allis, 1898, и Brooker, 1898), а равно у селахий (Locy, 1898 и 1905), у которыхъ онъ описывается подъ именемъ *nervus terminalis*, ибо онъ беретъ начало отъ *lamina terminalis*, и бываетъ снабженъ 1 или 2-мя гангліями.

Возможна гомологія этого нерва съ особымъ нервомъ, описаннымъ у амфибій (Herrick, 1909; Snessarew, 1910) и *Amniota* (De-Vriese, 1905) подъ именемъ *n. vomero-nasalis*. Затѣмъ, въ области средняго мозга, описываются добавочные нервы. Такъ у круглоротыхъ впереди тройничнаго нерва имѣется небольшая вѣтвь (*n. thalamicus* Купфера или *n. mesencephalicus* Третьякова), найденная и у зародыша селахий (Platt, 1891), а у амфибій описывается вѣточка около блокового нерва (Snessarew, 1910), но поскольку эти вѣтви могутъ имѣть значеніе самостоятельныхъ нервовъ—неясно.

нижней его поверхности. Однако III, VI и XII пары берут начало не на боковой, а на нижней поверхности мозга, а IV, хотя и берет начало на боковой поверхности задней части среднего мозга, но получает свои волокна отъ клѣтокъ, лежащихъ ближе къ брюшной сторонѣ ¹⁾. Прочіе нервы берут начало на боковой сторонѣ среднего и продолговатаго мозга. Такимъ образомъ и съ этой точки зрѣнія III, IV и VI нервы сходны съ двигательными вѣтвями спинномозговыхъ нервовъ. Присутствіе ганглія при корнѣ нерва тоже является критеріемъ, требующимъ осторожности. Правда, на V парѣ имѣется два ганглія — полулунный или Гассеровъ (*g. semilunare s. Gasseri*) и рѣсничный (*g. ciliare*), на VII — *g. geniculi*, на IX — *g. petrosum*, на X — *g. jugulare*, но присутствіе ганглія еще не есть доказательство чувствительной природы нерва, ибо ганглія можетъ принадлежать къ числу симпатическихъ и стоять въ связи даже съ вѣтвью чисто двигательнаго характера. Нѣкоторое указаніе относительно природы головныхъ нервовъ можно извлечь изъ сходства вѣтвленія тѣхъ нервовъ, которые отходятъ отъ боковой поверхности продолговатаго мозга съ вѣтвленіемъ спинныхъ вѣтвей спинномозговыхъ нервовъ.

Конечно, не каждый нервъ сохраняетъ первоначальную типичную форму вѣтвленія, ибо многія вѣтви могутъ утериваться и взамѣнъ ихъ могутъ возникнуть новыя вѣтви, но, если имѣть въ виду наиболѣе полно представленную форму вѣтвленія головныхъ нервовъ, то сходство ея съ таковой спинныхъ вѣтвей

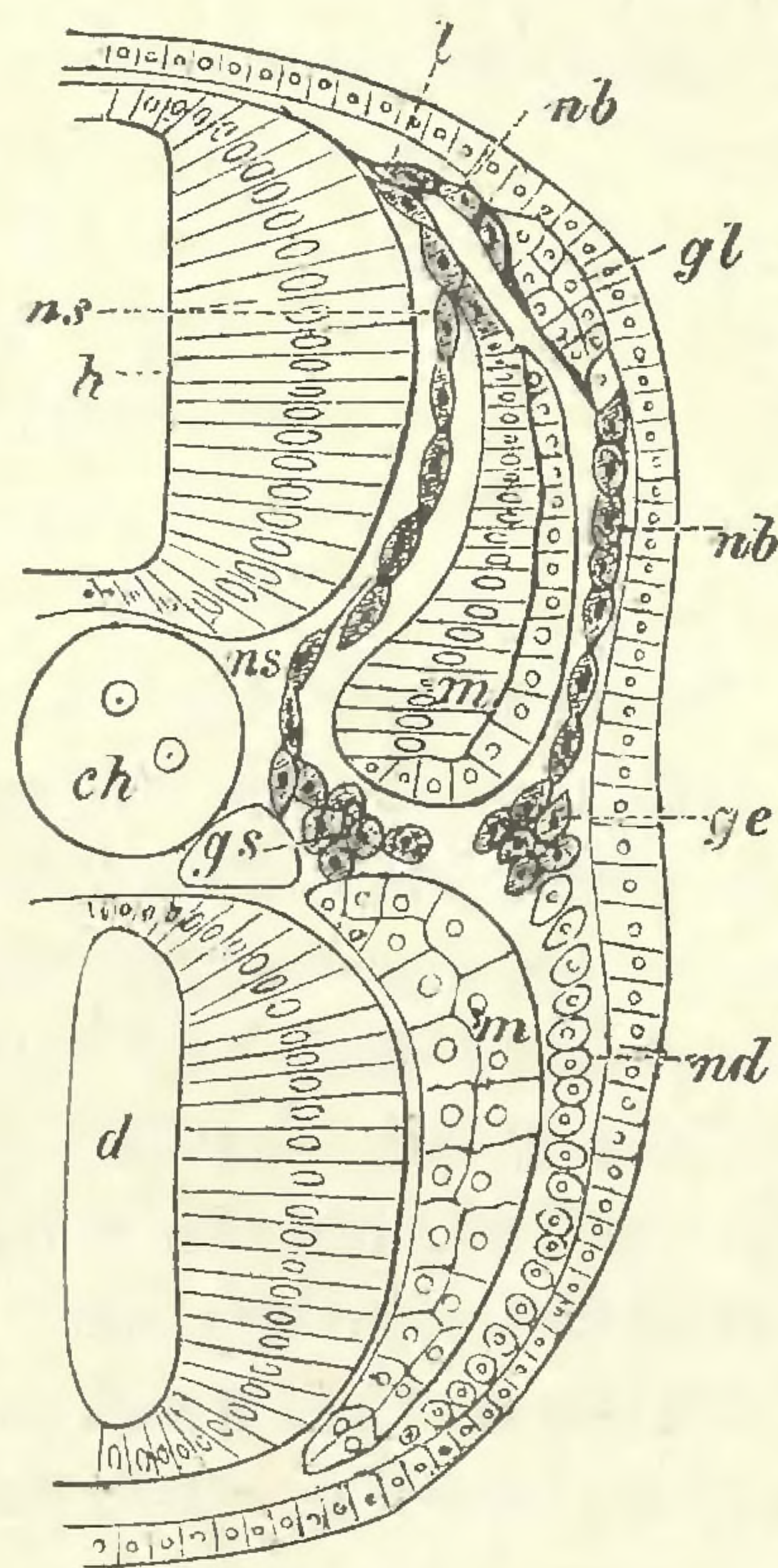
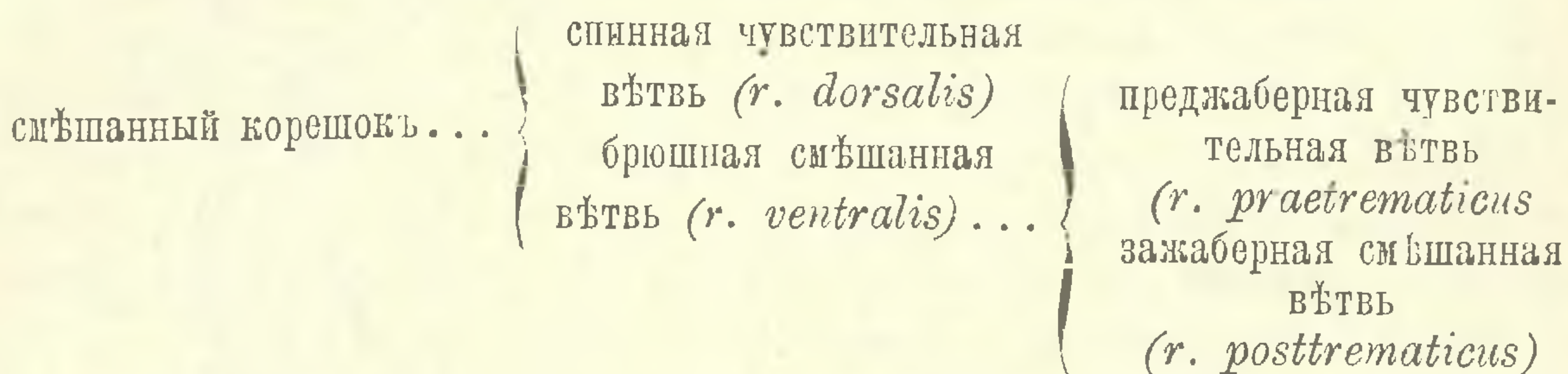


Рис. 304. Развитие головныхъ гангліевъ у *Amphioxes* въ поперечномъ разрѣзѣ. *Ch* — хорда; *d* — кишечникъ; *ge* — эпибранхіальная плакода; *gl* — латеральная плакода; *gs* — симпатическій ганглія; *h* — продолговатый мозгъ; *l* — общій корешокъ; *m* и *m'* — мѣотомъ и боковая пластинка мезодермы; *nb* — наружная (бранхіальная) вѣтвь; *nd* — продолженіе наружной вѣтви (подкожная вѣтвь); *ns* — внутренняя (спинальная) вѣтвь. По Купферу.

¹⁾ Вообще, при рѣшеніи вопроса о принадлежности нерва къ тому или другому сегменту, надо обращать вниманіе не на мѣсто его отхожденія съ поверхности мозга, а на то, гдѣ лежатъ въ мозгу группы клѣтокъ, дающихъ ему начало, или ихъ ядра. Двигательные нервы берутъ начало отъ группъ клѣтокъ, или т. наз. моторныхъ ядеръ, залегающихъ метамерно на брюшной сторонѣ спинного или головного мозга. Несомнѣнно, что этотъ путь, который намѣтили въ своихъ работахъ Johnston (1905), а затѣмъ Бѣлоголовый (1908), Третьяковъ (1910) и др., можетъ привести къ болѣе точному рѣшенію вопроса о метамеріи головныхъ нервовъ, хотя и здѣсь должна быть соблюдаема осторожность, такъ какъ возможна позднѣйшая дифференцировка и вторичное смѣщеніе ядеръ.

спинномозговыхъ нервовъ выступаетъ съ полной ясностью. Вѣтвление это въ головныхъ нервахъ низшихъ позвоночныхъ совершается такимъ образомъ, что нервъ дѣлится на двѣ вѣтви: спинную (*r. dorsalis*)—чувствительную и брюшную (*r. ventralis*)—смѣшанную. Эта послѣдняя дѣлится снова на двѣ части: одну—идущую впереди соотвѣтствующей жаберной щели, или преджаберную вѣтвь (*r. praetrematicus*), тоже чувствительную, и другую—идущую позади жаберной щели, или зажаберную (*r. posttrematicus*), смѣшанную (рис. 305).

Отношенія эти могутъ быть изображены слѣдующимъ образомъ:



Сходство этой схемы съ приведенной выше для спинныхъ вѣтвей спинномозговыхъ нервовъ (стр. 279) бросается въ глаза само собой. Интересно, что эта же схема, даже еще съ большей детальностью, одинаково примѣняется и къ вѣтвлению спинныхъ вѣтвей ланцетника, изслѣдованіе коего и дало поводъ къ ея установленію (Hatschek, 1892; Fürbringer, 1896).

Окончательное рѣшеніе разбираемаго вопроса намъ можетъ дать только исторія развитія, причемъ только она можетъ выяснитъ намъ, какіе нервы какой метамерѣ соотвѣтствуютъ.

Развитіе тѣхъ головныхъ нервовъ, которые мы можемъ на основаніи вышеизложеннаго приравнять спиннымъ вѣтвямъ, дѣйствительно, является инымъ, чѣмъ развитіе иннервирующихъ мускулатуру глаза нервовъ, которые мы можемъ приравнять брюшнымъ вѣтвямъ. Эти послѣдніе (III, IV и VI) возникаютъ, какъ выросты головного мозга, тогда какъ при закладкѣ прочихъ нервовъ (V, VII, VIII, IX и X) наблюдается образованіе такой же гангліозной пластинки, какъ и при закладкѣ спинномозговыхъ гангліевъ (стр. 277). Головная и туловищная гангліозныя пластинки не переходятъ одна въ другую, а представляютъ собой самостоятельныя образованія. Генетически, однако, обѣ эти пластинки произошли, вѣроятно, обособленіемъ одной и той же пластинки. Эти пластинки даютъ начало головнымъ гангліямъ этихъ нервовъ тамъ, гдѣ они есть, а также и вышеперечисленнымъ нервамъ. Есть указанія, что отдѣльныя клѣтки эктодермы такъ-же, какъ и въ туловищѣ, могутъ входить въ составъ головныхъ гангліевъ (Гороновичъ, 1893). Но, кромѣ этого участія въ видѣ присоединенія отдѣльныхъ клѣтокъ къ зачатку ганглія, эктодерма въ головѣ принимаетъ участіе въ ихъ образованіи и другимъ, гораздо болѣе существеннымъ образомъ. На головѣ, а равно и въ туловищѣ, образуется съ каждой стороны два ряда эктодермическихъ метамерно расположенныхъ утолщеній, или плакодъ (Kupffer, 1890—95). Верхній рядъ называется боковымъ или латеральнымъ. Зачатки обонятельнаго органа, а также и слухового, появляющіеся первоначально тоже въ видѣ угол-

щенія эктодермы, принадлежатъ этому ряду. Второй рядъ называется наджабернымъ или эпибранхіальнымъ, ибо его утолщенія приходятся какъ разъ надъ жаберными щелями. Хрусталикъ глаза, появляющійся тоже въ видѣ утолщенія эктодермы, представляетъ собой передній членъ этого ряда. Можно думать, что эти утолщенія представляютъ собой не что иное, какъ провизорные органы чувствъ, подобныя органамъ такъ называемой боковой линіи (см. главу VIII). По аналогіи съ тѣмъ, что наблюдается при развитіи нервной системы у позвоночныхъ, эти провизорные органы чувствъ и у позвоночныхъ принимаютъ участіе въ образованіи нервной системы, отдѣляя отъ себя элементы, присоединяющіеся къ вышеописанному гангліозному зачатку. Первоначальный зачатокъ корешка и ганглія, обособившійся изъ гангліозной пластинки, дѣлится на двѣ части: одна спускается между сомитомъ и нервной трубкой и даетъ начало симпатическому ганглію, а другая идетъ между сомитомъ и эктодермой и подходитъ къ плакодѣ латеральнаго ряда, а затѣмъ растетъ далѣе и подходитъ къ плакодѣ эпибранхіальнаго ряда той же метамеры, принимая отъ нихъ составные элементы (рис. 304). Не надо думать, что каждый ганглія образуется въ головѣ изъ всѣхъ этихъ трехъ зачатковъ. Такъ, напр., у круглоротыхъ оба ганглія тройничнаго нерва (V) (стр. 283) не имѣютъ имъ соответствующихъ эпибранхіальныхъ плакодъ, а ганглія языкоглоточнаго нерва (IX) не имѣетъ латеральной плакоды. Но за то къ ганглію блуждающаго нерва (X) примыкаетъ латеральная плакода языкоглоточнаго (IX) и рядъ латеральныхъ и эпибранхіальныхъ плакодъ, залагающихся въ туловищѣ. Типичную форму развитія представляетъ и лицевой нервъ (VII), залагающійся вмѣстѣ съ слуховымъ (VIII). Онъ имѣетъ у круглоротыхъ и латеральную плакodu, представленную зачаткомъ слухового органа, и эпибранхіальную (Кольцовъ, 1901).

Такимъ образомъ изъ только что сказаннаго явствуетъ, что нервы двухъ отдѣльныхъ паръ могутъ залагаться вмѣстѣ. Слуховой и лицевой нервы принадлежатъ къ числу такихъ нервовъ и должны быть разсматриваемы какъ одинъ нервъ. Дѣйствительно, оба эти нерва выходятъ общимъ корнемъ отъ мозга. Съ другой стороны, тройничный залагается у круглоротыхъ и селакій въ видѣ двухъ зачатковъ, каждый съ своимъ гангліемъ, и соответствуетъ двумъ нервамъ, изъ коихъ одинъ (*trigeminus I*) представленъ его *ramus ophthalmicus profundus* съ *g. ciliare*, а другой (*trigeminus II*) прочей частью тройничнаго нерва съ *g. semilunare*. У *Crossopterygii*, а именно у *Polypterus*, между ганноидами, *r. ophthalmicus* является самостоятельнымъ и вполне обособленнымъ отъ прочей части тройничнаго нерва. Такимъ образомъ надо отличать *trigeminus I*, представленный этой вѣтвью, и *trigeminus II*, представленный всей прочей частью тройничнаго нерва. Что касается до блуждающаго нерва, то относительно него взгляды расходятся. Нѣкоторые считаютъ его нервомъ, соответствующимъ цѣлому ряду метамеръ, основываясь на томъ, что онъ иннервируетъ цѣлый рядъ жаберныхъ щелей (Гегенбауръ). Другіе считаютъ его соответствующимъ лишь двумъ метамернымъ нервамъ, но вступившимъ въ связь съ

цѣлымъ рядомъ жаберныхъ дугъ (Фанъ-Вай). Наконецъ, третьи считаютъ его соответствующимъ одной метамерѣ, но также вступившимъ въ связь съ близъ лежащимъ спинномозговымъ нервомъ и еще съ частями нервной системы, принадлежавшими нѣкогда кзади лежащимъ другимъ спинномозговымъ нервамъ (Гатчекъ). Этотъ послѣдній взглядъ подтверждается и вышеприведенными эмбриологическими данными. Первоначально одиночный зачатокъ блуждающаго нерва у круглоротыхъ вступаетъ въ связь съ цѣлымъ рядомъ эпибранхіальныхъ плакодъ, которыя соответствуютъ уже туловищнымъ метамерамъ и отъ которыхъ берутъ

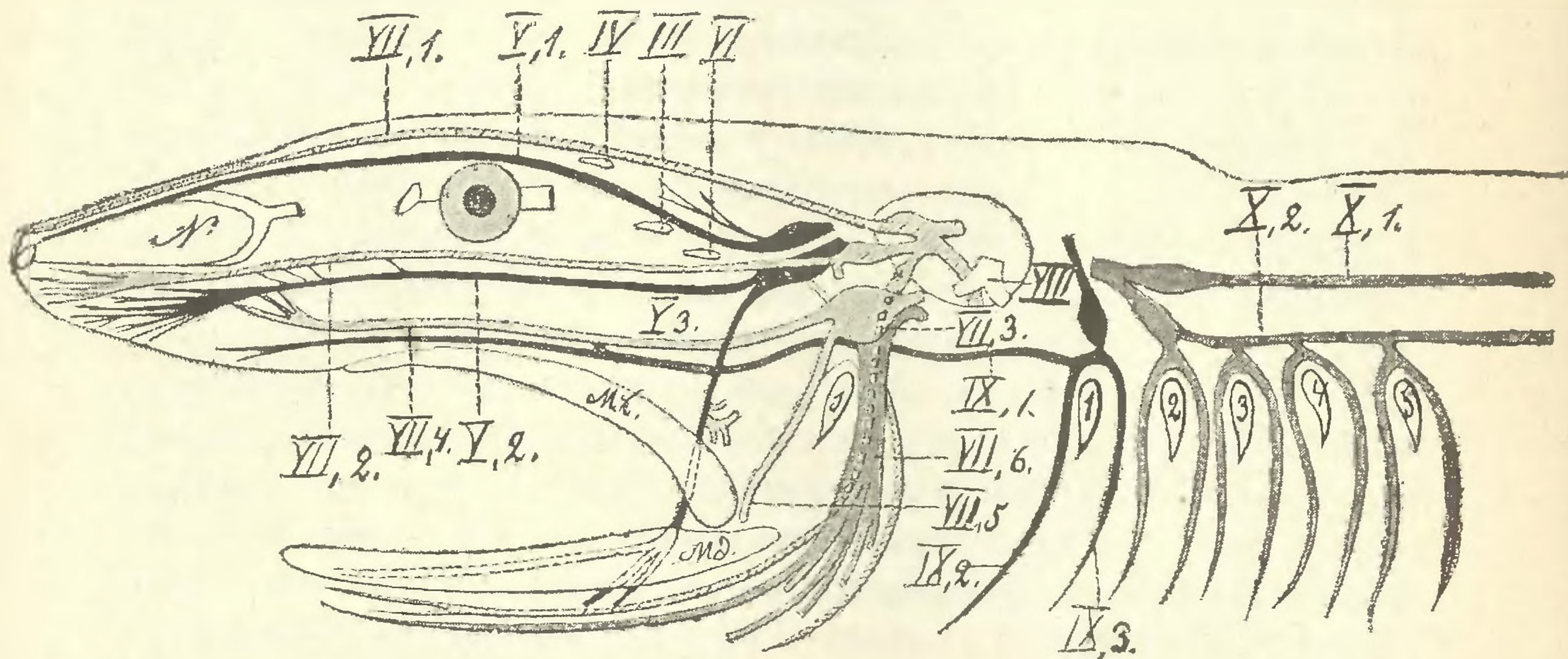


Рис. 305. Схема расположенія головныхъ нервовъ у водныхъ позвоночныхъ. *N*—обонятельный мѣшокъ съ *n. olfactorius*; *O*—глазъ съ *n. opticus*. *Mx*—верхняя челюсть; *Md*—нижняя челюсть; *S*—брызгальце; 1—5 — жаберныя щели; *III*—*oculomotorius*; *IV*—*trochlearis*; *V, 1*—*ramus ophthalmicus profundus n. trigemini* со своимъ ганглиемъ (*g. ciliare*) и мелкими вѣтвями при основаніи (*ramus superficialis*); *V, 2*—*r. maxillaris n. trigemini*; *V, 3*—*r. mandibularis n. trigemini* (со своимъ ганглиемъ—*g. Gasseri s. semilunare*); *VI*—*n. abducens*; *VII*—*n. facialis*, причемъ его чувствующія вѣтви, иннервирующія органы боковой линіи, косозаштрихованы; *VII, 1*—*r. ophthalmicus superficialis n. facialis*; *VII, 2*—*r. buccalis n. facialis*, *VII, 3*—*r. mandibularis externus n. facialis* съ ея передней и задней вѣтвями (каждая изъ этихъ вѣтвей со своимъ ганглиемъ); *VII, 4*—*r. palatinus n. facialis* и *VII, 5*—*chorda tympani*, тоже чувствующія вѣтви *n. facialis* со своимъ ганглиемъ (*g. geniculi*); *VII, 6*—двигательная *r. hyomandibularis n. facialis*; *VIII*—*n. acusticus*; *IX, 1*—*n. glossopharyngeus* съ его ганглиемъ; *IX, 1*—*r. palatinus n. glossopharyngei*; *IX, 2*—его *r. praetrematicus*; *IX, 3*—его *r. posttrematicus*; *X*—*n. vagus* съ его гангліями; *X, 1*—*ramus lateralis n. vagi*; *X, 2*—его *r. branchio-intestinalis*. По Видерстейму (частью измѣнено).

начало нервы, иннервирующіе жаберныя щели, первоначально получавшія, вѣроятно, нервы отъ спинномозговыхъ нервовъ. У круглоротыхъ эта связь иннервирующей жаберный аппаратъ вѣтви блуждающаго нерва съ передними спинномозговыми корешками сохраняется въ теченіи всей жизни. Съ этой точки зрѣнія блуждающій нервъ играетъ роль коллектора (стр. 279) для ряда за нимъ лежащихъ вѣтвей.

Что касается до подъязычнаго нерва (XII), то онъ у *Amphibia* представленъ передними спинномозговыми корешками, перемѣстившимися у многихъ внутрь черепа, но нерѣдко оставляющими его все еще черезъ затылочное отверстіе, а у *Amniota* этотъ нервъ является настоящимъ черепнымъ нервомъ, соответствующимъ по крайней мѣрѣ тремъ спинномозговымъ, причемъ его спинные корешки могутъ атрофироваться, почему онъ и является брюшнымъ нервомъ (стр. 283). Эта же тенденція къ исчезновенію спинныхъ корешковъ у млекопитающихъ свойственна и непосредственно за нимъ лежащимъ нервамъ, а именно первому шейному и второму. Добавочный нервъ (XI) является лишь обособившеюся частью блуждающаго нерва и появляется, какъ вполне самостоятельный нервъ, строго говоря, только у млекопитающихъ.

Впрочемъ, вопросъ о значеніи подъязычнаго нерва не такъ простъ. У акулъ и скатовъ позади блуждающаго нерва имѣется группа нервовъ, получившая названіе затылочной или окципитальной, а у *Holocephali*, ганойдовъ и двудышащихъ позади этой группы имѣется еще группа нервовъ—затылочно-спинномозговая или окципитоспинальная. У костистыхъ рыбъ первая группа редуцируется, а вторая остается. У амфибій обѣ группы, повидимому, редуцированы, что стоитъ въ связи съ редукціей у нихъ затылочной части черепа вообще (стр. 100). Но эти нервы носятъ характеръ постоянныхъ спинномозговыхъ нервовъ, концы корни помѣстились внутри черепа. У *Amniota* позади блуждающаго нерва лежитъ уже постоянный головной нервъ—подъязычный. Одни принимаютъ, что этотъ нервъ соответствуетъ переднимъ корешкамъ затылочной группы рыбъ, а по другимъ эта группа у *Amniota* подверглась редукціи, и на смѣну ей явился подъязычный нервъ, образованный корешками болѣе кзади лежащихъ метамеръ. Съ этой точки зрѣнія затылочная группа нервовъ рыбъ не соответствуетъ подъязычному нерву *Amniota*, какъ принадлежало бы другимъ метамерамъ (Fürbringer, 1896).

На основаніи сказаннаго и предполая, что вышеупомянутый *praeolfactorius* (стр. 281), вѣроятно, представляетъ собой спинную вѣтвь, соответствующую первой метамерѣ, мы можемъ расположить головные нервы слѣдующимъ образомъ ¹⁾.

¹⁾ Въ означенную схему не включены ни обонятельный (I), ни зрительный (II) нервы, какъ стоящіе особнякомъ по своему развитію, а равно и нервы непарныхъ глазъ, но однако возможно, какъ мы увидимъ ниже (см. главу VIII), что развитіе двухъ первыхъ нервовъ, въ особенности обонятельнаго, будетъ сведено къ общему типу. Затѣмъ, означенная схема предполагаетъ въ головѣ расположеніе нервовъ сходнымъ съ таковыми въ туловищѣ. Однако, Гисомъ было высказано предположеніе, что двигательные нервы въ головѣ надо располагать въ два ряда: боковой, къ которому принадлежатъ двигательная часть смѣшанныхъ нервовъ, и брюшной, къ которому принадлежатъ часто-двигательные нервы, какъ двигающіе глазомъ нервы. Но этому противорѣчитъ, вышеприведенная аналогія въ вѣтвленіи смѣшанныхъ головныхъ нервъ въ со спинными вѣтвями типичныхъ спинномозговыхъ. Нѣкоторые изслѣдователи полагаютъ, что *trigeminus* соответствуетъ не двумъ, какъ мы принимаемъ, а большому числу метамеръ, можетъ быть четыремъ (Бѣлоголовый, 1910). Другіе допускаютъ, что вышеупомянутый *n. mesencephalicus* представляетъ самостоятельный нервъ, соответствующій метамерѣ, лежащей впереди метамеръ тройничнаго нерва (Третьяковъ, 1910). Далѣе, нѣкоторые изслѣдователи (Hofmann, 1889, у ящерицы; Dohrn, 1890—91, и Frogier, 1891, у салахій) описываютъ на зачаткѣ блокового нерва клѣточный зачатокъ, напоминающій ганглію (по Дорну, даже два такихъ ганглія), но едва-ли это даетъ возможность относить этотъ нервъ къ спинному ряду, тѣмъ болѣе, что другіе изслѣдователи (Neal, 1896; Бѣлоголовый, 1908) доказы-

Метамеры.	Спиналы вѣтви.	Брюшныя вѣтви.
I	O. praefactorius	нѣтъ.
II	V. trigeminus I	III. oculomotorius
III	V. trigeminus II	IV. trochlearis
IV	VII+VIII. acustico-facialis	VI. abducens
V	IX. glossopharyngeus	нѣтъ.
VI	X. vagus	нѣтъ.
VII	X. vagus	spinalis I
VIII	XII. hypoglossus s. spinalis II	
IX	XII. hypoglossus s. spinalis III	
X	XII. hypoglossus s. spinalis IV	

Переходимъ къ частному описанію отдѣльныхъ нервовъ (рис. 130, 305, 307).

I. Обонятельный нервъ (*n. olfactorius*), берущій начало отъ обонятельныхъ лопастей, является чисто чувствительнымъ нервомъ и у низшихъ рыбъ въ сущности представляетъ собой пучекъ, притомъ иногда двойной (у *Selachii* и *Dipnoi*), обонятельныхъ волоконъ (*fila olfactoria*), оканчивающихся въ органѣ обонянія. По отношенію къ вышестоящимъ формамъ можно говорить уже о настоящемъ обонятельномъ нервѣ, который тоже въ свою очередь можетъ разбиваться на два пучка (у *Gymnophiona* и нѣкоторыхъ рептилій) или даже на большее число пучковъ. У большинства млекопитающихъ онъ разбивается еще въ черепѣ на отдѣльныя волокна, которыя выходятъ изъ черепа черезъ массу мелкихъ отверстій (*lamina cribrosa* рѣшетчатой кости). Въ другихъ случаяхъ онъ выходитъ изъ черепа черезъ одно отверстіе, какъ это имѣетъ мѣсто у высшихъ рыбъ, амфибій, рептилій, птицъ (кромѣ *Arterux* и *Dinornis*) и у одного утконоса изъ всѣхъ млекопитающихъ. Нервъ этотъ является парнымъ даже у формъ, имѣющихъ непарную обонятельную ямку (*Monocephalus*, *Cyclostomii*), и возникаетъ, въ отличіе отъ прочихъ нервовъ, разрастаніемъ клѣтокъ обонятельныхъ ямокъ зародыша, причемъ возникающія такимъ образомъ волокна врастаютъ въ обонятельную лопасть.

II. Зрительный нервъ (*n. opticus*) беретъ начало на нижней поверхности промежуточного мозга и образуетъ съ нервомъ противоположной стороны перекрестъ, или хіазму, лежащую впереди гипофиза. Часть зрительнаго пути до перекреста носитъ названіе *tractus opticus*, а по выходѣ изъ хіазмы — *nervus opticus* (рис. 306). У круглоротыхъ, селахий, ганноидовъ и двудышащихъ рыбъ—

ваютъ полное сходство въ развитіи этого нерва съ прочими двигательными нервами. Дорнъ, принимая двурядное расположеніе двигательныхъ нервовъ въ головѣ, относитъ его къ боковому двигательному ряду Гиса. Наконецъ, есть указанія, что у птицъ *n. abducens* залагается въ видѣ нѣсколькихъ корешковъ, и возможно, что онъ соотвѣтствуетъ не одной, а большому числу метамеръ (Бѣлоголовый, 1908). Во всякомъ случаѣ, принадлежность отводящаго нерва къ той же метамерѣ, къ которой относится и *acustico-facialis*, подтверждается и тѣмъ обстоятельствомъ, что во время развитія оба эти нерва у *Gymnophiona* временно приходятъ въ соприкосновеніе (Marcus, 1910).

хиазма вѣдрена въ толщу мозга и извнѣ незамѣтна. У костистыхъ рыбъ оба нерва образуютъ простой перекрестъ, налегая другъ на друга, но у нѣкоторыхъ, а именно у сельдевыхъ (*Clupeidae*), одинъ нервъ пронизываетъ другой, а у прочихъ позвоночныхъ каждый нервъ при этомъ распадается на отдѣльные пучки.

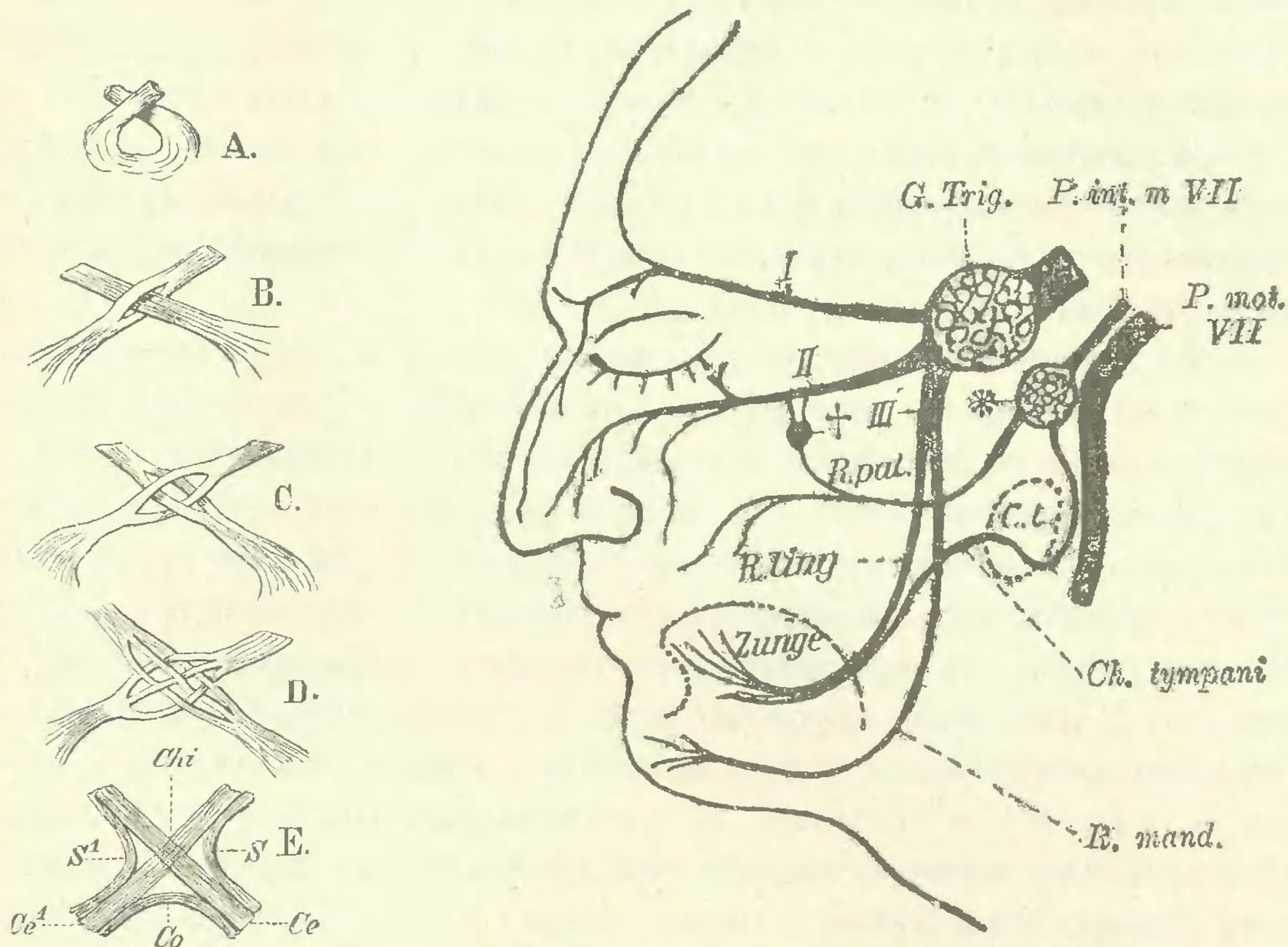


Рис. 306. Хиазма зрительныхъ нервовъ. *A*—у большей части рыбъ; *B*—у сельдевыхъ; *C* и *D*—у ящерицъ; *E*—у высшихъ млекопитающихъ. *Chi*—хиазма центрально расположенныхъ пучковъ *Ce* и *Ce'*; *S*, *S'*—боковые пучки; *Co*—коммиссура. По Видерсгейму.

Рис. 307. Схема расположенія чувствующихъ вѣтвей тройничнаго (*V*) и лицевого (*VII*) нервовъ. *I*, *II*, *III*—три вѣтви тройничнаго нерва; *g. Trig.*—Гассеровъ ганглий; †—*g. sphenopalatinum* въ области *II* вѣтви тройничнаго нерва; *—*g. geniculi*; *P. int. m. VII*—чувствующая часть лицевого нерва, *P. mot. VII*—двигательная часть его; *C. t.*—полость среднего уха (*cavum tympani*), черезъ которую проходитъ барабанная струна (*ch. tympani*); *R. mand.*—*ramus mandibularis*; *R. ling*—*r. lingualis*; *R. pal*—*r. palatinus*; *Zunge*—языкъ. По Диксону изъ Видерсгейма.

У млекопитающихъ въ образованіи хиазмы принимаютъ участіе не всѣ волокна *tractus opticus*, и часть волоконъ переходитъ при этомъ непосредственно въ нервъ своей стороны. Развивается зрительный нервъ изъ ножки первичнаго глазного пузыря, отдѣляющагося отъ передняго зародышеваго пузыря головного мозга (стр. 243). Дистальная часть пузыря образуетъ перципирующую часть глаза—сѣтчатку, или ретину (*retina*), и волокна зрительнаго нерва растутъ отъ клѣтокъ послѣдней центростремительно по ножкѣ пузыря къ мозгу, а именно къ зрительнымъ буграмъ его (*thalami optici*), хотя въ зрительномъ нервѣ имѣется

нѣкоторая примѣсь волоконъ и центробѣжныхъ, т.-е. растущихъ отъ мозга къ глазу.

III. Глазодвигательный нервъ (*n. oculomotorius*), берущій начало со дна средняго мозга, даетъ вѣтви къ мускуламъ глаза (*m. recti: superior, inferior, internus* и *obliquus inferior*). Часть его волоконъ, которыя у млекопитающихъ проходятъ черезъ рѣсничный ганглий (*g. ciliare*), идетъ еще къ рѣсничному мускулу (*m. ciliaris*) и мускуламъ радужины глаза (стр. 319).

IV. Блоковый нервъ (*n. trochlearis*) беретъ начало на боковой поверхности задней части средняго мозга и даетъ вѣтви къ главному мускулу (*m. obliquus superior*), коего сухожилие проходитъ у млекопитающихъ черезъ блокъ изъ волокнистаго хряща (стр. 335).

V. Тройничный нервъ (*n. trigeminus*) (рис. 305, 307) беретъ начало отъ боковой поверхности передней части продолговатаго мозга. У рыбъ онъ проходитъ черезъ одно или черезъ два или даже черезъ три отдѣльныхъ отверстія и снабженъ мощнымъ Гассеровымъ ганглиемъ (*g. semilunare s. Gasseri*). Нервъ этотъ получилъ названіе вслѣдствіе раздѣленія его на три вѣтви: глазничную (*ramus ophthalmicus*), максиллярную (*maxillaris*) и мандибулярную (*mandibularis*). Первая изъ этихъ вѣтвей, у большинства рыбъ снабженная еще вѣточкой—*r. ophthalmicus superficialis* и въ отличіе отъ нея называемая *r. ophthalmicus profundus*, можетъ имѣть при основаніи свой ганглий—рѣсничный (*g. ciliare*)¹⁾ и обособлена въ видѣ самостоятельнаго нерва у *Crossopterygii*. Она является чувствительной вѣтвью и даетъ нервы къ придаточнымъ органамъ глаза (вѣки, слезныя железы) и слизистой оболочкѣ носовой полости.

R. maxillaris тоже чувствительная вѣтвь даетъ и нервы къ тѣмъ же частямъ, какъ и *r. ophthalmicus*, а также къ слизистой оболочкѣ неба и къ покровамъ верхней лицевой части.

R. mandibularis смѣшанной природы, и ея двигательныя волокна у *Amphibia* отходятъ отъ мозга особымъ небольшимъ калибра корешкомъ. Она даетъ нервы къ жевательнымъ мускуламъ, нѣкоторымъ мускуламъ въ области ротовой полости, мускулу, натягивающему барабанную перепонку (*tensor tympani*), а ея чувствительная часть, пронизывающая нижнюю челюсть, иннервируетъ покровы ниже рта лежащей части лица и нижнечелюстные зубы. Вѣтви тройничнаго нерва стоятъ въ связи съ нѣсколькими симпатическими ганглиями и черезъ нихъ съ волокнами лицевого нерва. У нѣкоторыхъ рыбъ и хвостатыхъ амфибій рѣсничный ганглий сливается съ ганглиемъ лицевого нерва.

VI. Отводящій нервъ (*n. abducens*) беретъ начало со дна продолговатаго мозга и даетъ нервы къ глазнымъ мускуламъ (*m. rectus externus* и *retractor bulbi*), а также къ третьему вѣку, или мигательной перепонкѣ, у рептилій и птицъ. Нервы IV и VI имѣютъ у *Amphibia* примѣсь чувствующихъ

¹⁾ Повидимому подъ этимъ наименованіемъ у низшихъ и высшихъ позвоночныхъ разумеются образованія негомологичныя.

волоконъ, но вмѣстѣ съ III представлятъ, какъ сказано, типичные двигательные нервы, развивающіеся какъ отростки центральной системы.

VII и VIII. Лицевой нервъ (*n. facialis*) и слуховой (*n. acusticus*)— начинаются оба однимъ корешкомъ на боковой поверхности продолговатаго мозга, но имѣютъ особые ганглии (рис. 305). Слуховой нервъ представляетъ собой обособившуюся чувствительную вѣтвь лицевого нерва.

У рыбъ и водныхъ амфибій лицевой нервъ даетъ три вѣтви, снабженные каждая своимъ ганглиемъ и иннервирующія органы боковой линіи, а именно: глазничную (*r. ophthalmicus superficialis nervi facialis*), идущую параллельно съ глазничной вѣтвью тройничнаго нерва; ротовую (*r. buccalis*), иннервирующую органы чувствъ боковой линіи, расположенные въ средней лицевой части; мандибулярную (*r. mandibularis externus*), иннервирующую тѣ же органы, расположенные въ нижней лицевой части и въ области переднихъ висцеральныхъ дугъ.

Всѣ эти вѣтви являются спинными вѣтвями лицевого нерва и у формъ, лишенныхъ органовъ боковой линіи, т.-е. у наземныхъ амфибій и всѣхъ вышестоящихъ, отсутствуютъ. Брюшная или смѣшанная вѣтвь лицевого нерва, снабженная *g. geniculi*, отдѣляетъ отъ себя двѣ чувствительныхъ вѣтви: небную (*r. palatinus*), идущую въ связи съ максиллярной вѣтвью тройничнаго нерва къ небу, и такъ называемую барабанную струну (*chorda tympani*), проходящую по внутренней сторонѣ нижней челюсти и иннервирующую слизистую оболочку ротовой полости (рис. 307).

Эти вѣтви лежатъ впереди брызгальца (*spiraculum*), представляющаго собой соотвѣтствующую лицевому нерву жаберную щель, и составляютъ преджаберную часть (*r. praetrematicus*) этого нерва, тогда какъ идущая позади брызгальца гомандибулярная вѣтвь смѣшаннаго характера (*r. hyomandibularis*) представляетъ собой его зажаберную вѣтвь (*r. posttrematicus*). Ея двигательная часть иннервируетъ висцеральную мускулатуру гомандибулярной части. Впрочемъ у *Amniota* барабанная струна идетъ сначала позади средняго уха, коюю полость соотвѣтствуетъ полости брызгальца, а потомъ проходитъ черезъ полость средняго уха, или барабанную (*cavum tympanicum*), откуда и получила свое наименованіе. У рептилій она идетъ надъ слуховыми косточками, а у млекопитающихъ подъ ними.

IX. Языкоглоточный нервъ (*n. glossopharyngeus*), берущій начало на боковой поверхности продолговатаго мозга, является нервомъ смѣшанной природы и снабженъ *g. petrosum*. У низшихъ акулъ (*Chlamydoselache*) онъ сохраняетъ свой брюшной (слѣдовательно, двигательный) корешокъ. У рыбъ и водныхъ амфибій этотъ нервъ имѣетъ особое отверстіе для выходения изъ черепа, а у большинства прочихъ выходитъ черезъ общее отверстіе вмѣстѣ съ блуждающимъ, съ вѣтвями котораго онъ можетъ соединяться перемышками, какъ и съ вѣтвями тройничнаго и лицевого, а у амфибій даже ганглии IX и X пары могутъ сливаться въ одинъ. У рыбъ языкоглоточный нервъ можетъ давать спинную вѣтвь къ органамъ боковой линіи, а его брюшная смѣшанная вѣтвь

дѣлится на *r. praetrematicus* и *posttrematicus*, представляющія тѣ же отношенія къ первой жаберной щели, какъ соответствующія вѣтви лицевого нерва къ брызгальцу (рис. 305, 307).

R. praetrematicus даетъ нервы къ передней стѣнкѣ жабернаго мѣшка и является чувствительной, тогда какъ *r. posttrematicus* даетъ нервы къ мышцамъ первой жаберной дуги и является смѣшанной. Отъ *r. praetrematicus* беретъ начало чувствительная вѣтвь, развѣтвляющаяся въ слизистой оболочкѣ неба (*r. palatinus*). У высшихъ позвоночныхъ, съ исчезновеніемъ жаберныхъ щелей, языкоглоточный нервъ является вкусовымъ нервомъ и идетъ къ языку, *tonsillae* (см. главу VIII), и надгортаннику, но содержитъ и двигательныя волокна. У птицъ, однако, онъ не снабжаетъ органовъ вкуса и несетъ осязательную функцію.

X. Блуждающій нервъ (*n. vagus*), съ его ганглиемъ (*g. jugulare*), беретъ начало на боковой поверхности задней части продолговатаго мозга нѣсколькими корешками и у рыбъ и водныхъ амфибій даетъ двѣ вѣтви: боковую (*r. lateralis*), которая тянется вдоль всего тѣла, давая нервы къ органамъ боковой линіи, и является чувствительной, и кишечно-жаберную (*ramus branchio-intestinalis*), которая даетъ нервы къ жабернымъ мѣшкамъ и многимъ внутреннимъ органамъ и является смѣшанной (рис. 305).

R. lateralis можетъ имѣть свой гангліи и отходить въ видѣ самостоятельнаго нерва, а равно стоять въ тѣсной связи съ системой *acustico-facialis* (у *Protopterus* и др.), почему нѣкоторые изслѣдователи (Colle, 1896; Herrick, 1899) полагаютъ, что по своему происхожденію эта вѣтвь принадлежитъ *n. acustico-facialis* и что связь ея съ блуждающимъ нервомъ—явленіе вторичное. Такъ какъ существуетъ связь между системой нервовъ боковой линіи и тройничнымъ, то другіе изслѣдователи (Haller, 1898) относятъ *r. lateralis* къ системѣ тройничнаго, что гораздо менѣе вѣроятно.

R. branchio-intestinalis, подходя къ каждой жаберной щели (начиная со второй), даетъ вѣтвь, которая дѣлится на *r. praetrematicus* и *r. posttrematicus*, какъ это дѣлаетъ и языкоглоточный нервъ по отношенію къ первой жаберной щели. Далѣе къзади идетъ уже чисто кишечная вѣтвь (*r. intestinalis*), иннервирующая внутренніе органы передней половины тѣла, а у *Murinae* тянущаяся вдоль всего кишечника. У наземныхъ позвоночныхъ *r. lateralis* отсутствуетъ, какъ и жаберныя вѣтви, а кишечная даетъ нервы къ передней части пищеварительно-дыхательнаго аппарата и къ сердцу. Такимъ образомъ, глотка, гортань, плавательный пузырь или замѣщающія его легкія, пищеводъ, желудокъ, сердце, а равно часть висцеральной мускулатуры иннервируются вѣтвями блуждающаго нерва.

XI. Добавочный нервъ, или Виллизіевъ (*n. accessorius Willisii*), появляется въ видѣ самостоятельнаго нерва лишь у млекопитающихъ, а у прочихъ представленъ задними корешками блуждающаго. Въ видѣ добавочнаго нерва обособляются нѣкоторыя двигательныя волокна блуждающаго и снабжаютъ нервами немногіе мускулы передней части тѣла и головы (*m. trapezius* и *sternocleido-mastoideus*).

XII. Подъязычный нервъ (*n. hypoglossus*) у *Amphibia* представленъ

передними спинномозговыми нервами, помѣщающимися часто внутри черепа и нерѣдко даже оставляющими его черезъ затылочное отверстіе, а у *Amniota* начинается нѣсколькими корнями, берущими начало на нижней поверхности задней части продолговатаго мозга и выходящими всегда изъ черепа однимъ или нѣсколькими отверстіями. У *Amniota* онъ снабжаетъ своими вѣтвями главнымъ

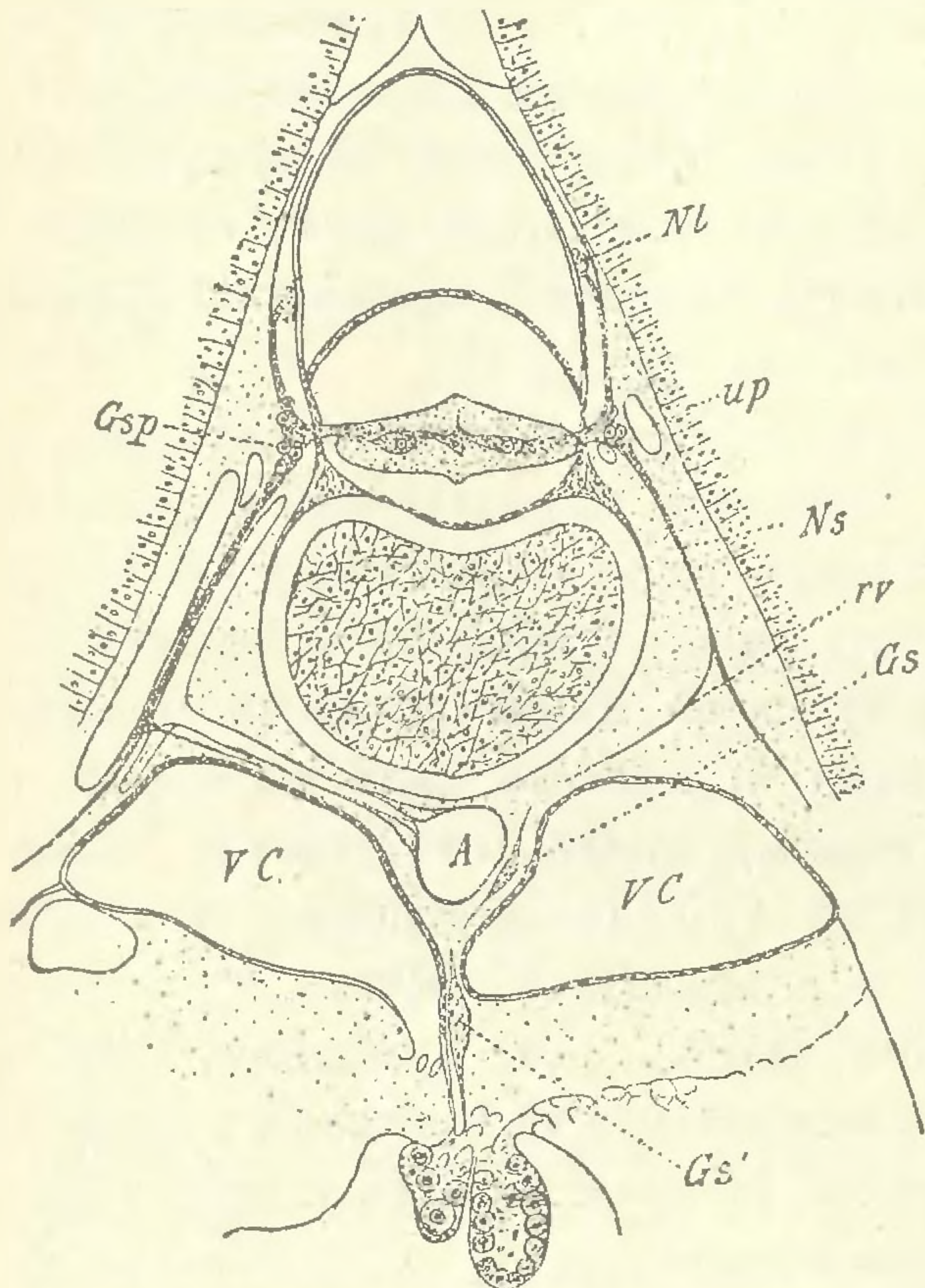


Рис. 38. Спинномозговые нервы личинки миноги (*Ammocoetes*) въ ихъ соотношеніи съ симпатической системой на поперечномъ разрѣзѣ. *A*—аорта; *Gs* и *Gs'*—симпатическіе гангліи; *Gsp*—спинномозговой гангліи; *Nl*—*r. lateralis n. vagi*; *Ns*—спинномозговой нервъ; *rv*—его брюшная вѣтвь; *up*—кровеносный сосудъ; *vc*—кардинальная вена. По Жюлену изъ Гегенбаура.

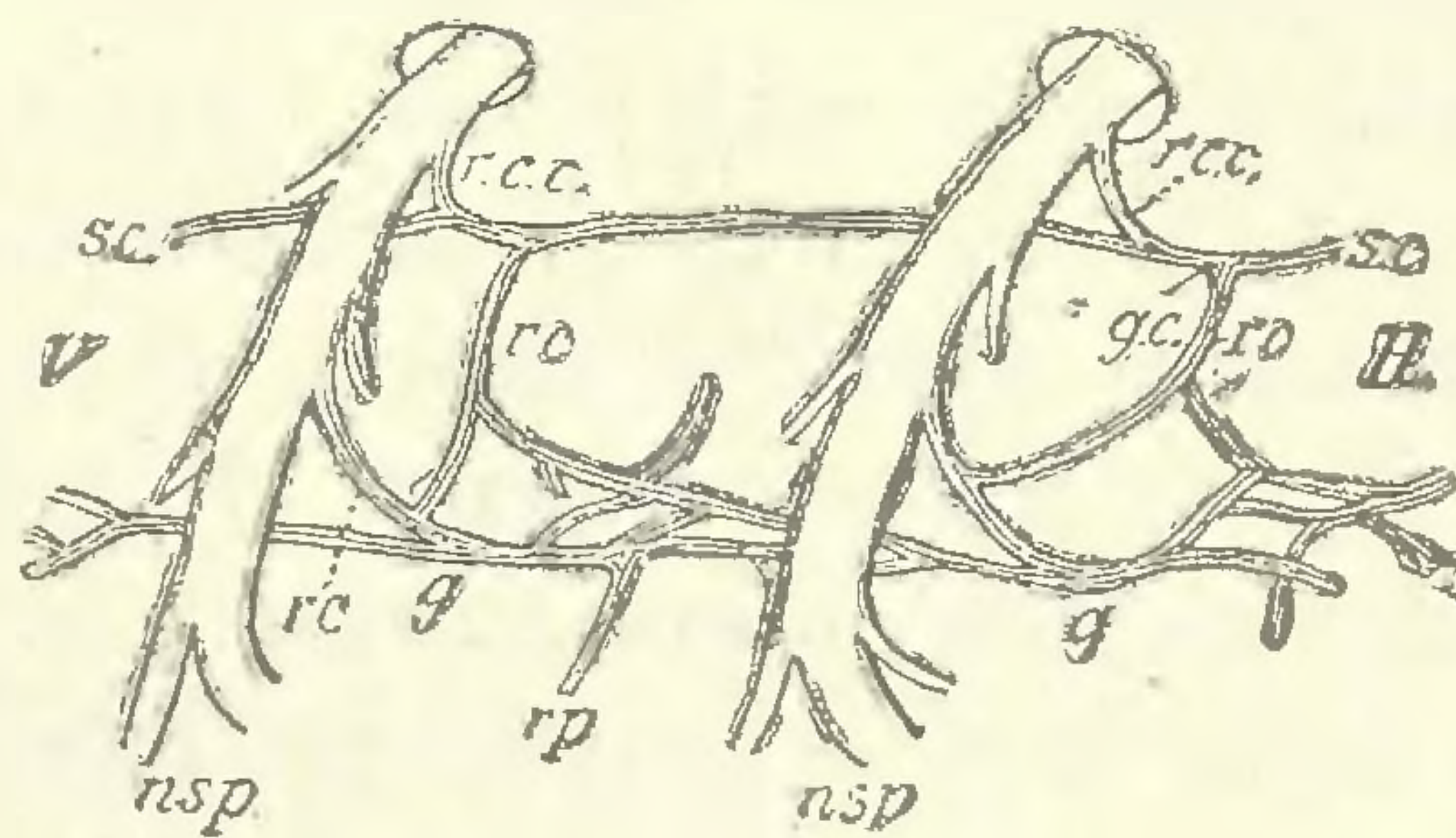


Рис. 309. Симпатическій нервъ *Membranachus lateralis*. *g*—симпатическій стволъ; *gc*—симпатическіе гангліи; *nsp*—спинномозговые нервы; *rc*—вѣтви (*rami communicantes*), соединяющія оба ствола и симпатическій стволъ съ спинномозговыми нервами; *r.c.c.*—вѣтви, соединяющія *truncus collateralis* съ спинномозговыми вѣтвями (*r. communicantes collaterales*); *rp*—периферическая вѣтвь симпатическаго ствола; *sc*—второй, параллельный первому симпатическій стволъ (*truncus collateralis*); *V*—передъ; *H*—задъ. По Андерсону изъ Гегенбаура.

образомъ мускулатуру языка, а у рыбъ иннервируетъ кромѣ дна ротовой полости, кожу спины и даетъ вѣтви въ *plexus brachialis*, а посредствомъ соединительныхъ вѣтвей (*rami communicantes*) сообщается съ спинномозговыми нервами (стр. 279). Это исключительно двигательный нервъ, но онъ часто можетъ сохранять спинные корешки и гангліи.

Д. Симпатическая система.

Мы видѣли, что симпатическіе гангліи обособляются при эмбриональномъ развитіи отъ спинномозговыхъ. У большинства симпатическая система предста-

влена двумя продольными стволами (*truncus sympathici*), соединяющими метамерно лежащие вдоль позвоночника на его брюшной поверхности ганглии (рис. 297), а равно и ганглиями, залегающими во внутренних органах. У круглоротых от спинномозговых ганглиевъ отходятъ вѣтви, стоящія въ связи съ ганглиями, расположенными въ области аорты и въ области кишечника, но ганглии эти между собой продольными стволами не соединены (рис. 308), а равно попадаютъ симпатическіе ганглии и въ стѣнкахъ тѣла на протяженіи какъ двигательныхъ, такъ и чувствующихъ нервовъ. Такая форма симпатической системы является наиболѣе примитивной, и вѣтви, сообщающія симпатическіе ганглии съ спинномозговыми (*rami communicantes*), являются остаткомъ первоначальной болѣе тѣсной связи между этими двумя образованиями (рис. 301).

У селажій въ туловищной части также обособляется рядъ ганглиевъ, но ихъ еще нѣтъ въ головѣ, и, хотя образуются сплетенія, но продольныхъ стволловъ тоже не имѣется. У двудышащихъ рыбъ симпатическая система не изучена. Она хорошо развита у костистыхъ рыбъ. У послѣднихъ находимъ нѣсколько паръ симпатическихъ ганглиевъ въ головѣ и два ствола въ туловищѣ съ лежащими на ихъ протяженіи ганглиями. Въ хвостовой части эти стволы помѣщаются въ каналъ, образованномъ нижними дугами, но остаются, однако, раздѣленными. Въ туловищѣ же могутъ (у *Apodes*) соединяться въ одинъ стволъ. Такіе-же два ствола находимъ и у хвостатыхъ амфибій, у которыхъ они также продолжаются въ хвостовой каналъ, чего, повидимому, нѣтъ у *Sauropsida*. У всѣхъ вышестоящихъ позвоночныхъ мы находимъ эту же форму симпатической системы, въ общемъ хорошо развитой, какъ въ головѣ, такъ и въ туловищѣ, но не развитой въ хвостовой части.

У амфибій кромѣ этихъ стволловъ имѣются два ряда ганглиевъ, залегающихъ въ каналахъ, образованныхъ при соединеніи реберъ съ позвонками (рис. 309). Такимъ образомъ получается параллельный первому симпатическому стволу другой побочный—*truncus collateralis*, также соединенный посредствомъ *rami communicantes* съ спинномозговыми нервами. Эти побочные стволы имѣются въ шейной и въ грудной части у *Sauropsida*, но отсутствуютъ у млекопитающихъ. Замѣчательно присутствіе въ симпатическихъ ганглияхъ особыхъ хромофильныхъ кѣлокъ, которыя какъ мы уже видѣли, входятъ въ составъ гипофиза, а равно, какъ увидимъ ниже, и еще нѣкоторыхъ другихъ органовъ и которыя генетически, вѣроятно, принадлежатъ симпатической системѣ и только потомъ вошли въ составъ и нѣкоторыхъ другихъ органовъ.

VIII

Органы чувствъ

А. Общій очеркъ.

Воспринимающія клѣтки **органовъ чувствъ** всегда эктодермическаго происхожденія. Въ большинствѣ случаевъ онѣ обособляются отъ эктодермы непосредственно или въ видѣ комплекса клѣтокъ, или въ видѣ изолированныхъ клѣтокъ, потомъ образующихъ дѣленіемъ цѣлую группу, какъ это имѣетъ мѣсто

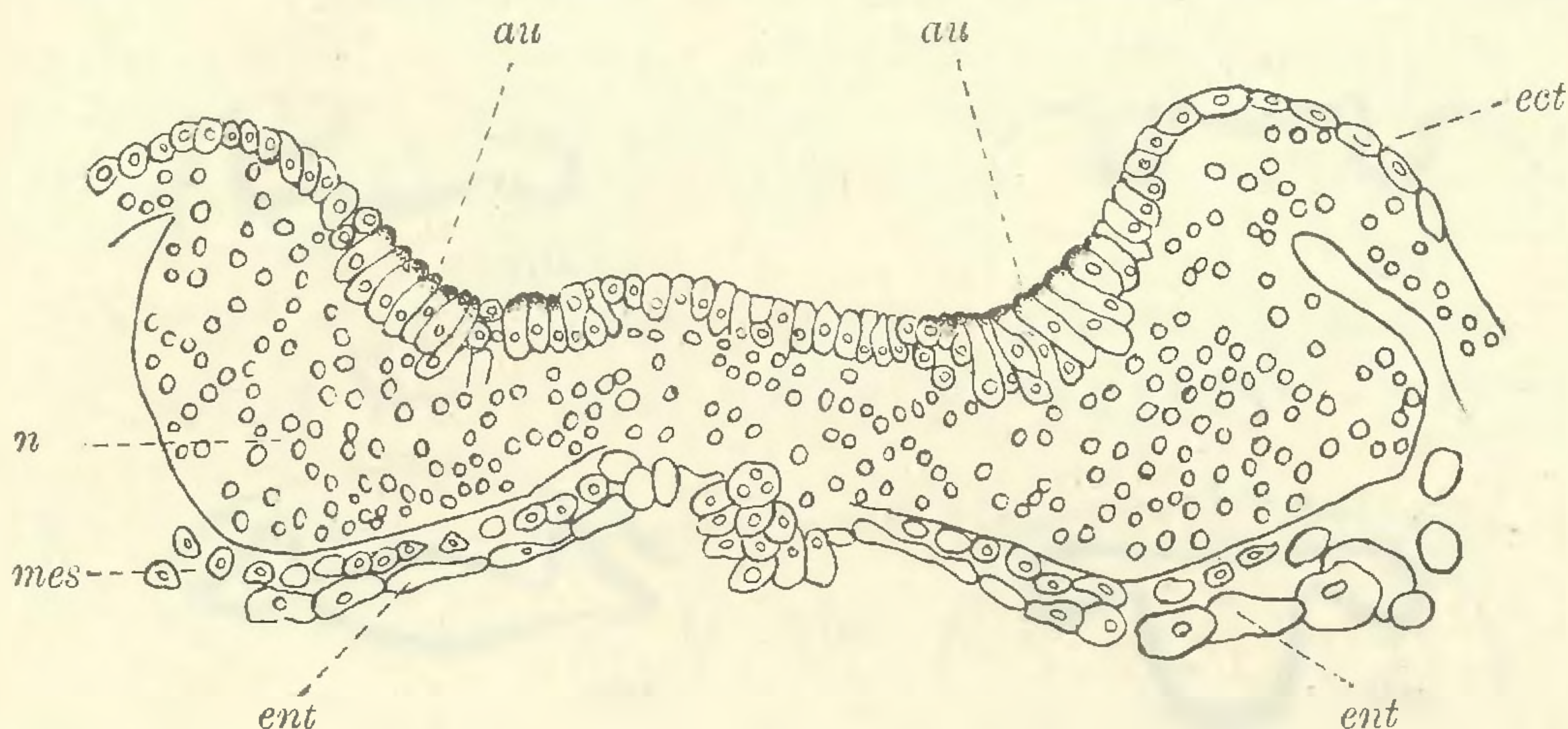


Рис. 310. Поперечный разрѣзъ черезъ переднюю часть перваго желобка *Kanapa lustris*. *ai*—зачатки глазъ, концы клѣтки содержатъ въ наружной части пигментъ; *ect* — наружный слой эктодермы; *ent*—энтодерма; *mes*—мезодерма; *n*—первый зачатокъ. По Эйклесгеймеру.

при развитіи органовъ кожного чувства. Обыкновенно клѣтки такого эктодермическаго зачатка являются высокими и цилиндрическими и зачатокъ представляется сходнымъ съ вышеописанными плакодами (стр. 284). Часть клѣтокъ такого зачатка превращается въ чувствующія или перципирующія клѣтки, снабженныя на своей свободной поверхности волосовидными, жгутиковидными, палочковидными и т. п. придатками, а часть обращается въ опорныя клѣтки, то лежащія между перципирующими, то окружающія весь комплексъ послѣднихъ. Къ перципирующимъ клѣткамъ прилегаютъ вѣтвленія подрастающихъ отъ центральной нервной системы нервныхъ волоконъ. Средній пластъ, если принимаетъ участіе въ образованіи органовъ чувствъ, то даетъ соединительно-тканныя оболочки, мышцы и вообще элементы не нервнаго характера. Перципирующіе элементы глазъ развиваются не непосредственно изъ эктодермы, а изъ общаго зачатка центральной нервной системы, а именно изъ клѣтокъ первичныхъ глазныхъ пузырей, отдѣляющихся отъ передняго мозгового пузыря (рис. 270, А). Наиболѣе простымъ предположеніемъ для объясненія этого явленія считается то, что центральная нервная система у предковъ позвоночныхъ являлась въ видѣ пластинчатого желобковиднаго утолщенія спинной эктодермы (стр. 245), и глаза тогда

могли возникать по бокамъ его передней части въ видѣ ямковидныхъ эктодермическихъ углубленій, какъ возникаютъ глаза у беспозвоночныхъ. Предположеніе это подтверждается тѣмъ обстоятельствомъ, что у многихъ позвоночныхъ первый зачатокъ глазъ, дѣйствительно, образуется еще до замыканія нервнаго желобка въ видѣ пары ямковидныхъ углубленій на его поверхности (рис. 310). При углубленіи этого первоначально пластинчатого зачатка въ видѣ желобка и при замыканіи его въ трубку, ямковидные глазные зачатки могли быть увлечены вмѣстѣ съ нимъ и, войдя въ составъ самой нервной трубки, стали возникать въ видѣ пузырьвидныхъ выступовъ этой послѣдней (рис. 311). Клѣтки перципирующей части глаза имѣютъ частью характеръ гангліозныхъ, и волокна глазнаго нерва, какъ мы видѣли, образуются ихъ разрастаніемъ (стр. 289).

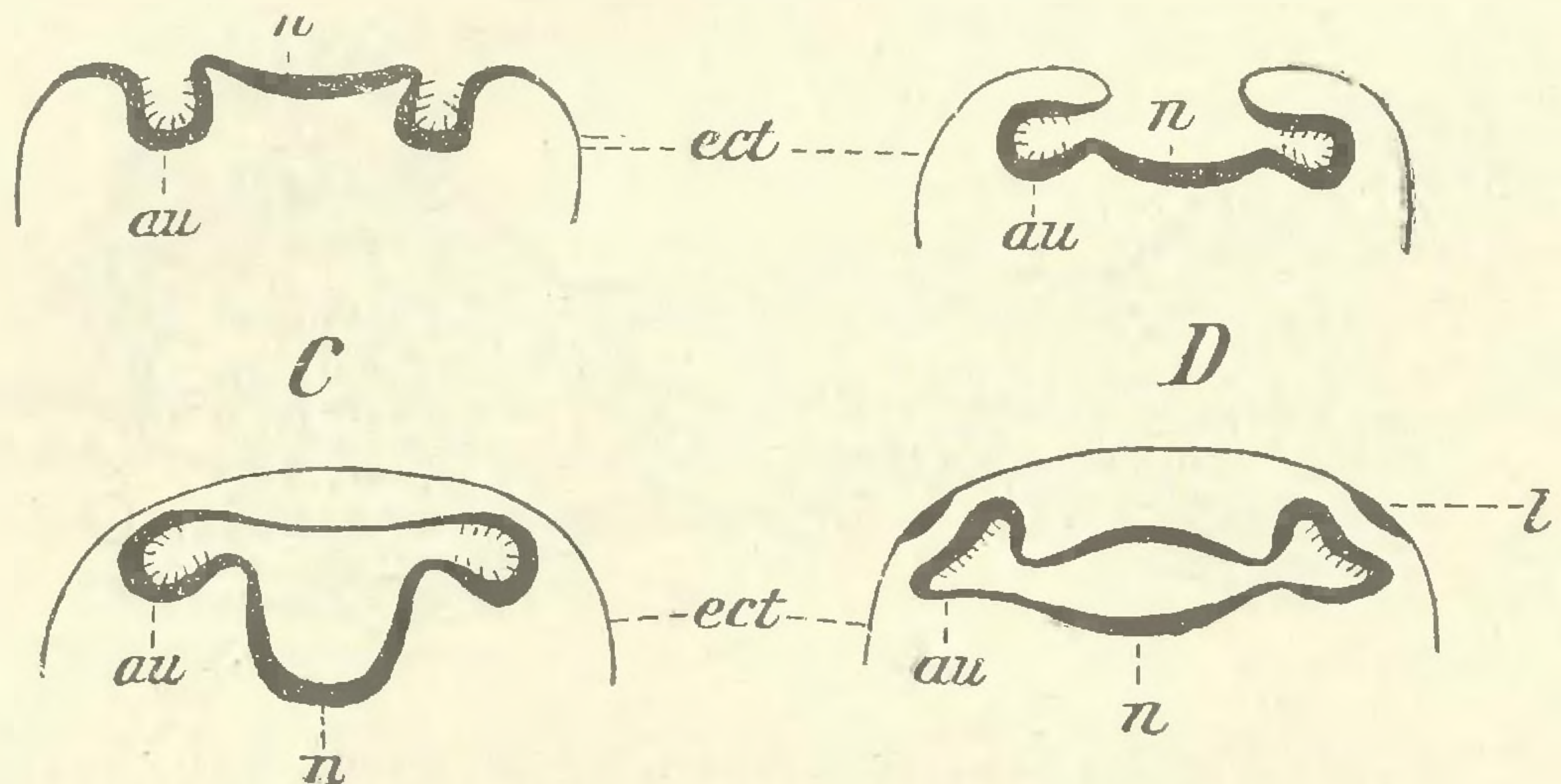


Рис. 311. Схематическій рисунокъ, изображающій предполагаемый переходъ пластинчатого нервнаго зачатка (*n*) въ желобковидный и потомъ трубочковидный и ямковидный глазъ (*au*) въ пузырьвидный и потомъ въ бокаловидный (въ поперечномъ разрѣзѣ). *ect*—эктодерма; *l*—хрусталикъ, возникшій изъ эктодермы. (Ориг. рис.).

Другой органъ чувствъ, не подходящій подъ общую схему—это обонятельный. Его зачатокъ, какъ указано (стр. 284), возникаетъ въ видѣ плагоды, начинающей собой боковой рядъ эмбриональных плагодъ, а его перципирующія или обонятельныя клѣтки даютъ начало волокнамъ подходящаго къ нему нерва и, слѣдовательно, также сходны въ этомъ отношеніи съ клѣтками гангліозныхъ зачатковъ. Въ прочихъ органахъ перципирующія клѣтки только соприкасаются съ подходящими волокнами, а обонятельныя клѣтки непосредственно продолжаютъ въ волокна обонятельнаго нерва, какъ клѣтки гангліозныхъ зачатковъ продолжаютъ въ чувствующія волокна соответствующихъ нервовъ (стр. 277) ¹⁾.

¹⁾ Если разсматривать ретину парныхъ глазъ какъ гомологъ спиннаго ганглія (стр. 277, 285 и 324), а обонятельную ямку, какъ плакodu, которая еще не успѣла отдать присущихъ ей, какъ и всякой плакодѣ, гангліозно-зачатковыхъ клѣтокъ, т. е. какъ плакodu и зачатокъ части ганглія до ихъ взаимнаго обособленія, то различіе въ развитіи обонятельнаго и зрительнаго нервовъ съ таковыми прочихъ чувствующихъ нервовъ будетъ вовсе не такъ велико:

Затѣмъ, кромѣ органовъ, представляющихъ собой видоизмѣненіе эктодермическихъ клѣтокъ, въ кожномъ покровѣ, а равно и во внутреннихъ органахъ находятся между клѣтками такъ называемыя свободныя нервныя окончанія, т.-е. мельчайшія развѣтвленія подходящихъ сюда нервныхъ волоконъ, заканчивающіяся весьма различнымъ образомъ, но не стоящія въ связи съ перципирующими клѣтками.

У позвоночныхъ мы различаемъ органы чувствъ слѣдующаго рода. Во первыхъ, органы кожного чувства, служащіе для передачи раздраженій осязательнаго характера, а равно вызываемыхъ давленіемъ и измѣненіемъ температуры. Во вторыхъ, органы химическаго чувства, служащіе для распознаванія состава среды и вообще соприкасающихся съ ними веществъ. Эти органы представлены вкусовыми и обонятельными и, можетъ быть, нѣкоторыми видоизмѣненіями органовъ кожного чувства. Въ третьихъ, органы высшихъ чувствъ, а именно слуха и зрѣнія, причемъ первый изъ нихъ является въ то же время органомъ статическаго чувства и равновѣсія.

Свободныя нервныя окончанія могутъ передавать раздраженія того же характера, какъ и органы кожного чувства, а равно являются, вѣроятно, органами мышечнаго чувства.

Органы кожного чувства являются простѣйшей и, вѣроятно, исходной формой для прочихъ органовъ.

В. Органы кожного чувства.

Простѣйшую форму органовъ кожного чувства представляютъ собой такъ называемыя **нервные бугорки** и **нервныя** или **концевыя почки**. Тѣ и другія представляютъ собой комплексы перципирующихъ и опорныхъ клѣтокъ, причемъ въ нервныхъ почкахъ тѣ и другія одинаковой длины, а въ бугоркахъ перципирующія клѣтки значительно короче и не заходятъ своими внутренними концами въ глуболежащія части органа (рис. 317). Органы эти встрѣчаются у скатовъ, ганноидовъ и костистыхъ рыбъ, особенно на головѣ и въ частности на усикахъ, если таковыя имѣются. У карповыхъ рыбъ (*Cyprinidae*) въ періодъ размноженія нервныя бугорки выталкиваются изъ кожи, и на мѣстѣ ихъ образуются утолщенія изъ ороговьвшихъ клѣтокъ, или перловидные органы, благодаря которымъ кожа дѣлается бугорчатой.

У селажій наблюдаются на головѣ такъ называемыя ампуллы (*ampullae*), или студенистыя трубки, представляющія собой трубчатое углубленіе, наполненное студенистымъ выдѣленіемъ и снабженное на концѣ расширеніемъ, или ампулой.

въ томъ и другомъ случаѣ волокна нерва возникаютъ черезъ разрастаніе клѣтокъ ганглиознаго зачатка или его гомолога. Вообще, насколько правильно исключеніе изъ общей схемы распредѣленія головныхъ нервовъ по метамерамъ (стр. 288) этихъ двухъ, вѣроятно, древнѣйшихъ нервовъ, представляется неяснымъ. Точно также неясно, въ правѣ ли мы при этомъ распредѣленіи игнорировать нервы непарныхъ глазъ, представляющихъ, какъ было указано, остатокъ еще одной или двухъ паръ глазъ (стр. 256).

Эта послѣдняя раздѣлена радиальными, сходящимися въ центрѣ черепа отками на отдѣлы, въ которыхъ и помѣщаются кожные органы. У ганонидовъ наблюдаются тоже главнымъ образомъ на головѣ такъ называемые первые мѣшечки, или мѣшечкатыя углубленія кожи, въ которыхъ сидятъ подобныя-же органы (рис. 312). У электрическихъ скатовъ (То г р е д о) около электрическихъ органовъ лежатъ подъ кожей совершенно замкнутые мѣшечки (мѣшечки Сави), тоже заключающіе въ себѣ органы кожного чувства. Всѣ эти органы произошли, вѣроятно, углубленіемъ подъ кожу или даже полнымъ обособленіемъ отъ нея (какъ мѣшечки (ави) участковъ покрова, несшихъ нервные бугорки и первоначально лежавшихъ на поверхности).

Наибольшаго вниманія заслуживаютъ органы боковой линіи или 6-го чувства, какъ ихъ называлъ Лейдигъ въ виду загадочности ихъ отправленія.

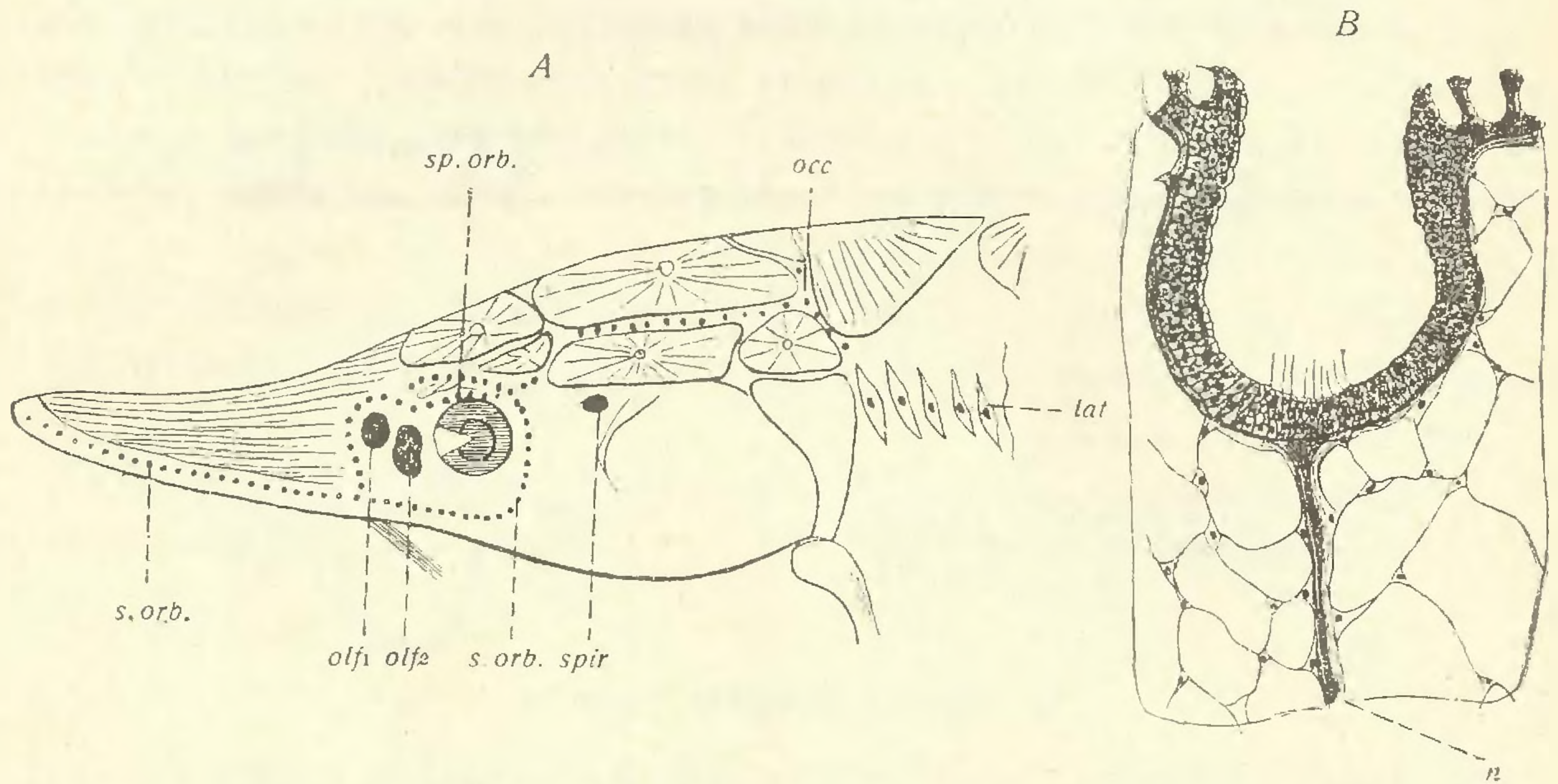


Рис. 312. А — схематическое изображеніе распредѣленія органовъ боковой линіи на головѣ стерляди (*Acipenser ruthenus*). *olf¹*, *olf²* — обонятельныя отверстія (переднее и заднее); *spir.* — брызгальце; *lat* — боковая линія туловища; *sp. orb.* — надглазная вѣтвь боковой линіи; *s. orb.* — подглазная, продолжающаяся по краю верхней челюсти; *occ* — затылочная вѣтвь. В — нервный мѣшечекъ изъ покрововъ головы молодой стерлядки въ разрѣзѣ; *n* — подходящій нервъ. По Зографу.

Во всякомъ случаѣ эти органы тѣсно связаны съ воднымъ образомъ жизни и свойственны рыбамъ, воднымъ амфибіямъ и головастикамъ наземныхъ, покуда они ведутъ водный образъ жизни ¹⁾.

Вѣроятно, эти органы служатъ для воспріятія раздраженій, вызываемыхъ движеніемъ воды.

¹⁾ По Шульце (Schultze, 1870) и Паркеру (Parker, 1903 и 1905) органы боковой линіи служатъ для воспріятія массовыхъ колебаній водной среды умѣренной частоты (около 6 въ 1 секунду) и занимаютъ въ этомъ отношеніи середину между осязательными органами, перципирующими давленіе, и слуховыми, перципирующими колебанія большей частоты. Гоферъ (Hofer 1907) полагаетъ, что органы боковой линіи воспринимаютъ раздраженія, вызываемыя

Каждый органъ представляетъ собой комплексъ перципирующихъ кѣлокъ, построенный по типу нервного бугорка. Эти органы являются у зародыша неметамерными, и число ихъ можетъ увеличиваться путемъ дѣленія зачатковъ, но у взрослыхъ формъ они могутъ иногда пріобрѣтать метамерное расположеніе, распредѣляясь то по одному, то по нѣскольку на метамеру. Расположены они линиями по бокамъ головы и туловища. На головѣ рыбъ можно отличить вѣтви: огибающую глазъ сверху (*supraorbitale*), огибающую глазъ снизу (*infraorbitale*), огибающую затылочную область въ поперечномъ направленіи (*occipitale*), еще одну (*hyomandibulare*) или двѣ вѣтви (*hyoideum et mandibulare*), расположенныя въ гѳомандибулярной области (рис. 312, 313). Въ туловищѣ эти органы расположены въ видѣ одной, двухъ и болѣе продольныхъ линий. У

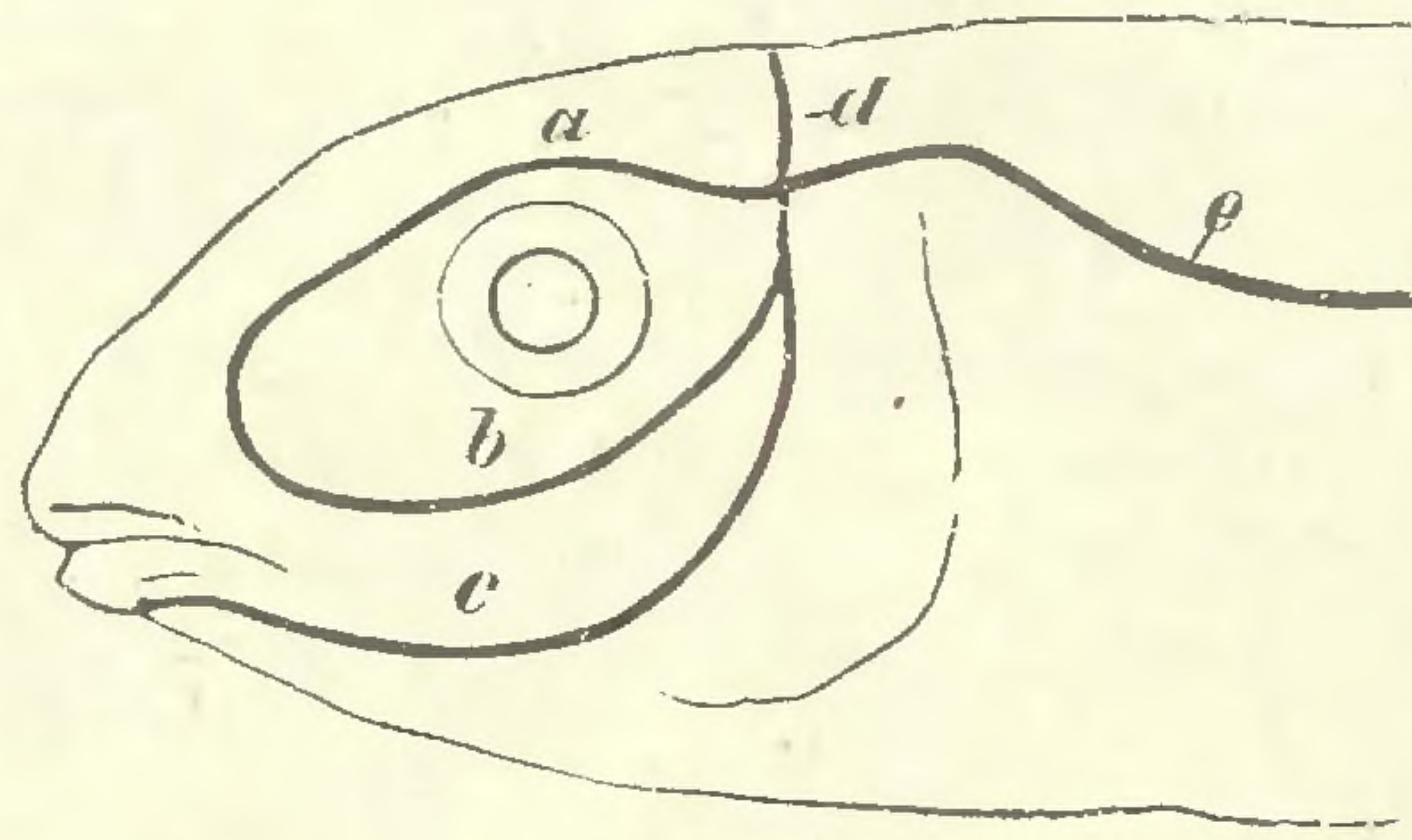


Рис. 313. Схема развѣтвленій боковой линіи костистыхъ рыбъ въ передней части тѣла. *e*—боковая линія, раздѣляющаяся на вѣтви: *a*—надглазную, *b*—подглазную, *c*—гѳомандибулярную и *d*—затылочную. Изъ Видерсгейма.

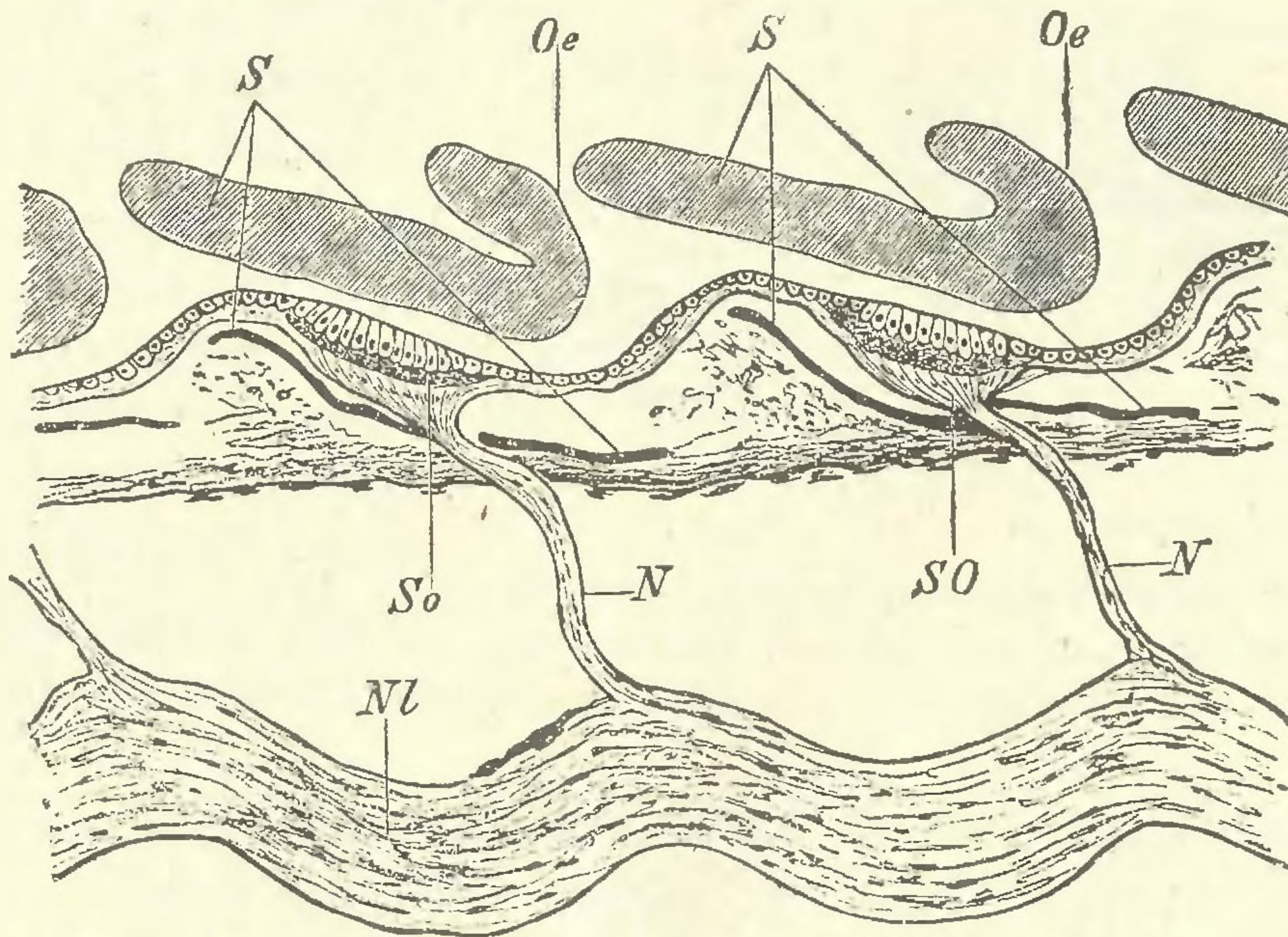


Рис. 314. Боковой каналъ *Amia calva* въ продольномъ разрѣзѣ. *NL*—*ramus lateralis n. vagi*; *N*—нервы отдѣльныхъ органовъ (*So*), прободающіе чешуи (*S*); *Oe*—отверстія, сообщающія каналъ съ наружной средой. По Аллису изъ Видерсгейма.

амфибій расположеніе тоже напоминаетъ таковое рыбъ (рис. 315). Относительно положенія этихъ органовъ въ кожѣ, амфибии занимаютъ болѣе первичное поло-

токомъ воды. Давленіе при этомъ тѣмъ сильнѣе, чѣмъ ближе направленіе тока къ перпендикулярному по отношенію къ поверхности тѣла. Такимъ образомъ рыба въ состояніи различать и направленіе, и силу тока воды. Прикосновеніе твердаго тѣла, а также измѣненіе гидростатическаго давленія и сотрясеніе водяной массы—боковыми органами не воспринимаются.

женіе, чѣмъ рыбы. У амфибій они расположены на поверхности кожи, а окружающія органы клѣтки образуютъ кругомъ органа обкладку изъ покровныхъ клѣтокъ и приподнимаются по краямъ его надъ его поверхностью въ видѣ кольцевого валика (рис. 317). У рыбъ эти органы погружаются подъ кожу вслѣдствіе образованія вдоль всей линіи органа сначала желобка (*Notidanida* и *Holoscephali*), а потомъ канала, внутри котораго они и сидятъ. Каналы эти

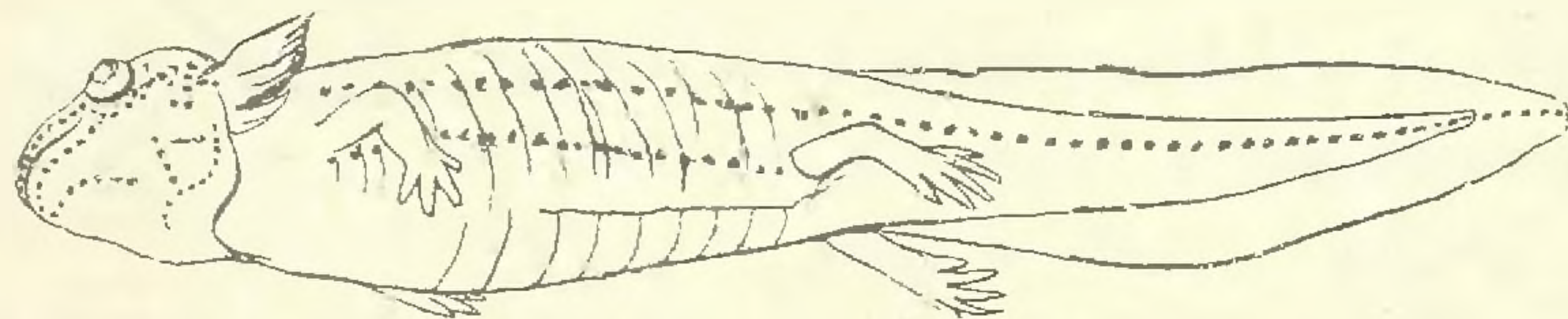


Рис. 315. Боковая линія личинки саламандры. Изъ Видерстейма по Мальбрану.

могутъ вѣтвиться и сообщаются съ наружной средой посредствомъ отверстій (рис. 314) или при болѣе глубокомъ погруженіи посредствомъ трубокъ (напр. у скатовъ). Эпителій этихъ каналовъ богатъ слизиотдѣлительными клѣтками, почему они прежде и назывались слизистыми. У скатовъ въ стѣнкѣ каналовъ образуются хрящевыя отложенія, а у большинства рыбъ каналы слегка вѣдряются или въ кожные кости (рис. 316), или въ чешун, причемъ подходящій къ органу нервъ проходитъ черезъ отверстіе въ чешуѣ или въ кости.

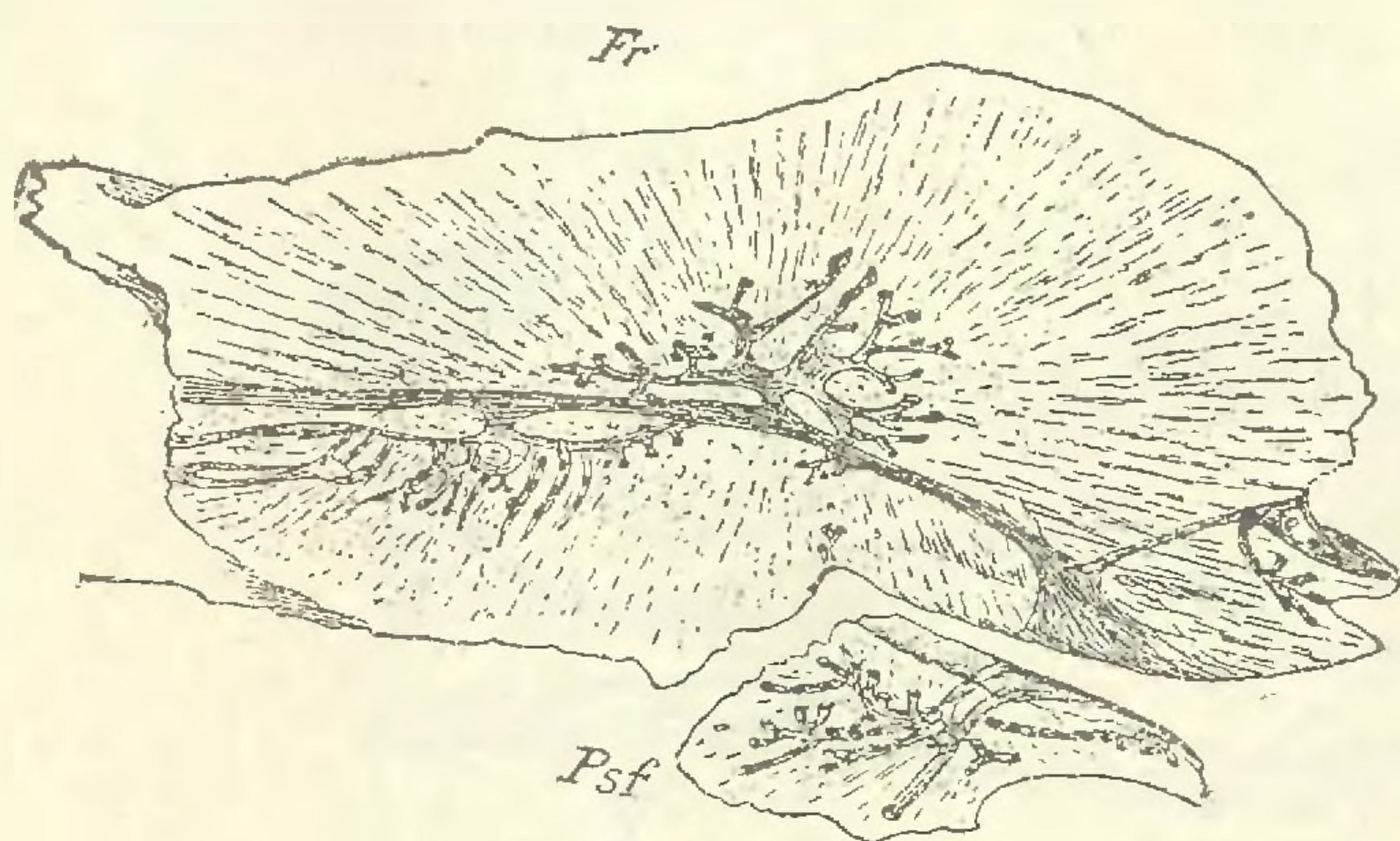


Рис. 316. Накладныя черепныя кости (*Fr*—*frontale*; *Psf*—*postfrontale*) *Atherina salva* съ каналами боковыхъ органовъ. По Аллису изъ Гегенбаура.

Отмѣтимъ у амфибій періодическую зависимость появленія органовъ боковой линіи отъ измѣненія образа жизни. У тритона и др. во время зимней спячки опорныя и покровныя

клетки ороговѣваютъ, а весной эти ороговѣвшіе органы выталкиваются изъ кожи и замѣщаются новыми. У наземныхъ амфибій личиночныя органы боковой линіи погружаются подъ кожу, и на мѣстѣ ихъ могутъ образоваться такъ называемыя осязательныя пятна, или же они вовсе редуцируются, и при этомъ иногда на ихъ мѣстѣ возникаютъ роговыя сосочки. Въ области осязательнаго пятна покровы лишены пигмента и прикрываютъ группу отдѣльныхъ клѣтокъ, лежащихъ глубоко въ кожѣ и стоящихъ въ связи съ нервными волокнами, а слѣдовательно, тоже имѣющихъ характеръ чувствующихъ.

Иннервируются органы боковой линіи въ головѣ вѣтвями лицевого и отчасти языкоглоточнаго нерва, а въ туловищѣ особой вѣтвью блуждающаго, и именно его *ramus lateralis*, относимой нѣкоторыми, впрочемъ, тоже къ системѣ лицевого нерва (стр. 292). Если-бы это было вполне установленнымъ, то оказа-

лось-бы, что всѣ органы боковой линіи, какъ головы, такъ и туловища, иннервируются почти только вѣтвями лицевого нерва.

На головѣ *Gymnophiona* описываютъ органы, имѣющіе характеръ углубленій въ кожѣ, причѣмъ въ углубленіи находится преломляющее свѣтъ удлиненное тѣльце, поддерживаемое палочковидными придатками клѣтокъ дна углубленія (рис. 318). Бр. Саразень (1882—90) считаютъ эти органы за добавочные органы слуха и приравниваютъ внутреннее тѣльце слуховому камешку, или отолиту. Но, такъ какъ оно не содержитъ известковыхъ отложений, подобно этому послѣднему, то Гегенбауръ считаетъ эти органы за железистые. Однако, Коджи (Coggi, 1905) приравниваетъ ихъ амиулламъ селахій, что представляется болѣе вѣроятнымъ.

Въ такой же формѣ, какъ у наземныхъ амфибій, мы находимъ **осязательные органы** у *Amniota*. У рептилій они имѣютъ характеръ осязательныхъ

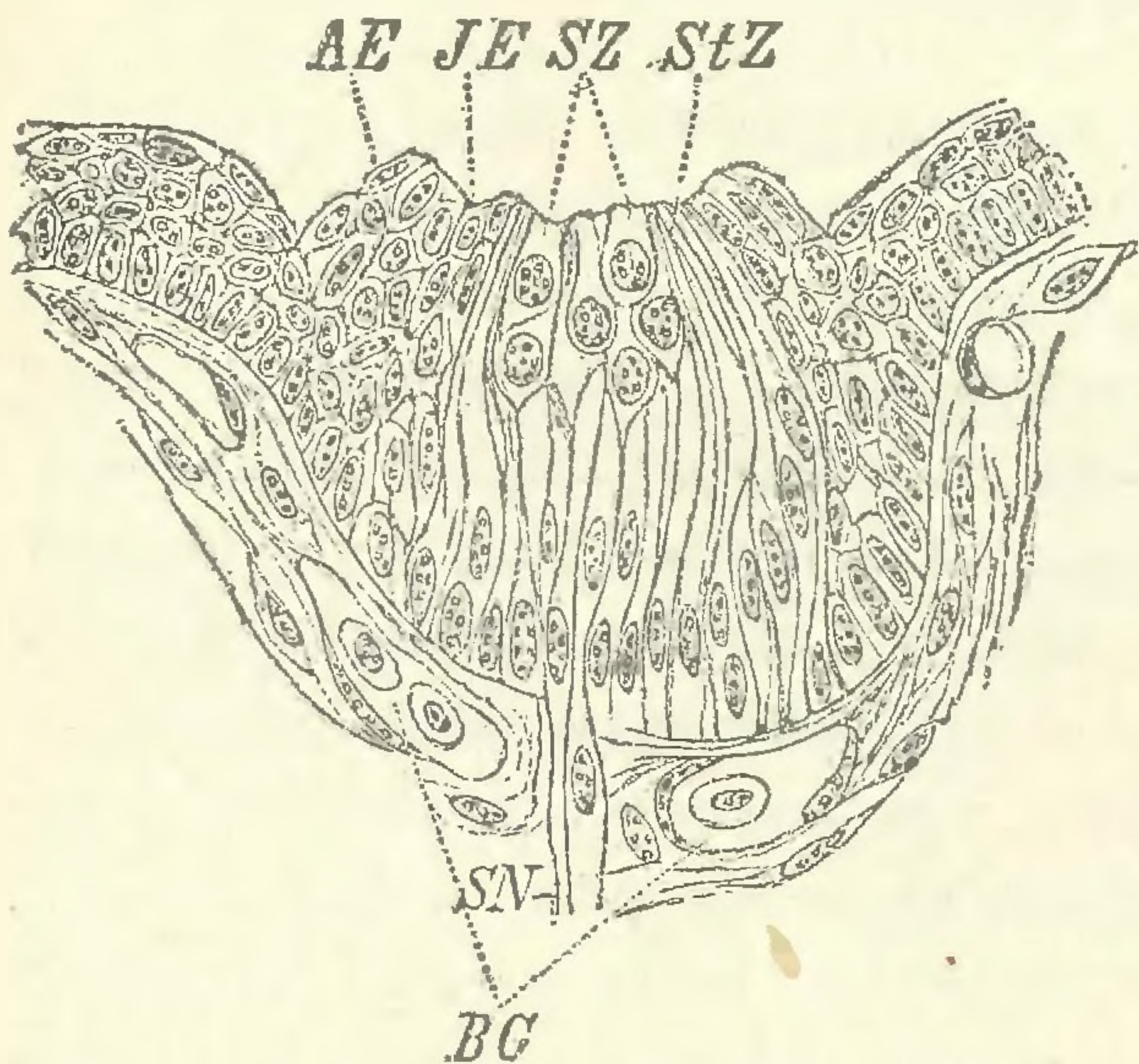


Рис. 317. Отдѣльный органъ боковой линіи тритона (*Molge cristatus*) въ разрѣзѣ (въ брачный періодъ). *AE* и *JE* — прилежащія къ нему эпидермическія клѣтки, изъ конхъ ближайшія къ органу (*JE*) играютъ роль покровныхъ. *SZ* — перципирующія клѣтки; *StZ* — опорныя клѣтки. *SN*—нервъ, *BG*—сосуды. По Мауреру.

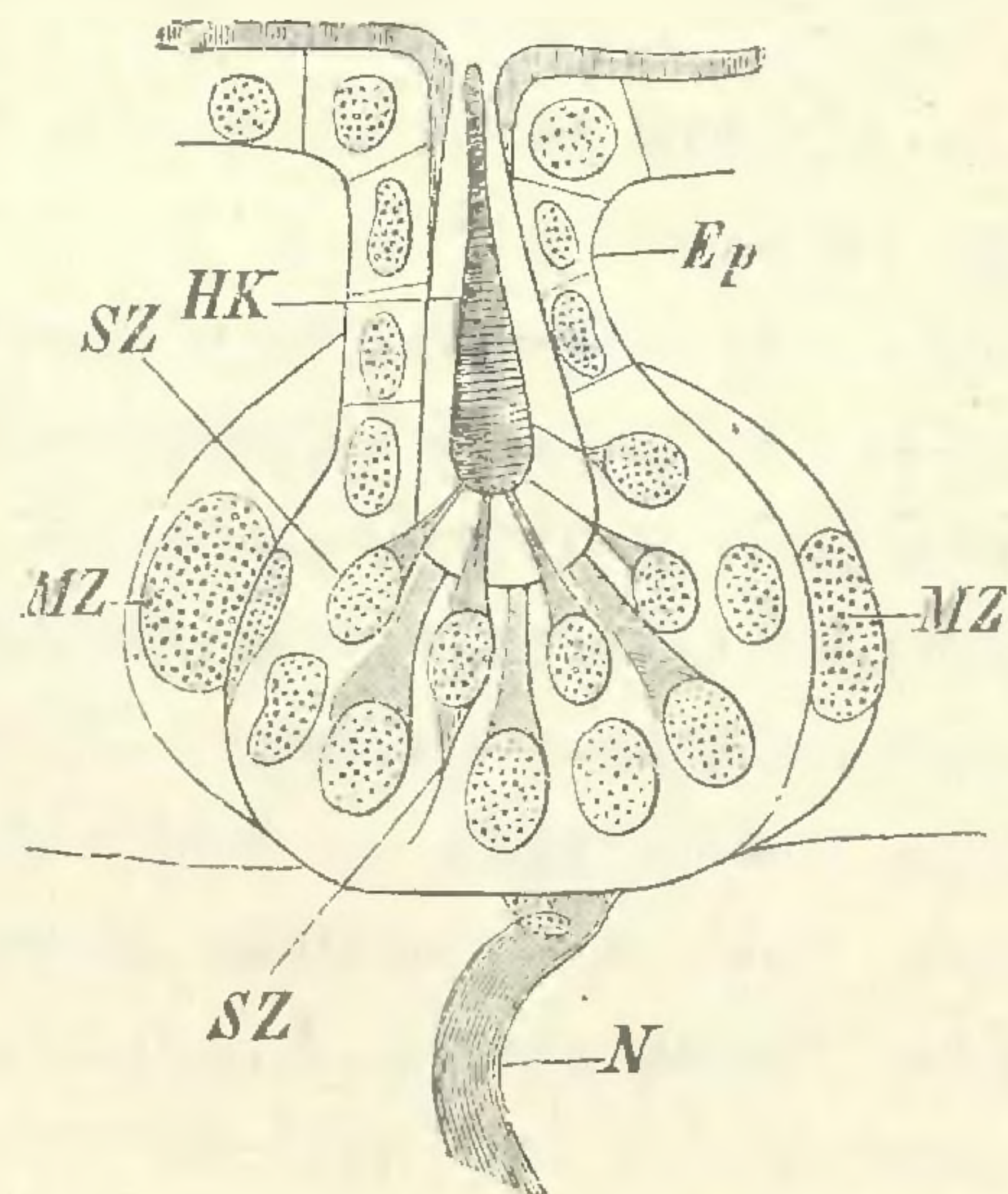


Рис. 318. Кожный органъ головы (ампулла) *Ichthyophys glutinosus*. *N*—нервъ; *SZ* — чувствительныя клѣтки; *MZ* — покровныя клѣтки; *Ep* — клѣтки эпидермическія; *HK* — внутреннее тѣльце. По бр. Саразень.

пятенъ, т.-е. группы отдѣльныхъ осязательныхъ клѣтокъ, и лежатъ около поверхности чешуи, то главнымъ образомъ на головѣ, то по всему тѣлу. По аналогіи съ амфибіями возможно допустить, что эти органы филогенетически представляютъ собой углубившіяся подъ кожу органы боковой линіи. По крайней мѣрѣ въ зародышевомъ состояніи у *Hatteria* и ящерицъ осязательныя клѣтки стоятъ еще въ связи съ эпидермисомъ.

У птицъ мы имѣемъ уже настоящія осязательныя тѣльца, т.-е. осязательныя клѣтки группируются въ пакеты съ соединительно-тканной оболочкой и характерной структурой. У птицъ они сидятъ на языкѣ и на восковицѣ, т.-е. мягкой кожицѣ, окружающей клювъ.

У млекопитающихъ на частяхъ тѣла, лишенныхъ волосъ, находимъ или изолированныя осязательныя клѣтки, или осязательныя тѣльца, тогда какъ на

волосистыхъ мѣстахъ физиологически эти органы замѣняются осязательными волосками, въ сумкѣ которыхъ имѣются также осязательныя клѣтки, а равно и свободныя нервныя окончанія. Затѣмъ у нѣкоторыхъ рептилій и главнымъ образомъ у птицъ развиты особыя, такъ называемыя колбовидныя тѣльца (Фатеръ-Пачиніевы), представляющія, вѣроятно, видоизмѣненіе свободныхъ нервныхъ окончаній, являющихся въ этомъ случаѣ облеченными многослойной соединительно-тканной оболочкой. У птицъ и млекопитающихъ они распространены, какъ по всей кожѣ, такъ встрѣчаются и во внутреннихъ органахъ.

С. Органы вкуса.

Органы вкуса построены по типу концевыхъ почекъ рыбъ, и есть указанія, что кожа рыбъ, у которыхъ концевыя почки распространены по всему тѣлу, хотя особенно многочисленны на губахъ, усикахъ, въ ротовой полости и въ глоткѣ, обладаетъ химической чувствительностью¹⁾. Начиная съ двудышащихъ рыбъ и амфибій, т.-е. съ переходомъ къ наземному образу жизни, концевыя почки сидятъ исключительно въ носовой и ротовой полости и заслуживаютъ названіе вкусовыхъ. У нихъ, а равно и у низшихъ рептилій, вкусовыя почки сидятъ какъ по всей слизистой оболочкѣ различныхъ частей ротовой полости, такъ и на особыхъ сосочкахъ языка, называемыхъ грибовидными (*papillae fungiformes*). У *Amniota* распространеніе вкусовыхъ почекъ еще болѣе ограничено, и онѣ какъ-бы имѣютъ тенденцію все болѣе и болѣе углубляться отъ ротового отверстія внутрь. У крокодиловъ они сосредоточены въ задней части ротовой полости подъ крыловидными костями, тамъ, гдѣ слизистая оболочка богата железами, и ихъ нѣтъ въ передней части ротовой полости и на языкѣ, гдѣ покровы ороговѣваютъ. У птицъ они сидятъ на задней части нѣба, въ зѣвѣ и отъ основанія языка до начала пищевода, а на языкѣ изобилуютъ осязательныя тѣльца.

У млекопитающихъ распространеніе вкусовыхъ почекъ еще болѣе ограничено. Главнымъ образомъ онѣ помѣщаются на сосочкахъ языка, но онѣ встрѣчаются и на нѣбѣ (въ молодости), въ зѣвѣ и на надгортанникѣ. Вообще у молодыхъ особей вкусовыя почки встрѣчаются тамъ, гдѣ у взрослого не встрѣчаются. У человѣка они первоначально залагаются между прочимъ и на такихъ грибовидныхъ сосочкахъ, которые потомъ ороговѣваютъ. У домашняго кролика вкусовыя почки значительно малочисленнѣе, чѣмъ у дикаго. У китообразныхъ вкусовые органы совсѣмъ редуцируются, и на языкѣ остаются лишь углубленія, по расположенію соответствующія вальковатымъ сосочкамъ (*papillae vallatae*), несущимъ вкусовыя почки у другихъ млекопитающихъ.

¹⁾ Такъ акулы, напр., воспринимаютъ химическія раздраженія, вызываемыя щелочами и кислотами, а также въ болѣе слабой степени и солеными, горькими и сладкими веществами, всѣми частями покрововъ, но одиѣ части болѣе чувствительны къ однимъ раздраженіямъ, другія—къ другимъ (Sheldon, 1909).

У млекопитающихъ вкусовые почки несутъ грибовидные сосочки (*papillae fungiformes*), которые расположены чередующимися рядами, идущими косо отъ края языка къзади къ его срединной линіи, такъ что ряды правой и лѣвой стороны, сходясь, образуютъ направленный къзади острый уголъ. Затѣмъ, вкусовые почки сидятъ на вальковатыхъ сосочкахъ (*papillae vallatae*), представляющихъ собой одинъ, два или три сосочка, окруженныхъ валикомъ, и на особомъ складчатомъ краевомъ органѣ, или листовидномъ сосочкѣ (*papilla foliata*), сидящемъ справа и слѣва на краѣ языка и встрѣчающемся у сумчатыхъ, грызуновъ, дамановъ, копытныхъ, хищниковъ и приматовъ. У человѣка этотъ органъ имѣется въ зародышевомъ состояніи и сохраняется нѣкоторое время, покуда ребенокъ сосеть (Stahr, 1910). Вальковатые сосочки обыкновенно сидятъ двумя сходящимися къзади рядами на верхней поверхности задней части языка, или иначе, но всегда въ небольшомъ числѣ. Иногда ихъ бываетъ всего три, иногда два или даже одинъ (у кэнгуру). На имѣющихся на языкѣ нитевидныхъ сосочкахъ (*papillae filiformes*), иногда покрывающихъ всю верхнюю и боковыя поверхности языка, а иногда отчасти и нижнюю, а у молодыхъ животныхъ (напр. 9 мѣсячнаго жеребенка) даже всю нижнюю поверхность, вкусовыхъ почекъ нѣтъ и они имѣютъ развитой роговой покровъ. Въ другихъ случаяхъ нитевидные сосочки встрѣчаются въ очень маломъ числѣ и при этомъ не покрываются роговымъ чехломъ. На основаніи этого и на основаніи находженія нѣкоторыхъ переходныхъ формъ можно думать, что нитевидные сосочки явились исходной формой для развитія грибовидныхъ.

Что касается до вальковатыхъ сосочковъ, то возникновеніе ихъ у различныхъ формъ шло, повидимому, различнымъ путемъ. Такъ центральная часть можетъ происходить то видоизмѣненіемъ одного грибовиднаго сосочка, то сліяніемъ нѣсколькихъ, то сліяніемъ грибовидныхъ и нитевидныхъ; а окружающій валикъ, вѣроятно, произошелъ черезъ сліяніе нѣсколькихъ нитевидныхъ сосочковъ (Becker, 1908). Есть наблюденія, указывающія на возможность раздѣленія какъ центральной части, такъ и всего сосочка (Haller, 1909). Листовидный сосочекъ, естественно, сложнаго происхожденія и рассматривается нѣкоторыми, какъ видоизмѣненіе ряда *papillae vallatae* (Haller, 1909). Главнымъ вкусовымъ нервомъ является языкоглоточный.

О. Органъ обонянiя.

Органъ обонянiя позвоночныхъ животныхъ представляетъ два рѣзко отличныхъ типа: съ одной стороны мы видимъ непарный органъ круглоротыхъ рыбъ (*Monocephali*), а съ другой—парный органъ прочихъ позвоночныхъ (*Amphirrhini*). Въ томъ и другомъ случаѣ обонятельный органъ можетъ быть сведенъ къ ямкообразному углубленію кожи, коего кѣтки частью являются мерцательными или просто эпителиальными, частью обонятельными. Послѣдніе снабжены на своей свободной поверхности пучкомъ обонятельныхъ волосковъ, а на внутренней продолжаютъся въ видѣ волоконъ обонятельнаго нерва. У рыбъ

встрѣчаются въ обонятельномъ органѣ почки, похожія на вкусовыя. По одному воззрѣнію непарная обонятельная ямка круглоротыхъ представляетъ собой органъ непарный по своему первоначальному происхожденію и можетъ быть приравнена той или другой непарной обонятельной ямкѣ ланцетника. По другому взгляду непарность органа обонянія у круглоротыхъ представляетъ явленіе вторичное, возникшее, какъ результатъ сліянія пары органовъ, на что указываетъ и парность обонятельнаго нерва круглоротыхъ ¹⁾. Парныя обонятельныя ямки, которыя представляютъ пару плакодъ, а по другимъ даже двѣ пары (Burkhardt, 1901), открываются въ ихъ первоначальной формѣ каждая однимъ отверстіемъ наружу, но у многихъ рыбъ мы имѣемъ два отверстія, которыя можно разсматривать, какъ результатъ раздѣленія этого первоначальнаго отверстія на два: переднее и заднее (рис. 322), ибо обыкновенно первоначально ямка имѣетъ у зародыша одно отверстіе, а потомъ, вслѣдствіе его удлиненія и замыканія въ средней части, оно подраздѣляется на два: переднее и заднее.

Уже у селахій мы встрѣчаемъ ту особенность, что обонятельныя ямки, лежащія непосредственно впереди рта, сообщаются желобкомъ съ ротовой полостью и бывають прикрыты складкой кожи (рис. 319). Если мы представимъ себѣ, что эта складка срастется своимъ свободнымъ краемъ съ покровами, то получимъ обонятельную ямку, которая при помощи канала (представленнаго желобкомъ у селахій) сообщается съ ротовой полостью. Такое явленіе дѣйствительно имѣетъ мѣсто у *Dipnoi*, *Amphibia* и *Amniota*, у которыхъ обонятельный органъ служитъ въ то же время для проведенія воздуха къ органамъ дыханія. Отверстія, сообщающія обонятельный органъ съ ротовой полостью, носятъ названіе заднихъ носовыхъ отверстій, или хоанъ (*choanae*). У *Amniota* самый процессъ образованія этого сообщенія при развитіи (рис. 320) отчасти повторяетъ то, что мы видѣли у селахій.

Возникающіе у зародыша обонятельныя ямки имѣютъ сначала форму углубленій эктодермы, лежащихъ по бокамъ срединнаго выступа лобной области, или лобнаго отростка, углы котораго вытягиваются въ пару отростковъ, называемыхъ внутренне-носовыми; снаружи углубленія ограничены парой наружно-носо-

¹⁾ Купферъ (1894) искалъ примиренія этихъ взглядовъ, доказывая съ одной стороны, что у *Amphurghuni* имѣется провизорная непарная обонятельная плакода, а съ другой, что въ составъ обонятельной ямки *Mopoghini* входятъ три плакоды: одна непарная и двѣ парныхъ, т.-е. иначе говоря, эта ямка образовалась черезъ сліяніе непарной обонятельной ямки ланцетника и двухъ ямокъ *Amphirghini*, но послѣдующія наблюденія дали разнорѣчивые результаты: одни отрицають присутствіе непарной плакоды у рыбъ (Гавриленко, 1910) и въ особенности у *Amniota* (Peter, 1900), другіе же, наоборотъ, ее описываютъ для акулъ (Sund, 1904) и ганойдовъ (Brookover, 1910). У *Polypterus* залагается сначала одно непарное утолщеніе (Kerr, 1900), которое потомъ даетъ два боковыхъ набуханія, а въ послѣднихъ возникаютъ полости, лишь въ послѣдствіи прорывающіяся наружу. Во всякомъ случаѣ, въ известную стадію у *Amnosoetes* ясно можно отличить двѣ, хотя сначала весьма нерѣзко обособленныя обонятельныя ямки, открывающіяся вмѣстѣ со спинной стороны въ трубчатую часть гипофиза (рис. 28) (Lubosch, 1904).

выхъ отростковъ лобной области. Къ носовымъ отросткамъ, соответствующимъ срастающимся краямъ желобка, соединяющаго у селакій обонятельную ямку съ ротовой полостью, у *Amniota* съ каждой стороны подходит своимъ верхнимъ краемъ еще верхне-челюстной отростокъ, мандибулярной дуги, ограничивающій первично-ротовую полость съ боковъ и сверху. Въ такомъ видѣ каждая носовая ямка желобкомъ, лежащимъ между наружно-носовымъ и верхне-челюстнымъ отростками, соединена съ областью глаза, а желобкомъ, лежащимъ между отростками

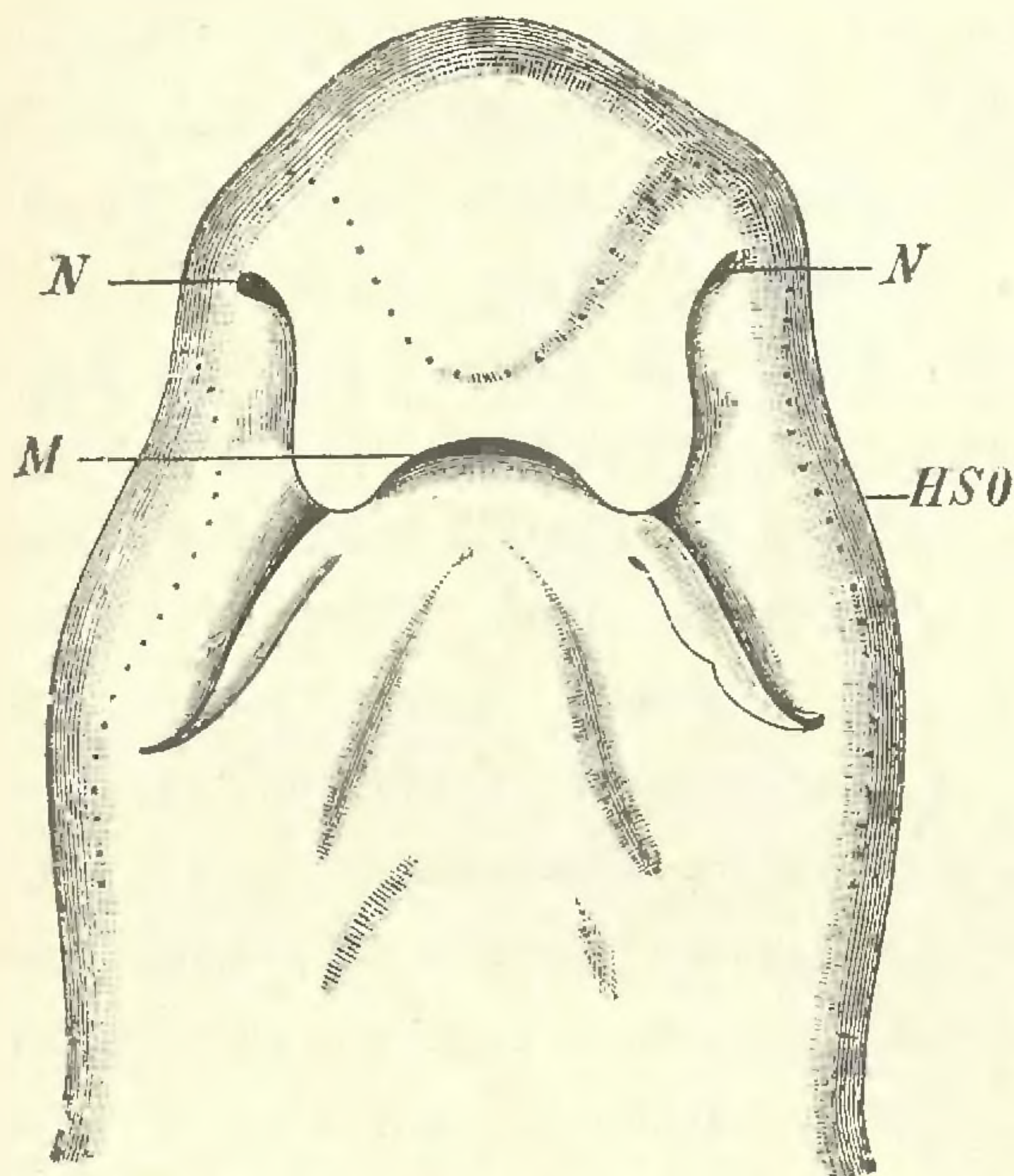


Рис. 319. Нижняя поверхность головы акулы (*Scyllium canicula*). *N, N*—носовые отверстия; *M*—ротовое отверстие; *HSO*—боковая линия. По Видерсгейму.

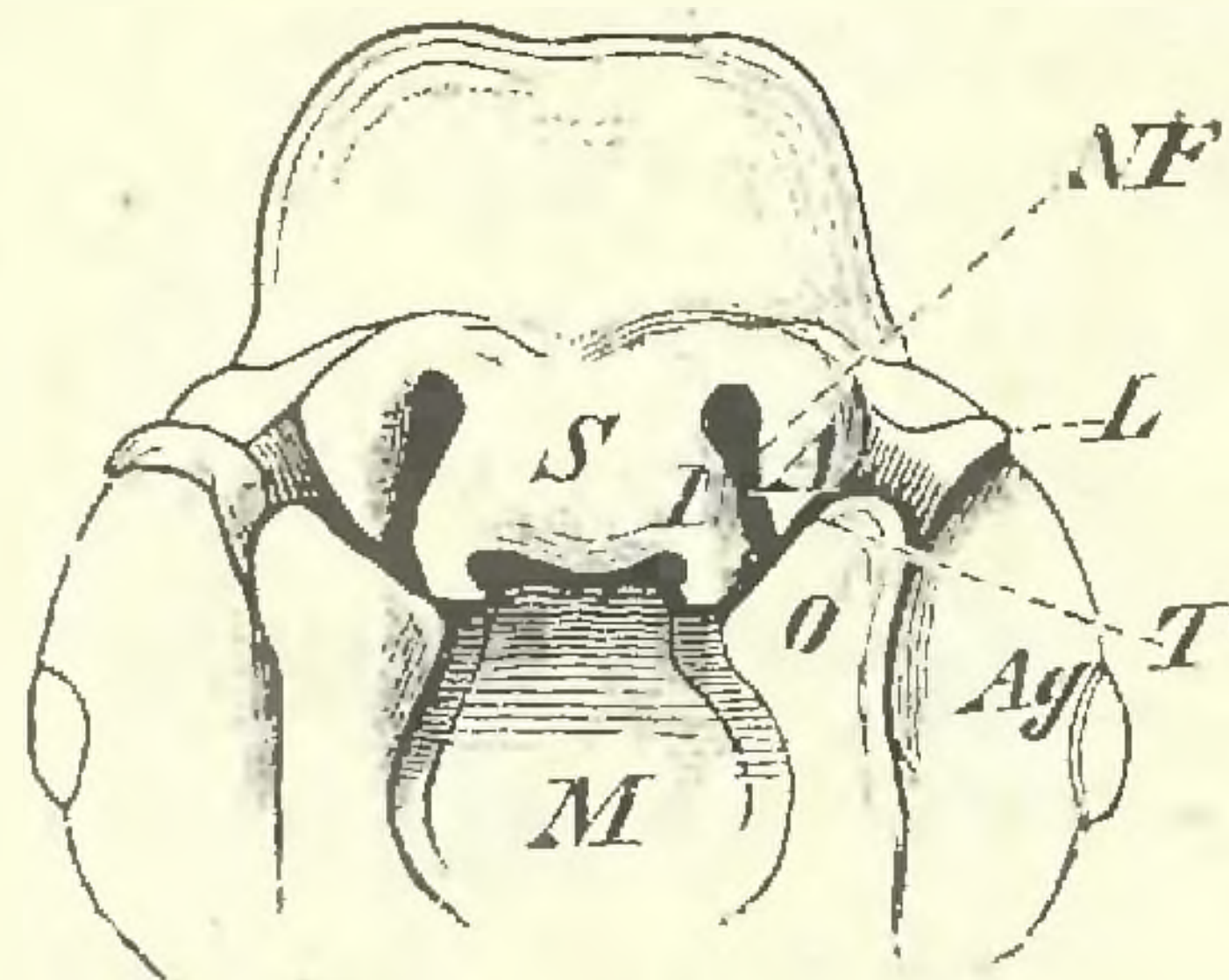


Рис. 320. Развитие органовъ обонянія у высшихъ позвоночныхъ. *Ag*—глазное яблоко; *A*—наружный, *I*—внутренній носовой отростокъ; *L*—складки вѣка; *M*—первично-ротовая полость; *NF*—лежащая между носовыми отростками носовая ямка; *O*—верхнечелюстной отростокъ; *S*—лобный отростокъ; *T*—слезно-носовой желобокъ. По Видерсгейму.

внутренне-носовымъ и верхне-челюстнымъ, — съ ротовой полостью. По сращеніи краевъ этихъ послѣднихъ, а равно наружно-носового отростка съ внутренне-носовымъ, изъ лежащаго между ними желобка образуется каналъ, сообщающій носовую ямку съ первичной полостью рта при помощи отверстия, которое можетъ быть названо первичной хоаной¹⁾. Перегородка, отдѣляющая первичную полость рта отъ обособленныхъ отъ нея пары носовыхъ полостей, называется первичнымъ небомъ, или первичной ротовой крышкой. У большинства рептилій, на этомъ дѣло и останавливается, причемъ иногда (*Rhynchoserphala* и нѣкоторыя ящерицы) сохраняются и первичныя хоаны, а иногда онѣ частью зарастаютъ и у взрослого остается отъ нихъ лишь задній участокъ (нѣкоторыя ящерицы, змѣи, черепахи). У крокодиловъ, птицъ и млекопитающихъ образуется вторичное небо, или вторичная ротовая крышка, которая у крокодиловъ и у млекопитающихъ возникаетъ слѣдующимъ образомъ. Отъ верхне-челюстного отростка въ

¹⁾ У амфибій первичныя хоаны образуются инымъ путемъ, а именно черезъ прорывъ носовыхъ полостей въ ротовую и притомъ, въ отличіе отъ *Amniota*, не въ эктодермическую, а въ энтодермическую ея часть.

первичную ротовую полость вдается выступъ, или небная пластинка. Этотъ выступъ срастается своимъ переднимъ краемъ съ заднимъ краемъ внутренне-носового отростка и растетъ навстрѣчу выступу противоположной стороны. Когда оба эти выступа срастутся между собой, то они образуютъ вторичное небо, которое отдѣляетъ отъ первично-ротовой полости верхній ея участокъ, въ который открываются первичныя хоаны, и происходитъ отдѣленіе вторичной или дефинитивной ротовой полости отъ носовой. Эта послѣдняя сообщается съ ротовой полостью отверстіями позади сросшихся небныхъ пластинокъ—вторичными или дефинитивными хоанами, лежащими значительно глубже, т.-е. болѣе кзади, по сравненію съ первичными. У птицъ тоже образуются складки, отдѣляющія переднюю часть первичной ротовой полости, но значеніе этихъ складокъ иное и вообще весь процессъ идетъ иначе (Aulmann, 1909). Несрастаніе небныхъ пластинокъ ведетъ у млекопитающихъ къ аномалии, при которой носовая и ротовая полости остаются въ широкомъ сообщеніи и которая называется волчьей пастью. Затѣмъ, какъ въ первичномъ, такъ и во вторичномъ небѣ могутъ залегать кости, которыя и образуютъ упоминаемое при описаніи черепа твердое небо (*palatum durum*; стр. 138, 139, 158), и дальнѣйшее измѣненіе въ отношеніяхъ ротовой и обонятельной полостей состоитъ въ образованіи этого неба, что и вызываетъ постепенное отступаніе хоанъ кзади. Амфибии и низшіе *Amniota* обладаютъ такимъ образомъ первичнымъ небомъ и первичными хоанами, а высшіе *Amniota*—вторичными (Fuchs, 1908). Слезно-носовой каналъ, устанавливающій сообщеніе между полостью носа и полостью, ограниченной вѣками, возникаетъ въ видѣ плотной эпителиальной полости на днѣ вышеописаннаго желобка, потомъ превращающейся черезъ резорбцію центральныхъ клѣтокъ въ каналъ. Такъ идетъ этотъ процессъ у *Amniota* и у *Gymnophiona*.

Обонятельные органы облакаются хрящевыми капсулами, образованными переднимъ отдѣломъ хрящевого черепа (стр. 113), а у млекопитающихъ ихъ рудиментами являются отдѣльно лежащіе въ носовой области хрящи (*cartilagineae alares* и др.).

У наземныхъ формъ дѣятельность органа обонянія, возникшаго еще въ періодъ водной жизни, необходимо должна поддерживаться дѣятельностью смачивающихъ железъ, и, дѣйствительно, начиная съ наземныхъ амфибій, въ связи съ обонятельнымъ органомъ стоятъ многоклѣточные слизеотдѣлительныя железы. Начиная также съ наземныхъ амфибій, въ носовыхъ полостяхъ обособляются участки, коихъ эпителий не содержитъ обонятельныхъ клѣтокъ и эти части служатъ только для проведенія воздуха, иначе говоря, обособляются части: дыхательная—*pars respiratoria* и обонятельная—*olfactoria*. У всѣхъ позвоночныхъ выражено явственное стремленіе обонятельной полости къ увеличенію поверхности: у водныхъ—путемъ образованія складокъ слизистой оболочки полости, а у наземныхъ—путемъ образованія на ея стѣнкахъ выступовъ, снабженныхъ скелетной опорой въ видѣ хрящевыхъ или костныхъ раковинъ (*conchae s. ossa turbinalia*). Раковины могутъ стоять въ связи съ максиллярными костями (*maxil-*

loturbinalia) или съ этмоидальными (*ethmoturbinalia*). Наконецъ, у млекопитающихъ это стремленіе къ увеличенію поверхности приводитъ къ образованію еще полостей въ костяхъ, окружающихъ носовую полость и выстланныхъ заворотами слизистой оболочки носовой полости. Физиологическое значеніе возникновенія этихъ полостей иное, чѣмъ образованія раковинъ. Въ послѣднемъ случаѣ мы имѣемъ дѣло съ увеличеніемъ обонятельной поверхности, полости же эти въ громадномъ большинствѣ случаевъ не содержатъ обонятельныхъ клѣтокъ. Поэтому и предполагаютъ, что онѣ, примѣшивая содержащейся въ нихъ теплый воздухъ къ вдыхаемому извнѣ болѣе холодному, препятствуютъ чрезмѣрному охлажденію стѣнокъ носовой полости. Парный участокъ носовой полости, возникающій въ видѣ желобка на внутренней стѣнкѣ обонятельнаго мѣшка, у наземныхъ позвоночныхъ обособляется въ видѣ самостоятельнаго органа, открывающагося потомъ въ ротовую полость, и получаетъ названіе **Якобсонова органа** (рис. 324) ¹⁾.

Непарный **обонятельный органъ круглоротыхъ рыбъ** открывается не непосредственно наружу, а на верхней стѣнкѣ трубчатой части гипофиза, въ свою очередь открывающейся наружу на спинной сторонѣ головы (рис. 278), а у *Muxinidae* другимъ концомъ также и въ ротовую полость (стр. 216). Въ послѣднемъ случаѣ гипофизарная трубка служитъ для проведенія воды не только къ обонятельному органу, но и къ жабрамъ. На внутренней поверхности мѣшка имѣются радіальныя складки, на которыхъ и помѣщаются обонятельныя клѣтки, стоящія въ связи съ парой обонятельныхъ нервовъ. У *Petromyzontidae* мѣшокъ этотъ раздѣляется на двѣ симметричныя части вертикальной складкой, спускающейся со спинной его поверхности и прирастающей къ брюшной.

Самый обонятельный мѣшокъ облеченъ носовой капсулой или хрящевымъ выступомъ черепа (рис. 132), а у *Muxinidae* хрящевыя кольца развиваются и въ стѣнкѣ гипофизарной трубки.

У **селахій обонятельныя ямки** лежатъ на нижней поверхности рыла впереди рта и сообщаются желобкомъ съ ротовой полостью, причемъ у акулъ и скатовъ желобокъ этотъ прикрытъ сверху клапанообразной складкой кожи, отходящей отъ внутренняго края желобка (рис. 319). Такимъ образомъ вода входитъ въ обонятельное отверстіе, а черезъ вышеупомянутый желобокъ выходитъ подъ верхнюю губу. Отношенія, находимыя въ **органѣ обонянiя у двудышащихъ**, представляютъ какъ бы дальнѣйшее измѣненіе того, что мы видимъ у селахій. Первоначально у зародыша двудышащихъ носовое отверстіе лежитъ тоже снаружи, но потомъ перемѣщается (вслѣдствіе срастанія верхней губы съ верхней челюстью) внутрь ротовой полости (Kerr, 1900). Потомъ носовое от-

¹⁾ Въ то время какъ одни видятъ первый зачатокъ Якобсонова органа въ обособившемся переднемъ участкѣ обонятельныхъ ямокъ нѣкоторыхъ акулъ (Sripax; Sund, 1904), или въ обособленномъ срединномъ участкѣ обонятельнаго мѣшка костистыхъ рыбъ (Гавриленко, 1910), и во всякомъ случаѣ въ одномъ изъ участковъ обонятельныхъ полостей амфибій, другіе считаютъ Якобсоновъ органъ за образованіе, свойственное исключительно *Amniota*.

верстие, вследствие удлинёния въ видѣ щели и срастанія краевъ этой щели въ средней ея части (Semon, 1891), дѣлится на два: переднее, служащее для входа воды, и заднее, служащее для выхода, но въ то время какъ переднее отверстие открывается непосредственно подъ верхней губой, заднее оказывается смѣщеннымъ къзади и открывается гораздо глубже въ ротовую полость (рис. 321). Такимъ образомъ, оба отверстия въ сущности открываются въ ротовую полость. Внутри органа имѣется система складокъ, состоящая изъ продольныхъ складокъ, соединенныхъ между собой поперечными. При наступленіи сухого времени года *Protopterus* зарывается въ иль и образуетъ кругомъ себя коконъ, выстланный внутри слизью, но отъ наружной поверхности кокона

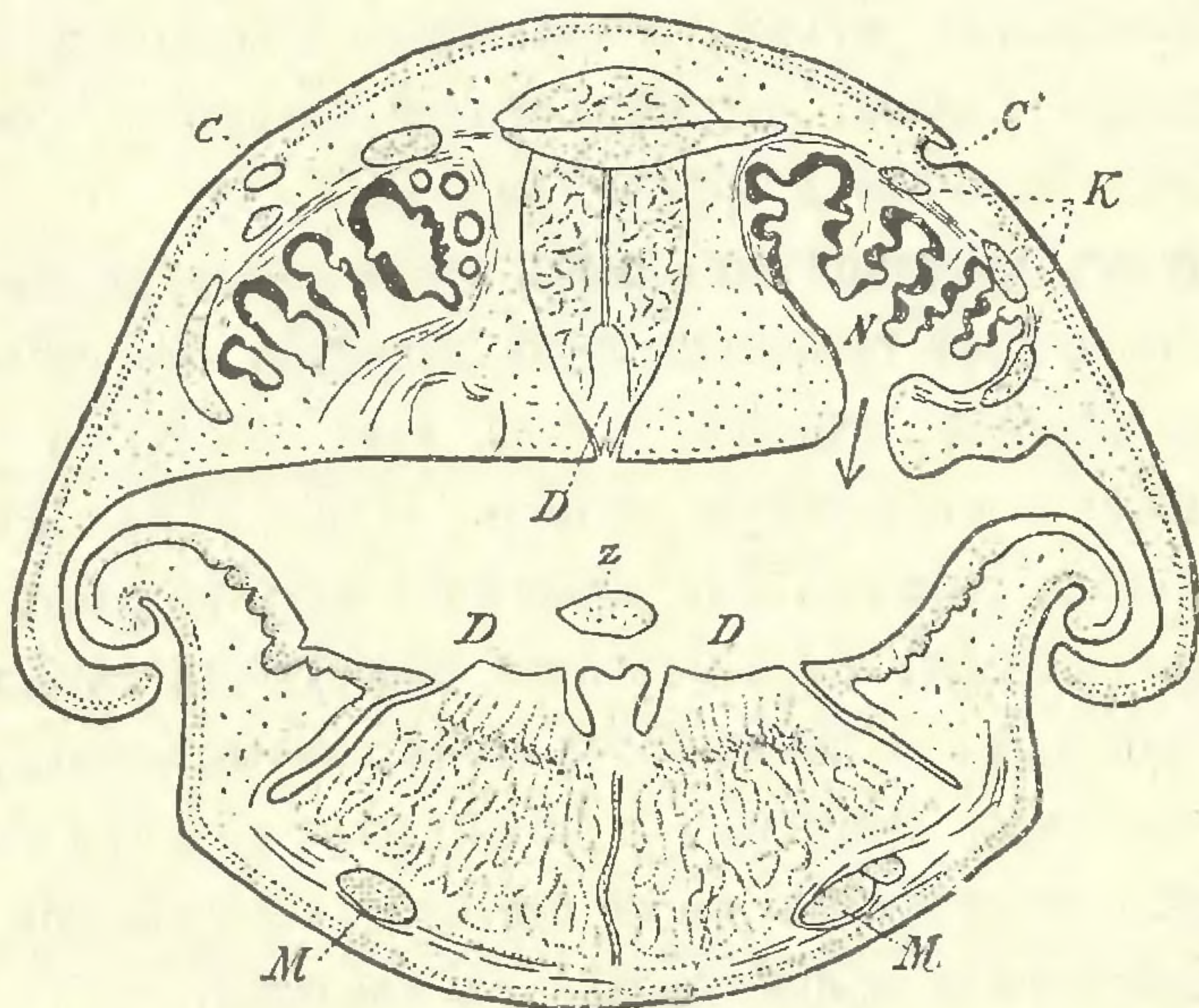


Рис. 321. Разрѣзь черезъ переднюю часть головы *Protopterus aeneus*. Справа разрѣзь прошелъ черезъ задне-носовое отверстие, обозначенное стрѣлкой. *C* и *C'*—каналы боковой линіи; *D*—зубы; *K*—хрящъ носовой капсулы; *N*—обонятельные мѣшки; *M*—мандибулярный хрящъ; *Z*—конецъ языка. Изъ Гегенбаура.

ко рту идетъ трубка, служащая для проведенія воздуха. Въ такомъ положеніи *Protopterus* дышитъ исключительно воздухомъ, и при положеніи обонхъ носовыхъ отверстій въ ротовой полости они не являются исключенными отъ воздушнаго тока, какъ это было бы, если-бы они открывались внѣ ротовой полости, и, слѣдственно, оказались-бы въ атмосферѣ, находящейся внутри замкнутого кокона. Кромѣ того двудышщія рыбы вообще заглатываютъ воздухъ для наполненія своихъ легкихъ, и при означенномъ положеніи органа обонянія онъ наполняется заглатываемымъ воздухомъ.

Слизистыя железы смачиваютъ поверхность обонятельныхъ мѣшковъ и предохраняютъ ихъ стѣнки отъ высыханія. Такимъ образомъ, измѣненіе въ положеніи носовыхъ отверстій у двудышщихъ является результатомъ приспособленія къ нѣкоторымъ условіямъ образа жизни.

У ганоидовъ и костистыхъ рыбъ обонятельный органъ также представленъ двумя мѣшками, причемъ каждый мѣшокъ открывается наружу двумя отверстиями, лежащими на верхней стѣнкѣ черепа; переднее обыкновенно помещается на щупальцевидномъ придаткѣ (рис. 322). Внутри обонятельныхъ ямокъ всѣхъ рыбъ имѣются складки, которыя, по отношенію къ нѣкоторой продольной оси, упирающейся въ переднюю стѣнку передняго носового отверстия, расположены чаще всего радіально. Въ связи съ обонятельной полостью нерѣдко стоятъ добавочные обонятельные мѣшки, различно расположенные (Burne, 1909). Свое-

образное строение представляют обонятельные органы ганоида *Polypterus*, глубоко вдавленные въ хрящевой черепъ. Каждый органъ состоитъ изъ преддверія и собственно обонятельной ямки. Эта послѣдняя подѣлена радіально

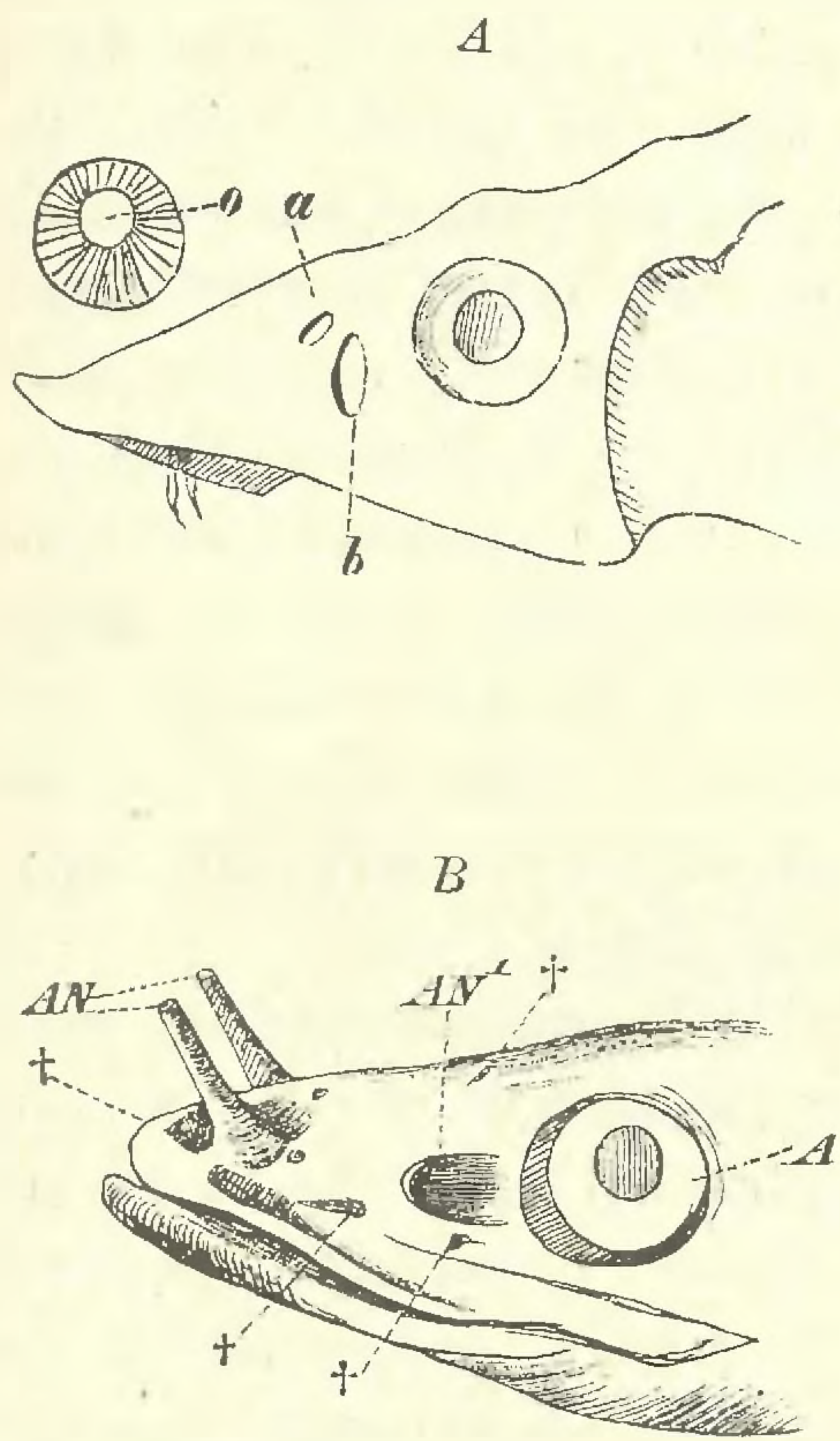


Рис. 322. А—голова осетра. *a*—переднее, *b*—заднее носовое отверстіе; *o*—изолированная розетка складокъ обонятельнаго мѣшка. В—голова *Polypterus bichir*. А—глазь; *AN*, *AN¹*—переднее и заднее носовыя отверстія; †††—отверстія каналовъ боковой линіи. Оба рисунка изъ Видерсгейма.

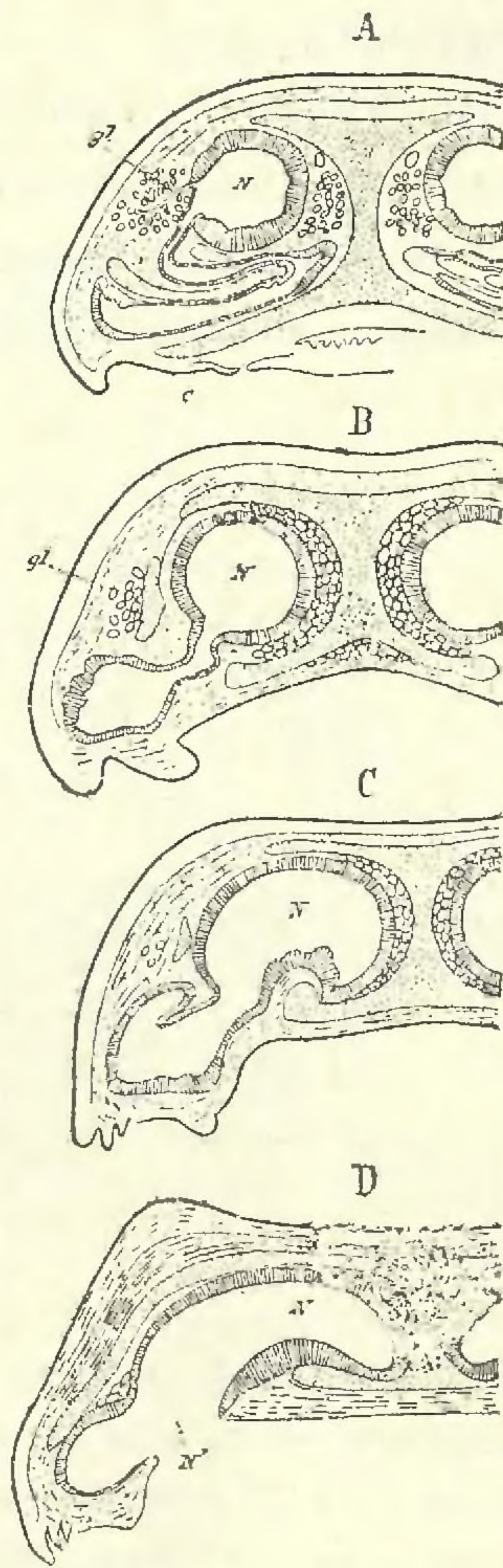


Рис. 323. А, В, С, D четыре послѣдовательныхъ поперечныхъ разрѣза, начиная спереди, обонятельной полости лягушки (*Rana temporaria*); *N*—обонятельная полость; *N¹*—хоаны; *gl*—наружныя железы; на А—D видны и внутреннія, прилежащія къ внутренней сторонѣ мѣшка. По Гегенбауру.

перегородками, сходящимися къ центральному столбику, на шесть полостей. Въ каждой изъ нихъ имѣются складки, отходящія вѣрообразно отъ столбика. Въ столбикѣ проходитъ нервъ, дающій вѣрообразно расходящіяся въ складки вѣтви. У сросточелюстныхъ (*Plectognathi*) наблюдается редукція органовъ обонянія. У нѣкоторыхъ видовъ *Tetodon* по наблюденіямъ I. Мюллера, подтвержденнымъ Видерсгеймомъ, вмѣсто наружныхъ носовыхъ отверстій имѣются плотныя щупальца, въ центрѣ коихъ проходитъ обонятельный нервъ и въ различныхъ мѣстахъ которыхъ сконцентрированы обонятельныя клѣтки, а иногда нѣтъ и щупалець, и обонятельный нервъ оканчивается въ области маленькаго

пигментнаго пятнышка кожи. Обонятельная полость въ такомъ случаѣ вовсе не развивается.

Характерной особенностью обонятельныхъ органовъ амфибій представляется появленіе внутреннихъ носовыхъ отверстій и слезно-носового канала, не существующаго лишь у немногихъ низшихъ формъ (*Siren*, *Proteus*), а равно и появленіе у наземныхъ формъ особыхъ железъ, открывающихся въ носовую полость. Низшимъ амфибіямъ (*Perennibranchiata*) свойственны нѣкоторыя особенности, напоминающія рыбъ, а именно въ полости обонятельныхъ мѣшковъ имѣются радіальныя складки, съ которыми у вышестоящихъ

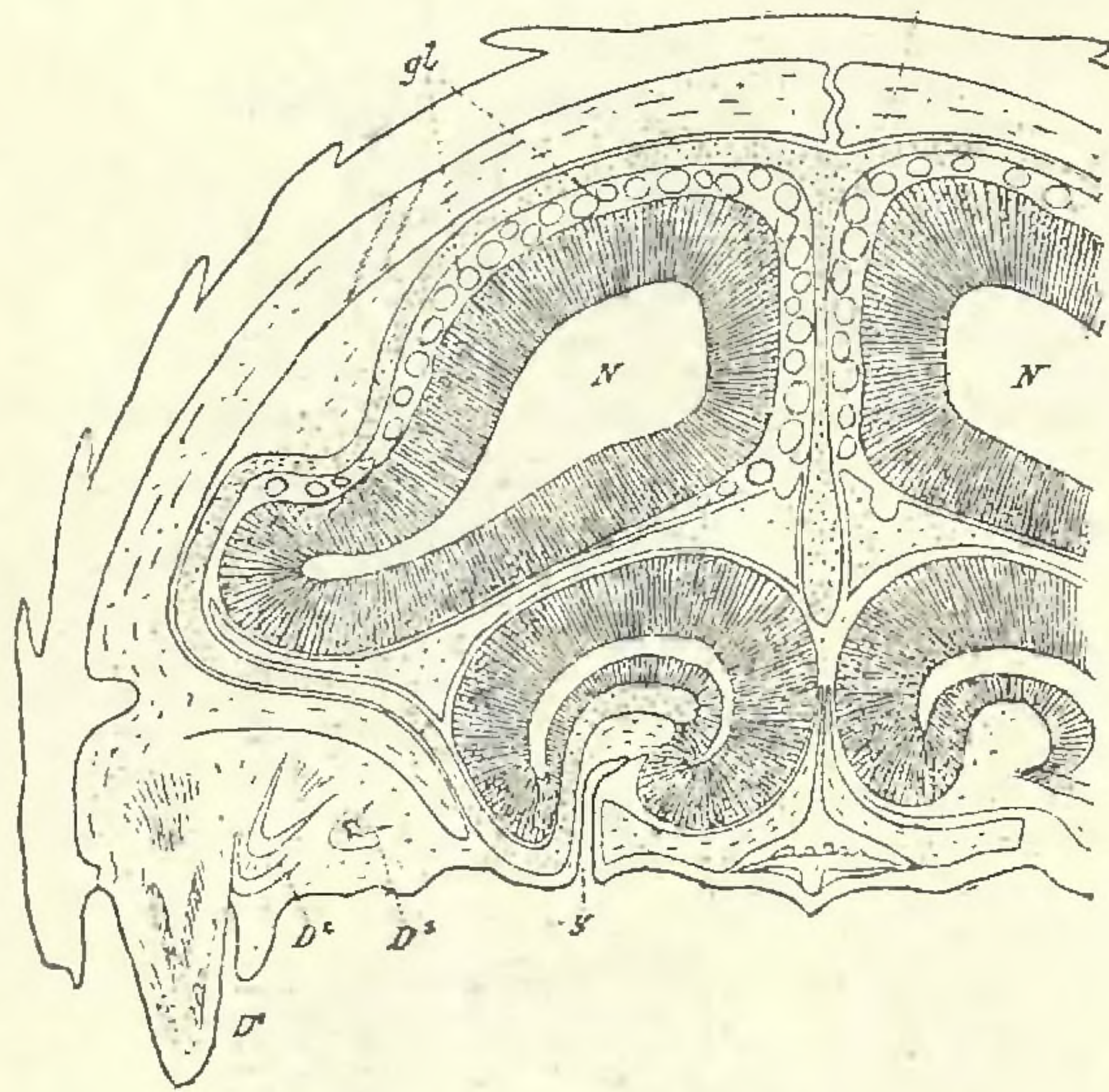


Рис. 324. Поперечный разрѣзъ черезъ голову мѣдвѣди (*Anguis fragilis*). *N*—носовая полость; *J*—Якобсоновъ органъ; *D*¹, *D*², *D*³—три поколѣнія зубовъ; *gl*—железы; *y*—отверстіе Якобсонова органа.

По Гегенбауру.

душнаго дыханія у амфибій обособляется *pars respiratoria* и *pars olfactoria*, а именно эпителий частей органа, обращенныхъ кнаружи, не содержитъ обонятельныхъ клѣтокъ, а части, обращенныя кнаружи, выстланы обонятельнымъ эпителиемъ. Якобсоновъ органъ уже обособленъ у нѣкоторыхъ *Urodela*, а именно у *Derotremata*, у которыхъ онъ является въ видѣ желобка, лежащаго на внутренней поверхности нижняго отдѣла и выстланнаго въ определенной части своего протяженія обонятельнымъ эпителиемъ. У *Proteus* и *Menobranchus* изъ *Perennibranchiata* Якобсоновъ органъ вовсе отсутствуетъ. У саламандровыхъ, какъ и у *Amphibia*, онъ представленъ обращеннымъ внутрь участкомъ нижняго отдѣла, у саламандровыхъ сдвинутого кнаружи. Наружный участокъ этого отдѣла имѣетъ характеръ дыхательной части, а на внутренней стѣнкѣ внутренняго участка у разныхъ формъ на различномъ протяженіи развитъ обонятельный эпителий. Этотъ участокъ и приравниваютъ Якобсонову органу. Еще большей обособленности достигаетъ этотъ нижній отдѣлъ у

формъ мы уже болѣе не встрѣчаемся. Еще одна особенность, болѣе рѣзко выраженная у *Amphibia* и *Gymnophiona*, это образование выступовъ стѣнки обонятельной полости, приводящее къ обособленію отдѣловъ въ обонятельной полости (рис. 323). Впрочемъ, въ слабой степени это явленіе замѣчается уже и у рыбъ.

Такъ, у большинства амфибій можно отличить два отдѣла: верхній и нижній, причемъ у *Urodela* этотъ послѣдній можетъ сдвигаться къ наружному краю. У *Amphibia* иногда обособляется (у *Aglossa*) еще боковой участокъ, слѣпо заканчивающійся спереди. Слезно-носовой каналъ открывается въ нижній отдѣлъ или въ мѣстѣ перехода нижняго въ верхній. Въ зависимости отъ воз-

Guinporhiona, у которыхъ онъ, слѣпо заканчиваясь спереди, сзади сообщается съ верхнимъ участкомъ. На внутренней стѣнкѣ этого сдвинутого кнаружи отдѣла, который уже весь получаетъ названіе Якобсонова органа, и находится участокъ обонятельнаго эпителия. Оба отдѣла, какъ верхній, такъ и нижній, получаютъ каждый свой обонятельный нервъ, который такимъ образомъ съ каждой стороны является подѣленнымъ на два пучка—явленіе, замѣчаемое и у другихъ позвоночныхъ (стр. 288). Что касается до железъ, то въ обонятельный органъ наземныхъ амфибій открываются железки, лежащія, какъ кнаружи отъ обонятельной полости, такъ и вовнутри. Первые получаютъ названіе верхней носовой железы, вторыя—нижней (или Якобсоновой). Кромѣ того имѣется еще железка, открывающаяся у задняго края хоанъ, или небная.

Обонятельный органъ Sauropsida, сохраняя нѣкоторыя особенности таковаго амфибій, а именно, присутствіе заднихъ носовыхъ отверстій, слезно-носо-

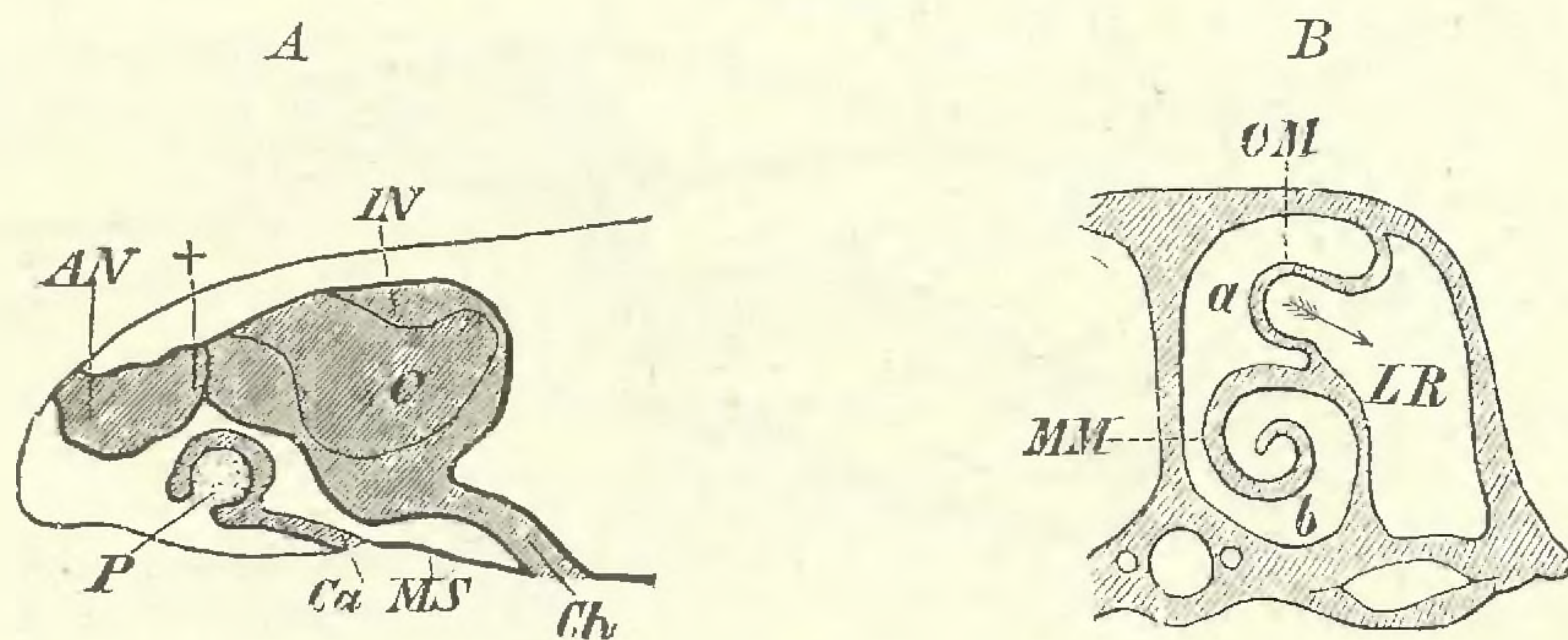


Рис. 325. А—органы обонянія ящерицы сбоку; схема. AN—преддверіе; IN—внутренняя носовая полость; †—мѣсто ихъ взаимнаго сообщенія; C—носовая раковина; Ch—хоана; P—сосочекъ Якобсонова органа, при Ca открывающагося въ полость рта; MS—слизистая оболочка послѣдней. В—поперечный разрѣзъ черезъ правую носовую полость птицы. MM—раковина; OM—nasoturbinale; a, b—верхній и нижній носовые ходы; LR—челюстная полость. Оба рисунка изъ Видерсгейма.

вого канала и железъ, характеризуется слѣдующими особенностями. Носовая полость у большинства (кромѣ змѣй) распадается на два отдѣла: передній, или преддверіе (*vestibulum*), выстланное плоскимъ эпителиемъ, иногда съ бокаловидными клѣтками, а у птицъ даже снабженное на наружной стѣнкѣ выступомъ, или раковиной преддверія (*concha vestibuli*), не имѣющей гомолога у другихъ Amniota, и задній—или обонятельную полость собственно, имѣющую обонятельную функцію и принимающую протоки железъ (рис. 325, А).

Затѣмъ, отъ наружной стѣнки обонятельной полости отходитъ слегка завитой выступъ, или максиллярная раковина (*concha s. maxilloturbinale*), неполна раздѣляющая обонятельную полость на два отдѣла: верхній и нижній, причемъ у крокодилосъ и птицъ верхній отдѣлъ является обонятельнымъ (*pars olfactoria*), а нижній служитъ исключительно для прохожденія воздуха и не содержитъ обонятельныхъ клѣтокъ (*pars respiratoria*). Раковина эта можетъ быть перепончатой, хрящевой или костной. У птицъ имѣется еще другой выступъ наружной стѣнки, лежащій выше раковины и называемый носовой рако-

виной—*naso-turbinalis* (рис. 325, B). Возможно, что наблюдаемый у крокодиловъ надъ раковиной выступъ, называемый ложной раковиной (*pseudosoncha*), представляетъ собой его гомологъ. Съ носовой полостью у крокодиловъ и птицъ стоятъ въ сообщеніи, выстланныя слизистой оболочкой, но безъ обонятельныхъ клѣтокъ, воздухоносныя полости, залегающія въ сосѣднихъ съ органомъ ко-

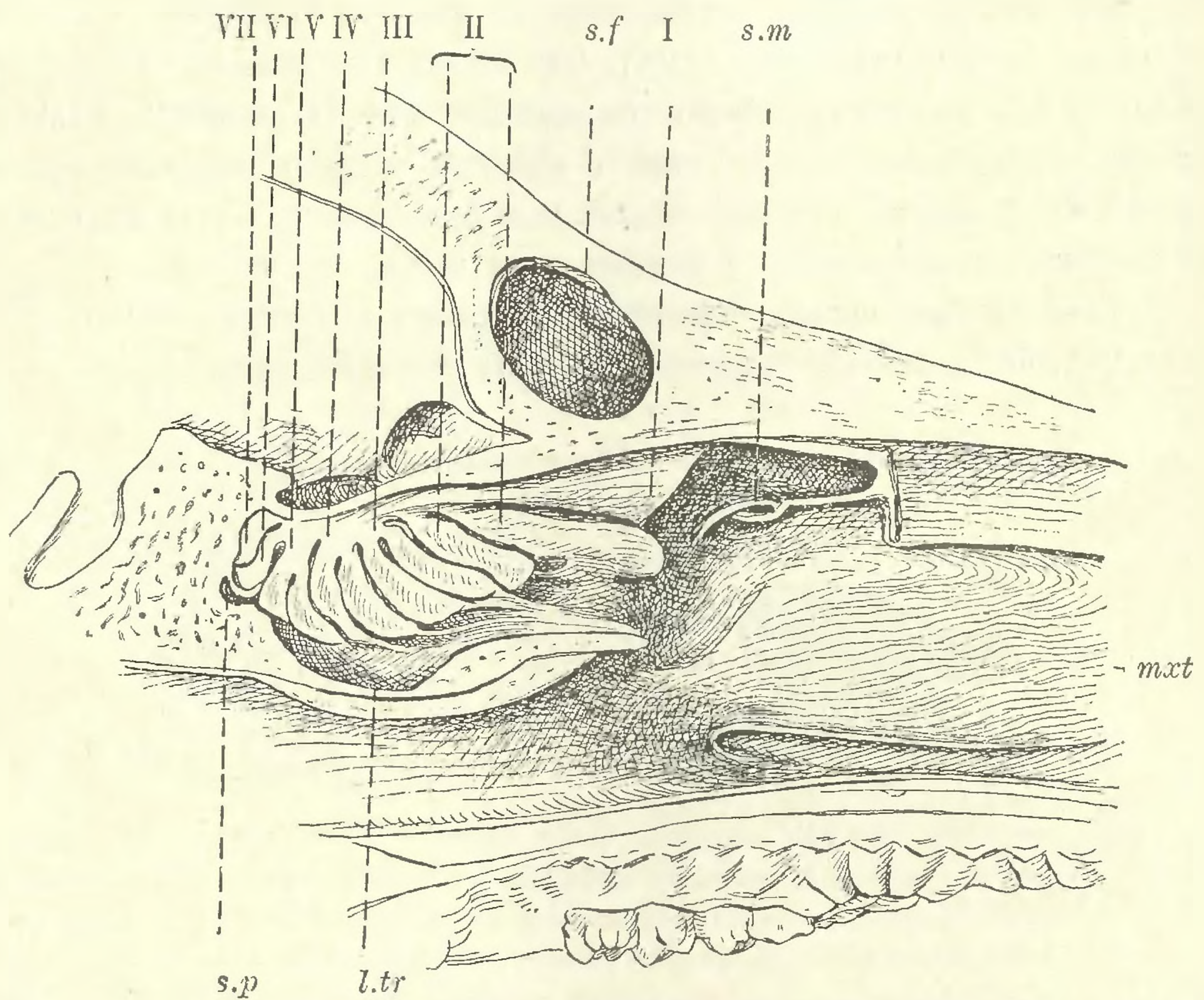


Рис. 326. Задняя часть носовой полости поросенка. Носовая перегородка и часть *nasoturbinalis* удалены; *l.tr*—*lamina transversalis*; *mxt*—*maxilloturbinalis*; *s.m*—отверстие, ведущее въ *sinus maxillaris*; *s.f*—*sinus frontalis*; *s.p*—*sinus praesphaenoidalis*; I—VII—*endoturbinalia*. По Наулли.

стяхъ—особенность, наиболее рѣзко выраженная у млекопитающихъ. Затѣмъ, вслѣдствіе образованія твердаго неба у черепахъ, особенно у крокодиловъ, хоаны отодвигаются къзади, что сопровождается удлинениемъ носовыхъ полостей, а у крокодиловъ и чрезвычайнымъ удлинениемъ участка, сообщающаго носовую полость съ глоткой, т.-е. образованіемъ носо-глоточнаго хода (*ductus nasopharyngeus*). Слезно-носовой каналъ открывается подъ раковину въ нижнюю часть обонятельной полости.

Что касается до железъ, то встрѣчаются, какъ верхнія или наружныя, лежащія внутри раковины и открывающіяся на границѣ преддверія и носовой полости, такъ и нижнія или внутреннія, открывающіяся около носовой перегородки. Якобсоновъ органъ у змѣй и ящерицъ сохраняется въ теченіи всей жизни, а у черепахъ, крокодиловъ и птицъ имѣется лишь въ эмбриональномъ

состояніи въ видѣ желобка у нижняго края срединной стѣнки носовой полости. Полость этого органа у змѣй и ящерицъ сполна отдѣляется отъ носовой и приходитъ въ сообщеніе посредствомъ канала съ ротовой полостью. Внутри органа, коего стѣнка снаружи одѣта хрящевой капсулой, а внутри снабжена обонятельнымъ эпителиемъ, вдается небольшой, поддерживаемый обособляющимся отъ

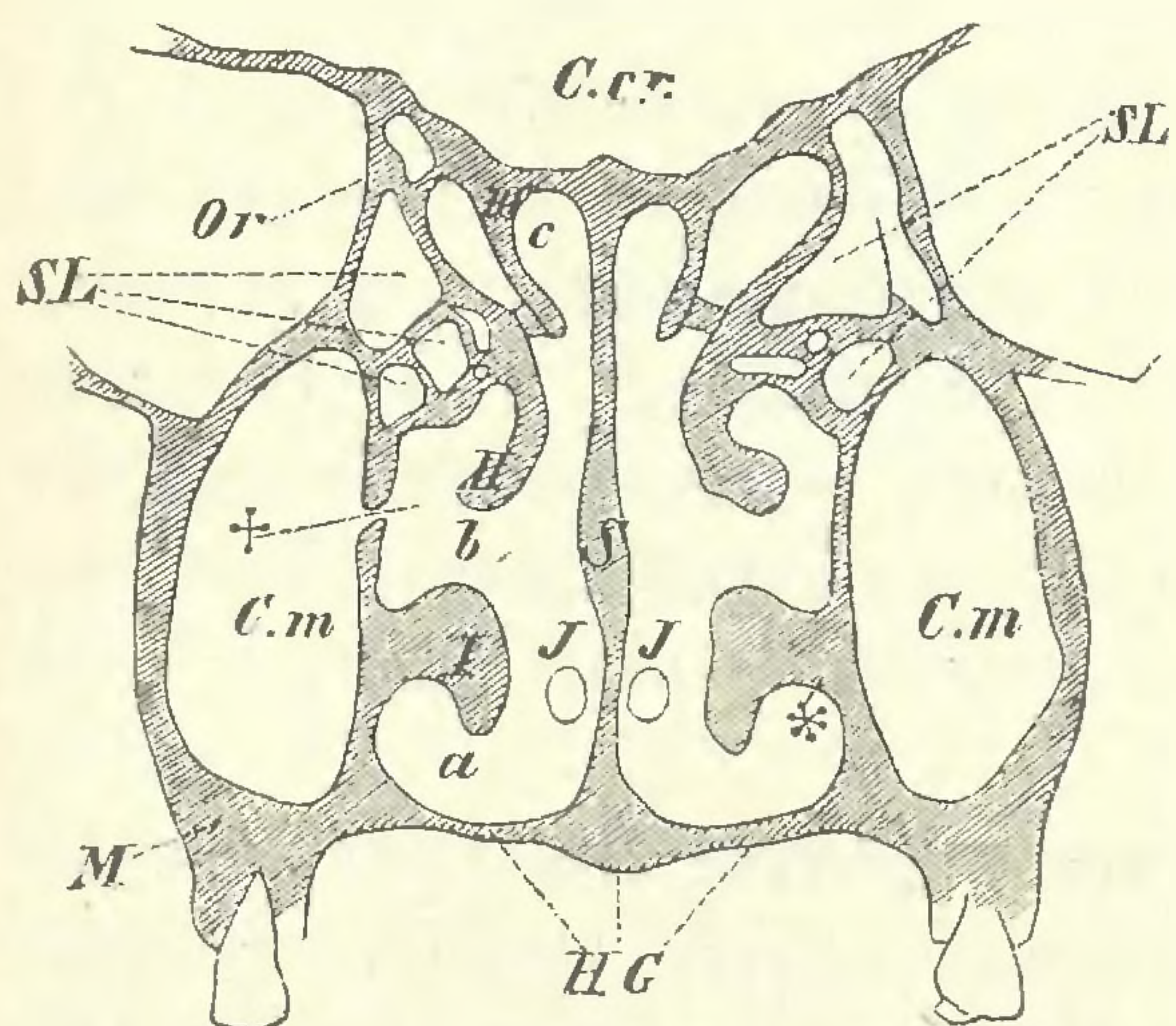


Рис. 327. Разрѣзь черезъ носовую полость человѣка. I, II, III—нижняя (максиллярная), средняя и верхняя (этмоидальная) раковины; a, b, c—нижній, средній и верхній носовые ходы; C.m—челюстная полость, или Гайморова пещера; +—входъ въ нее; C. cr—полость черена; HG—твердое небо; JJ—положеніе Якобсонова органа; M—верхняя челюсть. Or—отверстіе слезно-носового канала; S—носовая перегородка; SL—лабиринтъ рѣшетчатой кости. Изъ Видерсгейма.

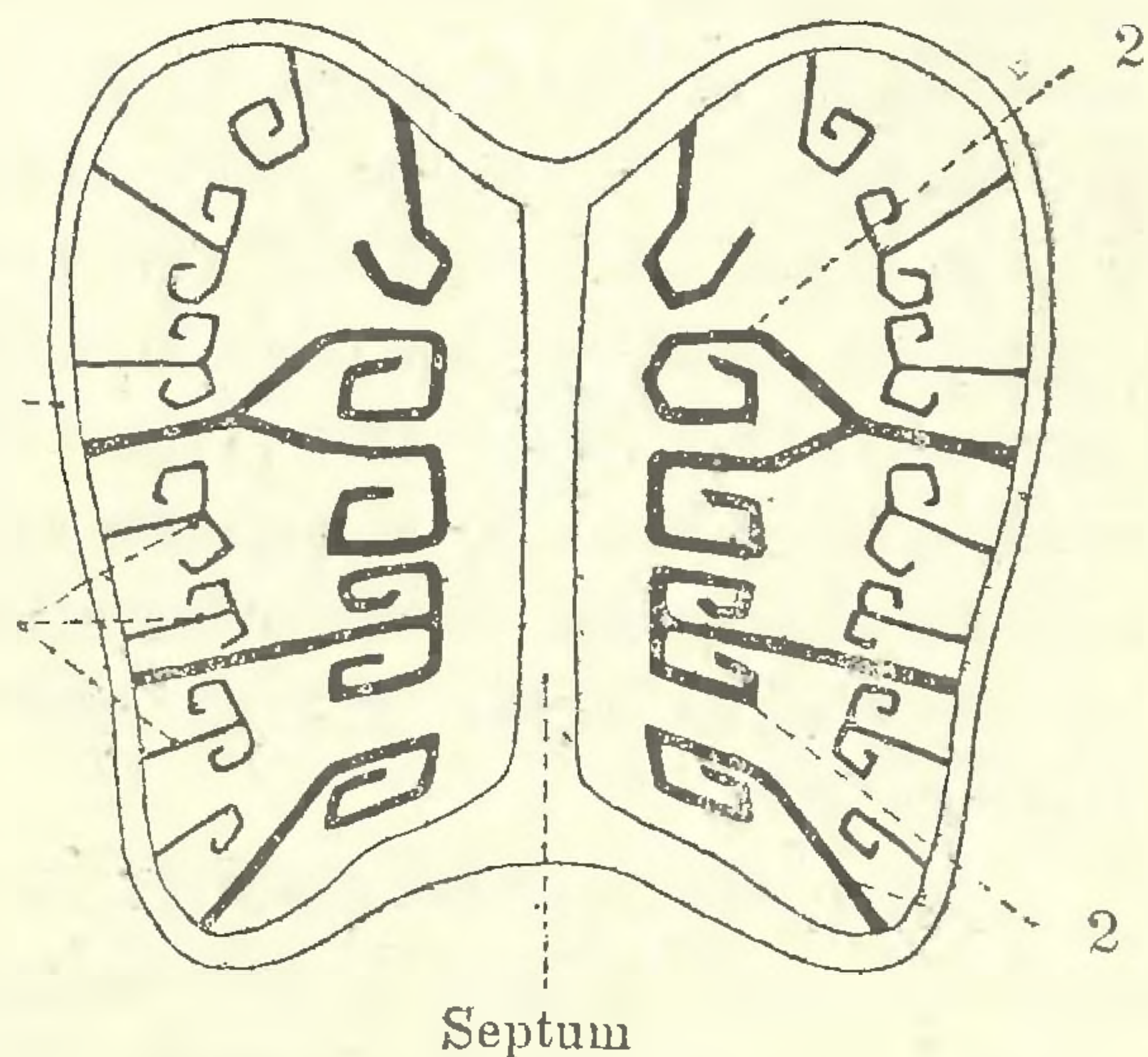


Рис. 328. Поперечный разрѣзь черезъ обонятельную полость млекопитающаго. 1—ectoturbinalia; 2—endoturbinalia; Septum—носовая перегородка. Схема Видерсгейма по Паулли.

носовой перегородки хрящемъ, выступъ, который можетъ быть уподобленъ раковинѣ (рис. 324). Якобсоновъ органъ отсутствуетъ среди ящерицъ у хамелеоновъ и особенно сильно развитъ у змѣй, въ частности у ведущихъ подземный образъ жизни *Tuphlopsidae*, у которыхъ носовая полость редуцирована.

Подобно тому, что мы видѣли у высшихъ *Sauropsida*, полость обонятельнаго органа млекопитающихъ, снабженная хоанами и принимающая слезно-носовые каналы, раздѣляется максиллярной раковинной (*maxilloturbinale s. concha inferior* въ анатоміи человѣка) на два отдѣла: верхній—обонятельный и нижній—дыхательный, причѣмъ увеличеніе обонятельной поверхности верхняго отдѣла происходитъ вслѣдствіе развитія этмоидальныхъ раковинъ (*ethmoturbinalia*) (рис. 326). Дыхательная часть уже получаетъ нервы отъ тройничнаго нерва. Кромѣ этихъ раковинъ многимъ млекопитающимъ свойственна еще и *nasoturbinale*, коей гомолога мы видѣли у *Sauropsida*. Подобно *maxillo-*

turbinale, она образована наружной стѣнкой носовой полости и вмѣстѣ съ *maxilloturbinale* выдвинута въ переднюю часть носовой полости, такъ что иногда своимъ переднимъ концомъ достигаетъ до наружнаго носового отверстія, тогда какъ *ethmoturbinalia* лежатъ болѣе глубоко въ задней части носовой полости. У другихъ млекопитающихъ *nasoturbinale* редуцировано до степени небольшого, лишеннаго скелета, выступа, или обонятельнаго валика. Максиллярная раковина можетъ имѣть различную форму. То она является въ видѣ простого завитка, то въ видѣ двойнаго, т. е. такого, коего пластинка на своемъ свободномъ краѣ дѣлится на верхній и нижній завитки, иногда съ вторичными древовидными развѣтвленіями. Этмоидальныя раковины сидятъ на внутренней поверхности наружной пластинки рѣшетчатой кости (рис. 328) и направляются къ ея срединной вертикальной пластинкѣ, образующей часть носовой перегородки. Этмоидальныя раковины подпираютъ несущіе обонятельныя клѣтки выступы слизистой оболочки, или обонятельныя валики, и ихъ завитки расположены то параллельно, то подъ угломъ къ небу.

Число этихъ раковинъ можетъ быть весьма различно (рис. 327). Обыкновенно отличаютъ такія *ethmoturbinalia*, которыхъ завитки, вслѣдствіе большаго протяженія базальной части раковинъ, лежатъ ближе къ срединной линіи (*endoturbinalia*), и такія, которыхъ завитки, вслѣдствіе меньшаго развитія базальной части, лежатъ болѣе кнаружи (*ectoturbinalia*). Число *endoturbinalia* варьируетъ около пяти (сумчатыя, насѣкомоядныя и др.), возрастая иногда до восьми (копытныя) или уменьшаясь до двухъ (приматы), но у зародыша человѣка ихъ, однако, гораздо больше. Также варьируетъ и число *ectoturbinalia*, отсутствующихъ у приматовъ. Иногда довольно близко стоящія формы, какъ напр. утконосъ и ехидна, представляютъ различныя степени развитія этмоидальныхъ раковинъ: редуцированныя у утконоса, онѣ сильно развиты у ехидны. Наиболѣе слабое развитіе обонятельнаго органа представляютъ приматы и водныя млекопитающія, какъ ластоногія и китообразныя, а между послѣдними наиболѣе редуцированъ этотъ органъ у *Odontoceti*. Особенность эта стоитъ въ связи съ воднымъ образомъ жизни. У китообразныхъ ноздри отодвинуты далеко отъ конца рыла кзади (рис. 167), вслѣдствіе чего путь, по которому проходитъ воздухъ къ гортани, является у китообразныхъ сильно укороченнымъ, а такое положеніе ноздрей позволяетъ животному дышать, когда конецъ рыла погруженъ въ воду. Въ связи съ обонятельнымъ органомъ у *Cetacea* стоятъ лежащія непосредственно подъ кожей парныя мѣшки неизвѣстнаго назначенія. У дельфиновъ одно наружное носовое отверстіе. Всѣ млекопитающія съ точки зрѣнія степени развитія обонятельнаго органа могутъ быть подраздѣлены на три группы: аносматическія формы (*Odontoceti*), микросматическія формы (*Mystacoceti*, *Pinnipedia*, *Primates*) и макросматическія формы (всѣ прочія млекопитающія). Въ связи съ обонятельными полостями стоятъ полости, или пазухи, лежащія въ верхнечелюстной кости (*s. maxillaris s. antrum Higmorei*—Гайморова пещера человѣческой анатоміи), въ лобной (*sinus frontalis*) и сфено-

идной (*s. sphenoidalis*) костяхъ (рис 326), причеъ иногда въ лобной и сфеноидной пазухахъ могутъ быть и обонятельные валики, но при слабомъ развитіи обонятельной способности эти полости являются исключительно воздухоносными. Бываютъ иногда подобныя же полости въ крыловидныхъ костяхъ и въ большихъ крыльяхъ сфеноидной кости. Хоаны у нѣкоторыхъ млекопитающихъ, какъ ехидна, нѣкоторыя неполнозубыя и китообразныя, вслѣдствіе сильнаго развитія твердаго неба, отодвинуты кзади, а у китообразныхъ слиты въ одно отверстіе, окруженное общимъ сфинктеромъ. Что касается до железъ, то кромѣ разсѣянныхъ по всей полости отдѣльныхъ Боумановыхъ железъ, наблюдается большая наружная обонятельная железа—Стенонова, лежащая на днѣ обонятельной полости. Въ окружающей носовую полость стѣнкѣ могутъ развиваться хрящи, какъ въ меж-носовой перегородкѣ, такъ и въ боковыхъ частяхъ наружнаго носа. Послѣднія (*cartilaginee alares*) представляютъ собой остатокъ первоначальной хрящевой обонятельной капсулы. У животныхъ, снабженныхъ хоботомъ, наружный носъ удлиняется и получаетъ сложную мускулатуру, представляющую собой видоизмѣненіе мимической. У роющихъ носомъ животныхъ на дистальной части носа развивается окостенѣніе (*os praenasale*), существующее, впрочемъ, и у нѣкоторыхъ другихъ млекопитающихъ (стр. 155).

У яйцеродныхъ сумчатыхъ, неполнозубыхъ, копытныхъ, насѣкомоядныхъ и грызуновъ имѣется съ каждой стороны по Якобсонову органу, въ видѣ длинной снабженной хрящевой капсулой трубочки, сзади кончающейся слѣпо, а спереди сообщаемой съ ротовой полостью при помощи особаго отверстія (*foramen incisivum*). У яйцеродныхъ сохраняется свойственная *Sauropsida* раковина на наружной стѣнкѣ органа, а у прочихъ отъ нея остается иногда лишь рудиментарный хрящикъ. Отверстіе Якобсонова органа бываетъ парнымъ или непарнымъ и лежитъ то въ межчелюстныхъ костяхъ, то между ними и челюстными. Особенно сильное развитіе представляетъ Якобсоновъ органъ яйцеродныхъ млекопитающихъ и одной летучей мыши (*Miniopterus*). У человѣка Якобсоновъ органъ нормально редуцируется на 9-мъ мѣсяцѣ утробной жизни, но иногда въ видѣ аномаліи можетъ сохраняться *foramen incisivum*, и даже весь органъ.

Е. Органъ зрѣнія.

Въ органѣ зрѣнія позвоночныхъ различаемъ собственно глазъ, или глазное яблоко, и придаточныя части глаза: вѣки, слезный аппаратъ и двигающіе глазомъ мускулы.

Начнемъ съ развитія глаза. Мы видѣли (стр. 296), что глаза и зрительные нервы залагаются сначала въ видѣ двухъ глазныхъ ямокъ (рис. 310), которыя при замыканіи нервной трубки являются уже въ видѣ двухъ первичныхъ глазныхъ пузырей, представляющихъ собой полые боковые выступы передняго мозгового пузыря (рис. 270).

Выступы эти обособляются отъ послѣдняго и принимаютъ форму пузырей,

прилегающихъ къ эктодермѣ и соединенныхъ съ мозгомъ тонкой ножкой. Вростаніемъ волоконъ въ эту ножку отъ клѣтокъ пузыря въ послѣдствіи образуется зрительный нервъ, какъ мы видѣли выше (стр. 289), а пузырь образуетъ важнѣйшія части глаза. При этомъ нижняя и отчасти дистальная стѣнка глазного пузыря вдавливаются въ верхнюю и проксимальную, такъ что онъ превращается въ двустѣнный бокалъ, или вторичный глазной пузырь, коего внутренняя полость открывается при помощи отверстія, обращеннаго внизъ и кнаружи (рис. 329). Нижняя часть этого отверстія носитъ названіе хоріоидальной щели, а наружная, обращенная у зародыша вбокъ—представляетъ, какъ сейчасъ увидимъ, зрачекъ будущаго глаза (рис. 331).

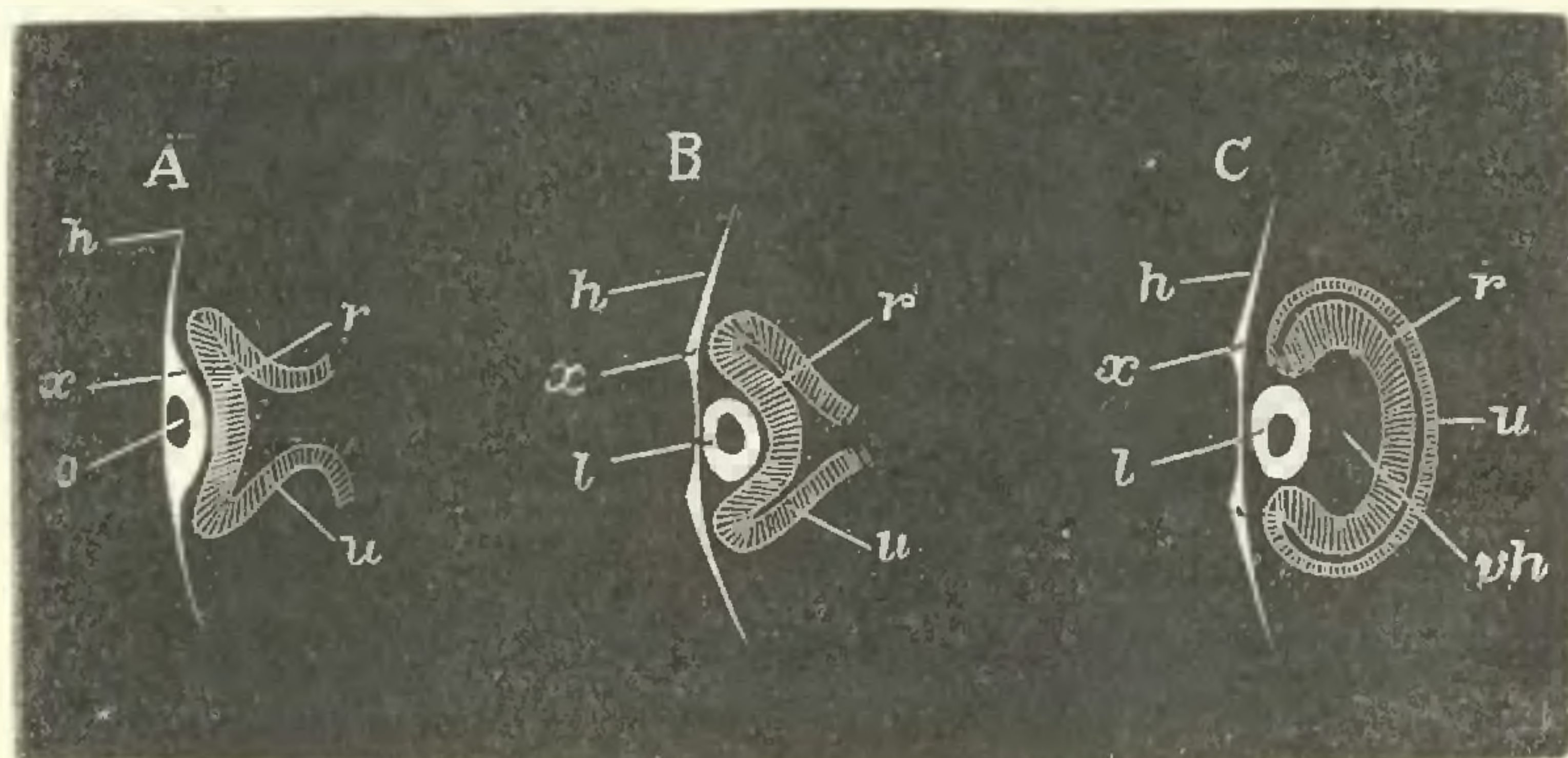


Рис. 329. А, В, С—три послѣдовательныхъ стадій развитія глаза цыпленка. *h*—эктодерма, образующая зачатокъ хрусталика (*l*); *o*—его полость; *x*—утолщенный край эктодермы; *r*—внутренняя стѣнка вторичнаго глазнаго пузыря (ретины); *u*—его наружная стѣнка (пигментный слой); *vh*—полость вторичнаго пузыря. По Ремаку изъ Берга.

Эктодерма головы въ томъ мѣстѣ, гдѣ къ ней прилежитъ глазной пузырь, образуетъ утолщеніе, или плакоду хрусталика. Эта плакода погружается подъ кожу сначала въ видѣ ямки, а потомъ въ видѣ замкнутаго пузырька (рис. 329), и даетъ, такимъ образомъ, зачатокъ хрусталика или линзы (*lens crystallina*). Онъ прилегаетъ къ боковой части отверстія бокала. Обращенная внутрь стѣнка пузырьковиднаго зачатка хрусталика утолщается вслѣдствіе сильнаго разрастанія ея клѣтокъ, принимающихъ форму длинныхъ волоконъ, вслѣдствіе чего полость пузыря постепенно уменьшается и наконецъ исчезаетъ, а клѣтки передней стѣнки пузыря остаются въ видѣ невысокаго одноряднаго слоя—эпителия хрусталика. Внутренняя стѣнка бокала представляетъ собой зачатокъ перципирующей и главнѣйшей части глаза—сѣтчатой оболочки, или ретины (*retina*), тогда какъ клѣтки наружнаго слоя развиваютъ пигментъ и образуютъ пигментную оболочку, лежащую кнаружи отъ ретины (рис. 330). Прочія части глаза образуются изъ окружающей мезодермы, которая отчасти проникаетъ черезъ хоріоидальную щель и внутрь бокала, а равно облекаетъ бокалъ снаружи и даетъ начало окружающимъ его оболочкамъ: внутренней сосудистой (*chorioidea*) и наружной бѣлковой, или склеротикѣ (*sclerotica*). Проникшіе въ полость бокала немногочисленные мезодермическія клѣтки, повидимому, не принимаютъ непосред-

ственного участія въ образованіи выполняющаго полость бокала стекловиднаго тѣла (*corpus vitreum*). Въ составъ стекловиднаго тѣла входитъ студенистая прозрачная масса и кромѣ того фибриллы, представляющія продуктъ выдѣленія,

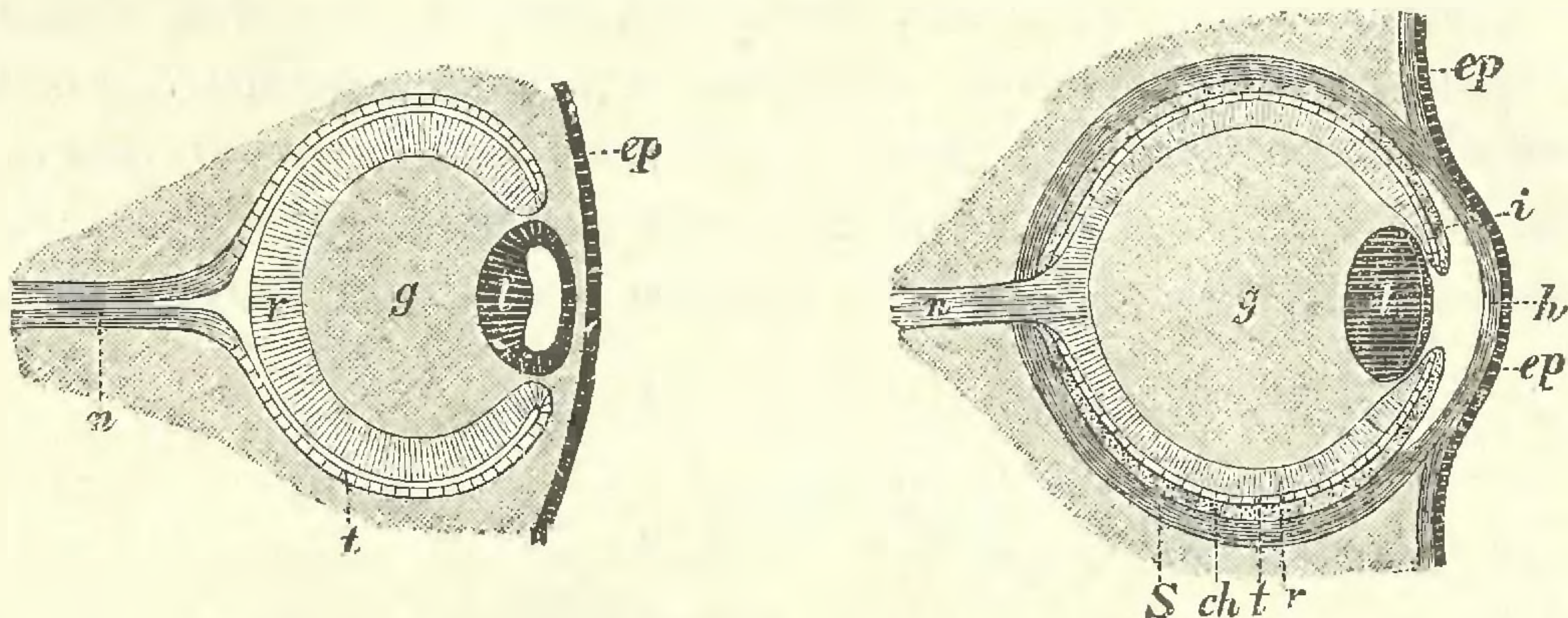


Рис. 330. Двѣ стадіи развитія глаза позвоночныхъ. *ch* — сосудистая оболочка; *ep* — эктодерма; *g* — стекловидное тѣло; *h* — роговица; *i* — радужина; *l* — хрусталикъ; *n* — зрительный нервъ; *r* — сѣтчатка; *S* — склеротика; *t* — наружный пигментный слой вторичнаго глазнаго пузыря. Изъ Боаса.

какъ внутреннихъ клѣтокъ бокала, т.-е. ретины, такъ и задней поверхности хрусталика (Turnatola, 1898; van Ree, 1902; Lehnossek, 1903; Rabl, 1903) ¹⁾. Стекловидное тѣло непарныхъ глазъ рептилій, какъ мы видѣли выше (стр. 267), образовано аналогичнымъ способомъ, а именно протоплазматической сѣтью при участіи отростковъ клѣтокъ глазнаго пузыря. Склеротика облекаетъ не только бокалъ, но и хрусталикъ, являясь впереди его въ видѣ прозрачной части, прилегающей къ на-кожнымъ покровамъ, или роговой оболочки (*cornea*). Хоріоидальная щель зарастаетъ. Насчетъ трехъ переднихъ міотомовъ головы развиваются мускулы, прикрѣпляющіеся къ склеротикѣ и двигающіе глазомъ. Такимъ образомъ главнѣйшія части глаза являются заложенными. Впереди между роговицей и хрусталикомъ образуется вы-стланная плоскими мезодермическими клѣтками по-лость — передняя камера глаза, наполненная жид-

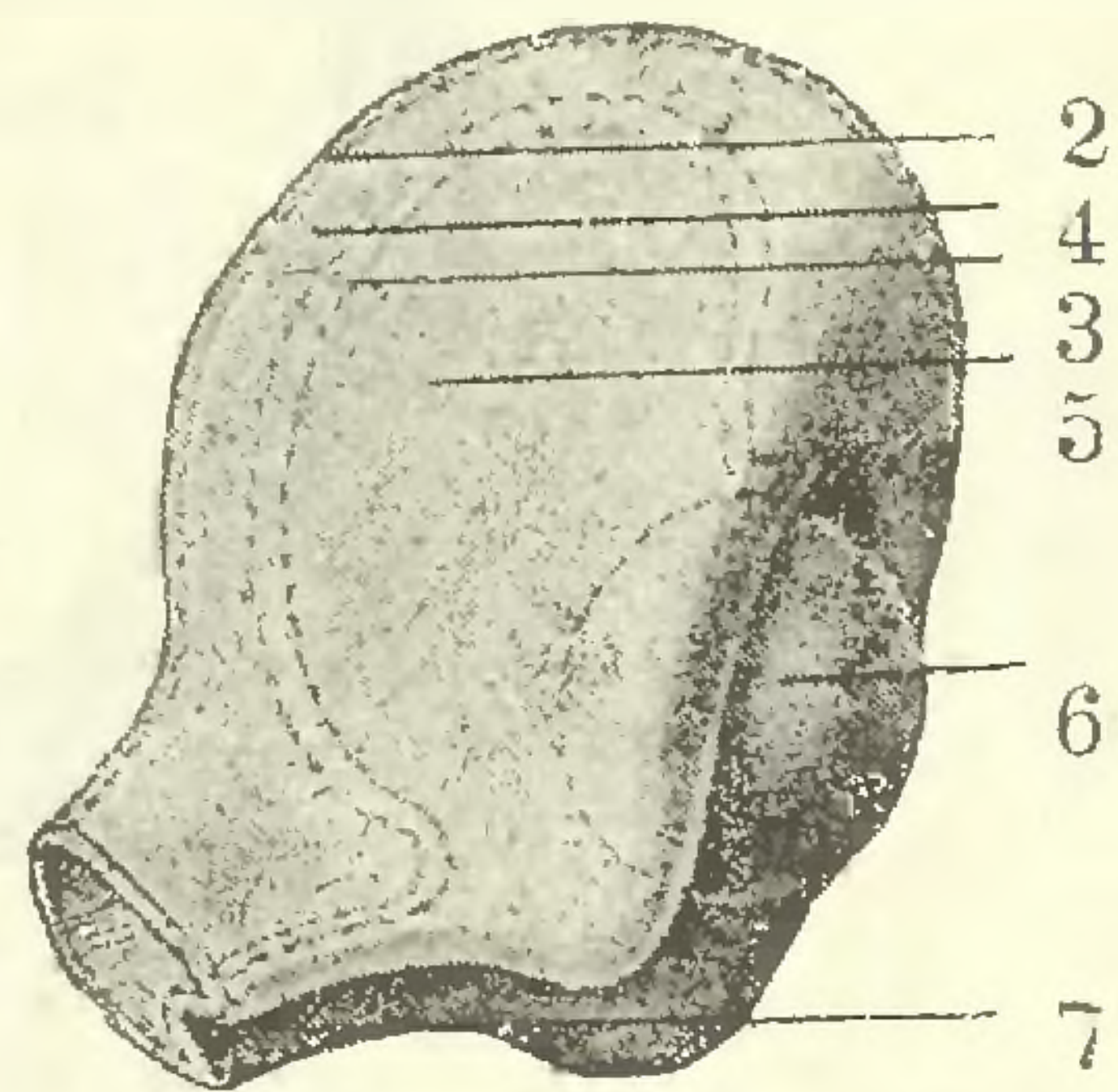


Рис. 331. Пластическое изобра-женіе вторичнаго глазнаго пузыря съ хрусталикомъ и стекловид-нымъ тѣломъ. 1 — зачатокъ зрительнаго нерва; 2 — наруж-ная, 3 — внутренняя стѣнка пузыря; 4 — полость между обѣ-ими; 5 — стекловидное тѣло; 6 — хрусталикъ; 7 — хоріоидаль-ная щель. Изъ Гертвига.

¹⁾ По этому возрѣнію стекловидное тѣло является исключительно производимъ ре-тины и хрусталика (или даже одной ретины), но аномальные случаи образованія въ стекло-видномъ тѣлѣ костныхъ образованій, жировой ткани и т. п. тканей, которыя могутъ возник-нуть только насчетъ мезодермы, заставляютъ думать, что и эта послѣдняя имѣетъ какое-то отношеніе къ образованію стекловиднаго тѣла (Cirincione, 1903). Возможно, впрочемъ, что мезодермическія клѣтки идутъ на образованіе сосудовъ, имѣющихся въ стекловидномъ тѣлѣ зародыша, а потомъ исчезающихъ. Нѣкоторыми образованіе стекловиднаго тѣла приписывается лейкоцитамъ (Bertacchini).

костью, представляющей, какъ и роговица, хрусталикъ и стекловидное тѣло, преломляющую среду глаза.

Обратимся къ строенію вполне сформированнаго глаза (рис. 332).

Передняя камера ограничена сзади кольцевой перегородкой, образованной какъ продолженіемъ сосудистой оболочки, такъ и продолженіемъ краевъ зародышеваго глазнаго бокала, а именно пигментнаго слоя, лежащаго кнаружи отъ ретины. Эта перегородка представляетъ собой радужную оболочку, или радужину (*iris*) и окружаетъ боковое отверстіе глазнаго бокала, или зрачокъ (*pupilla*).

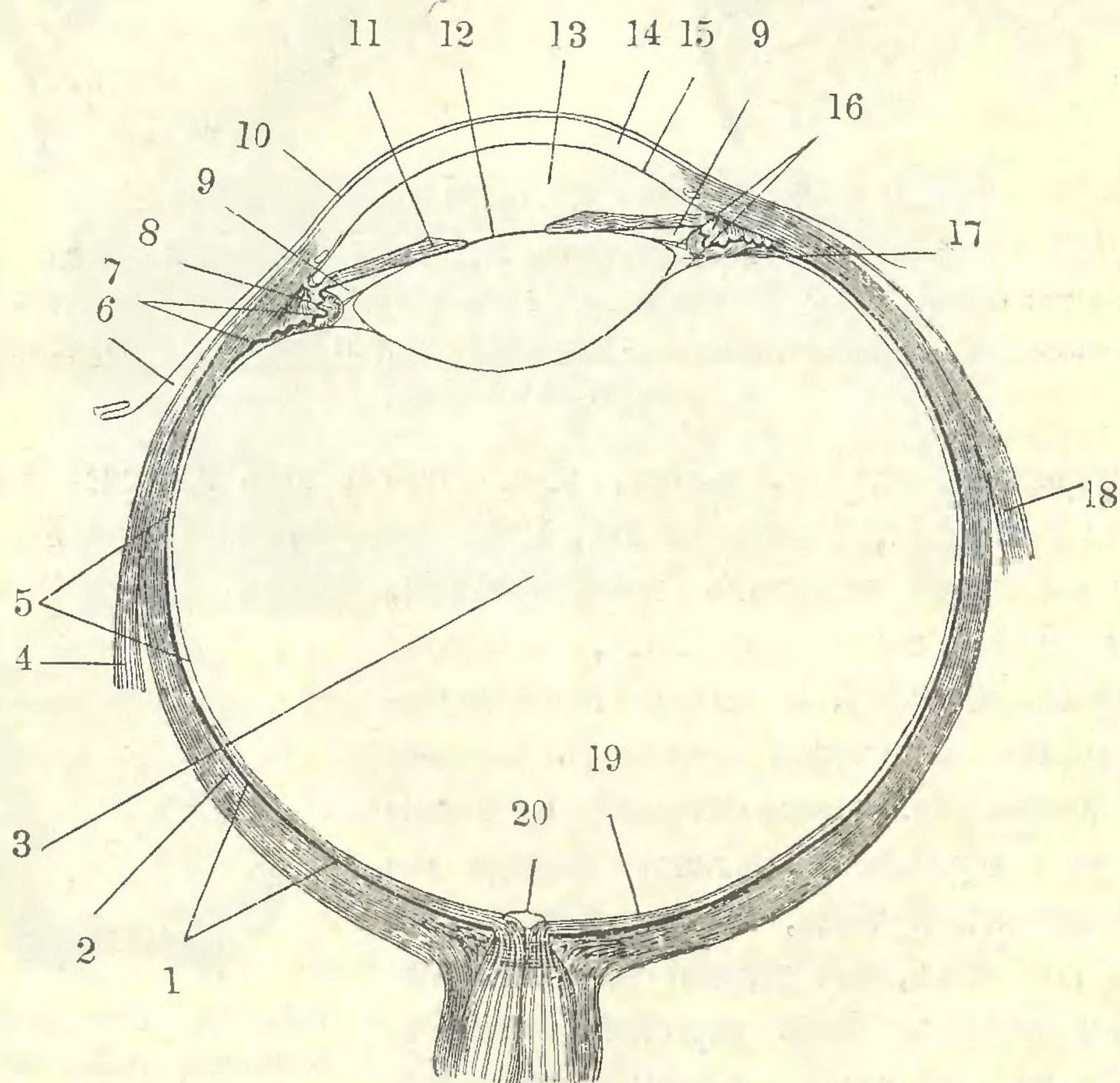


Рис. 332. Разрѣзъ человѣческаго глаза. 1 — *chorioidea*; 2 — *sclera*; 3 — *corpus vitreum*; 4 — *musculus rectus internus*; 5 — *retina*; 6 — *conjunctiva*; 7 — *corpus ciliare*; 8 — *processus ciliares*; 9 — задняя камера; 10 — эпителий роговицы; 11 — *iris*; 12 — *pupilla*; 13 — передняя камера; 14 — *cornea*; 15 — *membrana Descemetii*; 16 — *zonula Zinnii*; 17 — *canalis Petiti*; 18 — *musculus rectus externus*; 19 — *macula lutea*; 20 — *fovea centralis*. Изъ Гейтцманна.

Такимъ образомъ, наружный слой радужины состоитъ изъ соединительно-тканыхъ элементовъ и содержитъ пигментъ, отсутствующій въ свѣтлыхъ глазахъ, какъ голубые и др., а внутренний слой радужины состоитъ изъ слоя пигментныхъ клѣтокъ, обуславливающихъ окраску свѣтлыхъ глазъ.

Въ толщѣ радужины у большинства залегаютъ мускулы: кольцевой сфинктеръ (*m. sphincter pupillae*), сжимающій зрачекъ, и состоящій изъ радиальныхъ волоконъ мускуль, расширяющій зрачекъ (*m. dilatator pupillae*). Оба эти мускула развиваются, по нѣкоторымъ наблюденіямъ (Nusbaum, Szilli, Heer-

fordt: 1901), насчетъ кѣтокъ самого глазного бокала, т.-е. эктодермическихъ.

Позади зрачка лежатъ хрусталикъ, одѣтый особой тонкой сумкой, а полость, содержащая жидкость и лежащая между линзой, или, точнѣе, передней стѣнкой ея сумки, и радужной, называется задней камерой.

Далѣе вглубь сосудистая оболочка образуетъ у большинства позвоночныхъ по меридіональнымъ линіямъ глаза рядъ складокъ, вдающихся внутрь глаза и одѣтыхъ на своей внутренней поверхности пигментнымъ слоемъ, ибо внутренній слой глазного пузыря въ передней части глазного яблока является редуцированнымъ. Эти отростки называются рѣсничными (*processus ciliares*) и сидятъ на утолщеніи оболочки, или рѣсничномъ тѣлѣ (*corpus ciliare*), въ толщѣ коего залегаетъ рѣсничный мускулъ (*m. ciliaris*), состоящій изъ меридіональныхъ, радіальныхъ и кольцевыхъ волоконъ и играющій важную роль при аккомодациіи глаза.

Въ то время какъ у наземныхъ позвоночныхъ въ спокойномъ состояніи глазъ приоровленъ для зрѣнія вдаль, у водныхъ—для зрѣнія вблизи. При разсматриваніи первыми близкихъ, а вторыми удаленныхъ предметовъ изображеніе въ глазу являлось бы неяснымъ, и ясность эта достигается аккомодацией глаза, т.-е. его способностью приспособляться къ ближнему и дальнему зрѣнію. Аккомодация достигается или перемѣщеніемъ хрусталика, или измѣненіемъ его формы, благодаря чему изображеніе фиксируется на ретинѣ и получаетъ надлежащую ясность. Стекловидное тѣло, содержащее небольшое количество волоконъ и кѣтокъ, одѣто кругомъ соединительно-тканной оболочкой—*membrana hyaloidea*. Въ области рѣсничнаго тѣла отъ *m. hyaloidea* отходятъ волокна, прикрѣпляющіяся къ внутренней поверхности рѣсничныхъ отростковъ, а отъ вершины этихъ послѣднихъ онѣ идутъ къ хрусталиковой сумкѣ и прикрѣпляются къ ней около экватора хрусталика, получая названіе Цинновой зоны (*zonula Zinnii s. ciliaris*). Одна часть волоконъ идетъ къ передней поверхности сумки, другая часть къ задней. Образующійся между ними кольцевой треугольный просвѣтъ получаетъ названіе Петитова канала (*canalis Petiti*). Сосудистая оболочка, богатая кровеносными сосудами, ближе къ своей внутренней поверхности можетъ образовывать отражающую оболочку—зеркальце (*tapetum*), обуславливающее свѣченіе глазъ въ темнотѣ (отраженнымъ свѣтомъ). Эта оболочка можетъ состоять изъ нѣсколькихъ слоевъ плоскихъ кристаллосодержащихъ кѣтокъ (*t. lucidum*) или изъ тонкихъ эластическихъ волоконъ (*t. fibrosum*). Та часть сосудистой оболочки, которая лежитъ внутри отъ *tapetum* и содержитъ сѣтъ (изъ удлинненныхъ ячей) капилляровъ, называется *membrana chorio-capillaris*. Физиологическое значеніе *tapetum* таково: оно своимъ отраженнымъ свѣтомъ держитъ сѣтчатку въ состояніи слабого возбужденія, и въ такомъ состояніи сѣтчатка можетъ перципировать такія слабыя раздраженія (при слабомъ освѣщеніи), которыя въ состояніи абсолютнаго покоя сѣтчатка не перципировала бы.

Наконецъ, за расположеннымъ внутри отъ сосудистой оболочки слоемъ пигментныхъ клѣтокъ лежитъ ретина, имѣющая чрезвычайно сложное строеніе и содержащая, кромѣ перципирующихъ клѣтокъ, также гангліозныя клѣтки и опорные элементы (рис. 333). Перципирующія клѣтки лежатъ на наружной, обращенной къ пигментному слою сторонѣ и несутъ на своемъ наружномъ концѣ особыя

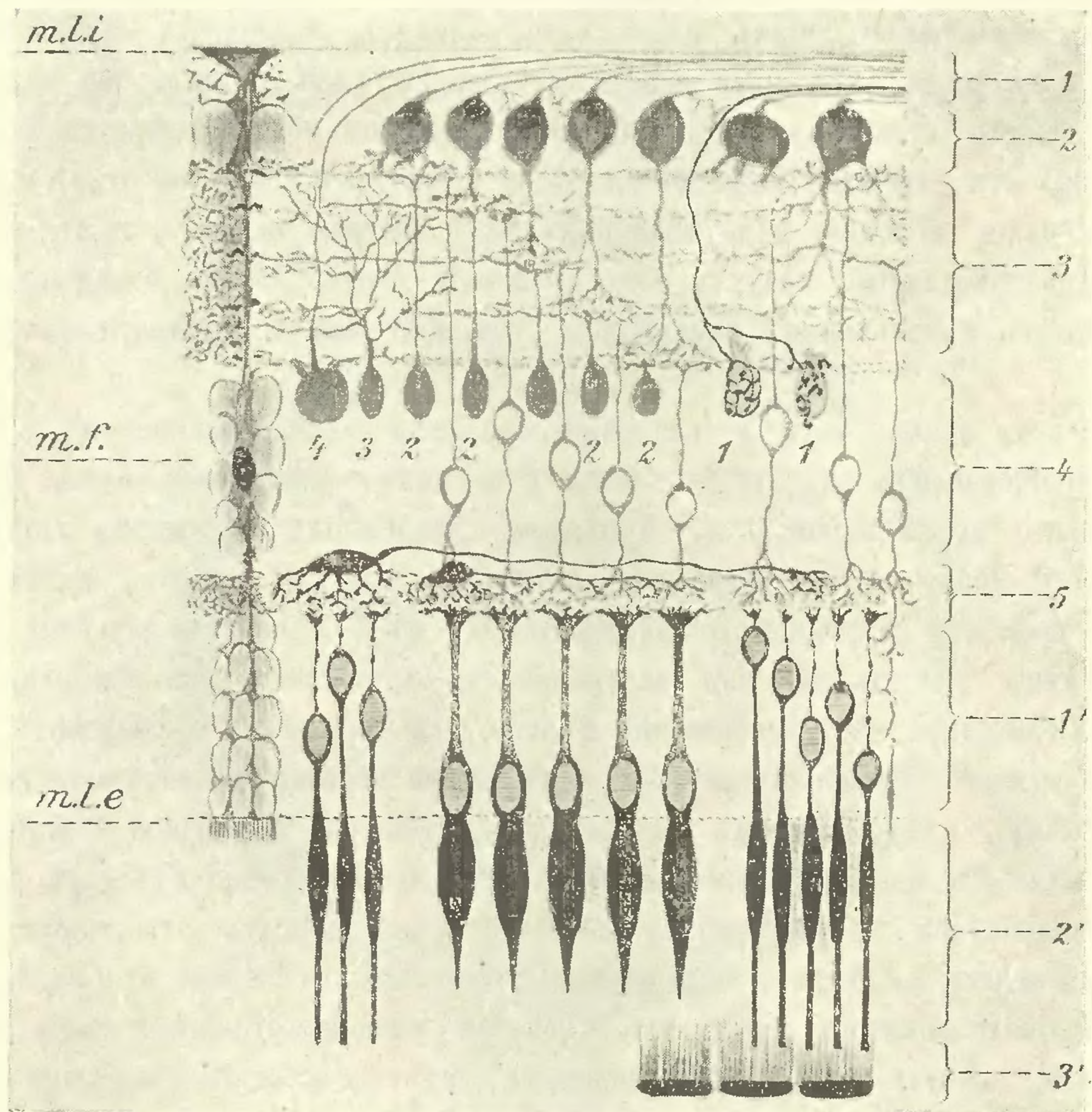


Рис. 333. Схема, изображающая строеніе ретины человѣка въ разрѣзѣ. Цифры вертикальнаго ряда: 1—слой первыихъ волоконъ; 2 — слой гангліозныхъ клѣтокъ зрительнаго нерва (ганглій зрительнаго нерва); 3 — внутренній ретикулярный слой; 4 — внутренній клѣточный (ганглій ретины); 5—наружный ретикулярный слой; 1'—наружный клѣточный слой ретины; 2'—слой палочекъ и колбочекъ; 3'—слой пигментныхъ клѣтокъ. Цифры горизонтальнаго ряда: 1, 2, 3—амакриновыя клѣтки; 4 — клѣтки Догеля; *m.f.*—Мюллеровскія волокна; *m.l.i* и *m.l.e*—*membrana limitans interna et externa*. По ориг. рис. Догеля.

кутикулярныя образованія—палочки и колбочки. Какъ тѣ, такъ и другія свойства, повидимому, глазамъ всѣхъ позвоночныхъ одновременно. Однако, у *Sauropsida*, а именно у черепахъ и птицъ, замѣчается преобладаніе колбочекъ, а у ночныхъ птицъ, наоборотъ,—палочекъ. Въ мѣстѣ вхожденія въ глазъ нерва и его перехода въ ретину, естественно, нѣтъ ни палочекъ, ни колбочекъ и это мѣсто является слѣпымъ пятномъ, нечувствительнымъ къ свѣту,

и на внутренней поверхности ретины оно обозначается углубленіемъ—центральной ямкой (*fovea centralis*). Кнаружи отъ него находится желтое пятно (*macula lutea*), гдѣ имѣются однѣ колбочки и гдѣ ретина, повидимому, наиболѣе чувствительна. Впрочемъ, желтое пятно выражено только у формъ, у которыхъ глазныя оси, какъ у приматовъ, параллельны и которыя, слѣдовательно, обладаютъ способностью къ бинокулярному зрѣнію.

Строеніе ретины является весьма сложнымъ, такъ какъ она содержитъ въ себѣ элементы, какъ нервныя, частью перципирующіе, а частью наименовающіе собой элементы ганглиевъ, такъ и опорныя (рис. 333). Последніе представлены своеобразными длинными клѣтками (Мюллеровскія или радіальныя волокна), пронизывающими всѣ слои ретины отъ ея внутренней до ея наружной поверхности (*m. f.*), причемъ на внутренней поверхности и нѣсколько отступя отъ наружной слияніемъ опорныхъ клѣтокъ образуются двѣ безструктурныя перепонки (*membrana limitans externa—m. l. e. et interna—m. l. i.*). Эти своеобразно устроенныя клѣтки образуютъ на своей поверхности ячеи (корзиночки) для помѣщенія нервныхъ клѣтокъ и даютъ отъ себя вѣтвистые отростки. Съ внутренней стороны онѣ заканчиваются конусовидными расширеніями, а съ наружной тонкими волокнами, охватывающими основаніе колбочекъ и палочекъ (волокнистыя корзиночки). Въ ретинѣ можно отличить два главныхъ слоя: наружный—нервно-эпителиальный и внутренний—мозговой, подраздѣляющіеся въ свою очередь на нѣсколько вторичныхъ слоевъ.

Мозговой слой, начиная съ внутренней стороны, гдѣ распространяетъ свои волокна зрительный нервъ, можетъ быть подѣленъ на слѣдующіе слои (см. на рис. цифры вертикальнаго ряда):

1. Слой нервныхъ волоконъ зрительнаго нерва (1).
2. Слой ганглиозныхъ клѣтокъ (*ganglion nervi optici*) (2).
3. Внутренній ретикулярный слой (3).
4. Внутренній клѣточный (по прежнему внутренний ядерный слой) (*ganglion retinae*) (4).
5. Наружный ретикулярный слой (5).

Ретикулярные слои представляютъ собой вѣтвленія отростковъ вышеупомянутыхъ опорныхъ клѣтокъ, а въ ячеяхъ этихъ вѣтвленій залегаетъ снѣтеніе, образованное отростками нервныхъ клѣтокъ, хотя въ наружномъ ретикулярномъ слой имѣются и немногочисленныя ганглиозныя клѣтки. Лежащій подъ волокнистымъ слоевъ клѣточный слой состоитъ изъ мультиполярныхъ клѣтокъ, концы осевые отростки направляются центрально и, давши иногда побочныя вѣтви, или коллатерали, къ сосѣднимъ клѣткамъ, входятъ въ составъ волоконъ зрительнаго нерва, откуда и наименованіе этой части—ганглиемъ зрительнаго нерва. Слѣдующій клѣточный слой, именуемый внутреннимъ въ отличіе отъ наружнаго клѣточного (ядернаго) слоя нервно-эпителиальной части ретины (1'), состоитъ изъ нѣсколькихъ сортовъ клѣтокъ. Ближе всего къ внутренней границѣ его лежатъ ганглиозныя клѣтки, а именно амакриновыя, т.-е. не имѣющія длинныхъ отростковъ (клѣтки 1,1 горизонтальнаго ряда) и клѣтки Догеля (4). Первыя направляютъ свои отростки (какъ дендриты, такъ и осевые) во внутренній ретикулярный слой, а клѣтки Догеля, направляя свои дендриты туда же, осевой отростокъ отсылаютъ центрально и онъ входитъ въ составъ зрительнаго нерва. Между амакриновыми клѣтками можно отличить такія, которыя даютъ отростки лишь къ опредѣленному этажу внутренняго ретикулярнаго слоя (2), и такія, которыя даютъ отростки ко всѣмъ этажамъ этого слоя (3). Кнаружи отъ этихъ клѣтокъ лежатъ биполярныя клѣтки, концы осевые отростки направляются во внутренній ретикулярный слой, а дендриты, отходящіе общимъ наружнымъ корешкомъ, въ наружный ретикулярный слой и окружаютъ своими вѣтвями основанія перципирующихъ элементовъ, а иногда и проникаютъ между ними въ нервно-эпителиальную часть. То обстоятельство, что большинство клѣтокъ этого слоя даетъ осевые отростки центробѣжно, въ самое ретину, дало поводъ назвать этотъ слой ганглиемъ ретины (4 вертикальнаго ряда).

) Сходныя съ биполярными клѣтки гетрѣчаются и въ наружномъ ретикулярномъ слоѣ, гдѣ онѣ называются субѣпителіальными. У рыбъ въ слоѣ биполярныхъ клѣтокъ наблюдаются звѣздчатые опорныя клѣтки, гомоминающія элементы неврогліа.

Кнаружи отъ биполярныхъ клѣтокъ лежатъ звѣздчатые гангліозныя клѣтки (двухъ сортовъ), коихъ и дендриты, и осевые отростки вѣтвятся въ наружномъ ретикулярномъ слоѣ и служатъ, вѣроятно, ассоціирующимъ элементомъ — большія звѣздчатые клѣтки для ассоціаціи палочекъ, а мелкія — колбочекъ (5).

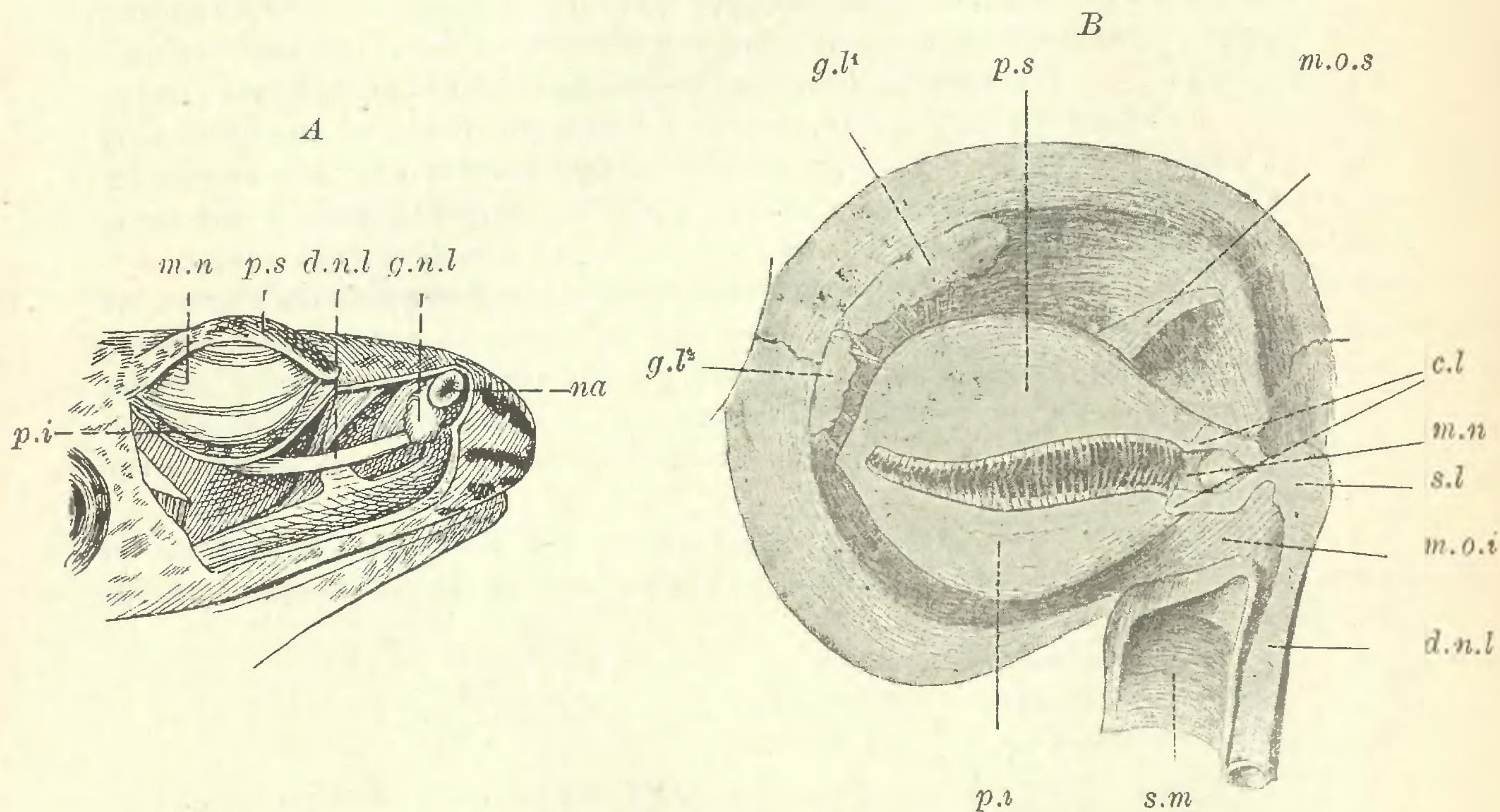


Рис. 334. А—Слезно-носовой аппаратъ лягушки (*Rana esculenta*). По Гауппу. В—слезно-носовой аппаратъ человѣка. По Гейтцманну. *c.l*—*canaliculi lacrymales*; *d.n.l*—*ductus naso-lacrymalis*; *gl¹*—*glandula lacrymalis*; *gl²*—*gl. lacrymalis accessoria*; *g.n.l*—*gl. nasalis lateralis*; *m.n*—*membrana nictitans* и ея рудиментъ—*plica semilunaris*; *m.o.s* и *m.o.i*—*musculus obliquus superior et inferior*; *na*—ноздри; *s.l*—*saccus lacrymalis*; *s.m*—*sinus maxillaris (anthrum Higmore)*; *p.s* и *p.i*—верхнее и нижнее вѣко и его хрящъ (*tarsus*).

Нервно-эпителіальный слой состоитъ изъ зрительныхъ клѣтокъ (1'), коихъ наружная часть видоизмѣнена въ перципирующие аппараты—палочки или колбочки (2'), съ примѣсью проникающихъ въ эту часть вышеупомянутыхъ отростковъ клѣтокъ мозговой части. Примѣсь эта особенно значительна въ ретинѣ птицъ. Ядра перципирующихъ клѣтокъ въ своей совокупности образуютъ наружный ядерный, или точнѣе, клѣточный слой ретины, а ихъ внутренніе утолщенные концы въ тѣхъ частяхъ, гдѣ ретина утолщена и гдѣ эти концы удлинены, образуютъ явственно выраженный волокнистый слой, или слой Генле.

Отходящія отъ клѣтокъ центральной нервной системы, т.-е. центробѣжныя, волокна зрительнаго нерва проникаютъ тоже въ ретину и оплетаютъ амакриновыя клѣтки.

Такое строеніе имѣетъ ретина на протяженіи ея функционирующей части, а въ области рѣсничныхъ отростковъ, куда лучи не проникаютъ, она редуцирована до одного слоя цилиндрическихъ клѣтокъ, а на заднюю поверхность радужины продолжается лишь одинъ пигментный слой. Клѣтки пигментнаго слоя (3') въ функционирующей части ретины снабжены на внутренней сторонѣ тонкими отростками, проникающими между колбочками и палочками.

Переходимъ къ **придаточнымъ частямъ глаза** (рис. 334).

У низшихъ позвоночныхъ глазъ лежитъ подъ участкомъ прозрачной кожи, образующей наружный слой роговицы, но въ большинствѣ случаевъ по краямъ этой кожицы возникаютъ двѣ складки кожи, или вѣки (*palpebrae*), высланные на внутренней поверхности, какъ и наружная поверхность роговицы, многослойнымъ эпителиемъ, или конъюнктивой (*conjunctiva*). Различаютъ верхнее и нижнее вѣко, а кромѣ того у большинства позвоночныхъ имѣется прозрачное третье вѣко, или мигательная перепонка (*membrana nictitans*), лежащая глубже вѣкъ и задерживающая глазъ отъ внутренняго угла. Подъ вѣки у наземныхъ формъ открываются железы, омывающія своими выдѣленіями поверхность конъюнктивы. Обыкновенно это гроздевидныя железы, открывающіяся многими протоками въ ограниченную вѣками полость. Жидкое выдѣленіе ихъ при миганіи гонится къ внутреннему углу глаза и оттуда удаляется черезъ слезно-носовой аппаратъ въ носовую полость (рис. 334). Слеза воспринимается двумя слезными точками (*puncta lacrymalia*), т.-е. небольшими отверстіями, иногда щелевидными, иногда округлыми, ведущими въ два такихъ канала (*canaliculi lacrymales*), которые соединяются въ общій слезно-носовой каналъ (*canalis nasolacrymalis*), у птицъ и млекопитающихъ иногда образующій вначалѣ расширение—слезное озеро, или слезный мѣшечекъ (*saccus lacrymalis*).

Что касается до мускуловъ, двигающихъ глазомъ, то главнѣйшими изъ нихъ являются 4 прямыхъ мускула и 2 косыхъ. Прямые мускулы (*m. rectus superior, inferior, internus et externus*), начинаясь изъ глубины глазницы, обыкновенно отъ оболочки зрительнаго нерва, образованной продолженіемъ твердой мозговой оболочки (*dura mater*), идутъ къ верхней и нижней, внутренней и наружной поверхностямъ глазного яблока, расходясь на подобіе граней пирамиды, и прикрѣпляются къ склеротикѣ. Косые мускулы (*m. obliquus superior et inferior*) отходятъ отъ внутренней стѣнки глазницы и направляются по экватору глазного яблока одинъ снизу, другой—сверху. Въ верхнемъ вѣкѣ залегаетъ поднимающій его *m. elevator palpebrae superioris*, а въ нижнемъ опускающій его—*m. depressor palpebrae inferioris*. Третье вѣко имѣетъ свою мускулатуру или же задерживается вслѣдствіе втягиванія глаза внутрь дѣйствіемъ особой мышцы-ретрактора (*m. retractor bulbi*), представляющаго обособленный участокъ *m. rectus externus*.

Мы уже видѣли (стр. 295), что, вѣроятно, первоначально глаза позвоночныхъ лежали на поверхности и по аналогіи съ безпозвоночными они могли имѣть форму ямковидныхъ углубленій, на поверхности которыхъ сидѣли перципирующіе элементы. Съ погруженіемъ нервного зачатка сначала въ видѣ желобка, потомъ въ видѣ трубки подъ кожу, они вошли въ составъ этой трубки (рис. 311).

Можно думать, что первоначально предки позвоночныхъ обладали нѣсколькими парами глазъ и каждый изъ нихъ являлся, подобно непарнымъ глазамъ нынѣ живущихъ формъ, въ видѣ пузыря, на внутренней поверхности коего находились перципирующіе элементы, ибо эта внутренняя поверхность какъ разъ соотвѣтствуетъ наружной ямковиднаго глаза. На наружной, прилежащей къ эктодермѣ, сторонѣ такого пузырька находилось, вѣроятно, утолщеніе, образованное стѣнкой самого пузыря, или внутренняя линза, которую мы находимъ

въ непарныхъ глазахъ нѣкоторыхъ позвоночныхъ (рис. 281). По одному представленію заднія пары сохранили свое первоначальное положеніе на верхней поверхности мозга, но удержалось отъ каждой, повидимому, только по одному глазу; а именно паріетальный и эпифизальный. По другому воззрѣнію, паріетальный и эпифизальный глаза принадлежатъ одной задней парѣ и положеніе ихъ (одного впереди другого) является результатомъ смѣщенія (стр. 256). Во всякомъ случаѣ они сохраняютъ пузыревидную форму. Передняя же пара глазъ смѣстилась къ бока головы. Такимъ образомъ съ точки зрѣнія перваго воззрѣнія мы должны допустить существованіе у предковъ позвоночныхъ трехъ, а съ точки зрѣнія второго — двухъ паръ глазъ. Точно также по отношенію къ другимъ хордовымъ приходятъ къ сходнымъ выводамъ. Предки салпъ имѣли, повидимому, нѣсколько паръ глазъ (Redikorzew, 1905), а непарный глазъ личинки асцидій (рис. 3) оказывается глазомъ правой стороны, утеравшимъ свою пару (Frozier, 1906).

Нельзя при этомъ не обратить вниманія, что первоначальный зачатокъ глазныхъ пузырей передней пары, вѣроятно, прежде занималъ такое-же положеніе, какъ занимаетъ у зародыша ганглиозная пластинка, дающая начало спиннымъ гангліямъ (рис. 267). Если у зародыша позвоночныхъ глазные пузыри отходятъ обыкновенно отъ брюшной, а не отъ спинной стороны передняго мозгового пузыря, то это явленіе объясняется тѣмъ, что передній конецъ нервнаго зачатка позвоночныхъ вообще подвергся, вслѣдствіе усиленнаго разрастанія его спинной стѣнки, смѣщенію на брюшную сторону (стр. 240). У костистыхъ рыбъ въ зависимости отъ того, что зачатокъ нервной трубки является сначала плотнымъ, глазные пузыри возникаютъ въ видѣ плотныхъ набуханій этого зачатка и первоначально лежатъ ближе къ спинной сторонѣ зачатка. Первоначальное-же положеніе глазныхъ пузырей передней пары было, вѣроятно, какъ и пузырей непарныхъ глазъ, на спинной сторонѣ нервнаго зачатка.

Сходство глазныхъ пузырей съ зачатками гангліевъ увеличивается еще тѣмъ, что для нѣкоторыхъ случаевъ имѣются указанія на то, что и ганглиозные зачатки иногда возникаютъ въ видѣ парнаго выпячиванія спинной поверхности нервной трубки (Hoffmann, 1894 и 1899). Иначе говоря, глаза позвоночныхъ представляютъ собой видоизмѣненіе переднихъ членовъ цѣлаго ряда, вѣроятно, ямковидныхъ органовъ чувствъ, лежавшихъ метамерно по бокамъ нервнаго зачатка и вошедшихъ въ его составъ. Возможно, что эти органы первоначально вовсе не были зрительными органами, и, войдя въ составъ зачатка центральной нервной системы, дали начало гангліямъ, осложнившимся впоследствии присоединеніемъ клѣтокъ изъ плакодъ латеральнаго и эпибранхіального ряда (стр. 285). Съ этой точки зрѣнія ганглиозная пластинка и ея производныя—зачатки гангліевъ представляютъ собой видоизмѣненіе парнаго ряда ямковидныхъ плакодъ, который называютъ срединнымъ (медіаннымъ). Этимъ объясняется и сходство въ строеніи ретины парныхъ глазъ съ гангліями. Купферъ скопленіе крупныхъ клѣтокъ на спинной сторонѣ нервной трубки *Amphioxus* (рис. 9, 12) приравниваетъ ганглиозной пластинкѣ. Сравненіе это позволяетъ установить нѣкоторое единство между *Ascapia* и *Craniota*, особенно, если принять во вниманіе, что эти клѣтки, по предположенію Юзефа, тоже свѣточувствительны, а слѣдовательно, превращеніе нѣсколькихъ переднихъ метамеръ ганглиозной пластинки въ органы зрѣнія не представляется чѣмъ-то неожиданнымъ. Однако, отмѣтимъ, что при этомъ клѣтки, описанныя Догелемъ на спинныхъ и брюшныхъ вѣтвяхъ *Amphioxus* (рис. 13), въ такомъ случаѣ не могутъ быть сравниваемы съ спинномозговыми гангліями, съ которыми они весьма сходны по положенію, и скорѣе должны быть приравнены элементамъ симпатической системы. Съ иной точки зрѣнія разсматриваетъ отношенія зрительныхъ органовъ *Ascapia* и *Craniota* Бовери (Boveri, 1903). Мы видѣли, что зрительные аппараты *Amphioxus*, состоящіе каждый изъ одной пигментной и одной перципирующей клѣтки, расположены на всемъ протяженіи нервной трубки *Amphioxus*. Бовери положеніе глазныхъ пузырей передней пары на брюшной сторонѣ нервнаго зачатка считаетъ за первичное и указываетъ на то, что и зрительные аппараты *Amphioxus* сосредоточены тоже на брюшной сторонѣ нервной трубки (рис. 14). Глазные пузыри возникли черезъ выпячиваніе боко-

вой стѣнки брюшной части первой трубки, а потомъ перешли изъ пузыревиднаго глаза въ бокаловидный вслѣдствіе вращанія выпячивающейся эктодермической линзы, какъ это изображено на прилагаемой схемѣ (рис. 335). Внутренняя стѣнка бокаловиднаго глаза удержала изъ лежащихъ въ ней зрительныхъ аппаратовъ перципирующіе элементы, а наружная—пигментные. Если мы вспомнимъ, что перципирующія клѣтки въ зрительныхъ аппаратахъ *Ampelion* имѣли палочковидныя окончанія обращенными въ сторону пигментнаго бокала, то понятно, что и во внутренней стѣнкѣ бокаловиднаго глаза палочки и колбочки являются

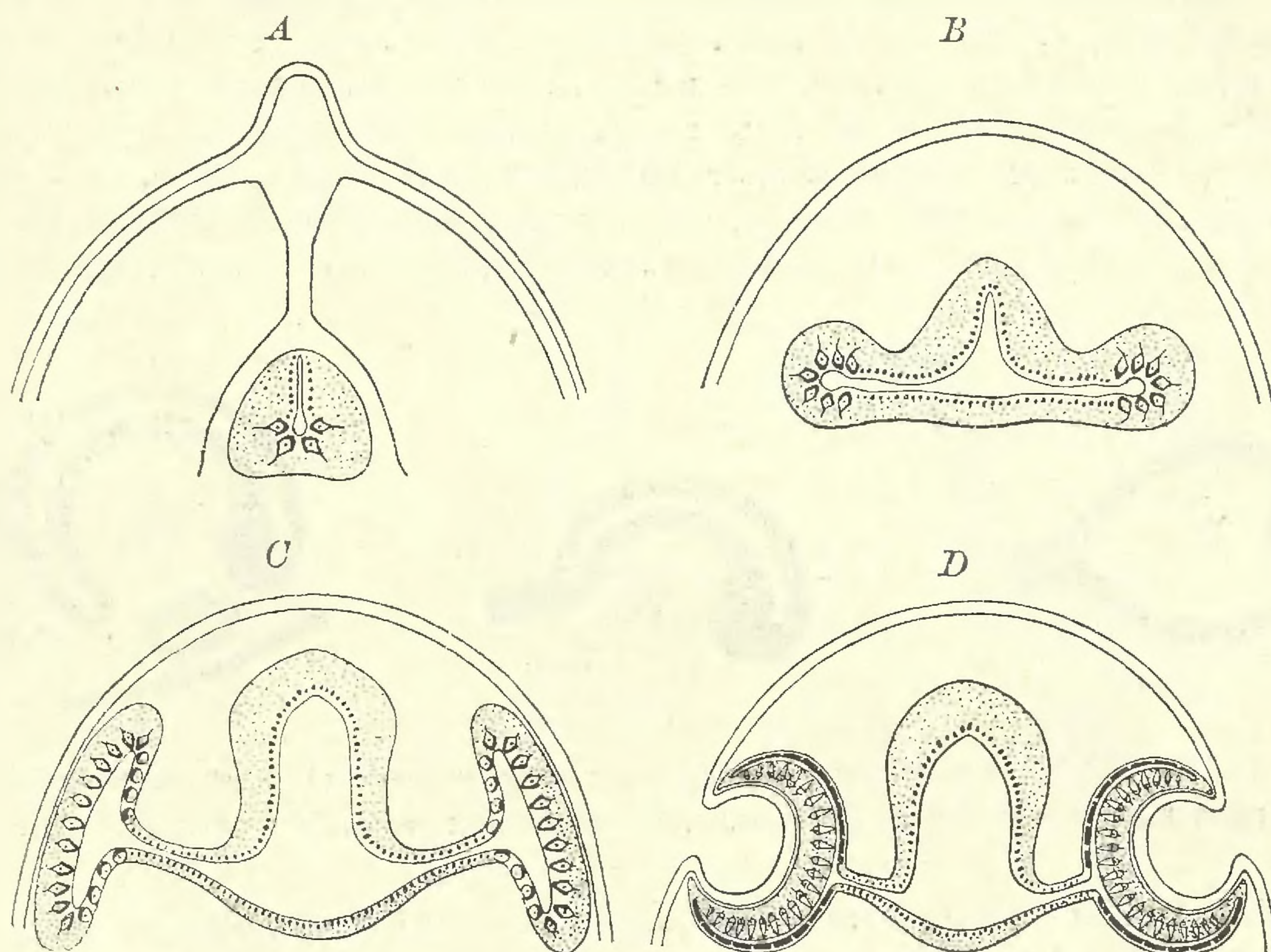


Рис. 335. *A, B, C, D*—четыре схемы происхожденія парныхъ глазъ позвоночныхъ (*D*) изъ первой трубки *Ampelion* въ поперечномъ разрѣзѣ по Бовери.

обращенными не къ хрусталику, а въ противоположную сторону. Впрочемъ, означенное положеніе перципирующихъ окончаній въ ретинѣ глаза позвоночныхъ, какъ мы увидимъ (стр. 326), легко объясняется, если исходить и изъ предположенія о переходѣ ямковиднаго глаза въ пузыревидный и потомъ въ бокаловидный (рис. 311). Гипотеза Бовери не объясняетъ намъ происхожденія непарныхъ спинныхъ глазныхъ пузырей, а между тѣмъ съ моей точки зрѣнія тоже весьма не трудно представить себѣ, какимъ образомъ совершился переходъ пузыревидной формы глаза, представленной непарными глазами, въ бокаловидную, представленную парными глазами. Если передняя пара пузыревидныхъ глазъ начала сѣзжать со спинной поверхности на боковую, то понятно, что обращенная книзу сторона каждого пузыря, встрѣчая препятствіе со стороны окружающихъ тканей, начала выпячиваться, а въ образовавшуюся вслѣдствіе выпячиванія бокаловидную полость могла начать вѣдраться окружающая соединительная ткань (рис. 336). Впрочемъ, склонность къ выпячиванію наружной стѣнки пузыревиднаго глаза въ его полость выражена уже въ паріетальномъ глазѣ нѣкоторыхъ ящерицъ (Balli, 1904).

Эмбриональное развитіе строго повторяетъ этотъ процессъ. Первая закладка парныхъ глазъ происходитъ въ видѣ пузырей. Затѣмъ выпячивается нижняя стѣнка пузыря, и образуется бокалъ, обращенный внизъ отверстиемъ. Въ это отверстие вѣдряются мезодермическія клѣтки, хотя онѣ и не принимаютъ непосредственнаго участія въ образованіи потомъ заполняющаго бокалъ стекловиднаго тѣла. Потомъ, черезъ дальнѣйшее разрастаніе краевъ бокала зара-

стаетъ нижнее отверстіе его, за исключеніемъ будущаго зрачка, оказывающагося лежащимъ на дистальномъ концѣ бокала. Такой пузыревидный глазъ, спускаясь внизъ, утерять свою линзу, какъ не могущую служить уже для преломленія, вслѣдствіе измѣненія въ положеніи глаза, и эта линза была замѣщена новой, представляющей собой видоизмѣненную переднюю плакodu эпибранхіального ряда. Означенное отношеніе глазного пузыря къ этой плакодѣ вѣроятно представляетъ какъ-бы воспоминаніе о болѣе тѣсной связи гангліозныхъ зачатковъ съ плакодами вообще.

Отмѣтимъ, что у амфибій верхній край радужины при удаленіи линзы обладаетъ способностью регенерировать новую линзу. Образованіе новой линзы именно на верхнемъ краѣ зрачка происходитъ при этомъ даже и тогда, когда тритонъ во время регенерации удерживается спинной стороной внизъ. Иначе говоря, возникновеніе линзы на верхнемъ краѣ зрачка не стоитъ въ зависимости отъ вліянія силы тяжести (Reinke, 1903), какъ думали нѣкоторые. Это возникновеніе, вѣроятно, представляетъ собой напоминаніе о нѣкогда существовавшей линзѣ, образовавшейся въ пузыревидномъ глазу стѣнкой самого пузыря (Шимкевичъ,



Рис. 336. А, В, С—три схемы, изображающія послѣдовательный переходъ пузыревиднаго глаза въ бокаловидный по Шимкевичу. *li*—внутренняя линза; *le*—наружная линза.

1902) ¹⁾. При послѣдующемъ измѣненіи пузыревиднаго глаза въ бокаловидный путемъ втягиванія его нижней части, эта линза должна была очутиться на верхнемъ краѣ бокала, т.-е. на верхнемъ краѣ зрачка, гдѣ и происходитъ вышеназванная регенерация (рис. 336).

При переходѣ пузыревиднаго глаза, имѣвшаго перципирующія окончанія на внутренней своей поверхности, въ бокаловидный, эти окончанія удерживаются только на внутренней пластинкѣ бокала и, естественно, они должны помѣщаться на той сторонѣ пластинки, которая обращена къ наружной пластинкѣ, превращающейся въ пигментный слой. Эта поверхность и есть наружная поверхность ретины и соответствуетъ внутренней поверхности пузыря въ пузыревидномъ глазу или наружной ямковиднаго глаза (рис. 311). Причиной смѣщенія глазъ, первоначально лежавшихъ на спинной поверхности, на боковую является, вѣроятно, смѣщеніе корней глазныхъ нервовъ на нижнюю поверхность мозга. Всѣ головные нервы (кроме нервовъ парныхъ глазъ) сильно смѣщены кверху, а глазные нервы смѣщены болѣе другихъ.

¹⁾ Шаперъ (Schafer, 1904) обратилъ вниманіе на то, что зачатокъ линзы у амфибій, если удалить у зародыша большую часть зачатка центральной нервной системы оперативнымъ путемъ, дѣйствительно, представляетъ большое сходство съ зачаткомъ органовъ кожного чувства. Линза, по его мнѣнію, можетъ быть рассматриваема, какъ видоизмѣненіе такого органа, а такъ какъ первичный глазной пузырь представляетъ собой участокъ эктодермы, обладающей способностью къ воспроизведенію органовъ кожного чувства, то, съ этой точки зрѣнія вполне естественно, что и край радужины, принадлежащій этому пузырю, сохранилъ эту способность. Развиваемое мною предположеніе, истолковывающее эту способность въ смыслѣ атавизма, позволяетъ объяснить, почему регенерирующая линза возникаетъ въ громадномъ большинствѣ случаевъ на верхнемъ краѣ радужины, какъ мы это видѣли.

Смѣщеніе это зашло настолько далеко, что они, продолжая расти своими корешками на встрѣчу одинъ другому, скрестились, и лѣвый перешелъ на правую сторону, а правый на лѣвую, иначе говоря, образовали хиазму. Такимъ образомъ, хиазма есть слѣдствіе продолженія смѣщенія глазныхъ нервовъ, сопровождавшаго, а можетъ быть и вызвавшаго, смѣщеніе передней пары глазъ на бока. Смѣщеніе головныхъ нервовъ книзу—явленіе общее и стоитъ, въ свою очередь, въ связи съ разрастаніемъ верхней стѣнки головного мозга для образованія полушарій, дву- или четверохолмія и мозжечка.

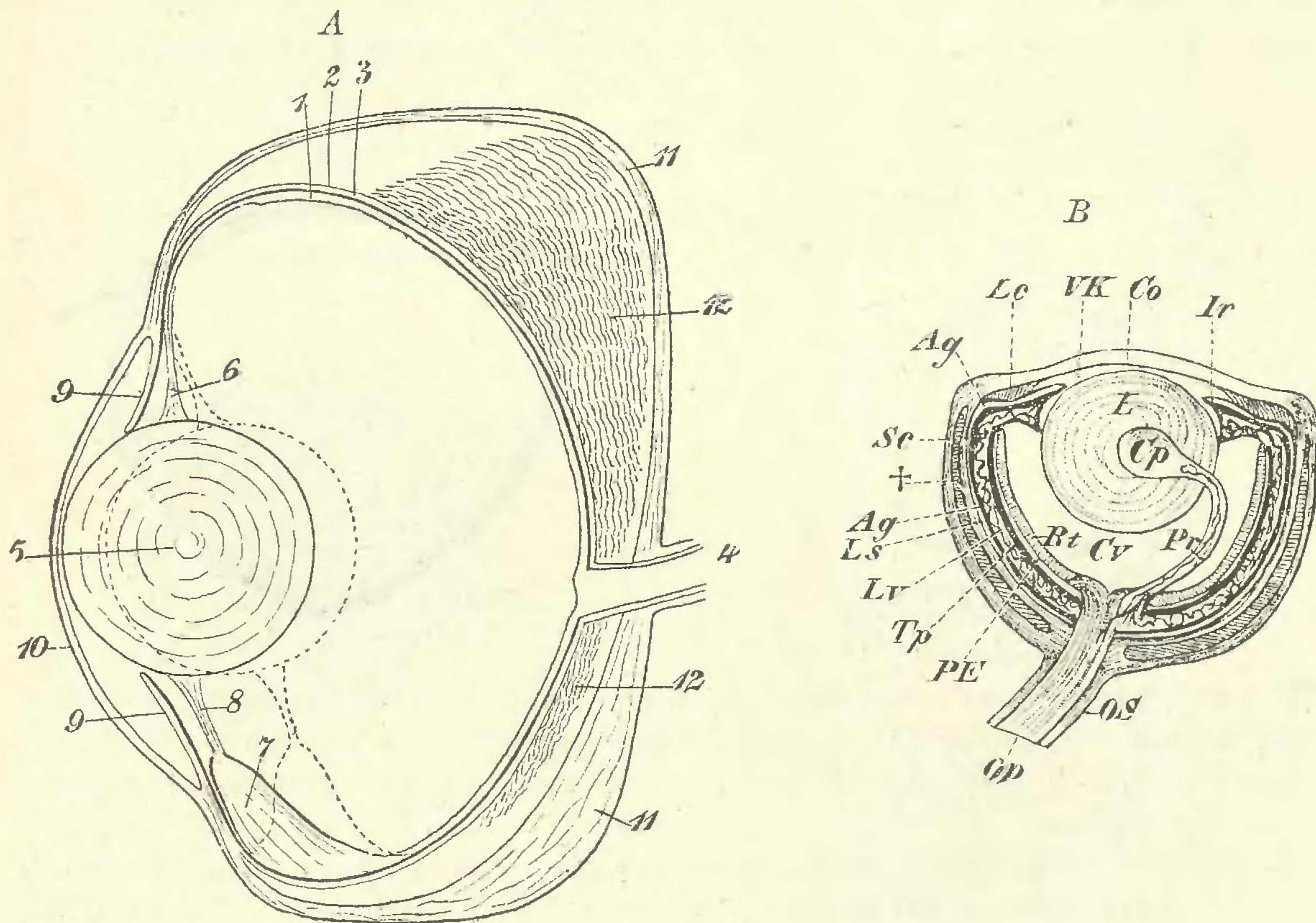


Рис. 337. Глазъ рыбъ. А—продольный (вертикальный) разрѣзъ глаза щуки (*Esox lucius*). 1—сѣтчатка; 2—пигментный слой; 3—сосудистая оболочка; 4—зрительный нервъ; 5—хрусталикъ; 6—его поддерживающая связка; 7—мускуль,двигающій хрусталикомъ (*campanula Halleri*); 8—его сухожилие; 9—радужина; 10—роговица; 11—склеротика; 12—хориоидальная железа. Пунктиромъ обозначено положеніе хрусталика и другихъ органовъ при аккомодации. В—глазъ костистой рыбы въ продольномъ разрѣзѣ. Ag—*argentea*; Co—роговица; Cp—*campanula Halleri*; Cv—стекловидное тѣло; Ir—радужина; L—хрусталикъ; Lc—рѣсничный мускуль; Ls—слой сосудистой оболочки снаружки отъ *argentea*; Lv—слой сосудистой оболочки внутри отъ *argentea*; Op—зрительный нервъ; OS—его оболочка; PE—пигментный слой; Pr—серповидный отростокъ; Rt—сѣтчатка; Sc—склеротика съ костными отложеніями внутри—†; Tr—*tapetum*; VK—передняя камера. Рис. А по Видерсгейму, рис. В по Гессе.

Отмѣтимъ, что промежуточный мозгъ, которому принадлежатъ непарные глаза, оставшіеся не смѣщенными, какъ разъ почти не образуетъ утолщеній на своей верхней поверхности, которая могли-бы вызвать сказанное смѣщеніе (Шимкевичъ, 1902).

Глазъ рыбъ (рис. 337), имѣющій, въ зависимости отъ условій жизни въ водной средѣ, высокій показатель преломленія, съ морфологической точки зрѣнія, характеризуется хрящевой склеротикой, иногда даже съ костными отложеніями, причѣмъ у селажій около мѣста вхожденія нерва склеротика образуетъ

подобіе сочлененія, при помощи коего она соединяется съ отросткомъ черепа. У другихъ рыбъ на этомъ мѣстѣ бываетъ простая волокнистая связка, прикрѣпляющая глазъ къ черепу. Кнаружи отъ сосудистой оболочки залегаетъ отливающая серебристымъ или зеленовато-золотистымъ цвѣтомъ оболочка—*argentea*, клѣтки которой содержатъ многочисленные мелкіе кристаллы. У селакій она развита только въ области радужины. У нихъ же конутри отъ сосудистой оболочки имѣется *tapetum cellulosum* (стр. 319). У нѣкоторыхъ ганондовъ и костистыхъ въ области вхожденія зрительнаго нерва находится чудесное сплетеніе

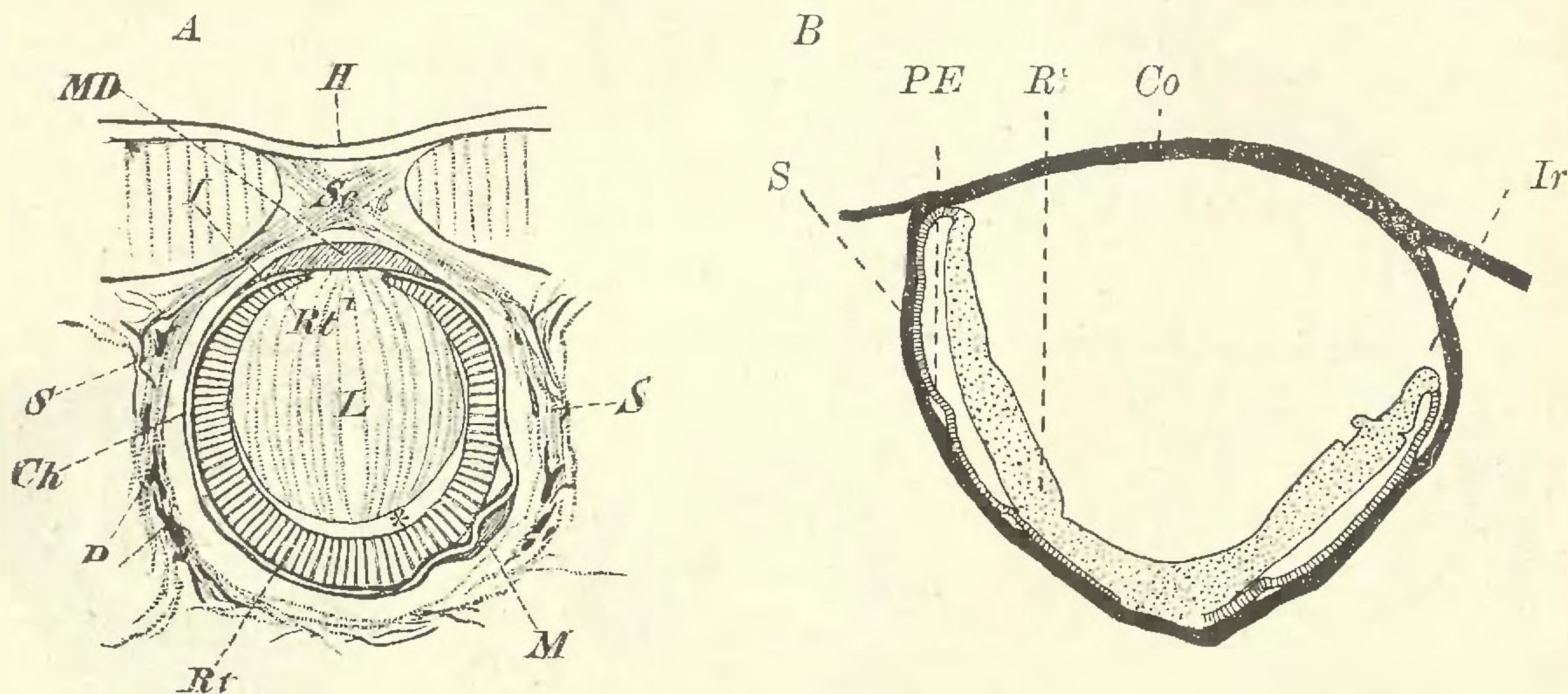


Рис. 338. Рудиментарные глаза рыбъ. А—глазъ пескоройки (*Ammoscoetes*) въ продольномъ разрѣзѣ. *Ch*—сосудистая оболочка; *H*—наружная кожа; *L*—хрусталикъ; *M*—глазной мускуль; *MD*—Десметіева перепонка; *Rt*—сѣтчатка, при *Rt'* принимающая участіе въ образованіи радужины; *S*—ткань съ пигментными клѣтками (*P*), замѣняющая склеротику; *Se*—подкожная соединительная ткань; *—стекловидное тѣло. Изъ Видерсгейма по Лангергансу. В—продольный разрѣзъ рудиментарнаго глаза *Bdellostoma stouti*. *S*—склеротика; *PE*—наружный слой вторичнаго пузыря, соответствующій пигментному слою; *Rt*—внутренній слой, соответствующій ретинѣ; *Co*—роговица; *Ir*—край пузыря, соответствующій радужинѣ. По Аллену.

сосудовъ (*rete mirabile*), залегающее въ видѣ подушечки въ сосудистой оболочкѣ и называемое хоріондальной железой, хотя оно вовсе не имѣетъ характера железы. Радужина у большинства рыбъ не содержитъ мышечныхъ волоконъ, и поэтому зрачекъ не измѣняетъ своихъ размѣровъ. Самой замѣчательной чертой глаза рыбъ является хорошо развитой и сильно выпуклый хрусталикъ, прикасающийся переднимъ краемъ къ роговицѣ, а задней выпуклостью вдающийся въ заднюю камеру и отбѣсняющій стекловидное тѣло. Хрусталикъ не измѣняетъ своей формы, и рѣсничный мускуль (*m. ciliaris*) не развитъ, какъ не развиты и рѣсничные стрости (имѣющіеся, однако, у селакій), но аккомодация, повидимому, вовсе несвойственная селакіямъ (Franz, 1906), достигается перемѣщеніемъ самого хрусталика. Около мѣста вхожденія нерва сосудистая оболочка вдается въ заднюю камеру, вращая въ нее тогда, когда хоріондальная щель еще не заросла (стр. 316). Этотъ вростъ сосудистой оболочки, по положенію соответствующій ввороченному краю хоріондальной щели, содержитъ сосуды, нервы

и мышцы и носить названіе серповиднаго отростка (*processus falciformis*), а его расширенный внутренній конец (*campanula Halleri*) представляет собой не что иное, какъ ретракторъ хрусталика (*retractor lentis*) и притомъ тоже, подобно мускуламъ радужины, эктодермическаго происхожденія. Прикрѣпляясь къ сумкѣ хрусталика, онъ при сокращеніи тащитъ хрусталикъ по направленію книзу, вовнутрь и кзади. Къ верхнему краю хрусталика прикрѣпляется эластическая связка (*lig. suspensorium*), подтягивающая глазъ вверхъ и отчасти являющаяся антагонистомъ ретрактора. Движеніе хрусталика внизъ уничтожается, такимъ образомъ, противодѣйствіемъ этой связки, а потому ретракторъ можетъ

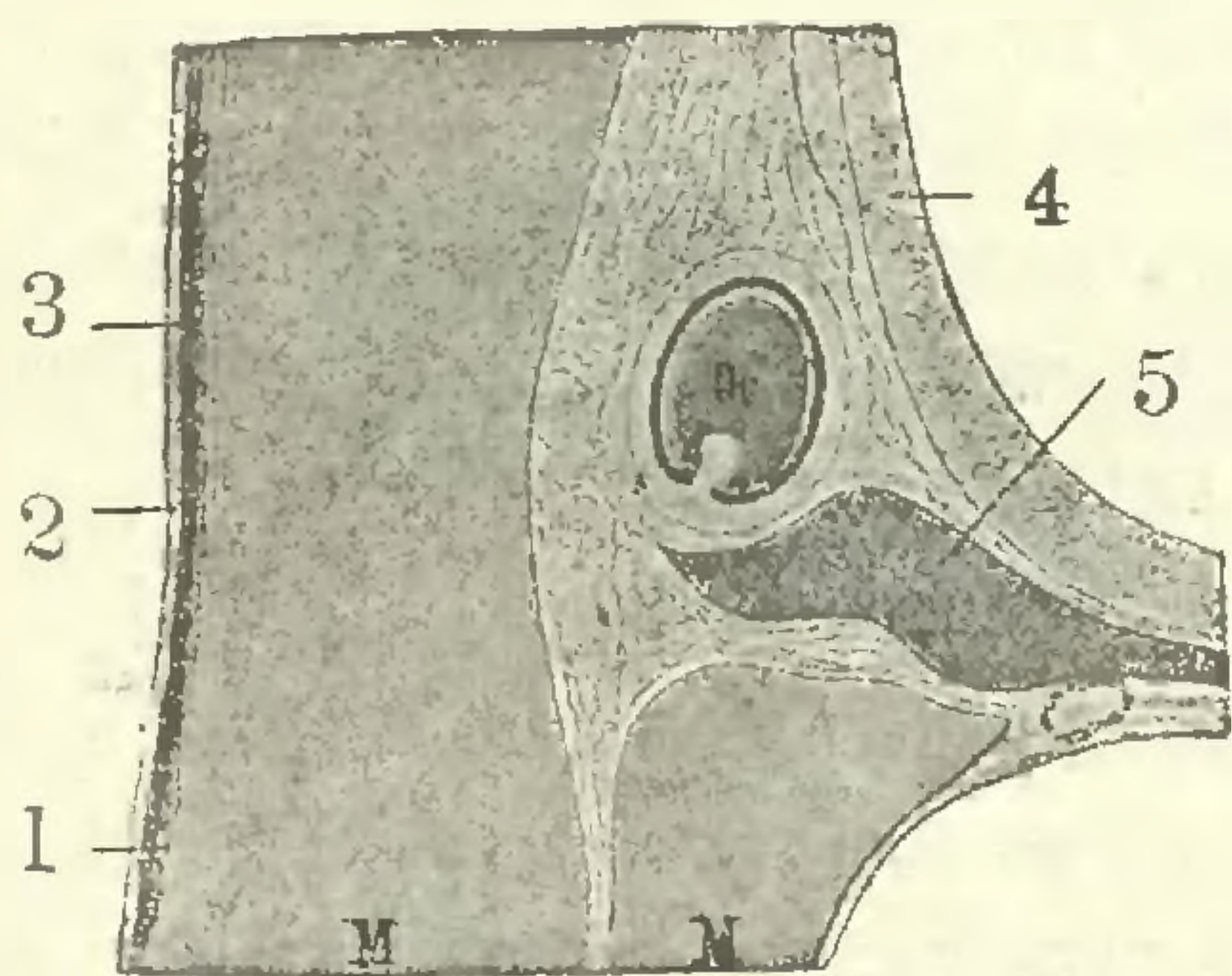


Рис. 339. Глазъ *Muxine glutinosa* въ разрѣзѣ. 1—подкожная соединительная ткань; 2—*corium*; 3—эпидермисъ; 4—хрусталь; 5—первая вѣтвь тройничнаго нерва; М — мышцы. По Колю.

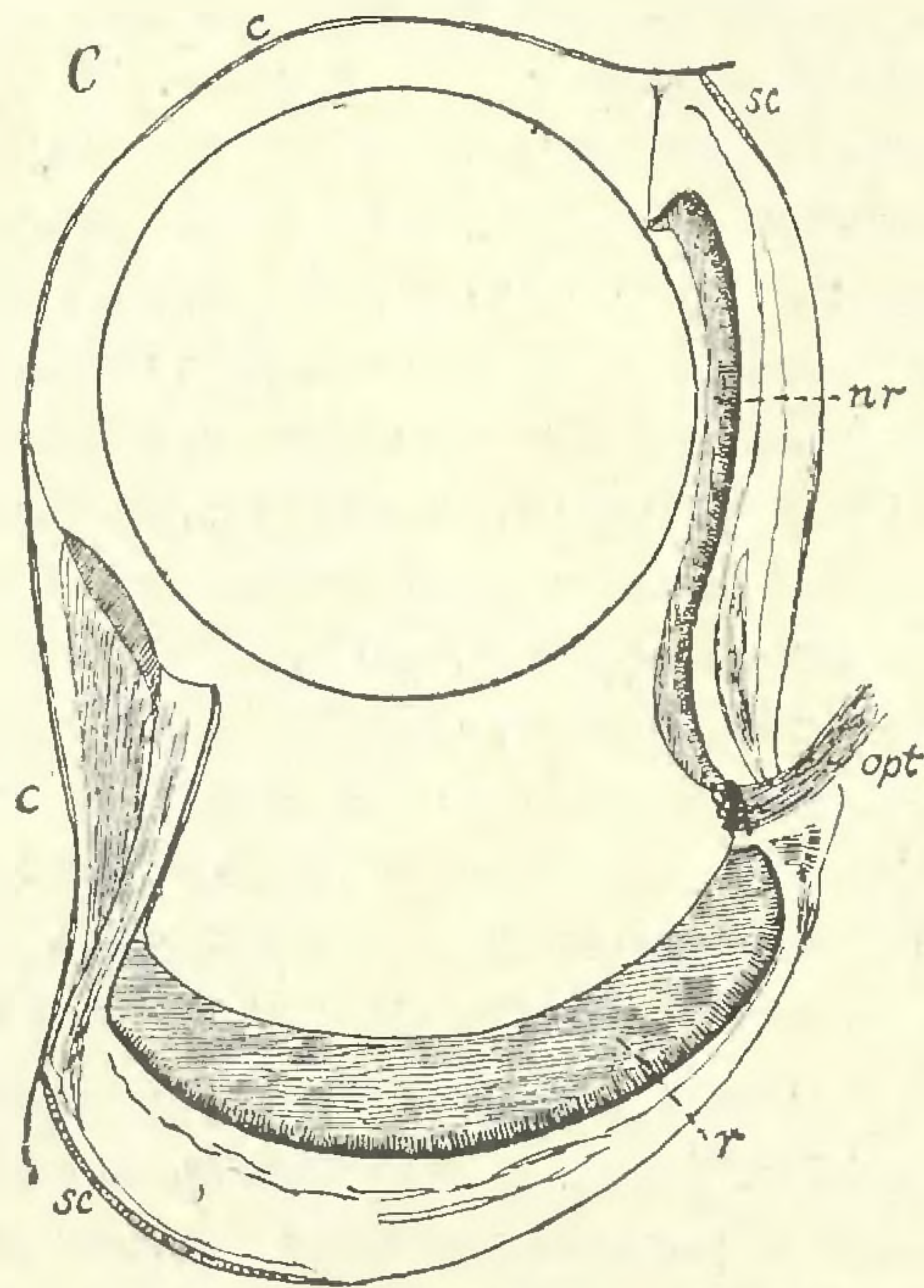


Рис. 340. Схематическій разрѣзъ одной изъ формъ телескопическаго глаза рыбъ. *c*—роговица; *sc*—склеротика; *nr*—придаточная ретина; *opt*—зрительный нервъ; *r*—главная ретина; *c'*—поверхность глаза, обращенная вбокъ. По Брауэру.

перемѣщать хрусталикъ главнымъ образомъ кзади и отчасти вовнутрь, т.-е. по направленію къ срединной линіи. Глазъ рыбы при спокойномъ состояніи приспособленъ къ зрѣнію на близкомъ разстояніи, а при зрѣніи вдаль хрусталикъ придвигается къ ретинѣ благодаря указанному приспособленію. Серповидный отростокъ, обусловливающий подвижность хрусталика, отсутствуетъ у селакій (Franz, 1906) и у нѣкоторыхъ другихъ рыбъ, напр. у обладающихъ способностью къ долговременному пребыванію на сушѣ, какъ *Periophthalmus* (рис. 210) и др., а также у всѣхъ двудышащихъ рыбъ. Что касается до *Periophthalmus*, то у него, а вѣроятно и у другихъ рыбъ, остающихся подолгу внѣ воды, аккомодация для зрѣнія вдаль достигается сжатіемъ хрящевой склеротики подъ вліяніемъ поперечно-полосатой мышцы, ее окружающей, а это сжатіе, отодвигая линзу назадъ, приближаетъ ее къ ретинѣ (Voltz, 1905), и вообще глазъ этихъ рыбъ по многимъ особенностямъ приближается къ глазу амфибій (стр. 332).

Нѣкоторыя глубоководныя рыбы обладаютъ глазами, называемыми телескопическими. Глазное яблоко принимаетъ въ этомъ случаѣ удлинненную форму (рис. 340), причемъ рого-

вища очень выпукла, хрусталикъ громадный, радужина слабо развита, зрачекъ очень большого діаметра и хрусталикъ вѣдннутъ въ зрачекъ, а ретина представляетъ раздѣленіе на два отдѣла. Зрительный нервъ входитъ съ внутренней стороны глаза, и часть ретины, лежащая позади мѣста вхожденія нерва и выстилающая дно глазного яблока, представляетъ собой главную ретину, а часть ретины, лежащая впереди мѣста вхожденія нерва и выстилающая внутреннюю боковую стѣнку глазного яблока, представляетъ добавочную, иногда имѣющую форму складки, ретину, на которую падаютъ боковые лучи, входящіе въ глазъ съ паружной стороны. Эти глаза снабжены аккомодационнымъ аппаратомъ, но двигающіе глазное яблоко мускулы являются сильно редуцированными. Въ то время какъ у всѣхъ рыбъ глаза лежатъ на бокахъ головы и каждый глазъ имѣетъ свое поле зрѣнія, а зрѣніе ихъ, слѣдовательно, является, монокулярнымъ, телескопическіе глаза обыкновенно имѣютъ оси параллельныя и могутъ быть направлены на одно и то же поле зрѣнія, а слѣдовательно, зрѣніе при этомъ является бикулярнымъ. Телескопическіе глаза наиболѣе удобны при слабомъ освѣщеніи морскихъ глубинъ, ибо они собираютъ большее количество свѣтовыхъ лучей (вслѣдствіе выпуклости роговицы, большаго объема и выпуклости хрусталика, большаго діаметра зрачка) и распредѣляютъ эти лучи на возможно большую часть ретины (вслѣдствіе того, что хрусталикъ въ телескопическомъ глазу отстоитъ гораздо дальше отъ ретины, чѣмъ въ обыкновенномъ) (Chun, 1900; Brauer, 1902). Кроме того, у глубоководныхъ рыбъ наблюдается зрачекъ въ видѣ поперечной щели, причемъ лучи, проходящіе черезъ краевые участки щели, минуя линзу и проникаютъ внутрь глаза помимо ея. Достигаемое этимъ путемъ освѣщеніе внутренности глаза, какъ и присутствіе органовъ свѣченія въ глазу нѣкоторыхъ глубоководныхъ рыбъ (*Argyropelecus*), имѣетъ то же физиологическое значеніе, какъ и присутствіе *tapetum* (стр. 332).

Своеобразное измѣненіе представляетъ глазъ *Anableps tetraphthalmus* (Klinckowström, 1894). У него зрачекъ вытянутъ въ вертикальномъ направленіи и бисквитообразной формы, а роговица раздѣлена горизонтальной пигментной полоской на два отдѣла: верхній и нижній. Полоса эта является своего рода ватерлиніей: при плаваніи рыбы на поверхности воды верхняя часть глаза служитъ для зрѣнія въ воздушной средѣ, и зрительная ось этой части сообразно этому короче, тогда какъ нижняя часть глаза служитъ для зрѣнія въ водной средѣ, и ея ось длиннѣе. Хрусталикъ громадный и соприкасается съ ретиной.

Редуцированные глаза представляютъ намъ круглоротыя рыбы и нѣкоторыя пещерныя, какъ *Turphlichtys*, *Ambliopsis*, *Stigicola*, *Lucifuga*. Между круглоротыми у *Ammocoetes* (рис. 338, А) глазъ лежитъ подъ кожей и лишевъ склеротики и роговицы, такъ что двигающіе глазомъ мускулы прикрѣпляются къ слабо развитой сосудистой оболочкѣ. Хрусталикъ, сохраняющій внутри эмбриональную полость и у взрослой миноги, выполняетъ громадную часть глазного яблока, а спереди лежитъ полулунное тѣльце, которое разсматривается, какъ мѣстное утолщеніе Десдеметіевой оболочки (*membrana Descemetii*), выстилающей въ вполне развитомъ глазу заднюю поверхность роговицы. У взрослой миноги кожа надъ глазомъ дѣлается прозрачной и животное начинаетъ видѣть.

У *Muxinidae*, у которыхъ глаза, какъ и вообще редуцированные органы, представляютъ чрезвычайныя индивидуальныя колебанія, нѣтъ уже ни хрусталика, ни радужины, ни глазныхъ мышцъ, и хоріондальная щель сохраняется въ теченіи всей жизни, такъ что глазъ представленъ въ сущности однимъ вгоричнымъ пузыремъ. Глазъ *Bdellostoma* (В. Allen, 1905) (рис. 338, В) мало отличается отъ глаза *Muxine* (рис. 339), хотя иногда у первой наблюдается зачаточный хрусталикъ (Bonnet, 1904). У пещерныхъ формъ залагаются главнѣйшія части глаза, т.-е. какъ глазной пузырь, такъ и хрусталикъ, причемъ оба эти зачатка подвергаются упрощенію въ различной степени у различныхъ формъ. У *Ambliopsis*, у которой дегенерация идетъ далѣе, чѣмъ у другихъ, хрусталикъ исчезаетъ вовсе, стекловидное тѣло не развивается, а равно и глазной пузырь, совершенно утерявшій связь съ мозгомъ, сохраняется лишь въ видѣ рудиментарнаго органа безъ полости внутри и съ замкнутымъ зрачкомъ. Склеротика и нѣкоторые мускулы развиты. У другихъ формъ могутъ отсут-

ствовать склеротика и мускулы, но сохраняются пня части. Вообще, въ этомъ отношеніи замѣчается значительное разнообразіе (Eigenmann, 1899 и 1902).

Что касается до придаточныхъ частей глаза, то у рыбъ наблюдается то одна круговая, то двѣ полукружныхъ неподвижныхъ складки, ограничивающія глазъ отъ сосѣднихъ покрововъ и представляющія собой вѣки. Но у нѣкоторыхъ акулъ имѣется уже и третье вѣко, или мигательная перепонка, снабженная своей мускулатурой и представляющая собой складку внутренней поверх-

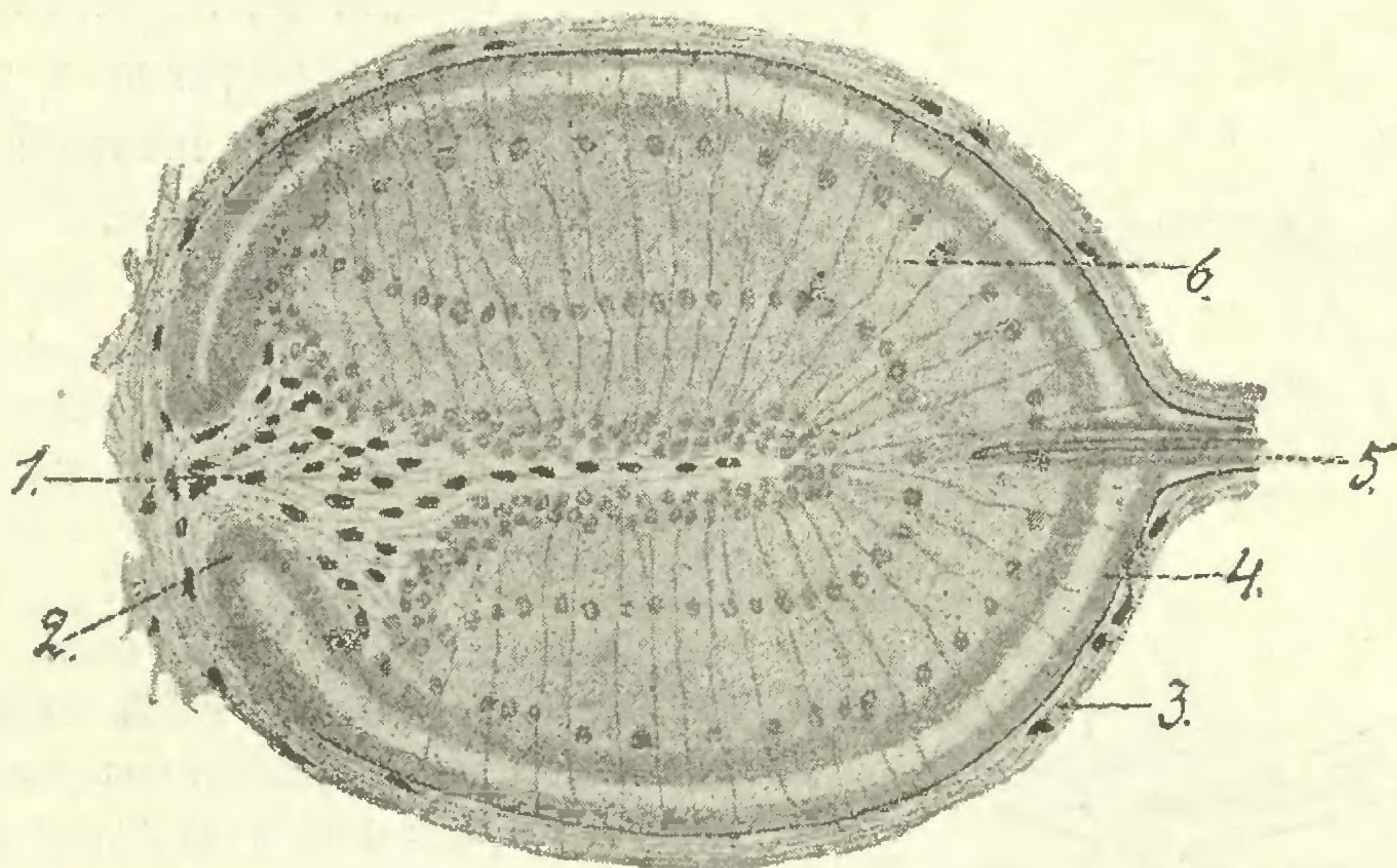


Рис. 341. Рудиментарный глаз *Proteus anguineus*. 1—стекловидное тѣло; 2—радужина; 3—склеротика; 4—наружный слой вторичнаго пузыря; 5—зрительный нервъ съ вдающимся въ него сосудомъ; 6—решетка, коей изображены не все слои. По Колю.

ности нижняго вѣка. Мускулатура ея представляетъ собой видоизмѣненіе мускуловъ, первоначально имѣвшихъ отношеніе къ брызгальцу (*spiraculum*) (стр. 116). Кроме того у многихъ костистыхъ рыбъ появляются прозрачныя складки кожи, лежащія подъ вѣками и прикрывающія то наружную, то внутреннюю часть глаза, или же являющіяся въ видѣ кольцевой оторочки, какъ напр. у луны-рыбы (*Orthogoriscus*). Эти образованія представляютъ собой добавочныя вѣки, изъ коихъ лежащее съ внутренней стороны, можетъ быть, соотвѣтствуетъ мигательной перепонкѣ акулъ.

Глазъ амфибій отличается отъ глаза рыбъ большой выпуклостью роговицы, что вообще характерно для наземныхъ формъ, а главное отрицательными признаками: отсутствіемъ *tapetum* и *argentea*, а равно и серповиднаго отростка и хоріонидальнаго сплетенія. Склера, обыкновенно хрящевая, у нѣкоторыхъ ископаемыхъ формъ имѣла въ передней части кольцо окостенѣній. Радужина съ развитыми гладкими мышечными волокнами, рѣсничные отростки развиты особенно у *Апига*. У амфибій сохраняется остатокъ хоріонидальной щели въ видѣ одного или двухъ отверстій съ ввороченными внутрь краями. Черезъ одно изъ этихъ отверстій проникаетъ въ глазъ мышца, прикрѣпляющаяся къ сумкѣ хрусталика, но въ противоположность рыбамъ она по своему положенію можетъ

сдвигать хрусталикъ впередъ (*protractor lentis*), а не въ глубь глаза, какъ *retractor* рыбъ (Третьяковъ, 1906). У амфибій глазъ въ спокойномъ состояніи при-
норовленъ къ зрѣнію вдаль, и аккомодация при зрѣніи вблизи достигается инымъ
путемъ, чѣмъ у рыбъ, а именно сокращеніемъ рѣсничнаго мускула, который,
давя на стекловидное тѣло, заставляетъ хрусталикъ удаляться отъ ретины
и приближаться къ роговицѣ (Beer, 1900). Возможно, что нѣкоторую роль при

этомъ играетъ и *protractor lentis*. Во
всякомъ случаѣ, многія наземныя формы
изъ Ацига, а равно и нѣкоторыя
хвостатыя обладаютъ несомнѣнною акко-
модационной способностью.

Различныя пещерныя формы амфибій,
а также ведущія подземный образъ *Gymnophiona*, представляютъ различныя степени
редукціи глаза. Большой степени упрощенія
достигаютъ глаза *Typhlotriton*, *Proteus*
(рис. 341) и еще большей *Typhlomolge*
(Eigenmann, 1900). У нихъ глазъ лежитъ подъ
кожей и представляетъ собой глазной пузырь
съ небольшимъ количествомъ соединительной
ткани, представляющей собой стекловидное тѣло,
и съ соединительно-тканной оболочкой кругомъ,
представляющей сосудистую и бѣлковую обо-
лочку. Ни радужныя, ни хрусталика, ни глаз-
ныхъ мускуловъ нѣтъ. Слои ретины также
редуцированы и представляютъ по степени
упрощенія значительныя индивидуальныя ко-
лебанія.

**Придаточныя части глаза ам-
фибій** представлены двумя малоподвиж-
ными вѣтками и мигательной перепонкой.
Последняя лишена собственной мускула-
туры и закрывается вслѣдствіе втяги-
ванія глазного яблока внутрь дѣйствіемъ

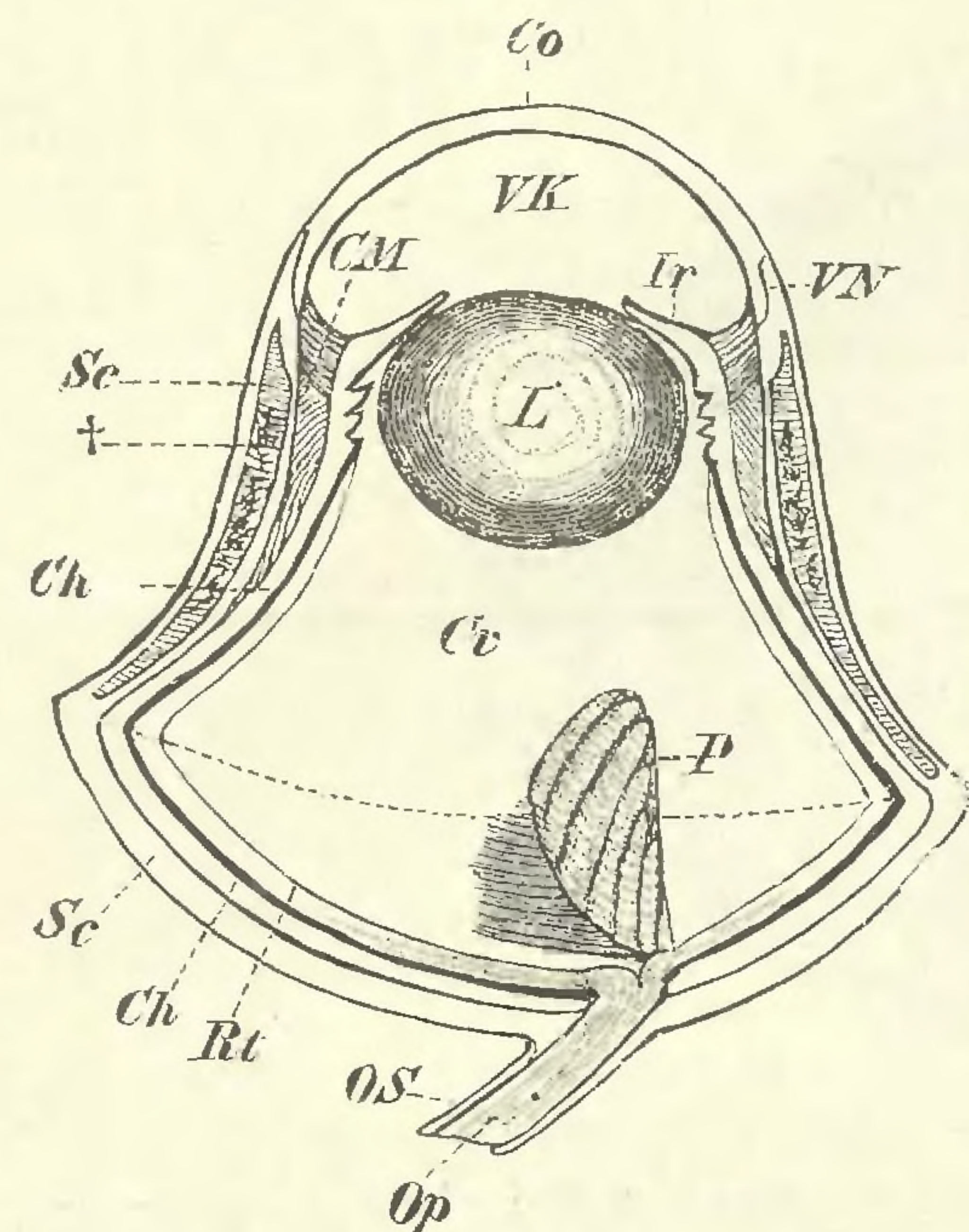


Рис. 342. Глазъ хищной птицы. *Co*—ро-
говица, переходящая въ склеротику—*Sc* съ
костными отложеніями (+) внутри; *Ch*—
сосудистая оболочка; *CM*—рѣсничное тѣло;
Cv—стекловидное тѣло; *Ir*—радужина;
L—хрусталикъ; *Op*—зрительный нервъ;
OS—его оболочка, продолжающаяся въ
склеротику; *P*—гребень; *Rt*—ретины; *Sc*—
склеротика; *VK*—передняя камера глаза.
Изъ Видерсгейма.

ретрактора (*m. retractor bulbi*). Подъ нижнимъ вѣкомъ имѣется железа, тяну-
щаяся отъ нижняго угла до наружнаго и называемая Гардеровой или железой
мигательной перепонки. Слезно-носовой аппаратъ имѣется.

Переходимъ къ глазу **Sauropsida**.

Для птицъ характерной является та форма глазного яблока, кото-
рую мы назвали телескопической ¹⁾ (рис. 342). Роговица чрезвычайно вы-

¹⁾ Телескопическая форма глаза рѣзко выражена у хищныхъ птицъ и въ особенности
у ночныхъ, причемъ у нихъ т къ же, какъ и у рыбъ, глазныя мышцы развиты очень слабо.
На этомъ основаніи Францъ (Franz, 1907) полагаетъ, что телескопическая форма глаза вызы-
вается одинаковыми причинами, какъ у птицъ, такъ и у глубоководныхъ рыбъ, и можн

пукла и передняя камера достигаетъ сравнительно большихъ размѣровъ. Склеротика хрящевая, но у многихъ ископаемыхъ рептилій, а также у многихъ ящерицъ, черепахъ и у птицъ въ ея передней части залегаетъ кольцо окостенѣній. У птицъ еще встрѣчаются окостенѣнія кругомъ мѣста вхожденія нерва. Радужина имѣетъ развитую поперечно-полосатую мускулатуру. Нѣкоторыя рептилии имѣютъ *tapetum cellulosum*. У большинства *Sauropsida*, кромѣ *Natteria*, черепахъ и киви (*Apteryx*), имѣется въ глазу органъ, соответствующій серповидному отростку рыбъ—гребень (*pecten*), который вдается отъ сосудистой оболочки въ стекловидное тѣло въ видѣ складчатого пигментированнаго богатаго сосудами пластинчатого придатка. Онъ отходитъ около мѣста вхожденія зрительнаго нерва отъ той части нижней поверхности глазного яблока, гдѣ у зародыша была хоріондальная щель. Переднимъ концомъ гребень иногда достигаетъ сумки хрусталика, но чаще оканчивается въ массѣ стекловиднаго тѣла. Къ аккомодации онъ не имѣетъ никакого отношенія. Вѣроятно, присутствіе этого богатаго сосудами органа стоитъ въ связи съ питаніемъ внутреннихъ частей глаза²⁾. У киви гребень появляется лишь въ зародышевомъ состояніи и потомъ исчезаетъ. Хрусталикъ достигаетъ иногда значительной величины (у гекконовъ, ночныхъ хищныхъ птицъ) и форма его весьма разнообразна. У змѣй, среди которыхъ нѣкоторыя обладаютъ способностью къ аккомодации, послѣдняя происходитъ отчасти тѣмъ же путемъ, какъ и у амфибій, т.-е. удаленіемъ хрусталика отъ ретины, а отчасти измѣненіемъ формы хрусталика, а именно увеличеніемъ выпуклости его передней поверхности, но при этомъ рѣсничный мускуль у змѣй отсутствуетъ, а его роль принимаетъ на себя особый кольцевой поперечно-полосатый мускуль, залегающій въ основаніи радужины. У другихъ рептилій, а особенно у птицъ, рѣсничный мускуль хорошо развитъ и содержитъ кромѣ гладкихъ волоконъ и поперечно-полосатыхъ, даже преобладающія у птицъ. При аккомодации у этихъ рептилій главную роль играетъ не столько смѣщеніе хрусталика, сколько измѣненіе его формы. Послѣднее достигается непосредственнымъ надавливаніемъ на хрусталикъ, при сокращеніи рѣсничнаго мускула, рѣсничныхъ отростковъ, если они развиты, или самаго рѣсничнаго тѣла, если они неразвиты, какъ напр. у ящерицъ (Hesse, 1909). У птицъ съ одной стороны происходитъ тоже смѣщеніе хрусталика, вслѣдствіе сокращенія особаго мускула (Мюллерова мускула), тянущаго сосудистую оболочку впередъ. Съ другой стороны, аккомодация у птицъ совершается, какъ и у млекопитающихъ, дѣйствіемъ рѣсничнаго мускула, вызывающаго своимъ сокращеніемъ ослабленіе натяженія

доказать, что телескопическая форма есть слѣдствіе увеличенія линзы и самого глазного яблока, а эти два явленія стоятъ въ связи съ быстротой движенія животнаго и чрезвычайной остротой зрѣнія (ср. стр. 330).

²⁾ Францъ (1908) утверждаетъ, что гребень есть вростъ не сосудистой оболочки, а ретины и находитъ въ немъ даже перципирующія клѣтки, но другіе изслѣдователи (Blochmann и von Husep, 1911) доказываютъ, что гребень исключительно образованъ сосудами и опорной тканью ретины и другихъ элементовъ не содержитъ.

сумки хрусталика, вслѣдствіе чего послѣдній принимаетъ болѣе выпуклую форму. Наконецъ, кромѣ того, у птицъ въ аккомодациі участвуетъ и роговица, которая можетъ дѣлаться болѣе выпуклой вслѣдствіе сокращенія особаго мускула (Крамптонова) (Franz, 1909). Вообще-же аккомодациа у птицъ болѣе совершенна, чѣмъ у какихъ либо другихъ позвоночныхъ.

Что касается до **придаточныхъ частей глаза Sauropsida**, то вѣки у нихъ подвижны и хорошо развиты, какъ и мигательная перепонка, которая имѣетъ

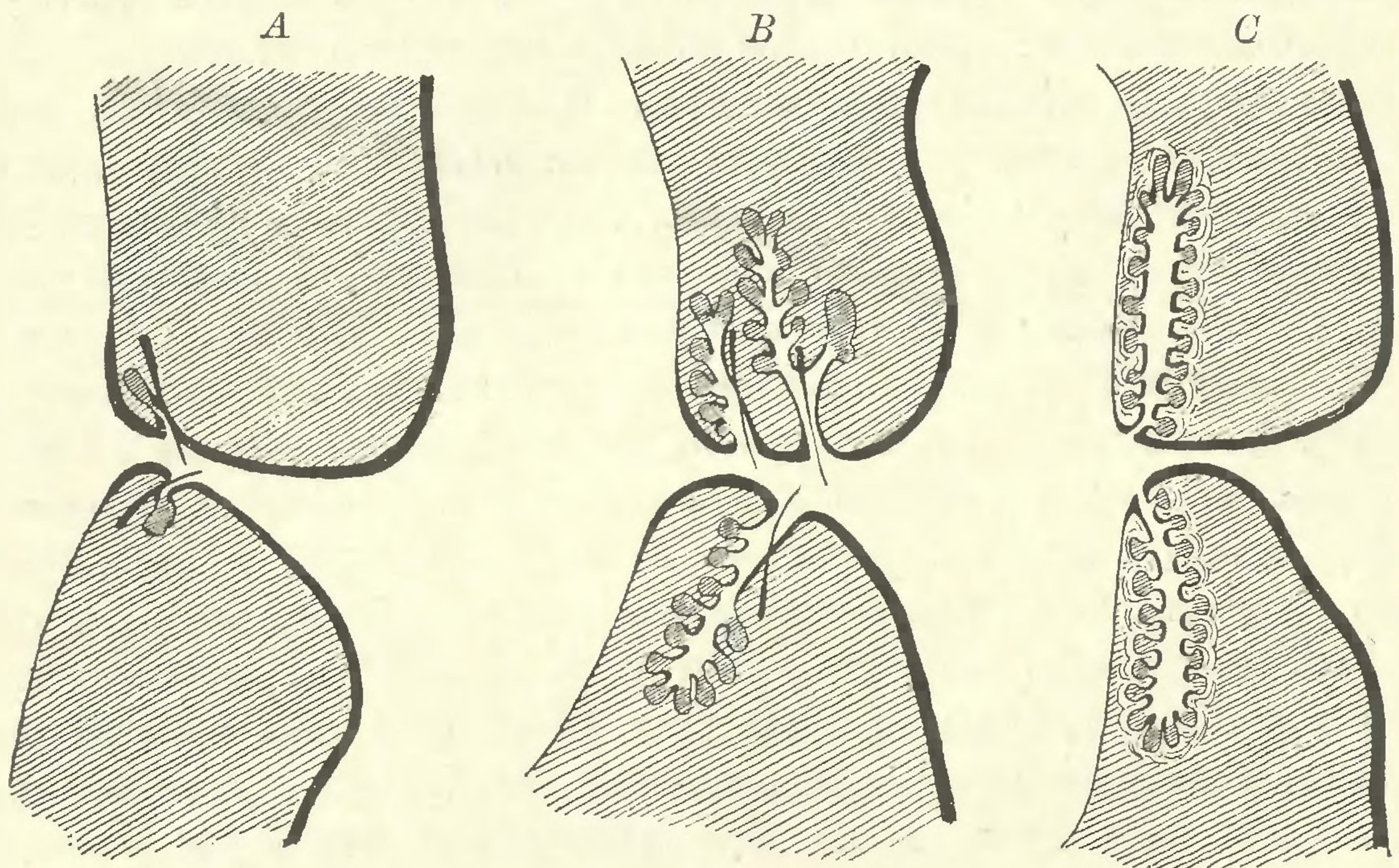


Рис. 343. Края вѣкъ въ разрѣзѣ (сагиттальномъ): А—утконоса (*Ornithorhynchus*); В—ежа (*Erinaceus*); С—лемура (*Lemur*). По Эггелингу.

свою особую мускулатуру (*m. pyramidalis* и *quadratus*), представляющую, вѣроятно, обособившіяся части *m. rectus externus*. У хамелеоновъ вѣки имѣютъ форму кольцевой складки. У гекконовъ и змѣй оба вѣка срастаются въ одну прозрачную пластинку, замыкающую лежащую подъ вѣками полость. Въмѣсто одной Гардеровой железы, лежащей у амфибій на нижней сторонѣ глаза, у *Sauropsida* обособляются двѣ железы, изъ коихъ одна лежитъ у внутренняго угла глаза, а другая у наружнаго, но во всякомъ случаѣ обѣ лежатъ въ области нижняго вѣка и подъ нимъ открываются ихъ протоки. Первая изъ этихъ железъ сохраняетъ названіе Гардеровой, вторая—неразвитая у *Natteria*, змѣй и крокодиловъ—называется слезной (*gl. lacrymalis*). Гардерова железа чрезвычайно сильно развита у ведущихъ подземный образъ жизни и имѣющихъ редуцированные глаза формъ (*Tuphlops*, *Amphisbaenia*). Слезно-носовой аппаратъ развитъ хорошо, а у птицъ есть и слезный мѣшечекъ.

Глазъ млекопитающихъ, по отсутствію серповиднаго отростка (у большинства) и *argentea*, приближается къ глазу амфибій. Склеротика, чрезвычайно утолщенная у китообразныхъ, носитъ фиброзный характеръ и только у яйце-

родныхъ она является хрящевой. Имѣется часто *tapetum cellulosum* или *fibrosum*. У агути (*Dasypus*) изъ грызуновъ имѣется гребень, а равно есть гребень въ различной степени развитія и у нѣкоторыхъ сумчатыхъ (Lindsay, 1909). Радужина съ хорошо развитой гладкой мускулатурой. Рѣсничный мускулъ тоже состоитъ только изъ гладкихъ волоконъ. Аккомодация происходитъ тѣмъ же путемъ, какъ и отчасти это имѣетъ мѣсто у птицъ (стр. 333), сокращеніемъ рѣсничнаго мускула, ослабляющимъ натяженіе сумки хрусталика, вслѣдствіе чего послѣдній дѣлается болѣе выпуклымъ. Глазь *Cetacea*, по выпуклости и по большому показателю преломленія, а равно и по нѣкоторымъ другимъ особенностямъ, напоминаетъ глаза рыбъ и притомъ иногда глубоководныхъ. Такъ *Odonotoseti* свойственна боковая складка, напоминающая добавочную ретину телескопическихъ глазъ, хотя по своему положенію она для перцепціи у китообразныхъ служить не можетъ, а равно наблюдается у китообразныхъ и зрачекъ въ видѣ поперечной щели (Putter, 1902) (стр. 330). Обращаясь къ **придаточнымъ частямъ глаза**, отмѣтимъ присутствіе *m. retractor bulbi*, особенно сильно развитого у копытныхъ и въ видѣ аномаліи встрѣчающагося и у человѣка (Ledouble, 1896). Сухожилие верхней косой мышцы проходитъ черезъ кольцо изъ волокнистаго хряща, играющаго роль блока (*trochlea*), почему *m. obliquus superior* и получаетъ названіе *m. trochlearis*. Какъ верхнее, такъ и нижнее вѣко содержатъ внутри особую прослойку плотной соединительной ткани (*tarsus*) и снабжены общей кольцевой мышцей (*sphincter oculi s. m. orbicularis*), а равно рѣсницами. Позади рѣсницъ верхняго вѣка открываются древовидно-вѣтвистыя трубчатые или альвеолярныя железы, залегающія въ толщѣ *tarsus* и носящія названіе Мейбоміевыхъ (*gl. tarsales s. Meibomiana*) (рис. 343). Железы эти суть видоизмѣненные комплексы сальныхъ железъ и у *Ornithorhynchus* и *Eginaseus* онѣ сохраняютъ связь съ волосами, причемъ у *Ornithorhynchus* онѣ имѣютъ характеръ простыхъ сальныхъ железъ, а у большинства млекопитающихъ, вслѣдствіе впяченія эктодермы, железы эти получаютъ каждый характеръ комплексовъ, состоящихъ изъ высланнаго эктодермой резервуара и совокупности въ него открывающихся железъ (рис. 343). Железы эти отсутствуютъ у водныхъ млекопитающихъ и нѣкоторыхъ другихъ.

Мигательная перепонка имѣется и иногда содержитъ волокнистый хрящъ, но не имѣетъ своей мускулатуры и задерживается вслѣдствіе втягиванія глазного яблока внутрь посредствомъ ретрактора. У китообразныхъ и приматовъ мигательная перепонка редуцирована. У приматовъ она представлена небольшой полукруглой складкой во внутреннемъ углу глаза (*plica semilunaris*) (рис. 334, B).

Гардерова железа остается у внутренняго угла глаза, но отсутствуетъ у приматовъ во взросломъ состояніи, хотя закладывается у зародыша человѣка.

Слезная железа, иногда дифференцирующаяся на отдѣлы, перемѣщается въ область верхняго вѣка, подъ которымъ и открываются ея протоки. Слезно-носовой каналъ, открывающійся подъ нижнюю носовую раковину, начинается отъ слезнаго мѣшечка. У водныхъ млекопитающихъ, вопреки прежнимъ утверж-

деніямъ, слезныя железы не отсутствуютъ, но только онѣ выдѣляютъ не водянистый, а жирный секретъ, какъ и Гардеровы железы, и смачиваніе роговицы этимъ секретомъ предохраняетъ ее отъ дѣйствія воды (Putter, 1802), но у водныхъ формъ отсутствуетъ слезно-носовой каналъ, тогда какъ у крота и слоновъ нѣтъ слезныхъ железъ, но есть слезно-носовой каналъ.

Нѣкоторыя млекопитающія имѣютъ редуцированныя глаза. У крота—глазъ лежитъ подъ кожей, а не въ глазницѣ, имѣетъ небольшую величину, а равно несетъ въ своемъ строеніи нѣкоторыя, второстепенныя черты редукиціи. У одного вида (*Talpa europaea*) вѣки срастаются, а у другого (*T. europaea*) такое срастаніе бываетъ лишь иногда, причемъ, какъ указано, слезно-носовой каналъ имѣется, хотя слезныхъ железъ нѣтъ. Также очень малы глаза и редуцированы у слѣпышей (*Spralla*) изъ грызуновъ, а у нѣкоторыхъ видовъ тоже срастаются и вѣки (Szakóll, 1905). Это же наблюдается и у мадагаскарскаго крота *Chrysochloris*, китообразнаго *Platanista*, сумчатаго крота *Notoryctes* и др. У *Chrysochloris* глазъ тоже лежитъ въ кожѣ между волосными сумками, но имѣется полость, выстланная конъюнктивой и слезныя железы, выдѣленія которыхъ выводятся наружу черезъ каналъ, которымъ эта полость сообщается съ наружной средой; слезно-носовой каналъ отсутствуетъ (Sweet, 1909). У *Notoryctes* найдены слезныя железы и слезно-носовой каналъ, но, такъ какъ вѣки его замкнуты, то выдѣленіе этихъ железъ, поступающае черезъ слезно-носовой каналъ въ носовую полость, служитъ для очищенія этой полости отъ засоренія пескомъ и т. п. (Sweet, 1906). У этихъ формъ и редукиціа внутренняго глаза заходить гораздо далѣе. У *Chrysochloris* нѣтъ глазныхъ мускуловъ, склеротика и сосудистая оболочка срались вмѣстѣ, стекловиднаго тѣла нѣтъ, радужина и хрусталикъ имѣются, но подверглись сильной дегенерациі, какъ и ретина, а пигментъ удержался только въ глубоко лежащей части глаза (Sweet, 1909).

У *Notoryctes* редукиціа пошла еще дальше: ни склеротика, ни сосудистая оболочка, ни роговица—не отличимы другъ отъ друга, также нѣтъ и хрусталика, а у наиболѣе далеко зашедшихъ въ процессѣ редукиціи экземпляровъ нѣтъ и стекловиднаго тѣла. Точно также нѣтъ и зрачка, но намекъ на радужину иногда имѣется. Ретина представляетъ индифферентную клѣточную массу безъ палочекъ и колбочекъ (Sweet, 1906).

Г. Органъ слуха.

Органъ слуха позвоночныхъ въ то же время является органомъ статическаго чувства, т.-е. равновѣсія и ориентировки въ пространствѣ¹⁾. У высшихъ позвоночныхъ въ органѣ слуха можно отличить: наружное ухо съ ушной раковиной (*auricula*), среднее ухо (*tympanum*), представляющее собой видоизмѣненіе жаберной щели, лежащей между мандибулярной и гноидной дугой, т.-е. брызгальца (*spiraculum*), и внутреннее ухо или лабиринтъ (рис. 344). Рыбы обладаютъ только внутреннемъ ухомъ; большинство вышестоящихъ формъ имѣетъ и среднее ухо, а наружное вполне развитымъ является лишь у млекопитающихъ (рис. 345).

¹⁾ Утвержденіе Крейдля (Kreidl, 1896) и Кернера (Körner, 1905), что рыбы не чувствительны къ звуковымъ колебаніямъ, не подтвердилось, и другіе наблюдатели (Zenck, 1903, Parker, 1905) утверждаютъ, что рыбы реагируютъ на звуковыя раздраженія. Однако, съ полной достовѣрностью слуховая способность обнаруживается экспериментально у очень немногихъ сомовыхъ, а именно у *Aminurus nebulosus* (Maier, 1909).

Что касается до развитія внутренняго уха, то оно возникаетъ въ видѣ эктодермическаго углубленія (или-же въ видѣ первоначально плотнаго набуханія, какъ напр. у *Dipnoi*) въ задней части головы (рис. 267, II), причемъ углубляющійся участокъ эктодермы можетъ быть рассматриваемъ какъ плакода бокового ряда. Углубляясь все болѣе и болѣе подъ кожу, зачатокъ внутренняго уха принимаетъ форму пузырька, первоначально сообщающагося съ

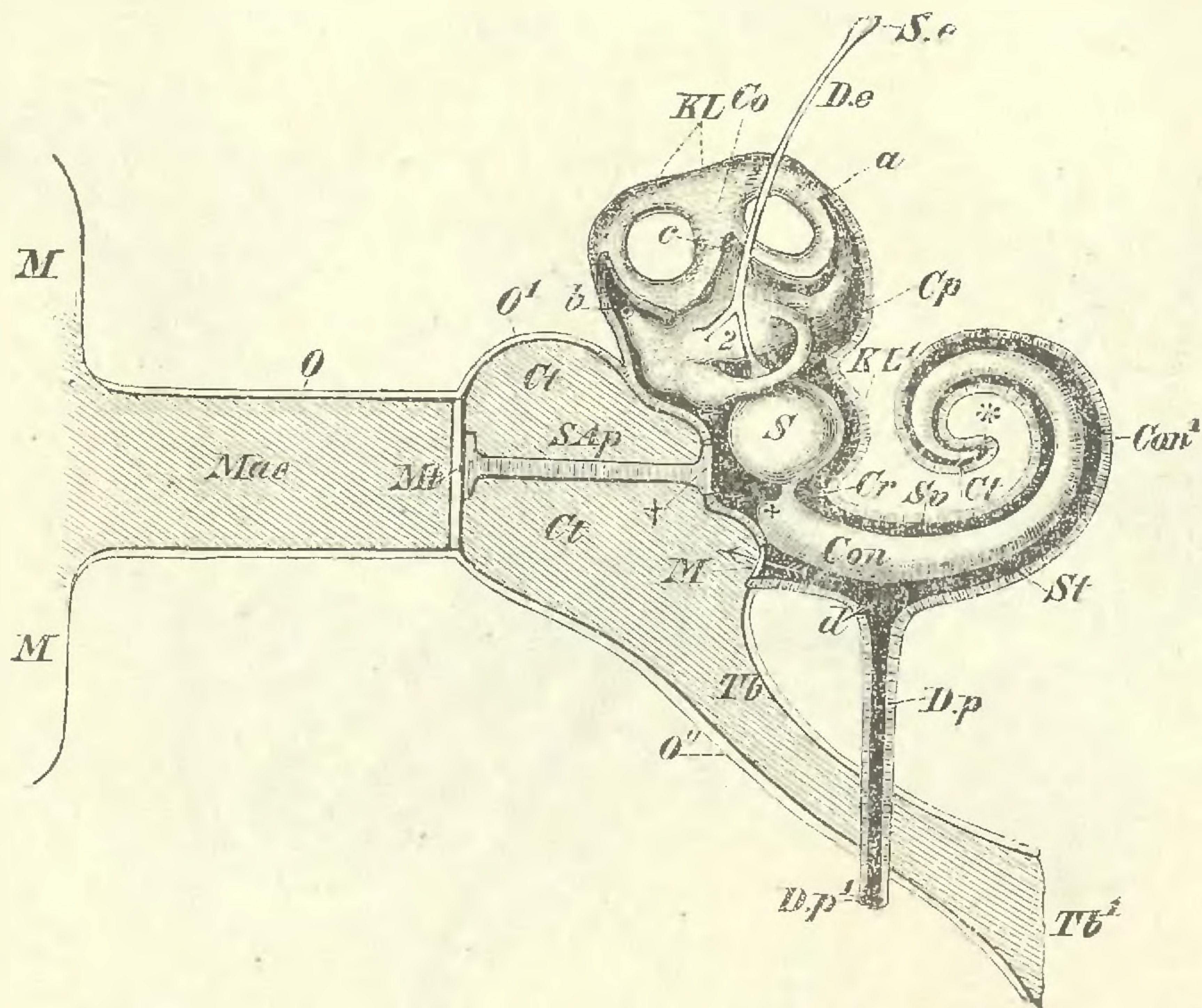


Рис. 344. Органъ слуха человѣка; схема изъ Видергейма. Наружное ухо: *M*—ушная раковина; *Mae*—наружный слуховой проходъ; *O*—стѣнка послѣдняго; *Mt*—барабанная перепонка. Среднее ухо: *Ct*—барабанная полость; *O'*—ея стѣнка; *Sap*—слуховыя косточки, представленныя въ видѣ одного палочкообразнаго тѣла; +—отвѣчаетъ подожку стремени, запирающей овальное окно; *M*—перепонка, закрывающая круглое окно; *Tb*—Евстахиева труба, при *Tb'*—открывающаяся въ глотку; *O''*—стѣнка трубы. Внутреннее ухо (костный лабиринтъ *KL*, *KL'* по большей части удалены): *a*, *b*—полукружные каналы, расположенные вертикально, изъ нихъ *b*—срѣзанъ; горизонтальный полукружный каналъ не обозначенъ особою буквою, но легко различимъ; *c* и *Co*—мѣсто соединенія полукружныхъ каналовъ кожнстаго и костнаго лабиринта; *Cr*—перилимфатическая полость; *Cr*—*canalis reuniens*; *Con* и *Con'*—кожистая и костная улитка; *Ct*—верхушка улитки; *D.e*, *S.e*—эндолимфатическій протокъ съ его расширеніемъ на концѣ; *D.p*—перилимфатическій каналъ, начинающійся при *d* и кончающійся при *D.p'*; *S*—*sacculus*; *Sv* и *St*—*scala vestibuli* и *scala tympani*, при * переходящія другъ въ друга.

наружной средой посредствомъ тонкаго канала, а потомъ снова отшнуровывающагося отъ эктодермы (рис. 269). Въ этой стадіи развитія въ слуховомъ органѣ можно отличить пузырьвидную часть (*saccus communis*) и отходящій отъ него полый отростокъ, который получаетъ названіе эндолимфатическаго протока (*ductus endolymphaticus*), ибо онъ, какъ и все внутреннее ухо, наполненъ жидкимъ содержимымъ—эндолимфой. Замѣчательно, что у селакій эндолимфатическій протокъ еще не отдѣлился отъ эктодермическаго покрова и открывается отверстіемъ

на верхней поверхности головы, благодаря чему полость внутреннего уха въ теченіи всей жизни остается въ сообщеніи съ наружной средой. У прочихъ позвоночныхъ эндолимфатическій протокъ заканчивается слѣпо, а именно небольшимъ расширеніемъ (*saccus endolymphaticus*), но во всякомъ случаѣ, вопреки высказаннымъ нѣкоторыми сомнѣніямъ, вызваннымъ указаніемъ, будто иногда

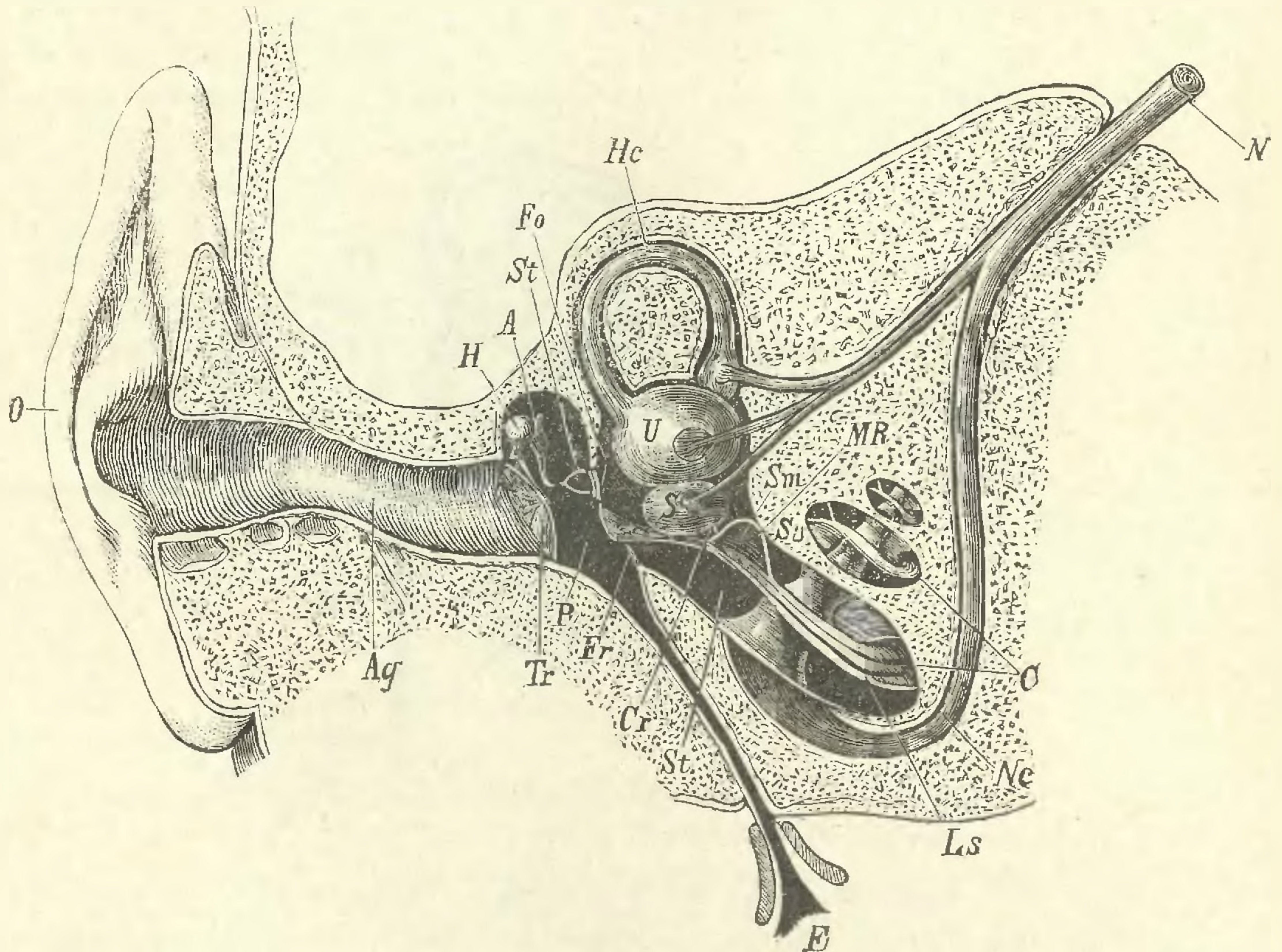


Рис. 345. Схема органа слуха человѣка. *A*—наковальня; *Ag*—наружный слуховой проходъ; *C*—улитка; *Cr*—*canalis reuniens*; *E*—Евстахиева труба; *Fo*—овальное окно; *Fr*—круглое окно; *H*—молоточекъ; *Hc*—полукружный каналъ; *Ls*—*lamina spiralis*; *Mr*—Рейснерова перепонка; *N*—слуховой нервъ; *Ne*—нервъ улитки; *O*—ушная раковина; *P*—барабанная полость; *S*—*sacculus*; *Sm*—*scala media*; *St*—*scala tympani*; *St*—стремя; *Sv*—*scala vestibuli*; *Tr*—барабанная перепонка; *U*—*utricleus*. Изъ Клауса по Чермаку.

онъ возникаетъ какъ позднѣйшій выступъ лабиринта, онъ, повидимому, тождественъ съ таковымъ салахій и, дѣйствительно, представляетъ собой остатокъ первичнаго сообщенія слухового пузыря съ наружной средой, сообщенія, обусловленнаго самымъ развитіемъ пузыря (Krause, 1901). У костистыхъ рыбъ эндолимфатическій протокъ отсутствуетъ (стр. 344).

Общій зачатокъ **внутренняго уха** у большинства позвоночныхъ скоро дифференцируется на два отдѣла: нижній — *pars inferior s. sacculus (sacculus sphaericus)* и верхній—*pars superior s. utriculus (sacculus ellipticus)*, соединенные между собой каналомъ, причемъ отъ верхней части обособляются обыкновенно три канала, называемые полукружными (*canales semicirculares*), и впереди небольшой выступъ (*recessus utriculi*), а отъ нижней—въ видѣ полаго

выступа—улитка (*lagena s. cochlea*) (рис. 346). Эндолимфатическій протокъ отходитъ отъ верхней части и получаетъ названіе *recessus s. aquaeductus vestibuli*. Полукружные каналы (передній, задній и наружный), начинаясь каждый отъ *utrículus* небольшимъ расширеніемъ—ампуллою (*ampulla*), снова впадаютъ въ *utrículus* и расположены приблизительно въ трехъ перпендикулярныхъ другъ къ другу плоскостяхъ. Ампуллы передняго и наружнаго канала впадаютъ въ *recessus utriculi*. Главнымъ образомъ эти каналы являются органомъ статическаго

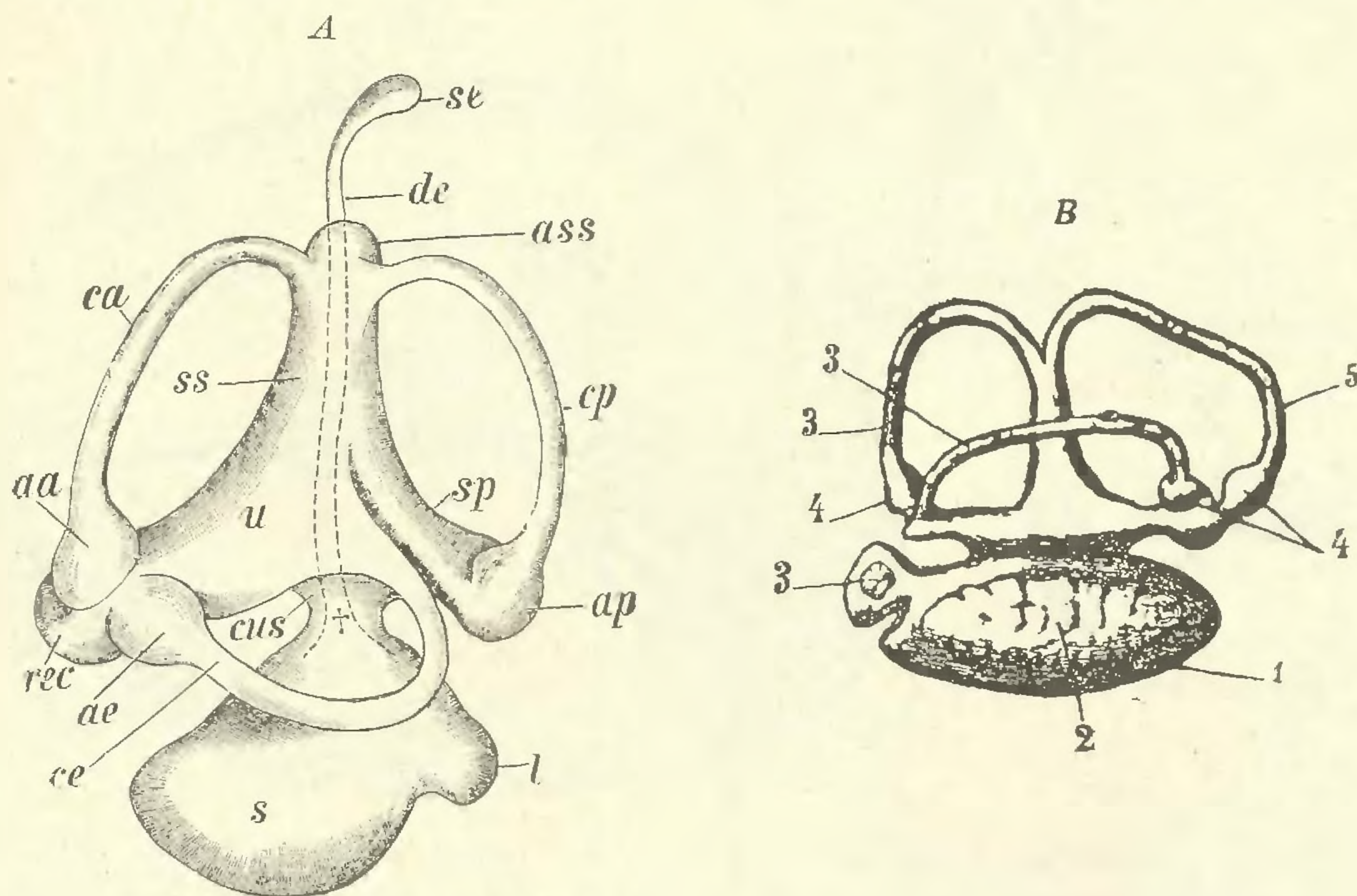


Рис. 346. А—схема кожного лабиринта *Amphibia*. *aa*, *ae*, *ap* — ампуллы; *ass* — верхушка *utrículus*; *ca*, *ce*, *cp*—полукружные каналы: передній, наружный и задній; *cus*—каналъ, соединяющій *sacculus* и *utrículus*; *de*—эндолимфатическій протокъ съ его конечнымъ расширеніемъ (*se*); *l*—*lagena*; *rec*—*recessus utriculi*; *s*—*sacculus*; *ss*—*sinus superior utriculi*; *sp*—*sinus posterior utriculi*; *u*—*utrículus*; †—мѣсто отхожденія эндолимфатическаго протока отъ *sacculus*. Изъ Виденгейма. В — костный лабиринтъ костистой рыбы. 1—*sacculus*; 2—крупный отолитъ, въ немъ находящійся; 3—отолитъ въ выступѣ, соответствующемъ улиткѣ; 4—ампуллы; 5—полукружные каналы. По Гегенбауру.

чувства, хотя и прочія части внутренняго уха, кромѣ улитки, могутъ имѣть эту же функцію. Улитка, имѣющая у *Amphibia* форму небольшого выступа (*recessus sacculi s. lagena*), у *Amniota* принимаетъ большіе размѣры, образуетъ дугообразный загибъ и спирально закручена (*cochlea*), причемъ съ *sacculus* она стоитъ въ сообщеніи посредствомъ узкаго канала (*canalis reuniens*) (рис. 345). Въ полости внутренняго уха находятся эндолимфа и характерные для органовъ статическаго чувства и слуха вообще известковыя отложенія. Отложенія эти носящія названіе отолитовъ, бываютъ весьма различной величины и нерѣдко, замѣняются массой мелкихъ кристалловъ.

Перципирующіе участки внутренняго уха являются въ видѣ скопленій такъ называемыхъ слуховыхъ клѣтокъ, снабженныхъ на свободномъ концѣ волосками,

тоже называемыми слуховыми и склеенными вмѣстѣ въ одинъ пучекъ, и опорныхъ клѣтокъ. Такія скопленія получаютъ названіе слуховыхъ пятенъ (*maculae acusticae*) или слуховыхъ гребней (*cristae acusticae*). Последнее въ томъ случаѣ, если они вдаются въ полость внутренняго уха въ видѣ пластинокъ. Слуховой нервъ, иннервирующій слуховыя клѣтки, дѣлится на нѣсколько вѣтвей и подходитъ къ слуховымъ гребнямъ, залегающимъ въ ампуллахъ полукружныхъ каналовъ, и слуховымъ пятнамъ, залегающимъ какъ въ *utrículus*, такъ и въ

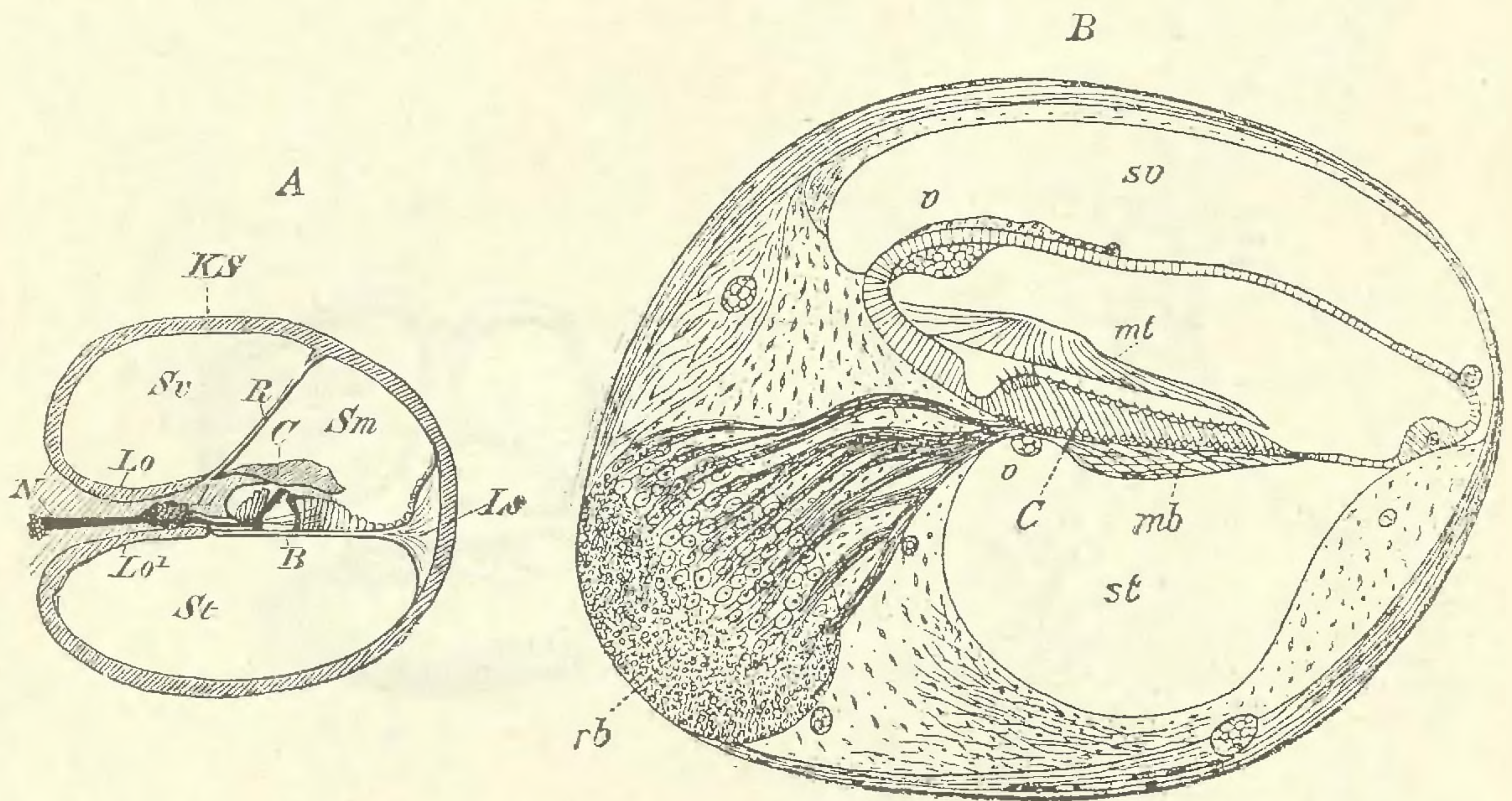


Рис. 347. *A*—схематическій поперечный разрѣзъ черезъ улитку млекопитающаго. *B*—основная перепонка; *C*—Кортіева перепонка; *KS*—костная улитка; *Lo*, *Lo'*—верхняя и нижняя губа *lamina spiralis ossea*; между ними проходитъ слуховой нервъ—*N*; *Ls*—спиральная связка; *R*—Рейсснерова перепонка; *Sm*—*scala media* (полость кожистой улитки); *St*—*scala tympani*; *Sv*—*scala vestibuli*. Изъ Видерсгейма. *B*—поперечный разрѣзъ улитки аллигатора (*Alligator*). *C*—кортіевъ органъ; *mb*—*membrana basilaris*; *mt*—*membrana tectoria* (Кортіева перепонка); *rb*—*ramus basilaris nervi acustici* съ ея ганглиемъ; *sv* и *st*—*scala vestibuli* и *scala tympani*; *v*—кровеносные сосуды. По Гегенбауру.

sacculus. Одно слуховое пятно лежитъ въ *utrículus*, а въ *sacculus*—первоначально у низшихъ рыбъ тоже имѣется лишь одно слуховое пятно (*macula acustica sacculi*), но у большинства улитка получаетъ свой перципирующій аппаратъ (*papilla acustica lagenae*), генетически происшедшій, вѣроятно, черезъ обособленіе отъ слухового пятна *sacculus*. У рыбъ, амфибій и *Sauropsida* въ нижней части *utrículus*, около мѣста соединенія его съ *sacculus*, лежитъ небольшое слуховое пятно (*macula neglecta*). У амфибій отъ *papilla acustica lagenae* обособляется еще лежащая ближе къ основанію улитки—*papilla acustica basilaris*. Эта несущая *papilla basilaris* часть стѣнки улитки обрамлена хрящемъ и можетъ быть названа основной перепонкой (*membrana basilaris*). Эта часть нервнаго аппарата постепенно осложняется у *Amniota* до своеобразнаго, тянущагося на весь протяженіи улитки, органа, называемаго Кортіевымъ (рис. 347). Органъ этотъ достигаетъ наибольшей сложности у млекопитающихъ.

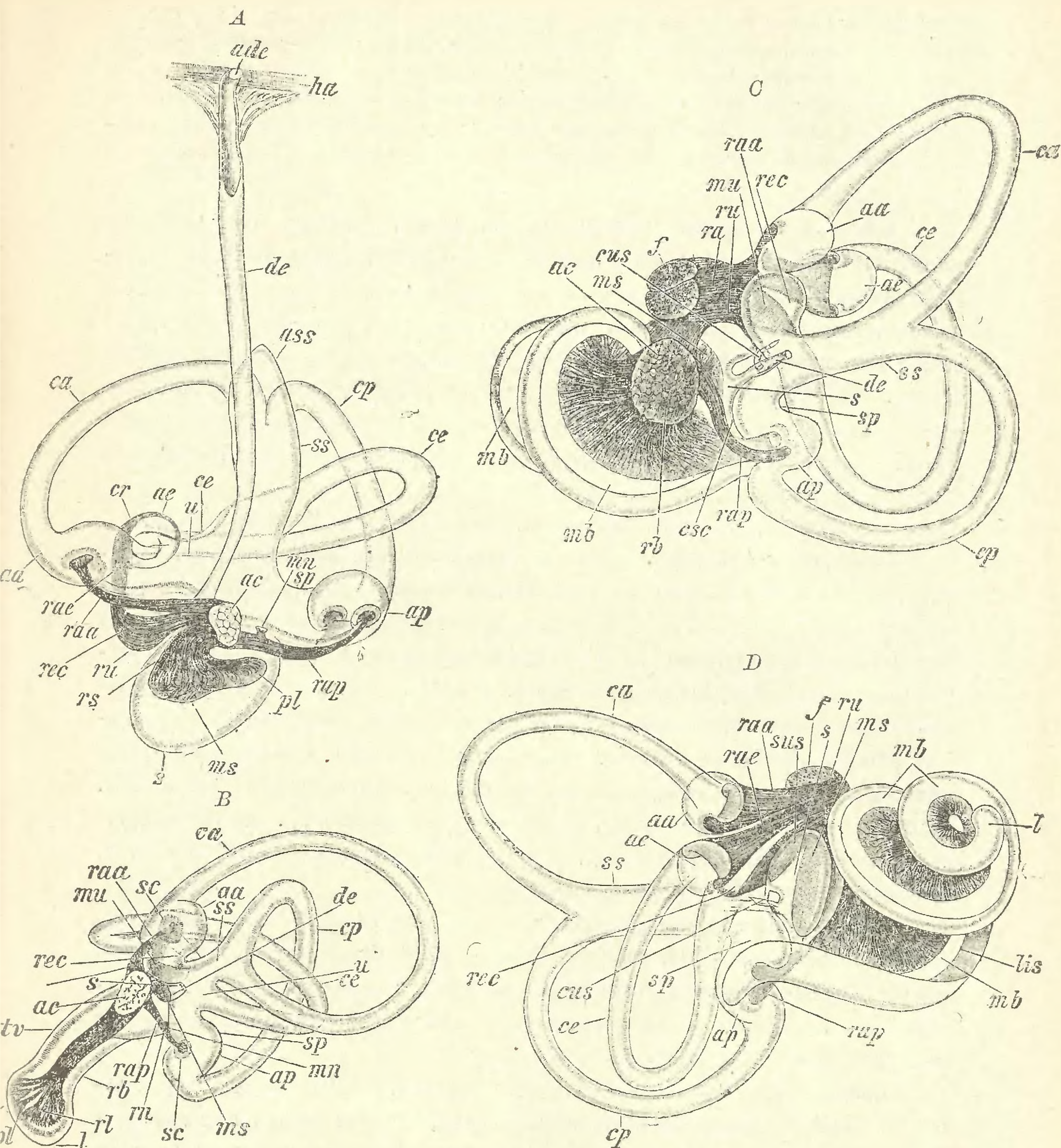


Рис. 348. Кожный лабиринтъ: А—химеры (*Chimera monstrosa*); В—поющаго дрозда (*Turdus musicus*); С—кролика (*Lepus cuniculus*) съ внутренней и D—съ наружной стороны. Все рисунки по Ретциусу. *aa*—ампулла передняя; *ac*—слуховой нервъ; *adc*—наружное отверстие эндолимфатическаго протока; *ae*—ампулла наружная; *ar*—ампулла задняя; *ass*—верхушка *utricle*; *ca*, *ce*, *cp*—полукружные каналы (передній, наружный и задній); *cr*—*crista acustica* въ ампуллахъ; *csc*—*canalis reuniens*; *cus*—каналъ, соединяющій *utricle* и *sacculus*; *de*—эндолимфатическій протокъ; *ha*—кожный покровъ; *f*—лицевой нервъ; *l*—*lagena*; *mb*—основная перепонка; *mn*—*macula acustica neglecta*; *ms*—*mac. acust. sacculi*; *mru*—*mac. acust. recessus utriculi*; *o*—отолиты; *pl*—*papilla acustica lagenae*;

вѣтви слухового нерва: *ra*—*ramus anterior*; *raa* (при *A*)—*ramulus ampullae anterioris* и (при *B*)—*amp. superioris*, *rap*—*ramulus amp. posterioris*, *rb*—*ramulus basilaris*; *rec*—*recessus utriculi*; вѣтви слухового нерва: *rl*—*ramulus lagenae*, *rn*—*ramulus neglectus*, *rs*—*ramulus sacculi*, *ru*—*ramulus recessus utriculi*; *s*—*sacculus*; *isc*—*septum cruciatum*; части *utriculus*: *sp*—*sinus utriculi posterior*, *ss*—*sinus utriculi superior*, *sus*—*sinus utriculi posterior* (при *D*); *tv*—*tegmentum vasculosum*; *u*—*utriculus*.

Механизмъ воспріятія статическихъ раздраженій понятенъ: колебанія эндолимфы и отолитовъ, зависящія отъ измѣненія положенія тѣла животнаго, воспринимаются перципирующими клѣтками гребней и пятенъ. Въ улиткѣ высшихъ позвоночныхъ основная перепонка представляетъ собой какъ-бы рядъ струнъ, натянутыхъ поперекъ улитки и колеблющихся въ унисонъ съ тѣмъ или другимъ тономъ. На внутренней поверхности перепонки сидятъ слуховыя клѣтки, упирающіяся своими волосками въ прикрывающую ихъ и отходящую отъ внутренней стѣнки улитки кутанкулярную Кортіеву или кроющую перепонку (*membrana Cortii s. tectoria*) (стр. 349; рис. 353).

Вся совокупность этихъ аппаратовъ носитъ названіе Кортіева органа.

Описанныя части внутренняго уха носятъ названіе внутренняго или кожного лабиринта. Онѣ облечены извнѣ хрящевой или костной капсулой, носящей названіе наружнаго, иначе хрящеваго или костнаго, лабиринта и содержащей внутри себя (слѣдовательно, между стѣнкой наружнаго и внутренняго лабиринтовъ) жидкость, называемую перилимфой. У всѣхъ *Amniota* и даже у амфибій полость наружнаго лабиринта при помощи особаго перилимфатическаго протока (*ductus perilymphaticus s. aquaeductus cochleae*) сообщается съ лимфатическими полостями головы, а именно съ *cavum subarachnoidale* (стр. 275). Наружный лабиринтъ повторяетъ собой форму внутренняго, а его центральная часть такъ же дѣлится на два отдѣла: верхній (*recessus hemiellipticus s. vestibulum*) и нижній (*recessus hemisphaericus*).

Въ наружномъ лабиринтѣ имѣются у большинства два затянутыхъ перепонкой отверстія, или окна: верхнее—овальное (*fenestra ovalis s. vestibuli*) и нижнее—круглое (*fenestra rotunda s. cochleae*). Къ овальному отверстию примыкаетъ и закрываетъ его одна изъ слуховыхъ косточекъ средняго уха, а круглое затянуто только перепонкой.

Среднее ухо (*tympanum*) у рыбъ представлено брызгальцемъ, но, начиная съ амфибій, оно является въ видѣ полости, которая носитъ названіе барабанной (*cavum tympani*) и подобно брызгальцу стоитъ въ сообщеніи съ плоткой при помощи канала, носящаго названіе Евстахіевой трубы (*tuba Eustachii*) (рис. 344). Снаружи среднее ухо затянуто кожей, которая обособляется въ видѣ перепонки, иногда натянутой на хрящевой (*annulus tympanicus* амфибій) или костной (*tympanicum* млекопитающихъ) рамкѣ. Перепонка эта называется барабанной (*membrana tympani*).

У нѣкоторыхъ амфибій (*Aglossa*) внутри барабанной перепонки залегаетъ хрящъ (рис. 351), который вмѣстѣ съ *annulus tympanicus* нѣкоторые

сравниваютъ съ хрящемъ, залегающимъ въ области брызгальца у селажій (рис. 134).

Начиная съ амфибій, въ полость среднего уха вдаются слуховыя косточки (стр. 131, 135, 147), причемъ сначала онѣ состоятъ изъ закрывающаго овальное окно *operculum* и примыкающей къ нему столбчатой *columella* (рис. 351). У *Amniota* же этимъ двумъ косточкамъ соответствуетъ одна, которая у млекопитающихъ принимаетъ форму стремени (*stapes*), ибо является продыравленной для прохожденія эмбриональной артеріи, сохраняющейся у нѣкоторыхъ млекопитающихъ въ теченіи всей жизни, а у большинства исчезающей. Впрочемъ, продыравленность наблюдается и у *Gymnophiona* и нѣкоторыхъ рептилій (рис. 352, B). У млекопитающихъ къ стремени примыкаетъ наковальня (*incus*), а къ наковальнѣ молоточекъ (*malleus*) (рис. 163). Послѣдній упирается своей рукояткой въ барабанную перепонку и, благодаря присутствію особыхъ мускуловъ, можетъ своимъ движеніемъ рефлекторно (при усиленіи звука) увеличивать степень натяженія барабанной перепонки.

Обратимся къ частямъ, образующимъ наружное ухо.

У *Amniota* особенно у млекопитающихъ, барабанная перепонка углубляется и образуется наружный слуховой проходъ (*meatus auditorius externus*), вполне развитой у млекопитающихъ. Уже у нѣкоторыхъ рептилій онъ окаймленъ складкой кожи, а у млекопитающихъ подобная складка образуетъ настоящую ушную раковину (*auricula*), внутри которой находится хрящъ, представляющій собой, повидимому, тоже часть гонимной дуги (рис. 354). Для движенія наружнаго уха обособляется своя мускулатура. Раковина и наружный слуховой проходъ представляютъ собой наружное ухо.

Такимъ образомъ ухо позвоночныхъ, приближаясь въ простѣйшей своей формѣ къ слуховому пузырьку (отоцисту, или точнѣе статоцисту) беспозвоночныхъ, достигаетъ у млекопитающихъ высшей степени осложненія.

Органъ слуха рыбъ представленъ однимъ только внутреннимъ ухомъ, причемъ простѣйшую форму находимъ у круглоротыхъ. У *Muxine* внутреннее ухо имѣетъ форму вытянутаго пузыря (*saccus communis*), отъ котораго отходитъ единственный полукружный каналъ, но съ двумя ампуллами, по одной на каждомъ концѣ (рис. 349). Отъ *saccus communis* беретъ начало оканчивающійся слѣпымъ расширеніемъ эндолимфатическій протокъ. У *Petromyzon* уже намѣчены главнѣйшія подраздѣленія лабиринта, но обособленіе является не полнымъ (рис. 350). Въ видѣ слабыхъ выступовъ первоначально общаго зачатка намѣ-

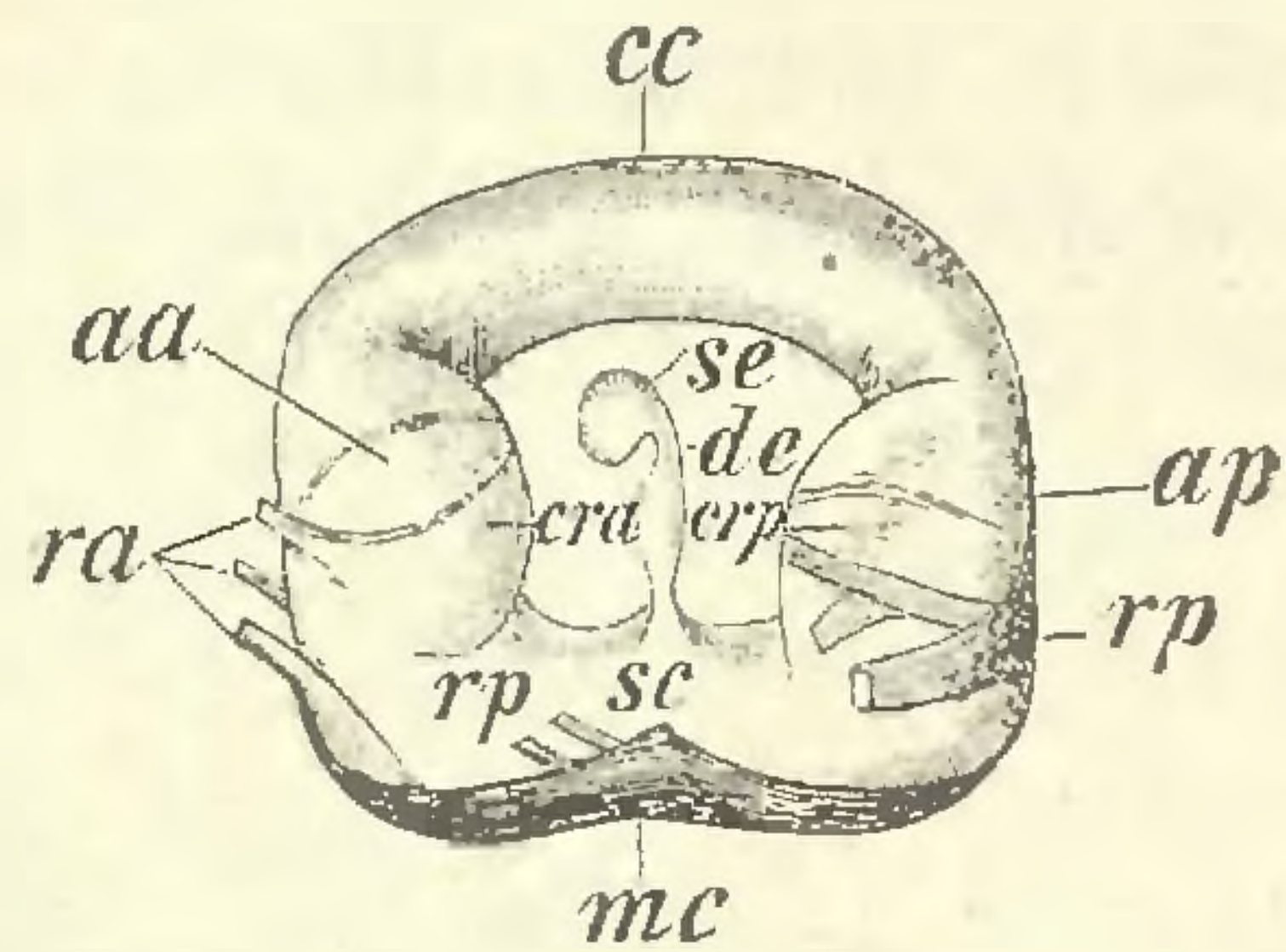


Рис. 349. Кожистый лабиринтъ *Muxine* съ внутренней стороны. *aa*, *ap*—ампуллы (передняя и задняя); *cc*—единственный полукружный каналъ; *cra*, *crp*—*cristae acusticae* въ ампуллахъ; *de*—эндолимфатическій каналъ; *mc*—*macula acustica communis*; *ra*, *rp*—передняя и задняя вѣтвь слухового нерва; *sc*—*saccus communis*; *se*—конечное расширение эндолимфатическаго канала. Изъ Видерсгейма по Ретціусу.

чены *sacculus*, *lagena* и *recessus utriculi*, а равно намѣчены и два полукружные канала, но и полукружные каналы физически не вполне обособлены, а являются на поверхности лабиринта въ видѣ двухъ валиковъ. Третій (наружный) полукружный каналъ не выраженъ, а соответствующая ему ампулла, какъ и ампулла передняго канала, слита съ *recessus utriculi*, такъ что образуется трехлопастной выступъ (*ampulla triphida*). *Utriculus* вертикальной перегородкой и гребнемъ внутри подѣленъ на передній и задній отдѣлы. Эта особенность полукружныхъ каналовъ и другихъ частей лабиринта весьма характерна для

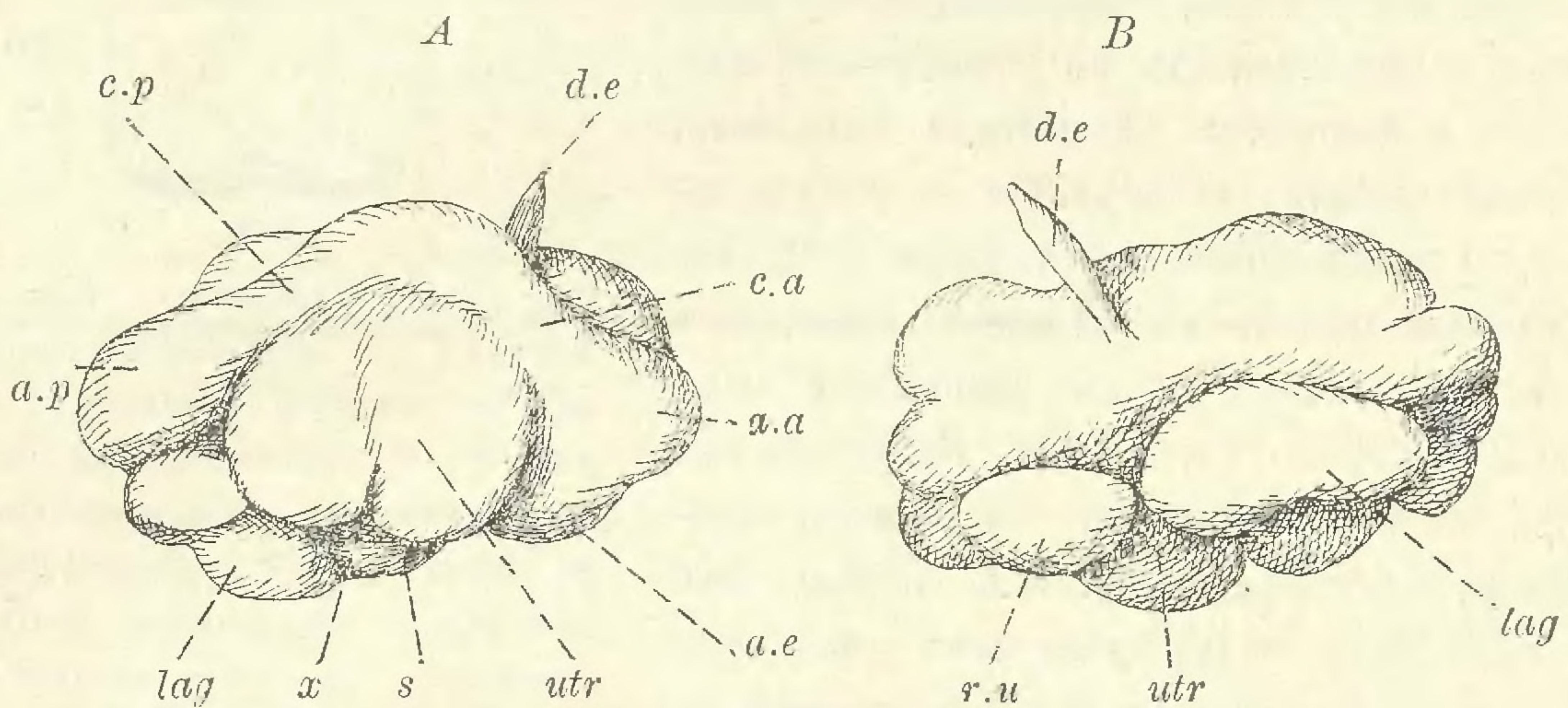


Рис. 350. Модель лабиринта миноги (*Petromyzon fluviatilis*): *A*—сбоку, *B*—съ внутренней стороны. *a.a*, *a.e*, *a.p*—передняя, наружная и задняя ампуллы; *c.a* и *c.p*—передний и задний полукружные каналы; *d.e*—*ductus endolymphaticus*; *lag*—*lagena*; *r.u*—*recessus utriculi*; *s*—*sacculus*; *utr*—*utricleus*, раздѣленный бороздкой (*x*) на два отдѣла: передний и задний. По Краузе.

Cyclostomi. У прочихъ рыбъ, какъ и у всѣхъ позвоночныхъ, имѣется три полукружныхъ канала, каждый съ своей ампулой, и лабиринтъ дѣлится на *sacculus*, содержащій крупный отолитъ¹⁾, и на *utricleus* (рис. 346, *B*), хотя у селакхий это дѣленіе тоже только намѣчено. У селакхий эндолимфатическій протокъ открывается отверстіемъ на головѣ (рис. 348, *A*), а у прочихъ заканчивается посредствомъ расширения — *saccus endolymphaticus*. Впрочемъ, небольшой выступъ, имѣющійся у костистыхъ рыбъ, и притомъ не у всѣхъ, и описываемый за эндолимфатическій протокъ, повидимому, съ нимъ ничего общаго не имѣетъ (Krause, 1901), и у костистыхъ рыбъ этотъ протокъ отсутствуетъ. У *Protopterus* наполненный отолитами эндолимфатическій протокъ образуетъ длинный мѣшокъ съ многочисленными выступами. Онъ тянется до продолговатаго

¹⁾ Отолиты представляютъ собой органическую основу, образующуюся изъ студенистой волокнистой массы, выполняющей *sacculus*, и пронизанную неорганическими отложениями въ видѣ тонкихъ радиально расположенныхъ иглъ изъ углекислой извести. При падающемъ свѣтѣ отолиты обнаруживаютъ иногда концентрическую слоистость, а именно чередованіе бѣлыхъ слоевъ (образующихся у камбаловыхъ сѣверныхъ странъ весной) и прозрачныхъ слоевъ (образующихся у этихъ рыбъ осенью). Слоистость эта позволяетъ судить о возрастѣ рыбъ (Cunningham, 1905; Immermann, 1907; Maier, 1907).

мозга и ложится поверхъ ромбондальной ямки и даже доходитъ до спинного корешка первой пары спинномозговыхъ нервовъ (рис. 287).

Уже у селахий начинается обособляться на *sacculus* небольшой полый выступъ, въ который *macula acustica sacculi* даетъ тоже выростъ. Выступъ этотъ, еще яснѣе выраженный у костистыхъ рыбъ и необособленный у *Holocephali*, и представляетъ собой *lagena*, тогда какъ выростъ слухового пятна обособляется въ видѣ *papilla lagenae*. Вообще, въ то время какъ у круглоротыхъ на нижней поверхности *saccus communis* имѣется одно общее слуховое пятно (а равно и гребни въ ампулахъ), у прочихъ рыбъ вышеупомянутыя пятна, лежащія одно въ *utricleus*, а другое въ *sacculus*, являются уже обособленными.

У многихъ костистыхъ рыбъ существуетъ связь между лабиринтомъ и плавательнымъ пузыремъ, позволяющая, можетъ быть, рыбѣ черезъ посредство слухового органа судить о степени давленія газа въ пузырьѣ. Связь эта устанавливается такимъ образомъ, что отъ передняго конца плавательнаго пузыря отходятъ два отростка, которые виѣдряются въ черепную стѣнку, и соприкасаются (черезъ перепонку) съ частями слухового аппарата, чаще всего съ наполненными перилимфой окружающими его полостями, какъ это имѣетъ мѣсто у сельдевыхъ (*Clupeidae*) и другихъ (*Box*, *Sargus* и др.), а иногда съ эндолимфатическими (у *Mormyrus*), а именно съ *sacculus* (Beaufort, 1909). У сельдевыхъ передніе отростки пузыря вдаются въ двѣ, лежащія позади черепа и образованныя его стѣнкой костныя капсулы. Каждая капсула раздѣлена тонкой эластической прослойкой на двѣ части: нижнюю, содержащую слѣпой конецъ отростка плавательнаго пузыря, и верхнюю, содержащую выступъ перилимфатической полости, соединенной въ основаніи черепа поперечнымъ каналомъ съ таковой же полостью другой стороны (Tysowsky, 1909).

У группы *Ostariophysii* (обнимающей карповыхъ, сомовыхъ, *Gymnotus* и др.) эта связь съ перилимфатическими полостями уха устанавливается при помощи ряда косточекъ, лежащихъ съ каждой стороны между черепомъ и переднимъ концомъ плавательнаго пузыря и представляющихъ собой видоизмѣненіе реберъ и частей переднихъ позвонковъ, а именно нижнихъ и верхнихъ дугъ и отчасти остистыхъ отростковъ (Nusbaum, 1881). Весь этотъ аппаратъ получилъ названіе Веберова ¹⁾.

¹⁾ Однако, значеніе этого аппарата все-таки остается весьма загадочнымъ. Тило (Thilo, 1907) утверждаетъ, что онъ представляетъ собой два рычага, заднимъ концомъ упирающіеся въ плавательный пузырь, а переднимъ въ оболочки спинного мозга, и вообще къ слуховому органу никакого отношенія не имѣетъ. Раздвиганіе заднихъ концовъ рычаговъ (при наполненіи пузыря газомъ) ведетъ къ сближенію ихъ переднихъ концовъ, давящихъ на мозговую трубку, и передается наполняющей ее жидкости, какъ въ манометрѣ. Но другіе изслѣдователи (Beaufort, 1909) рассматриваютъ Веберовъ аппаратъ, какъ дальнѣйшее осложненіе тѣхъ отношеній между пузыремъ и органомъ слуха, которые мы видѣли у другихъ рыбъ. Предположенію, что эта связь служитъ для распознаванія степени газоваго давленія въ пузырьѣ, противорѣчитъ то обстоятельство, что связь эта наблюдается преимущественно у прѣсноводныхъ рыбъ и притомъ чаще у живущихъ около дна, тогда какъ значеніе такого органа, казалось-бы, неизмѣ-

Внутреннее ухо амфибій отличается отъ такового рыбъ нѣсколько большей обособленностью улитки и дифференцировкой *papilla acustica basilaris* (стр. 340), какъ было указано выше; причемъ у *Apuia p. basilaris* помещается не въ основаніи *lagena*, а въ особомъ выступѣ *sacculus*, въ его *pars basilaris*. Эндолимфатическіе протоки, иногда сливаясь вмѣстѣ, образуютъ поперечный дугообразный каналъ, лежащій то поверхъ мозга, то подъ нимъ и соединяющій лабиринты правой и лѣвой стороны. Каналъ этотъ содержитъ мелкіе отолиты. У безхвостыхъ амфибій лежащій надъ мозгомъ каналъ даетъ къзади нецарный отростокъ, тянущійся въ позвоночномъ каналѣ поверхъ спинного мозга и дающій въ свою очередь парные боковые отростки, выступающіе черезъ межпозвоночныя отверстія и прикрывающіе спинные ганглии (ср. *Protopterus*; стр. 345). Эти выступающія изъ позвоночнаго канала въ видѣ слѣпыхъ мѣшечковъ части слухового лабиринта извѣстны подъ именемъ известковыхъ мѣшечковъ, ибо тоже содержатъ мелкіе известковые кристаллы. Въ наружномъ лабиринтѣ у амфибій появляется перилимфатическій протокъ (*ductus perilymphaticus*), а равно овальное окно и у многихъ также и круглое окно.

Среднее ухо и барабанная перепонка отсутствуютъ у *Urodela*, *Gymnophiona* и *Relebatidae*, но это отсутствіе нѣкоторыми разсматривается, какъ явленіе вторичное, т.-е. какъ результатъ упрощенія. Какъ у тѣхъ амфибій, у которыхъ есть среднее ухо, такъ и у тѣхъ, у которыхъ его нѣтъ, одинаково имѣются слуховыя косточки—*columella* и *operculum*, лежащія при наличности средняго уха въ его полости (рис. 351). *Columella* въ этомъ случаѣ на своемъ наружномъ концѣ даетъ два отростка, изъ коихъ одинъ упирается въ барабанную перепонку, другой—въ черепныя кости. У *Gymnophiona* *columella* прободена артеріей и слѣд. напоминаетъ по формѣ стремя млекопитающихъ. Полость средняго уха посредствомъ Евстахисовой трубы сообщается съ глоткой, причемъ у *Aglossa* оба глоточныя отверстія слиты въ одно. Барабанная перепонка лежитъ на поверхности, не будучи углублена, и не отличается отъ окружающихъ частей кожи. Она натянута на хрящевомъ кольцѣ (*annulus tympanicus*) и у *Aglossa* въ своей толщѣ тоже содержитъ хрящъ (рис. 351).

Особенностью внутренняго уха *Sauropsida* является все большее и большее обособленіе улитки, которая у крокодиловъ и итацъ не только представляетъ загибъ, но начинаетъ образовывать спиральный завитокъ (рис. 348, B). Основная перепонка (*membrana basilaris*) съ ея перципирующимъ аппаратомъ все болѣе и болѣе вытягивается по длинѣ улитки, тогда какъ *papilla lagenae*

римо важнѣе для рыбъ, живущихъ въ морѣ, у которыхъ степень газоваго давленія въ пузырьѣ, стоящая въ зависимости отъ перемѣны глубины нахождения рыбы и наполненія пузыря газомъ, дѣйствительно играетъ большую роль въ жизни (см. главу IX, Н). Были высказываемы и другія, еще менѣе вѣроятныя, предположенія, а именно, что эта связь имѣетъ значеніе для воспріятія измѣненій барометрическаго давленія, для проведенія звуковъ, а относительно Веберова аппарата было высказано даже предположеніе, что онъ можетъ служить даже для воспріятія звуковъ, или точнѣе шумовъ.

все болѣе редуцируется. Вслѣдствіе того, что стѣнки внутренней кожистой улитки неплотно прилегаютъ къ стѣнкамъ улитки костной, между верхними стѣнками обѣихъ улитокъ образуется перилимфатическая полость—верхняя лѣстница (*scala superior s. vestibuli*), а между нижними—нижняя лѣстница (*scala inferior s. tympani*) (рис. 347, B). Обѣ сообщаются между собой на вершинѣ улитки, тогда какъ полость внутренней улитки получаетъ названіе средней лѣстницы (*scala media*). *Scala vestibuli* стоитъ въ сообщеніи съ верхней частью костнаго лабиринта, т.-е. съ *vestibulum*, а *scala tympani* съ нижней частью его и лишь пере-

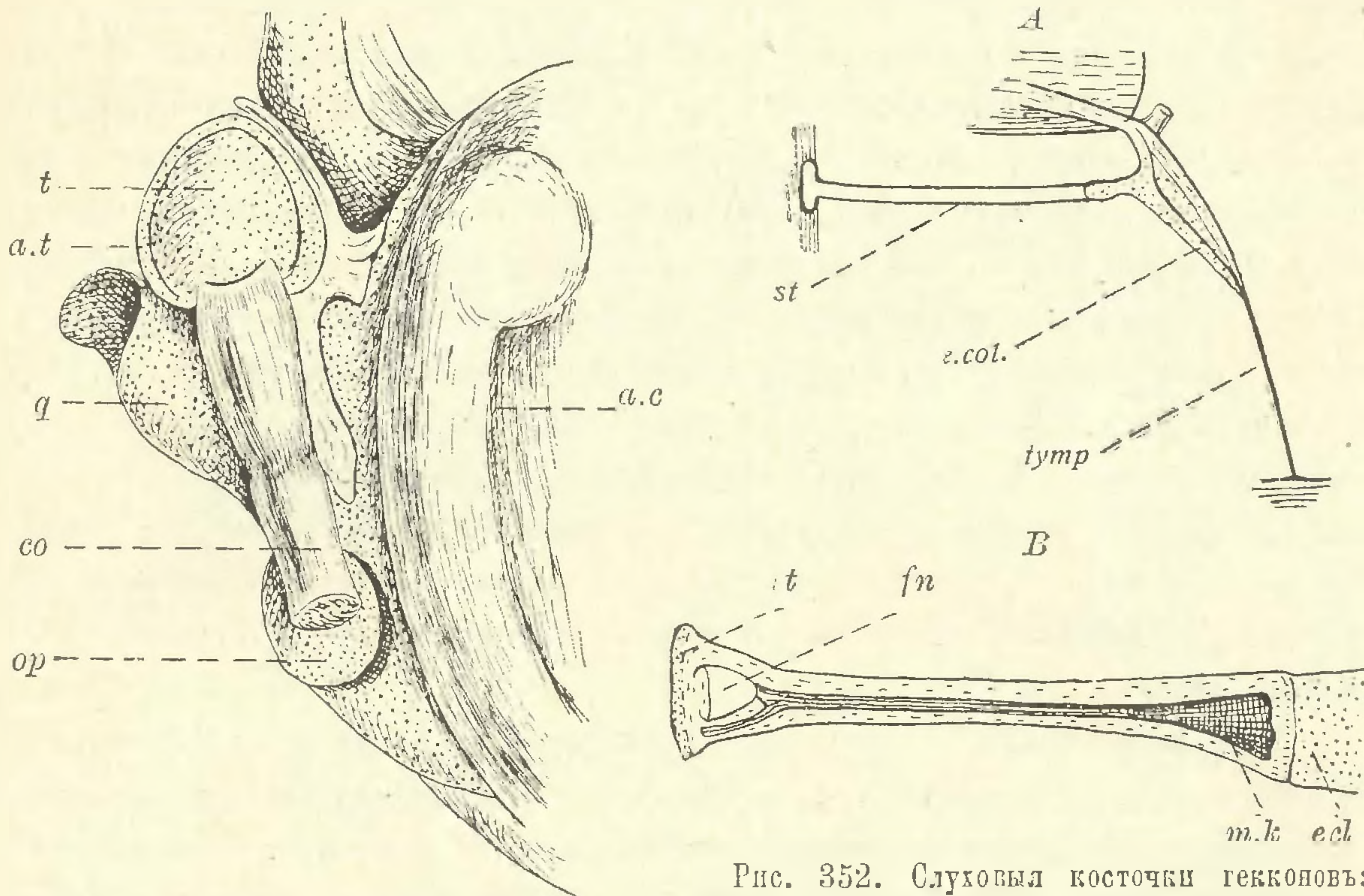


Рис. 351. Часть среднего уха *Pira moptrosa*. *a.c*—стѣнка слуховой капсулы; *t*—хрящъ барабанной перепонки; *a.t*—*annulus tympanicus*; *q*—*quadratum*; *co*—*columella*; *op*—*operculum*. По Паркеру.

Рис. 352. Слуховыя косточки гекконовъ: A—*Gecco verticillatus*; B—*Pachydaetylus bibroni*. *e.cl* и *e.col*—*extracolumella*; *fn*—отверстіе въ стремени; *m.k*—мозговой каналъ стремени; *st*—стремя; *t* и *tympanum*—барабанная перепонка. По Versluys.

понкой круглаго окна отдѣлена отъ полости среднего уха (*tympanum*). Полость кожистой улитки сообщается съ *sacculus* у крокодиловъ и птицъ посредствомъ узкаго канала (*canalis reuniens*), а равно и сообщеніе между *sacculus* и *utricle* является также суженнымъ вслѣдствіе образованія перетяжки между ними. У крокодиловъ и птицъ основная перепонка улитки съ ея перципирующими клѣтками уподобляется Кортіеву органу млекопитающихъ, и имѣется прикрывающая сверху слуховыя клѣтки Кортіева или кроющая перепонка (*membrana Cortii s. tectoria*) (рис. 347, B), но этотъ аппаратъ далеко не достигаетъ той степени сложности, какъ у млекопитающихъ.

У гекконовъ эндолимфатическій протокъ выходитъ изъ черепа и направляется къзади. Въ области плечевого пояса онъ образуетъ мѣшковидное, лопасть-

ное, наполненное отолитами расширение, отъ котораго отходятъ отростки, тянушіеся подъ позвоночникомъ и доходящіе до глотки. Система развѣтвленныхъ эндолимфатическихъ каналовъ наблюдается у гекконовъ и въ глазной впадинѣ. У другихъ рептилій эндолимфатическій протокъ можетъ оканчиваться небольшимъ вздутіемъ подъ черепной крышкой.

Среднее ухо у крокодиловъ и птицъ стоитъ въ сообщеніи съ воздухоносными полостями въ сосѣднихъ костяхъ, образованными разрастаніемъ полости среднего уха. У черепахъ полость среднего уха раздѣляется на два соединенныхъ узкимъ каналомъ отдѣла: наружный и внутренній. Черезъ каналъ этотъ проходитъ слуховая косточка. Наружный, остающійся часто хрящевымъ, отдѣлъ слуховой косточки (*extracolumella*), частью вѣдренный въ толщу барабанной перепонки, у немногихъ формъ непосредственно примыкаетъ къ верхнему концу тѣлондной дуги, сохраняя, такимъ образомъ, слѣдъ своего происхожденія насчетъ этой послѣдней (рис. 352, *A*). Это наблюдается у *Hatteria* и гекконовъ. *Columella* вмѣстѣ съ *operculum*, повидимому, представлены общей косточкой, иногда даже имѣющей въ своемъ внутреннемъ концѣ отверстіе и могущій уже именоваться стремнемъ (*stapes*) (рис. 352, *B*). Стремя достигало чрезвычайнаго развитія у нѣкоторыхъ ископаемыхъ водныхъ рептилій (*Ichthyopterygia*), хотя роль его была иная, такъ какъ барабанная перепонка у этихъ формъ, какъ и у *Cetacea* (стр. 351), вѣроятно, отсутствовала и звуковыя колебанія передавались черезъ кости черепа (въ томъ числѣ и черезъ стремя) (Dollo, 1908).

Евстахиевы трубы то открываются каждая своимъ отверстіемъ (черепахи), то общимъ, а у крокодиловъ онѣ образуютъ сложную систему анастомозирующихъ каналовъ, въ числѣ трехъ (одного непарнаго и двухъ парныхъ), открывающихся въ глотку однимъ общимъ отверстіемъ, прикрытымъ клапанообразной складкой. У змѣй, а также у амфибенъ и хамелеоновъ между ящерицами и у *Hatteria*—среднее ухо является редуцированнымъ. У амфибенъ нѣтъ ни барабанной полости, ни барабанной перепонки; у хамелеоновъ нѣтъ этой послѣдней, а у змѣй отсутствуетъ Евстахьева труба, хотя есть барабанная полость и барабанная перепонка.

Что касается до **наружнаго уха Sauronsida**, то зачатокъ ушной раковины находимъ у ящерицъ въ видѣ кожной складки, окружающей ухо сзади. У гекконовъ эта особенность наиболѣе рѣзко выражена и барабанная перепонка углублена настолько, что обозначается явственный наружный слуховой проходъ. У крокодиловъ складка, содержащая въ себѣ окостенѣніе и приводимая въ движеніе мышцами, прикрываетъ слуховой проходъ сверху, но она не соотвѣтствуетъ задней складкѣ ящерицъ. У птицъ складка, особенно развитая у совъ, ограничиваетъ слуховой проходъ спереди.

У млекопитающихъ прогрессъ развитія **внутренняго уха** выражается главнымъ образомъ въ удлиненіи и спиральномъ закручиваніи улитки, число оборотовъ которой варьируетъ отъ $1\frac{1}{2}$ (у ежей) до 5 (у грызуна *Coelogenys rassa*), и въ осложненіи Кортіева органа (рис. 345 и 348, *C* и *D*). Въ зави-

симости отъ этого послѣдняго обстоятельства *papilla lagenae* исчезаетъ вовсе. Также отсутствуетъ у млекопитающихъ и *macula neglecta*.

Эндолимфатическій протокъ оканчивается слѣпымъ расширеніемъ подъ твердой мозговой оболочкой, а начинается двумя ножками — одной отъ *utricleus*, другой отъ *sacculus*. Костная улитка округлой формы и значительно большаго

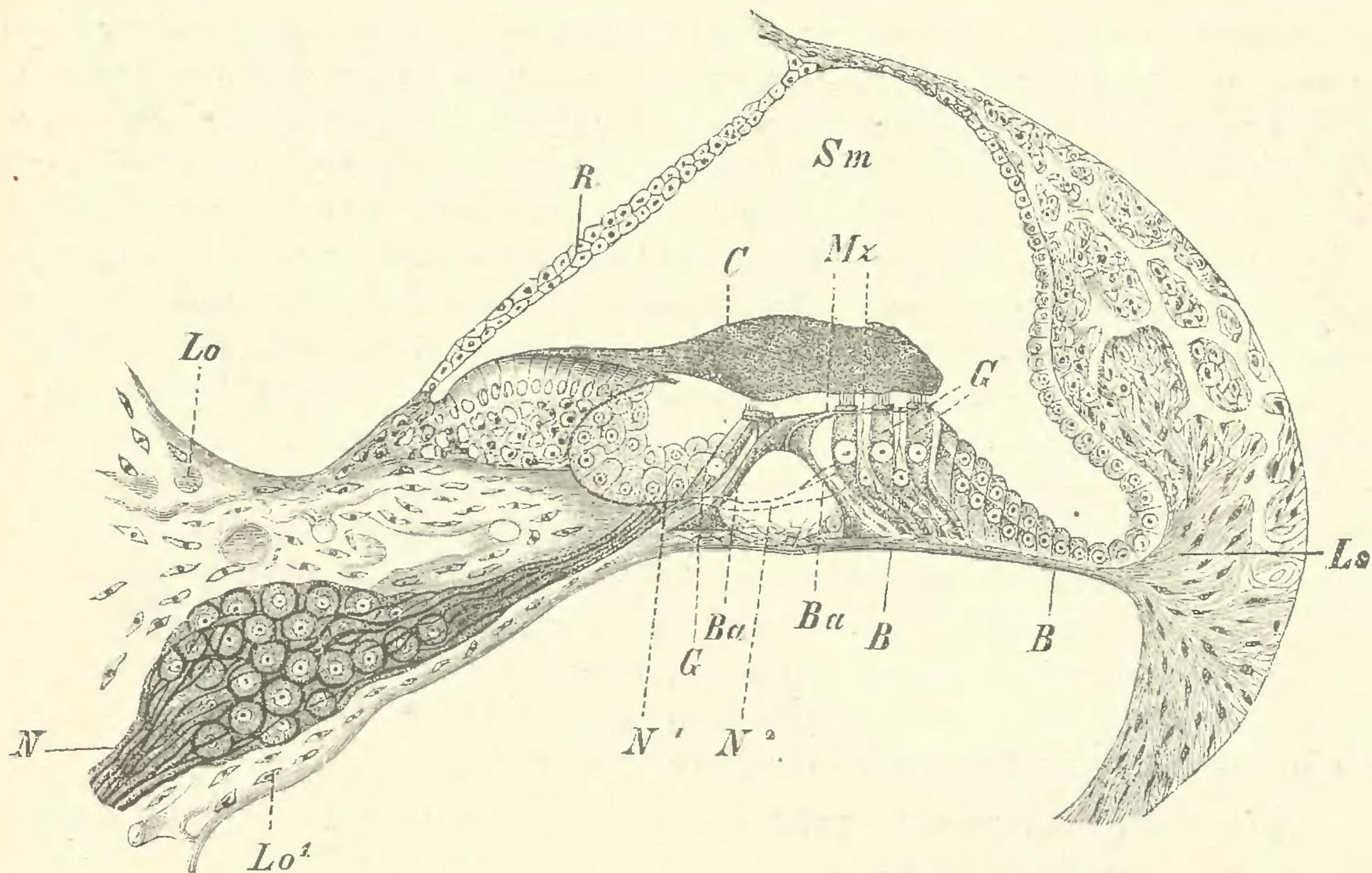


Рис. 353. Кортиевъ органъ въ разрѣзѣ. *B*—*membrana basilaris*; *Ba* — клѣтки столбовъ; *C*—Кортиева или кроющая перепонка; *Lo*, *Lo'*—оба листка костной спиральной пластинки; *Ls*—спиральная связка, переходящая въ основную перепонку—*B*; *Mx*—слизчатая перепонка; *N*—слуховой нервъ со своимъ ганглиемъ; *N'*, *N''*—его конечныя вѣтвленія, направляющіяся къ слуховымъ клѣткамъ—*G*; *R*—Рейсснерова перепонка; *Sm*—*scala media*. По Лавдовскому изъ Видерсгейма.

діаметра, чѣмъ представляющая въ поперечномъ разрѣзѣ трехугольную фигуру кожистая (рис. 347, *A* и 353).

Во внутренней стѣнкѣ костной улитки параллельно ея оборотамъ тянется утолщеніе, посылающее внутрь полости улитки костную спиральную пластинку (*lamina spiralis ossea*), расщепляющуюся на двѣ губы: верхнюю и нижнюю (*labium vestibulare* и *labium tympanicum*), и не доходящую до противоположной стѣнки. Сказанныя губы, раздѣленные желобкомъ (*sulcus spiralis*), соединены съ послѣдней при помощи двухъ расходящихся подъ угломъ перепонокъ — основной (*membrana basilaris*), лежащей въ одной плоскости съ спиральной пластинкой, и Рейсснеровой (*membrana Reissneri s. vestibularis*) (рис. 353). Эти обѣ перепонки и представляютъ собой двѣ стѣнки кожистой улитки, между тѣмъ какъ ея третья стѣнка уже не виситъ свободно въ полости костной улитки, а плотно прилегаетъ къ ея стѣнкѣ въ пространствѣ между мѣстомъ прикрѣпленія основной и Рейсснеровой перепонки и соединена съ этой стѣнкой особой спиральной связкой (*ligamentum spirale*). Съ *sacculus* перепончатая улитка сообщается, какъ у птицъ и крокодиловъ, посредствомъ узкаго *canalis reuniens*. Такимъ образомъ полость улитки является, какъ и у *Sauropsida* (рис. 347), подѣленной на три участка: на отвѣчающій полости кожистой улитки средній участокъ—*scala media*, и на два другихъ: верхній—*scala vestibuli* и нижній—*scala tympani*, прилегающихъ

къ *scala media*. Въ Кортіевомъ органѣ (рис. 353) мы различаемъ: во-первыхъ, такъ наз. клѣтки столбовъ (*Pfeilerzellen*) и во-вторыхъ, собственно слуховыя клѣтки (*Haarzellen*), цилиндрической формы, съ пучкомъ неподвижныхъ волосковъ на своемъ свободномъ концѣ. И тѣ, и другія сидятъ на основной перепонкѣ, состоящей на всемъ своемъ протяженіи изъ нитевидныхъ, упругихъ волоконъ, на подобіе струнъ арфы, натянутыхъ между нижней губой и спиральной связкой. Волокна въ различныхъ отдѣлахъ улитки различной длины. У человѣка ихъ насчитываютъ отъ шестнадцати до двадцати тысячъ. Клѣтки столбовъ сидятъ въ томъ отдѣлѣ основной перепонки, который является непосредственнымъ продолженіемъ спиральной пластинки. Онѣ выдѣляютъ плотные столбикъ, расположенные параллельно краю спиральной пластинки въ два ряда (внутренній и наружный), и сближенные своими свободными концами, между тѣмъ какъ основанія обонхъ рядовъ разставлены. Слуховыя клѣтки при этомъ сидятъ, какъ конутри отъ клѣтокъ столбовъ (одинъ рядъ внутреннихъ клѣтокъ), такъ и снаружи (четыре ряда наружныхъ клѣтокъ). Между наружными слуховыми клѣтками залегаютъ еще особыя опорныя клѣтки, называемыя Дейтерсовыми. Онѣ снабжены на свободной поверхности куттикулярными придатками. Соединяясь между собой, эти придатки образуютъ особую сѣтчатую перепонку (*membrana reticularis*), тянущуюся параллельно основной. Черезъ отверстія сѣтчатой перепонки проходятъ неподвижные волоски наружныхъ слуховыхъ клѣтокъ, находящаяся въ связи съ слуховымъ нервомъ, а именно съ волокнами его *ramus cochlearis*, проникающими въ улитку черезъ особыя пустоты въ спиральной пластинкѣ. Своими неподвижными волосками слуховыя клѣтки касаются Кортіевой или кроющей перепонки (*membrana Cortii s. tectoria*), отходящей отъ верхней губы и тянущейся параллельно сѣтчатой перепонкѣ. Далѣе, снаружи Дейтерсовы клѣтки переходятъ сначала въ цилиндрическія клѣтки Гензеге, а потомъ въ болѣе низкія клѣтки Клаудіуса, ничѣмъ не отличающіяся отъ индифферентныхъ клѣтокъ, выстилающихъ внутренность *scala media*.

Главнѣйшая особенность **средняго уха** млекопитающихъ состоитъ въ увеличеніи числа слуховыхъ косточекъ до трехъ.

Овальное окно соединено съ барабанной перепонкой при помощи нѣсколькихъ косточекъ, соединенныхъ между собою подвижно (рис. 163), а именно стремнемъ (*stapes*), молоточкомъ (*malleus*) и наковальней (*incus*). Стремя является въ видѣ прилежащей къ перепонкѣ окна пластинки и отходящихъ отъ нея двухъ дугобразно изогнутыхъ и сходящихся другъ съ другомъ колѣнь, такъ что въ общемъ получается форма стремени. Только у яйцеродныхъ, нѣкоторыхъ сумчатыхъ и панголина (*Manis*) стремя остается въ видѣ плотнаго столбика. Молоточекъ прикрѣпленъ къ барабанной перепонкѣ особой рукояткой (*manubrium*) и сочлененъ какъ съ наковальней, такъ и со стремнемъ. Наковальня снабжена двумя отростками: длиннымъ и короткимъ (*processus longus* и *pr. brevis*). Первый изъ нихъ, сочленя наковальню со стремнемъ, имѣетъ обыкновенно на своемъ свободномъ концѣ маленькое утолщеніе, принимаемое многими за особую косточку (*os lenticulare*).

Мышцы, двигающіе слуховыми косточками, частью представляютъ собой видоизмѣненіе мускула сжимателя брызгальца рыбъ (*m. stapedius*), частью обособляются отъ *m. adductor mandibulae* (*m. tensor tympani*). Евстахіева труба настолько коротка у утконоса (*Ornithorhynchus*), что у него полость средняго уха стоитъ съ плоткой въ непосредственномъ общеніи. У нѣкоторыхъ млекопитающихъ ея стѣнка остается фиброзной, но у большинства содержитъ хрящъ. Полость средняго уха образуетъ выступы, выстланные слизистой обо-

лочкой и помѣщающіеся въ сосѣднихъ костяхъ. У сумчатыхъ непарноналыхъ хищниковъ, лаконогихъ, грызуновъ, летучихъ мышей и др. имѣется такой выступъ въ *bulla tympanica* (стр. 152), а равно наблюдаются выступы въ другихъ сосѣднихъ костяхъ: *squamosum*, *mastoideum* и *occipitale*. Выступы эти подѣлены различнымъ образомъ на камеры. Особенно развиты они у слона. У человека представлены лишь небольшими полостями, заключенными въ сосцевидномъ отросткѣ (*cellulae mastoideae*).

Наружное ухо характеризуется сильнымъ углубленіемъ слухового прохода. У яйцеродныхъ слуховой проходъ выстланъ хрящевой трубкой, которая своимъ

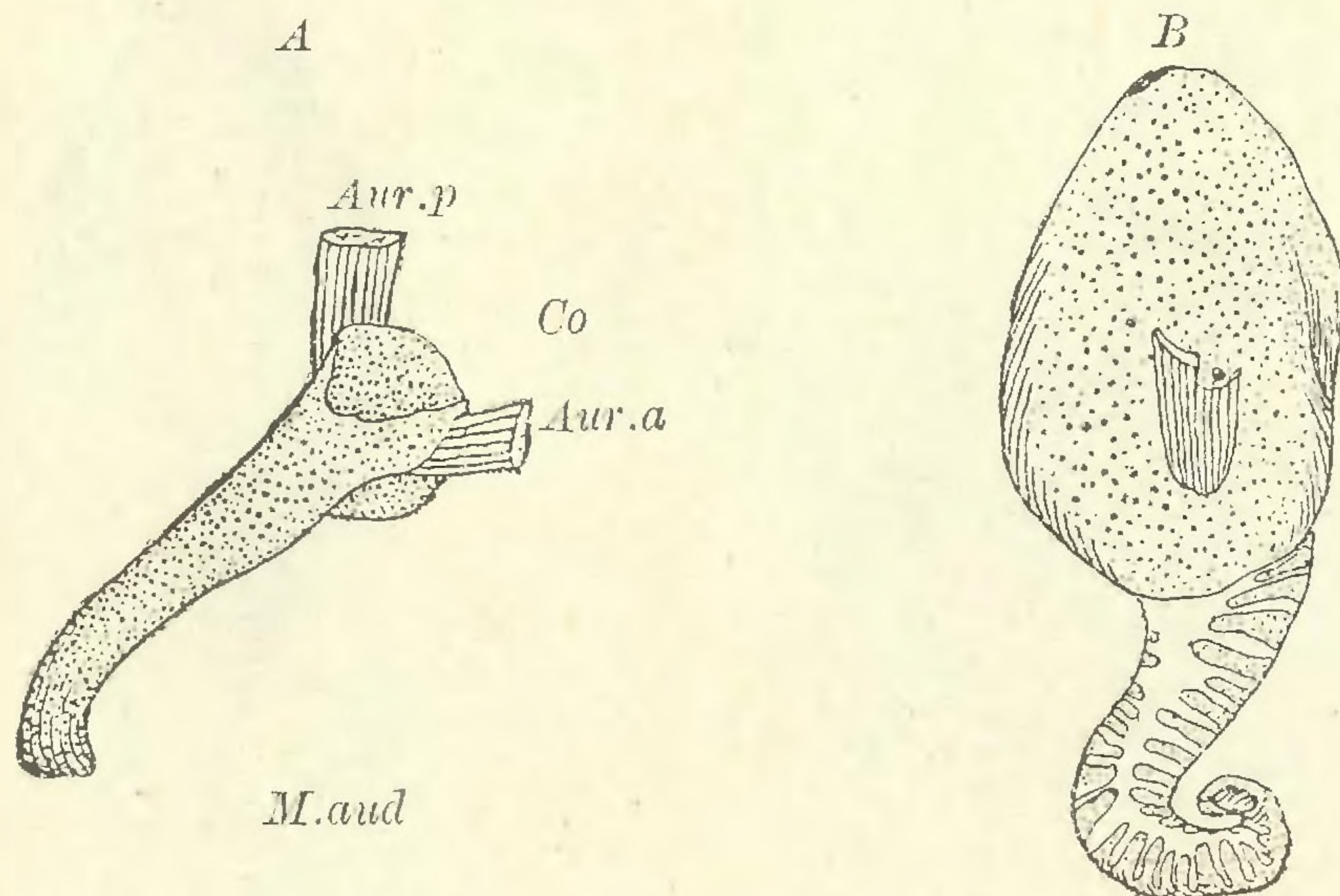


Рис. 354. Скелетъ наружнаго уха: А — утконоса (*Ornithorhynchus paradoxus*), В — ехидны (*Echidna histrix*). *Aur.p*—*musculus auricularis posterior*; *Aur.a*—*m. auricularis anterior*; *Co*—хрящъ раковины; *M.aud*—наружный слуховой проходъ. По Руге изъ Гегенбаура.

внутреннимъ концомъ примыкаетъ къ *tympanicum*, а на наружномъ—продолжается непосредственно въ хрящъ, подпирающій наружное ухо, болѣе развитое у ехидны, чѣмъ у утконоса (рис. 354). У ехидны и наружный слуховой проходъ отличается чрезвычайной длиной, а выстилающій его хрящъ подѣленъ на не вполне замкнутыя кольца. Такимъ образомъ, хрящъ слухового прохода и хрящъ наружнаго уха въ сущности представляютъ одно цѣлое, но хрящъ слухового прохода у ехидны непосредственно примыкаетъ около *tympanicum* къ верхнему концу тѣмной дуги. Это обстоятельство дѣлаетъ возможнымъ предположеніе, что оба эти хряща представляютъ лишь обособившіяся части тѣмной дуги (Ruge, 1897). У живородящихъ формъ хрящъ наружнаго уха является вполне обособившимся отъ висцерального скелета, а хрящъ слухового прохода въ значительной мѣрѣ редуцируется. Зато въ образованіи стѣнокъ слухового прохода можетъ принимать участіе удлиняющееся кольцевидное *tympanicum* (стр. 152).

У китобразныхъ барабанная перепонка отсутствуетъ и слуховой проходъ заканчивается слѣпо и около этого слѣпого конца залегаютъ охрящевенія. Звуковыя колебанія передаются черезъ кости черепа.

Наружное ухо млекопитающих характеризуется развитием ушной раковины (*concha*). Терминологию ушной раковины лучше всего выяснить на ухе приматовъ, въ частности человека, хотя соответствующія части свойственны большинству млекопитающихъ. Около самого слухового прохода, впереди его, помещается бугорокъ, называемый козелкомъ (*tragus*), существующій уже у яйцеродныхъ. Насупротивъ его сзади слухового прохода помещается другой бугорокъ, называемый противокозелкомъ (*antitragus*). Спереди, выше козелка, лежит складка,

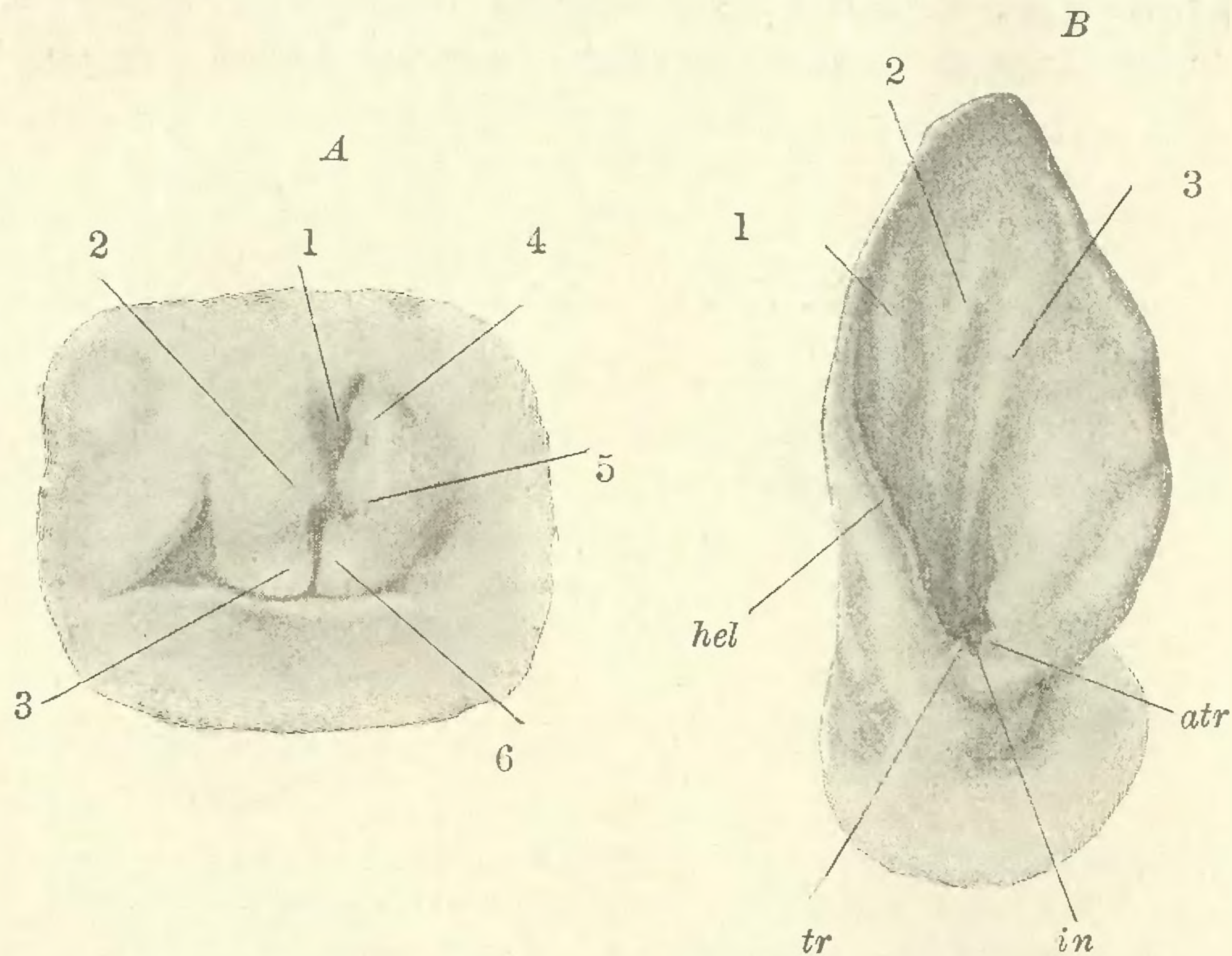


Рис. 355. *A*—зачатокъ ушной раковины 13-дневнаго зародыша кролика (*Lepus s. cuniculus*). 1, 2, 3—мандибулярные, 4, 5, 6—гюндные бугорки. Между ними потомъ зарастающая жаберная щель. *B*—ухо новорожденнаго поросенка (*Sus scrofa domestica*; *anthelix* невидно. *atr*—*antitragus*; *hel*—*helix*; *in*—выемка, отдѣляющая его отъ *tragus*; *tr*—*tragus*; 1, 2, 3—три складки *scapha*. По Генненбергу.

называемая завиткомъ (*helix*), а насупротивъ ея, сзади прохода, помещается другая складка, называемая противузавиткомъ (*anthelix*). Прочую часть ушной раковины, лежащую выше противузавитка, теперь называютъ лодочкой (*scapha*). Эта часть у большинства млекопитающихъ вытягивается въ остроконечный придатокъ и несетъ на внутренней вогнутой сторонѣ продольныя складки (рис. 355, *B*). Иногда (у нѣкоторыхъ грызуновъ) эти складки появляются только провизорно и потомъ исчезаютъ. Внизу лодочка продолжается въ мягкій, лишенный хрящевой опоры придатокъ, помещающійся ниже противокозелка и называемый сережкой (*lobulus*). Сереежка свойственна далеко не одному человеку (Schmidt, 1903), но зато она отсутствуетъ у нѣкоторыхъ человѣческихъ расъ.

Китообразныя, сиреновыя, тюлени, моржи и кроты, т.-е. млекопитающія, ведущія водный или подземный образъ жизни, лишены раковины, представленной

у нихъ небольшимъ кольцевымъ утолщеніемъ, окружающимъ слуховой проходъ. Кроме того, у многихъ грызуновъ раковина рудиментарна, а у живущихъ подь землей *Georgichidae* вовсе отсутствуетъ. Ушная раковина приводится въ движеніе многочисленными мышцами, подвергающимися у нѣкоторыхъ формъ, какъ напр., у приматовъ, регрессу. У большинства же нѣкоторыя мышцы служатъ для закрыванія слухового прохода, что дѣлаютъ многія млекопитающія во время плаванія, нырнія, рытья, а также когда спать. Внутреннія части раковины,

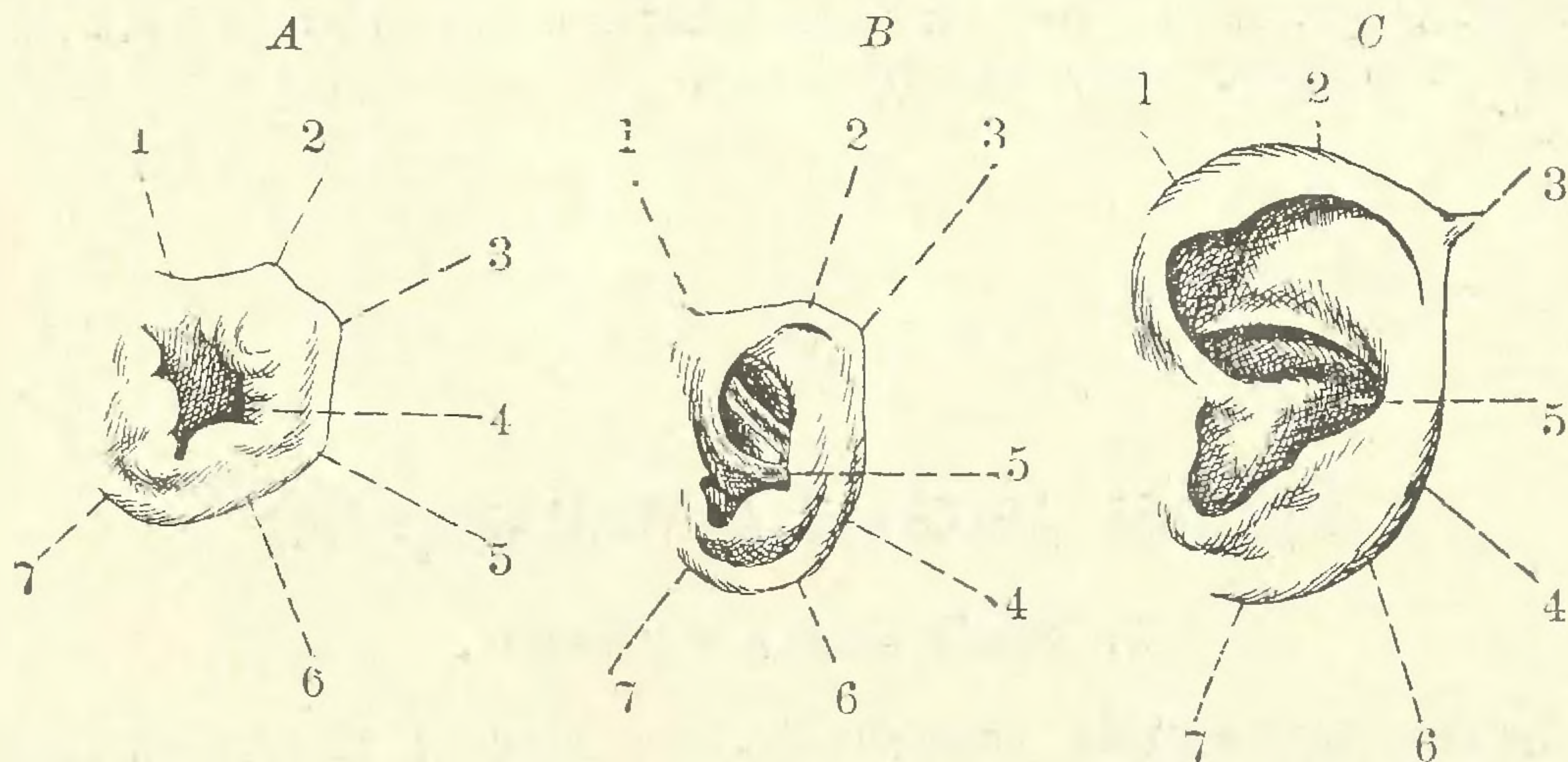


Рис. 356. Ушная раковина человѣческаго зародыша: *A*—четыремѣсячнаго; *B*—шестимѣсячнаго; *C*—новорожденного; 1, 2, 3, 4, 5, 1—участокъ раковины, возникающій, по мнѣнію нѣкоторыхъ, въ видѣ складки; 1, 5, 6, 7, 1—участокъ, возникающій въ видѣ бугорковъ; 2—Вульнеровское заостреніе; 3—Дарвиновское заостреніе. По Швальбе.

а именно *tragus*, *antitragus* и *anthelix*, играютъ при этомъ роль клапановъ (Hennenberg, 1909).

Верхняя часть ушной раковины человѣка (*scapha*), въ отличіе отъ таковой большинства обезьянъ и др., является закругленной и на первый взглядъ лишенной заостренія. Но уже Дарвинъ обратилъ вниманіе на присутствіе у нѣкоторыхъ субъектовъ на заднемъ краѣ раковины заостренія, загнутаго кпереди и внизъ и соответствующаго заостренію низшихъ обезьянъ. Послѣ нѣкоторыхъ возраженій, съ одной стороны, и послѣ тщательнаго изученія вопроса Швальбе, съ другой, оказалось, что заостреніе, дѣйствительно, имѣетъ атавистическое значеніе. Оно наблюдается у человѣческихъ зародышей въ концѣ первой половины утробной жизни, когда ушная раковина чрезвычайно напоминаетъ такую мартышекъ (рис. 356). У большинства особей это заостреніе исчезаетъ, вслѣдствіе закручиванія и утолщенія задняго края раковины, но всегда можно отличить слѣдъ его въ видѣ утолщенія задняго края раковины или хотя бы въ видѣ утолщенія края ушного хряща, незамѣтнаго извнѣ. Раковина оранга еще болѣе редуцирована, чѣмъ таковая человѣка, ибо у него нѣтъ и слѣдовъ сказаннаго заостренія. За то у него, а равно и у человѣка въ нѣкоторыхъ случаяхъ, имѣется еще заостреніе, лежащее на верхушкѣ раковины и наблюдаемое въ изваяніяхъ фавновъ и сати-ровъ работы древнихъ мастеровъ. Это заостреніе, на которое обратилъ вниманіе Дарвина скульпторъ Вульнеръ и которое называется Вульнеровскимъ, не имѣетъ атавистическаго значенія, и его ошибочно иногда смѣшиваютъ съ первымъ или Дарвиновскимъ.

Залагается ушная раковина у млекопитающихъ въ видѣ шести бугорковъ, изъ которыхъ три расположены другъ надъ другомъ на мандибулярной дугѣ и три въ томъ же порядкѣ на глѣдной (рис. 355, *A*). Относительно дальнѣйшей судьбы этихъ бугорковъ авторы не вполне

согласны, но, повидимому, дѣло обстоитъ такъ: нижній мандибулярный бугорокъ (3) даетъ *tragus*, средний (2) и верхній (1) мандибулярные бугорки даютъ *helix*, верхній (4) и средний (5) гюидные бугорки даютъ *anthelix* и *scapha*. Нижній гюидный (6) дѣлится на двѣ части, изъ коихъ передняя даетъ *antitragus*, а задняя тоже принимаетъ участіе въ образованіи *scapha* и *anthelix*. *Lobulus* возникаетъ, какъ позднѣйшій выростъ (Baum и. Dobers, 1905; Hennenberg, 1908) ¹⁾.

Что касается до морфологическаго значенія этихъ бугорковъ, то Швальбе было высказано предположеніе о сходствѣ ихъ съ зачатками наружныхъ жабръ. Подобные же бугорки появляются также у *Sauropsida* и даже у *Gymnophiona* въ области мандибулярной и гюидной дуги, но тамъ они являются провизорными и только у совъ образуютъ лежащую впереди слухового прохода вышеупомянутую складку.

IX.

Органы дыханія и пищеваренія

А. Общій очеркъ и развитіе.

Органы пищеваренія позвоночныхъ представлены кишечнымъ каналомъ (*tractus intestinalis*), который у взрослого животного раздѣляется на переднюю, среднюю и заднюю кишку (рис. 357). Передняя кишка тянется ото рта до впаденія протоковъ двухъ большихъ железъ: печени и поджелудочной железы. Эта часть такимъ образомъ обнимаетъ примѣнительно къ человѣческой анатоміи ротовую полость (*cavum oris*), затѣмъ глотку (*pharynx*), пищеводъ (*oesophagus*) и желудокъ (*stomachus s. ventriculus*). Средняя кишка тянется отъ вышеуказанной границы до мѣста впаденія слѣпой кишки (*coecum*) и обнимаетъ собой двѣнадцатиперстную кишку (*duodenum*) съ ея придаточными железами, печенью (*hepar*) и поджелудочной (*pancreas*), и тонкую кишку (*intestinum jejunum*). Задняя кишка тянется отъ вышеуказанной границы до задняго прохода, обнимаетъ слѣпую кишку (*coecum*), толстую кишку (*colon*) и заднюю кишку въ узкомъ смыслѣ слова, у млекопитающихъ называемую прямой (*rectum*).

Стѣнка кишечника образована внутренней слизистой оболочкой (*mucosa*), состоящей изъ эпителиальнаго и соединительно-тканнаго слоевъ, мышечной оболочкой (*muscularis*) и наружной серозной оболочкой (*serosa*), образующей перитонеальную выстилку полости тѣла и состоящей изъ соединительно-тканнаго слоя и эпителиальнаго, или целотелія.

Такъ какъ далеко не всѣ эти части кишечнаго пути выражены у низшихъ позвоночныхъ, а слѣпая кишка часто отсутствуетъ, то, конечно, тогда надо искать иной границы, отдѣляющей среднюю кишку отъ задней. Задняя

¹⁾ Многими принимается, что эти бугорки образуютъ лишь центральную часть раковины, тогда какъ ея периферическая часть (*scapha*) возникаетъ самостоятельно въ видѣ складки или даже двухъ складокъ (передней и задней).

кишка этихъ формъ обыкновенно представляетъ болѣе широкій, короткій выводной участокъ кишечника.

У большинства низшихъ позвоночныхъ въ него открываются мочеточники и половые протоки, а равно и мочевой пузырь, если онъ имѣется, и тогда этотъ участокъ получаетъ названіе клоаки (*cloaca*), но у млекопитающихъ, кромѣ яйцеродныхъ или, иначе, однопроходныхъ (*Monotremata*), отверстіе мочеполовое отдѣлено отъ заднепроходнаго.

Органы дыханія представлены въ своей наиболѣе первичной формѣ у низшихъ, дышащихъ раствореннымъ въ водѣ кислородомъ, позвоночныхъ (рыбъ и низшихъ амфибій) жаберными мѣшками, несущими на своей внутренней поверхности жаберные лепестки, въ которыхъ и происходитъ окисленіе крови, и открывающимися или непосредственно наружу, или подъ развивающуюся на гловидной дугѣ складку кожи, называемую оперкулярной. Жаберные мѣшки отдѣлены пластинками, которыя носятъ общее названіе кожныхъ висцеральныхъ дугъ. У высшихъ амфибій и у *Amniota* жаберные мѣшки существуютъ только въ извѣстной стадіи развитія (рис. 359), а у высшихъ рыбъ жаберные мѣшки настолько укорочены, что можно говорить лишь о жаберныхъ щеляхъ, раздѣленныхъ другъ отъ друга дужками.

У двудышащихъ рыбъ и водныхъ амфибій вмѣстѣ съ жабрами имѣется и аппаратъ для воздушнаго дыханія, представленный придатками передней кишки, а именно ея фарингеальной части — легкими (*pulmones*), коихъ предшественникомъ у рыбъ является тоже наполняемый газами придатокъ кишеч-

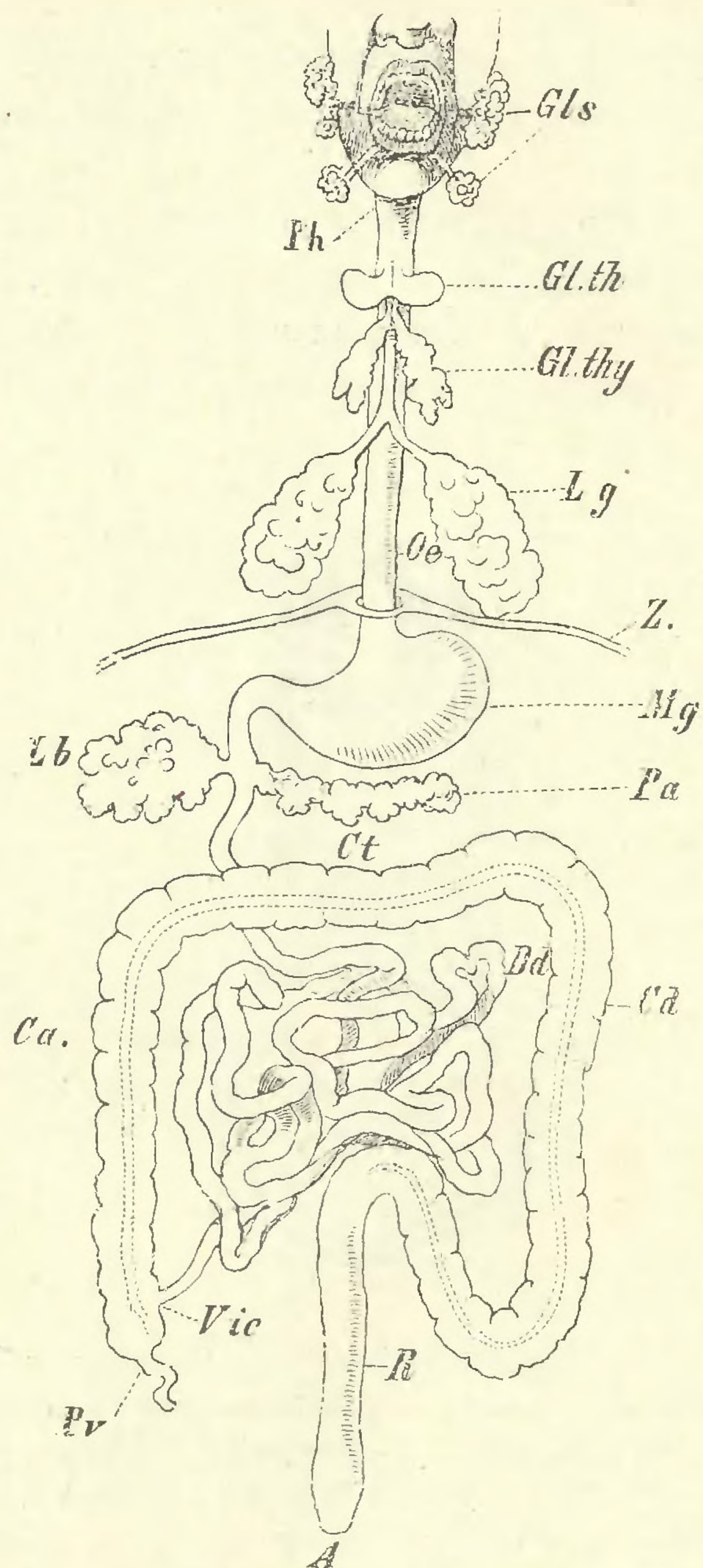


Рис. 357. *Tractus intestinalis* человека. *Gls*—слюнные железы; *Ph*—глотка; *Gl.th*—щитовидная железа; *Gl.thy*—зобная или грудная железа; *Lg*—легкія; *Oe*—пищеводъ; *Z*—грудобрюшная преграда; *Mg*—желудокъ; *Lb*—печень; *Pa*—поджелудочная железа; *Dd*—тонкая кишка; *Pv*—червеобразный отростокъ; *Vic*—заслонка слѣпой кишки (*valvula ileo-colica*); *Ca, Ct, Cd*—*colon ascendens, transversum* и *descendens*; *R*—прямая кишка; *A*—анальное отверстіе. Схема изъ Видерсгейма.

ника—плавательный пузырь. У наземныхъ амфибій и *Amniota* легкія являются главнымъ органомъ исключительно воздушнаго дыханія, хотя и кожное дыханіе играетъ не малую роль, а у амфибій даже иногда преобладаетъ надъ легочнымъ.

Насчетъ эпителія жаберной части кишечника развиваются особыя железы: щитовидная (*gl. thyreoidea*) и зубная, или грудная (*gl. thymus*). Первая представляетъ въ окончательной формѣ железу безъ выводящихъ протоковъ и слѣд. съ внутреннимъ выдѣленіемъ, непосредственно поступающимъ въ кровь, а вто-

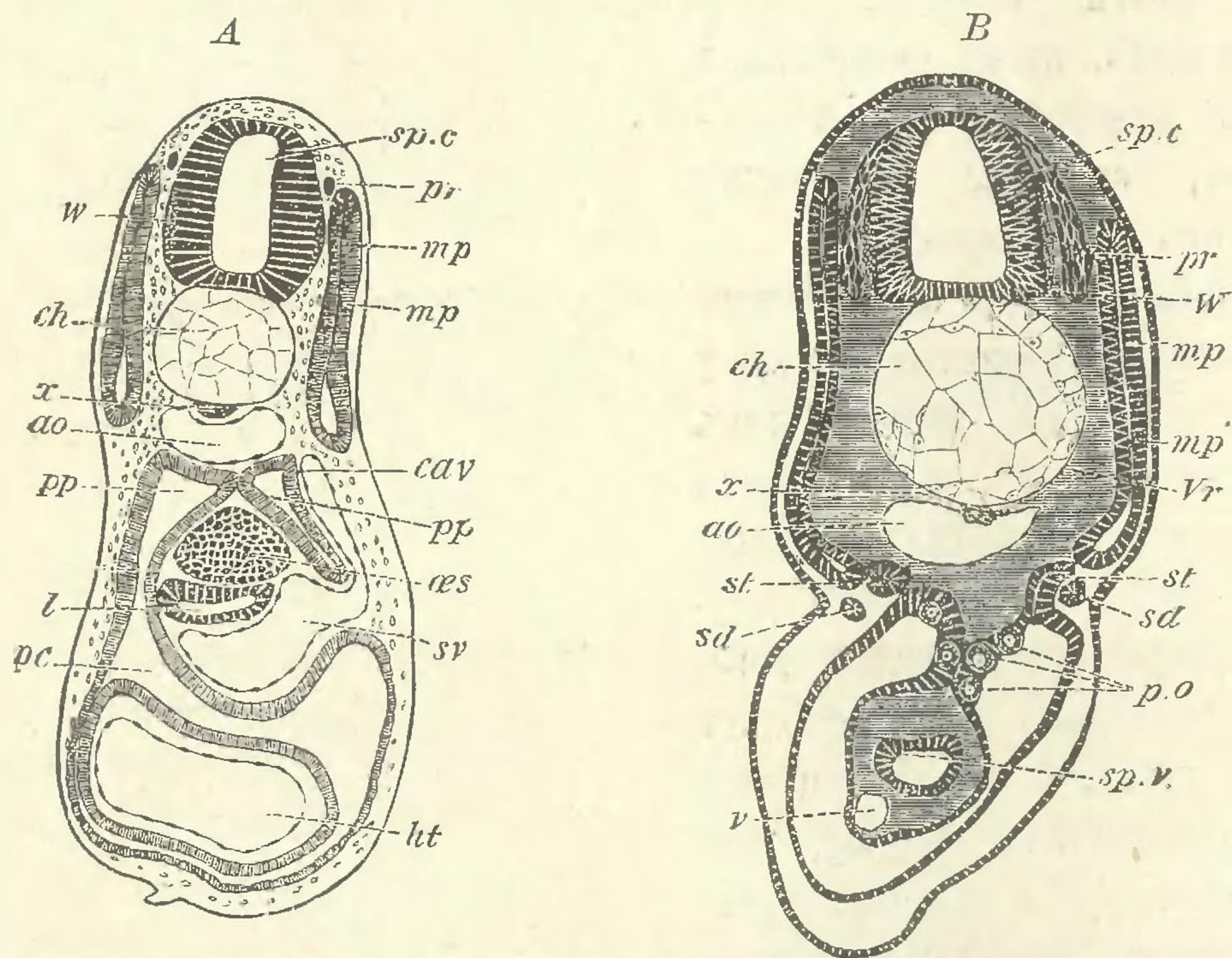


Рис. 358. Поперечные раздѣлы: *A*—черезъ переднюю, *B*—черезъ заднюю часть тѣла зародыша акулы. *cav*—кардинальная вена; *ch*—спинная струна; *ht*—сердце; *l*—печень; *mp*, *mp'*—наружный и внутренній слои миотома; *oes*—пищеводъ, пока еще въ видѣ компактной кучки клѣтокъ; *pc*—околосердечный участокъ полости тѣла, или будущая перикардіальная полость; *pp*—полость тѣла; *pr* на рис. *A*—коммиссура, соединяющая спинные корешки спинномозговыхъ нервовъ—*pr* на рис. *B*; *p.o*—зачатокъ яичника; *sd*—Вольфовъ капаль; *sp.c*—нервная трубка; *sp.v*—зачатокъ спиральнаго кланана; *st*—нефридіальная трубка; *sv*—венозный синусъ; *v*—подкишечная вена; *Vr*—зачатокъ тѣла позвонка; *W*—бѣлое мозговое вещество; *x*—*hypochorda*. По Бальфуру.

рая—отчасти уподобляется лимфатическимъ узламъ и образуетъ такъ-называемую лимфоидную железу. Кромѣ нея наблюдается еще нѣсколько лимфоидныхъ органовъ, тоже представляющихъ собой обособившіяся производныя эпителія жаберной части кишечника.

Такимъ образомъ мы будемъ разсматривать ротовую полость съ находящимися въ ней органами, дыхательную часть кишечника и собственно кишечникъ.

Мы видѣли ранѣе, что кишечный каналъ, въ извѣстной стадіи развитія, представляетъ собой полость, замкнутую и выстланную дающей начало эпителію

кишечника энтодермой (рис. 56). Снаружи зачатокъ кишечника одѣтъ висцеральнымъ или кишечно-волокнустымъ листкомъ мезодермы, дающимъ начало соединительно-тканнымъ и мышечнымъ слоямъ кишечнаго канала, а также и одѣвающей его снаружи серозной оболочкѣ, или перитонеальной выстилкѣ съ ея целотеліемъ. Такъ какъ вторичная полость тѣла образуется срастаніемъ двухъ полостей боковыхъ пластинокъ мезодермы — правой и лѣвой, и при этомъ срастаніи кишечникъ облекается

висцеральнымъ листкомъ мезодермы, то естественно, что первоначально полости эти являются раздѣленными двумя двойными продольными перегородками, или мезентеріями (*mesenterium*) — спиннымъ и брюшнымъ. Спинной мезентерій сохраняется на всемъ его протяженіи, служа подвѣскомъ или брызжейкой для кишечника (*mesogastrium*). Въ толщѣ его проходятъ идущіе къ кишечнику сосуды и нервы. Брюшной мезентерій сохраняется лишь въ передней и отчасти въ задней части, а на всемъ остальномъ протяженіи правая и лѣвая целомическія полости стоятъ въ широкомъ сообщеніи (рис. 358).

Въ стѣнкѣ брюшного мезентерія въ передней части или въ мезокардіи (*mesocardium*) залегаетъ сердце (см. главу XI), а позади его, какъ выступы стѣнки кишечника, возникаютъ весьма важныя его придаточныя части: печень и поджелудочная железа. Зачатокъ печени лежитъ въ видѣ непарнаго выступа исключительно въ брюшномъ мезентеріи, тогда какъ поджелудочная железа у большинства залагается въ видѣ пары брюшныхъ выступовъ и еще одного спинного, лежащаго въ спинномъ мезентеріи (см. ниже). Въ брюшномъ мезентеріи залегаетъ слѣпой выступъ задней части кишечника, дающій мочевой пузырь и аллантоисъ (стр. 60 и 61).

Въ передней части кишечника его эпителиальная стѣнка даетъ нѣсколько паръ полыхъ выступовъ, достигающихъ до наружной стѣнки, гдѣ эктодерма образуетъ навстрѣчу имъ небольшія углубленія. По установленіи сообщенія между тѣми и другими образуются жаберныя мѣшки, лежащіе между висцеральными

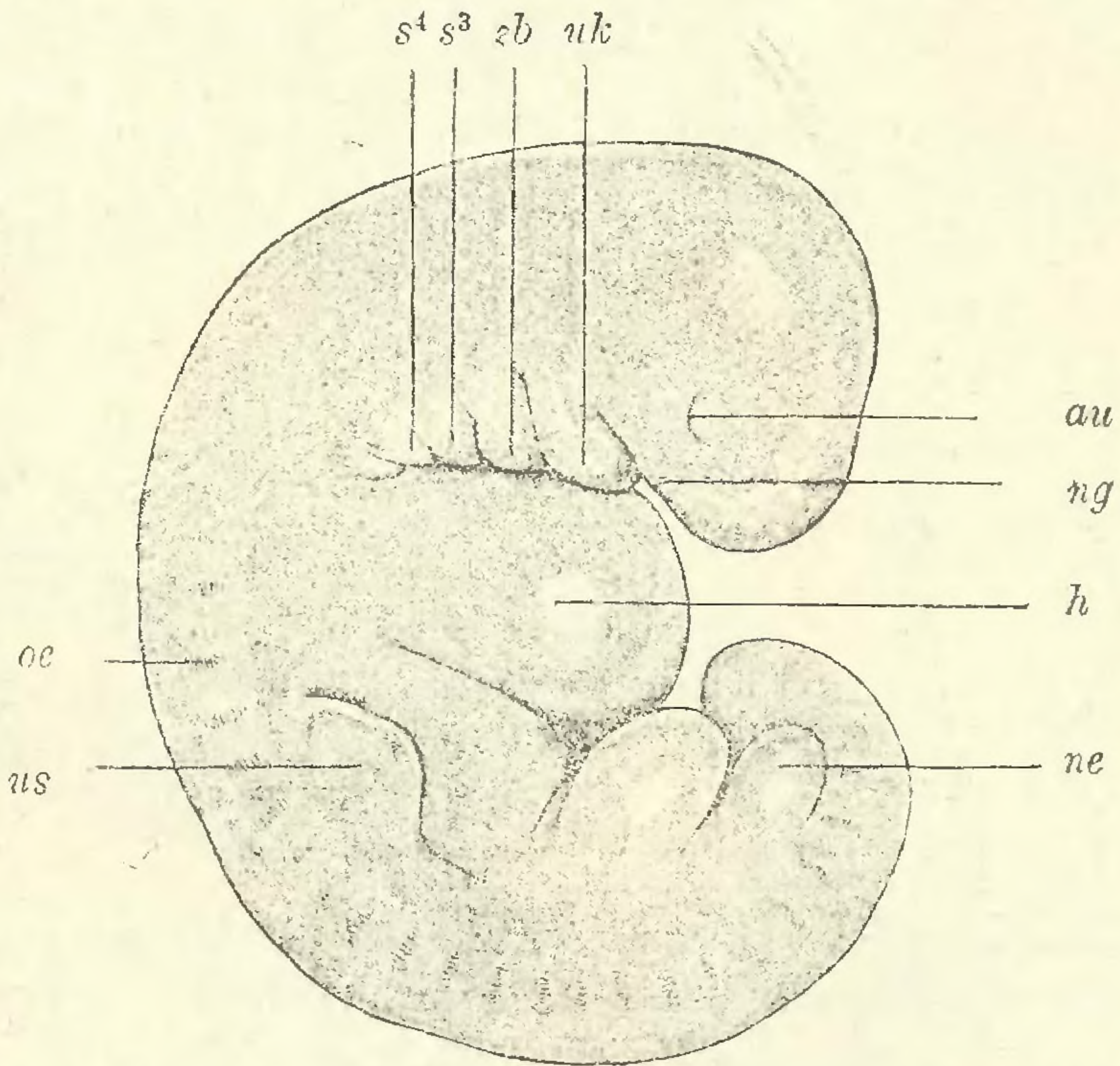


Рис. 359. Четырехнедѣльный человѣческій зародышъ. *ai* — глазъ; *h* — вздутіе стѣнки тѣла, вызванное развитіемъ сердца; *ne* — нижнія конечности; *ng* — носовая ямка; *s³* — третья, *s⁴* — четвертая висцеральная дуга; *oe* — граница двухъ сомитовъ; *us* — верхнія конечности; *uk* — нижняя челюсть; *zb* — гюидная дуга. По Раблю изъ Гертвига.

дугами. Передняя изъ этихъ дугъ, или мандибулярная, ограничиваетъ ротъ снизу и отдѣляетъ его отъ передней пары жаберныхъ мѣшковъ, измѣненныхъ или въ брызгальца (*spiraculum*), или въ полость средняго уха; вторая, или гюидная, дуга—отдѣляетъ эту пару мѣшковъ отъ слѣдующей, функционирующей уже, какъ органъ дыханія (рис. 360). Дуги, отдѣляющія настоящія жаберныя щели одну отъ другой—называются жаберными или бранхіальными ¹⁾).

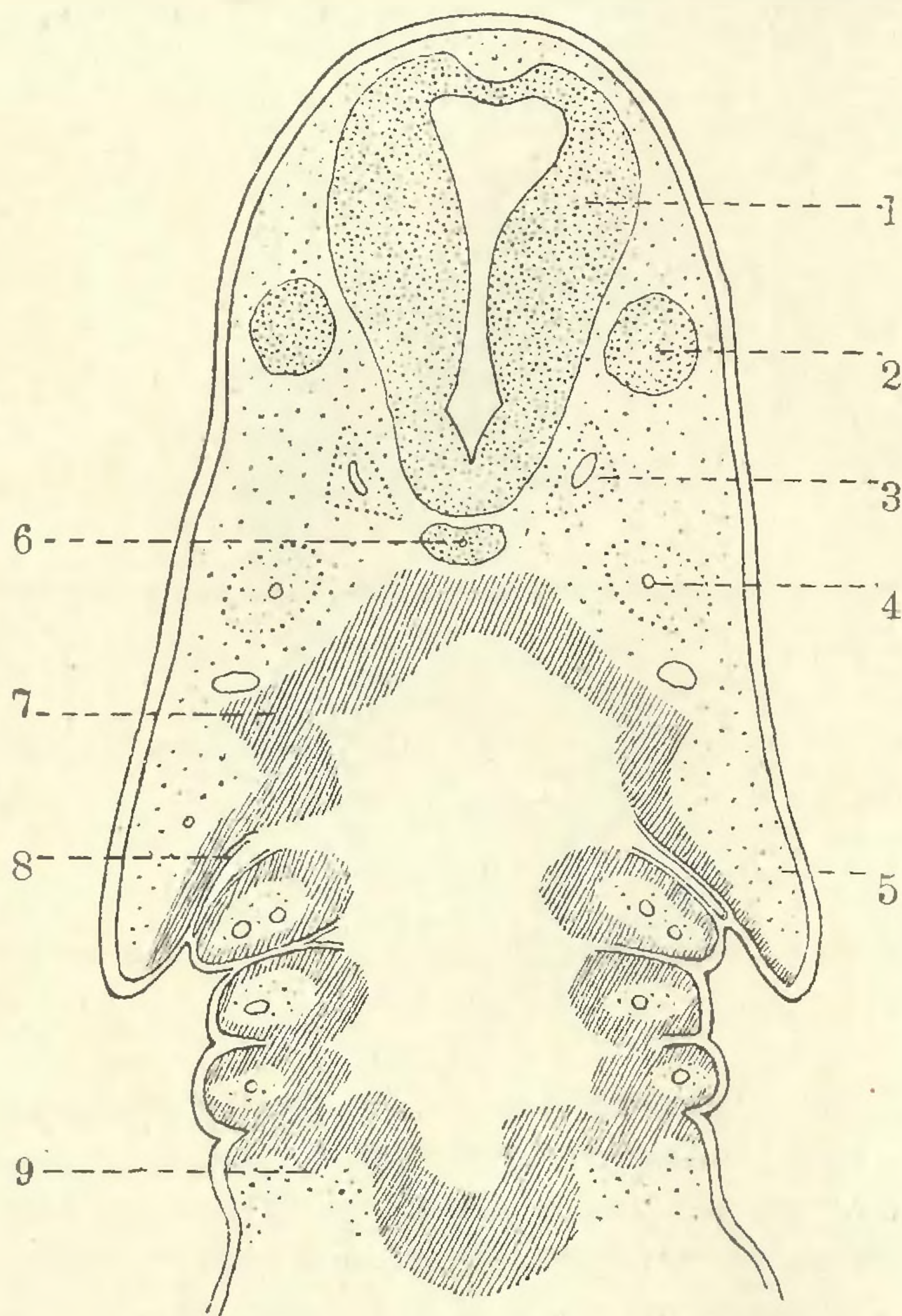


Рис. 360. Горизонтальный разрѣзъ головы зародыша *Ceratodus*. 1—головной мозгъ; 2—глазной пузырь; 3, 4—премандибулярный и мандибулярный сомиты; 5—жаберная крышка; 6—гипофизъ; 7, 8, 9—1, 2, 6 жаберныя щели; энтодерма косо заштрихована, а эктодерма оставлена свѣтлой. По Грейлю

впередъ за ротовую полость — и образуетъ предротовую или преоральную кишку (рис. 278, А). Образование этой кишки можно объяснить двояко: или можно допустить, что ротъ позвоночныхъ претерпѣлъ нѣкоторое смѣщеніе къзади, или

Какъ полный выступъ передней части кишечника, образуется у рыбъ плавательный пузырь (на спинной или рѣже на брюшной сторонѣ), а у прочихъ—легкія (на брюшной). Что касается до ротовой полости, по крайней мѣрѣ ея передней части, то она образуется, какъ углубленіе эктодермы, дно котораго первоначально отдѣлено отъ прилежащей энтодермической части кишечника прослойкой экто- и энтодермы, и только послѣ прорыва этой прослойки, или эмбриональнаго мягкаго неба, устанавливается сообщеніе между ротовой полостью и прочимъ кишечникомъ. На мѣстѣ этой прослойки лежитъ у ланцетника и у *Ammocoetes* кольцевая складка слизистой оболочки—*velum* (рис. 362). Передній конецъ энтодермической части кишечника тянется на нѣкоторомъ протяженіи

¹⁾ Такимъ образомъ наименованіе дуги дается какъ перегородкамъ между жаберными мѣшками, брызгальцемъ и ртомъ, такъ и залегающимъ въ этихъ перегородкахъ костнымъ или хрящевымъ элементамъ (стр. 115), а равно и проходящимъ въ перегородкахъ кровеноснымъ сосудамъ (см. главу XI), причемъ, конечно, въ гюидной кожной дугѣ залегаютъ гюидная костная или хрящевая дужка и гюидная кровеносная дуга и т. д.

предположить, что впереди нынѣшняго рта лежалъ другой болѣе древній ротъ (*palaeostoma*), по сравненію съ которымъ нынѣшній ротъ является новообразованіемъ (*neostoma*).

Мы уже видѣли, что нѣкоторые изслѣдователи (Beard, 1888; Kupffer, 1890) высказывали предположеніе, что *palaeostoma* представлено гипофизомъ, задній конецъ котораго у *Muxinidae*, дѣйствительно, стоитъ въ сообщеніи съ кишечникомъ (стр. 253).

Изученіе развитія гипофиза у представителя той же группы *Muxinidae*—у *Bdellostoma* показало, что у нея первичная ротовая полость, въ которую открывается и обонятельная ямка, сначала извнѣ замыкается, а потомъ даетъ гипофизъ въ видѣ выроста, который прорывается наружу. Эта своеобразная форма развитія гипофиза заставила Купфера отказаться отъ принятаго имъ сначала взгляда на гипофизъ, какъ на *palaeostoma*. Но можно думать, однако, что развитіе гипофиза у *Bdellostoma* является сильно видоизмѣненнымъ

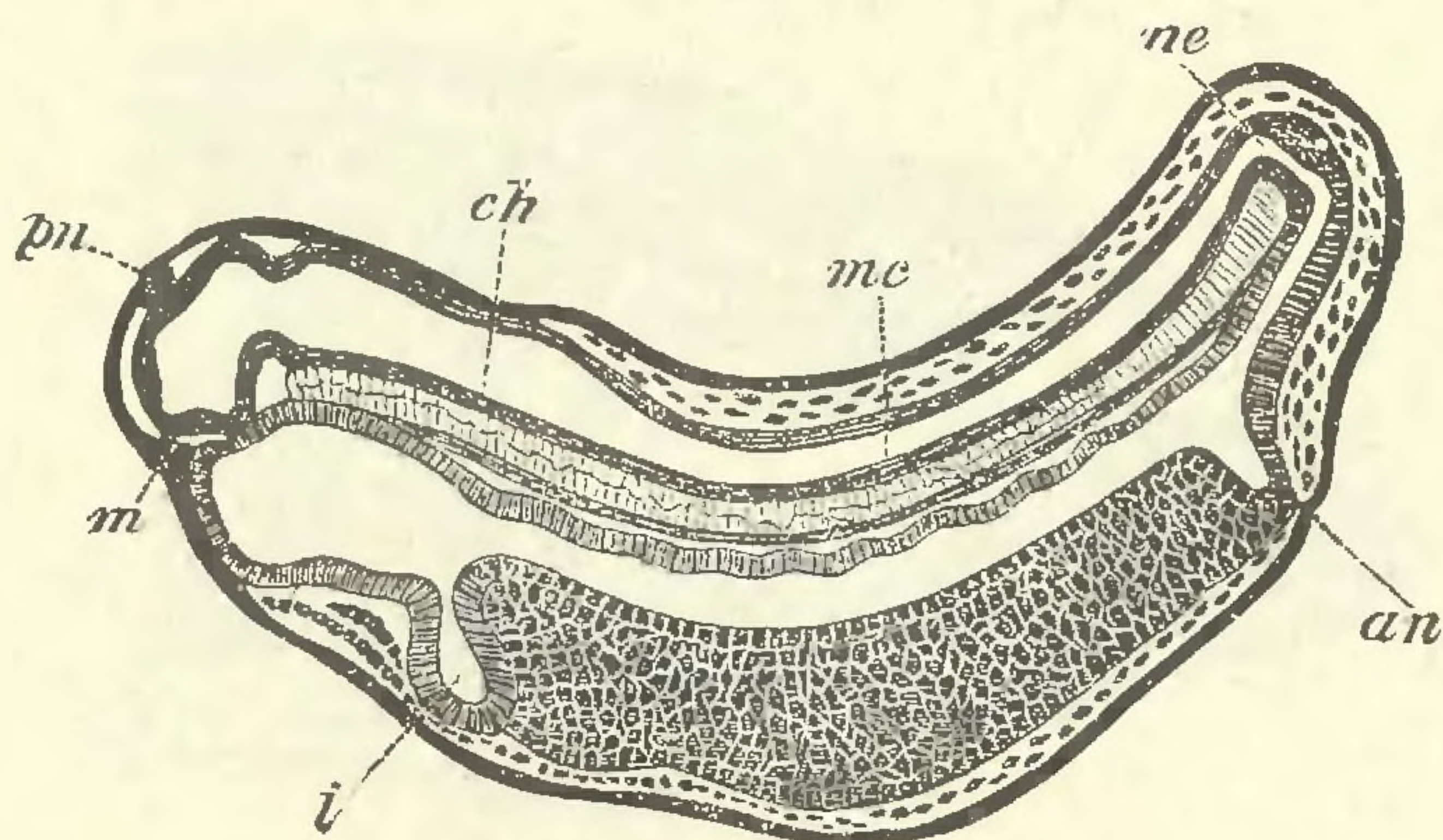


Рис. 361. Продольный разрѣзъ черезъ зародышъ жерлянки (*Bombinator*). *an*—задне-проходное отверстіе; *ch*—спинная струна; *i*—зачатокъ печени; *m*—ротъ; *mc*—нервная трубка; *ne*—невроэнтерическій каналъ; *pn*—эпифизъ. По Гётте изъ Бальфура.

и врядъ-ли на немъ можно основывать какіе-либо выводы. Тамъ, гдѣ развитіе гипофиза является не видоизмѣненнымъ, онъ возникаетъ въ видѣ поверхностнаго углубленія эктодермы, т.-е. тѣмъ же путемъ, какъ и ротовая полость.

Что касается до *neostoma*, то Дорнъ и др. считаютъ его за результатъ сліянія пары жаберныхъ щелей, лежавшихъ впереди мандибулярной дуги, т.-е. премандибулярныхъ. Въ пользу этого предположенія приводятъ то обстоятельство, что по прежнимъ наблюденіямъ Дорна надъ костистыми рыбами (1881), подтвержденнымъ нѣкоторыми новыми наблюденіями (Julia Platt, 1891) тоже надъ костистой рыбой *Batrachus tauc*, ротъ образуется сначала въ видѣ пары щелей, сообщающихъ полость первоначальнаго эктодермическаго углубленія съ энтодермической частью. Другіе (Willey, 1893) такую закладку считаютъ за вторичное явленіе. Первая закладка ротовой полости у круглоротыхъ (рис. 125) обозначается обособленіемъ въ эктодермѣ участка болѣе высокихъ клѣтокъ, весьма напоминающаго собой, на нашъ взглядъ, плакodu (стр. 284), можетъ быть, въ свою очередь образованную сліяніемъ пары плакодъ. При нѣкоторыхъ искусственныхъ условіяхъ, вызывающихъ сильное разрастаніе нервнаго зачатка, слуховой плакоды, плакоды хрусталика (папр. при введеніи сахарнаго раствора въ бѣлокъ куринаго яйца), эта ротовая плакода также подвергается иногда чрезвычайному разрастанію, — обстоятельство, которое косвенно говоритъ въ пользу этого толкованія (Шимкевичъ, 1902). Такимъ образомъ, весьма вѣроятно, что ротовая полость отчасти представляетъ собой видоизмѣненную и углубившуюся пару плакодъ.

При образованіи задняго прохода также замѣчается небольшое углубленіе эктодермы, къ которому подходит брюшной выступъ энтодермической части кишечника, а по образованіи прорыва въ этомъ мѣстѣ, если только blastopore

не сохраняется (стр. 43), формируется задній проходъ (рис. 56 и 361). Эктодермическое углубленіе очень незначительно, и вся задняя кишка, такимъ образомъ, энтодермического происхожденія. У зародышей всѣхъ позвоночныхъ въ нее открываются выводящіе протоки эмбриональныхъ почекъ, а у большинства и эмбриональный мочевой пузырь, т.-е. аллантоисъ (стр. 54). Такимъ образомъ эта часть кишечника зародыша можетъ быть названа клоакой (*cloaca*), въ роли которой она и остается у большинства позвоночныхъ, кромѣ нѣкоторыхъ рыбъ и живородящихъ млекопитающихъ. У этихъ послѣднихъ эмбриональная клоака дѣлится на два отдѣла: задній—прямую кишку (*rectum*) и передній—

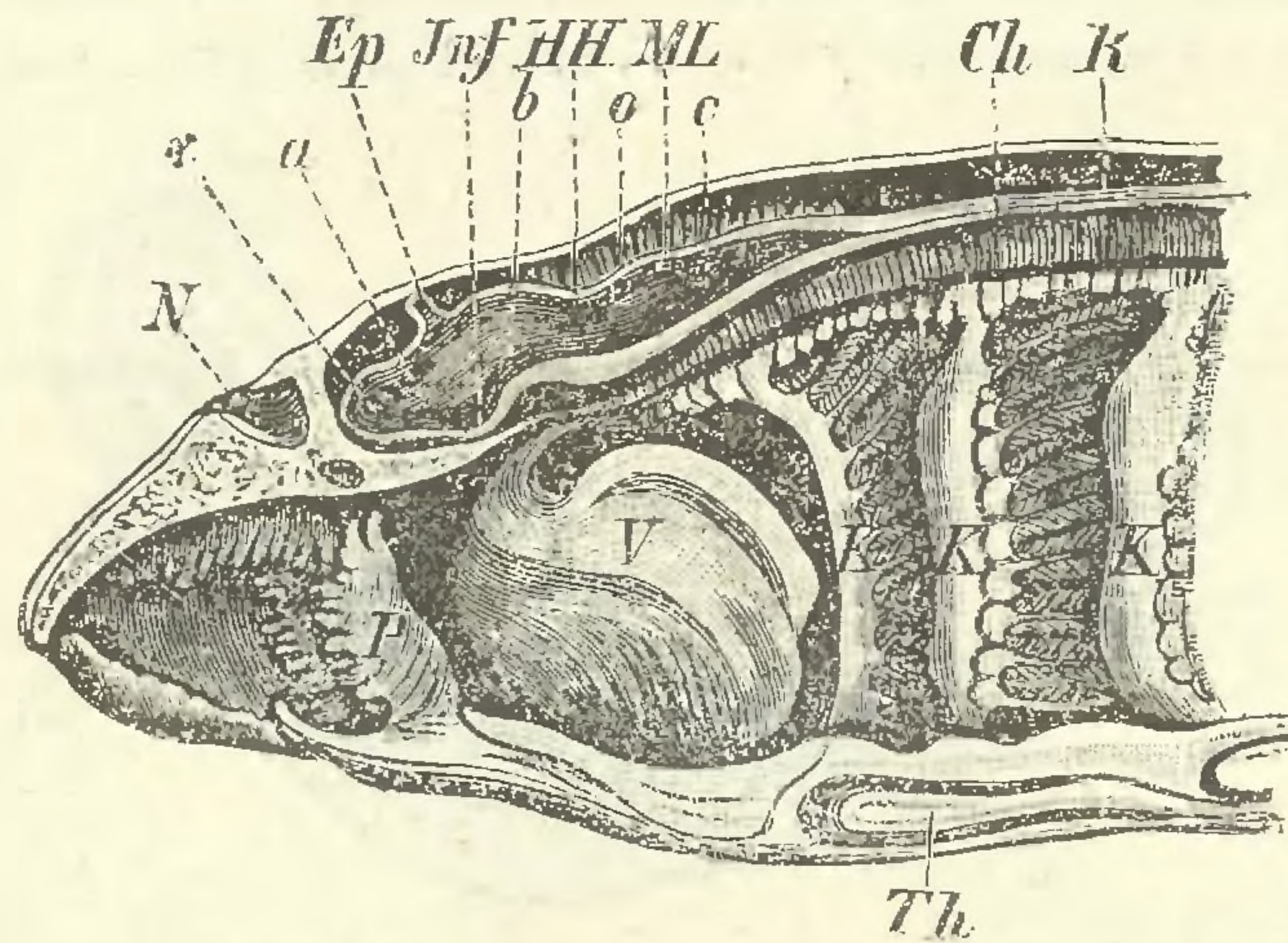


Рис. 362. Продольный разрѣзъ черезъ голову пескоройки (*Ammoscoetes*). *P*—сосочки слизистой оболочки ротовой полости; *V*—*velum*; *K*—жабры; *Th*—зачатокъ зубной железы; *N*—носовой мѣшекъ; *—входъ въ обонятельную лопасть изъ полости передняго мозга (*a*); *Er*—зачатокъ непарнаго глаза; *Jnf*—воронка; *HH*—задній мозгъ; *ML*—продолговатый мозгъ; *b*, *c*—ихъ полости; *o*—*cavum subarachnoideale*; *Ch*—спинная струна; *R*—спинной мозгъ. Изъ Видерсгейма.

мочеполовой синусъ (*sinus urogenitalis*), въ который и открываются мочеполовые органы. Первоначально энтодермическая кишка тянется кзади за анальное отверстие въ видѣ слѣпого придатка, или постанальной кишки.

Образованіе послѣдней объясняется смѣщеніемъ задняго прохода кпереди, происходящимъ вслѣдствіе образования хвоста. У предковъ позвоночныхъ хорда, нервная трубка, полость тѣла, а равно и кишечникъ тянулись, вѣроятно, до самаго задняго конца животнаго, гдѣ и лежалъ задній проходъ. Таково положеніе задняго прохода у кишечножаберныхъ (рис. 4). Но уже у безчерепныхъ (рис. 5), а потомъ и у рыбъ полость тѣла является укороченной, а задній проходъ смѣщенъ значительно кпереди. У рыбъ при этомъ развитіе подпирающихъ стѣнку полости тѣла реберъ имѣеть мѣсто лишь въ туловищной части (стр. 172). Такимъ образомъ у безчерепныхъ и у рыбъ обособляется хвостъ,—главный органъ движенія, т.-е. участокъ тѣла, не содержащій ни кишечника, ни полости тѣла, но еще содержащій продолженіе нервной трубки и мускулатуру, построенную по типу мускулатуры туловища.

Въ зародышевомъ состояніи хвостъ вышестоящихъ формъ, даже и человѣка, точно также содержитъ не только хорду, но нервную трубку, постанальную кишку, и расположеніе мезодермы въ этой части первоначально такое же, какъ и впереди ея. Но потомъ нервная трубка у большинства относительно укорачивается, и вытѣсняющіе хорду хвостовые позвонки гораздо чаще не содержатъ въ спинно-мозговомъ каналѣ спинного мозга, а лишь его *filum*

terminale (стр. 274); постанальная кишка редуцируется, мускулатура весьма упрощается и хвостъ является въ видѣ придатка, состоящаго изъ хвостовыхъ позвонковъ, иногда весьма упрощенной мускулатуры и покрововъ (стр. 172).

В. Ротовая полость.

Ротовая полость позвоночныхъ спереди ограничена двумя губами: верхней и нижней, причемъ только у безхвостыхъ амфибій, а главнымъ образомъ у млекопитающихъ, въ губахъ имѣется мускулатура, обыкновенно же онѣ являются въ видѣ простыхъ кожистыхъ неподвижныхъ складокъ. У круглоротыхъ ротъ окруженъ кольцевой складкой, имѣющей форму и значеніе присоски. Губы являются неразвитыми у формъ, у которыхъ челюсти одѣты роговымъ чехломъ, или клювомъ, какъ у черепахахъ, птицъ и яйцеродныхъ млекопитающихъ. Полость, помещающаяся между челюстями и губами, носитъ названіе ротового преддверія (*vestibulum oris*) и выражена только у млекопитающихъ.

Самое развитіе губъ происходитъ у большинства позвоночныхъ слѣд. образомъ: ротъ зародыша въ извѣстной стадіи снизу ограниченъ мандибулярной дугой, а сверху двумя верхнечелюстными отростками той же дуги и непарнымъ лобнымъ отросткомъ (рис. 320). Нижняя губа появляется, какъ складка на наружномъ краѣ мандибулярной дуги, а верх-

няя—какъ складка на трехъ вышеназванныхъ частяхъ, которыя при нормальномъ ходѣ развитія соединяются вмѣстѣ, при аномалии, нерѣдко у человѣка и называемой заячьей губой, могутъ оставаться отдѣленными и тогда верхняя губа тоже является трехраздѣльной или же раздѣленіе выражено только съ одной стороны.

У формъ, лишенныхъ губъ, какъ черепахи, птицы и яйцеродныя млекопитающія, все-таки наблюдалось (именно у черепахъ и птицъ) появленіе слабой бороздки, соотвѣтствующей бороздѣ, отдѣляющей губы отъ челюстей, но бороздка эта, называемая губною (*Lippenfughe*), скоро сглаживается.

Интересно, что у сумчатыхъ еще до рожденія края губъ срастаются и отверстіе рта уменьшается настолько, что при сосаніи оно плотно охватываетъ сосецъ матери. Это приспособленіе позволяетъ дѣтенышу держаться за сосецъ матери при помощи рта. Впослѣдствіи связь между губами, ограничивающаяся только эпителиальнымъ слоемъ, нарушается, и формируется дефинитивный ротъ.

У самцовъ многихъ безхвостыхъ амфибій стѣнка ротовой полости образуетъ въ задней части пару способныхъ наполняться воздухомъ и растягиваться выступовъ, или горловыхъ мѣшковъ, играющихъ роль резонаторовъ при кричаніи. Мѣшки эти могутъ иногда сливаться

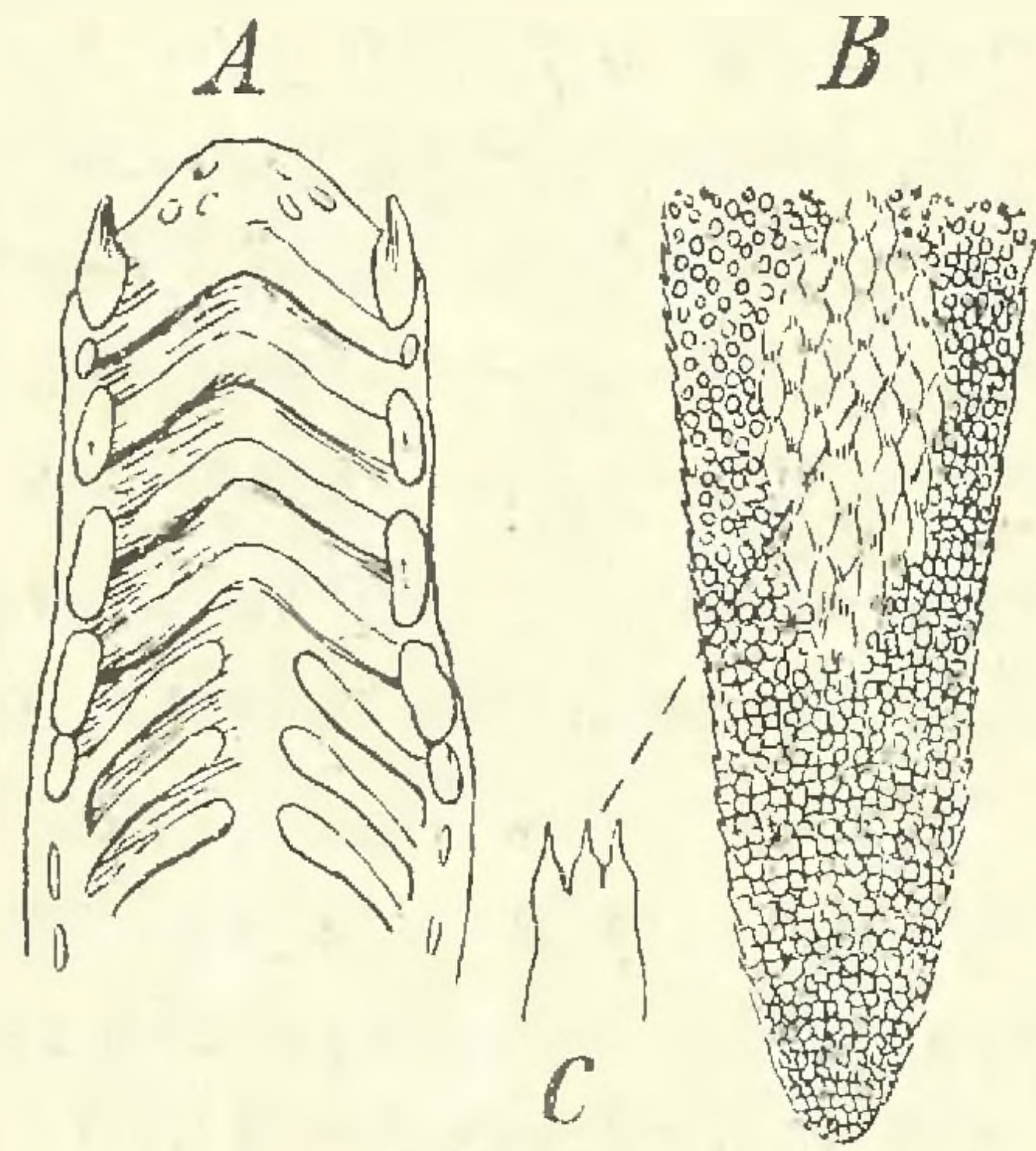


Рис. 363. Небо (А) съ небными пластинками и языкъ (В) съ роговыми сосочками (С) летучей мышцы *Callinectes rosenbergi*.

По Іевтинку.

въ одинъ непарный. Между птицами у пеликановъ дно ротовой полости образуетъ между вѣтвями нижней челюсти выпячивающійся мѣшокъ, для пищевого запаса, состоящаго главнымъ образомъ изъ рыбъ. У самцовъ дрофъ (*Otistarda*) имѣется объемистый мѣшокъ подъ корнемъ языка, тянущійся до дужки (*furcula*; стр. 217). Значеніе его неизвѣстно.

У многихъ млекопитающихъ, боковыя стѣнки ротовой полости, т.-е. собственно преддверія, образуютъ растяжимые, служащіе для пищевого запаса мѣшки, называемые **защечными**, какъ напр. у нѣкоторыхъ сумчатыхъ, многихъ грызуновъ и большинства узконосыхъ обезьянъ. У нѣкоторыхъ грызуновъ (сем. *Geomysidae*) имѣются защечныя мѣшки, входъ въ которые не съ внутренней стороны мѣшка, а въ углахъ рта, т.-е. снаружи.

Эпителій полости рта является многослойнымъ, а у многихъ безлегочныхъ амфибій, у которыхъ ротовая полость и глотка, будучи очень богаты капиллярами, имѣютъ дыхательное значеніе. даже въ ихъ эпителии наблюдаются капилляры, представляющіе исключительный случай ¹⁾ нахожденія кровеносныхъ сосудовъ въ эпителиальной ткани (Maurer, 1897). При этомъ густая сѣть капилляровъ даетъ гроздевидные отростки, заходящіе между клѣтками эпителия этихъ частей. Присутствіе между зубами на челюстяхъ многочисленныхъ богатыхъ сосудами складокъ у морскихъ змѣй (*Hydrophidae*) вызвало предположеніе, что слизистая оболочка этой части рта служитъ у нихъ для дыханія (West, 1894). У черепахъ сем. *Trionychidae* на брюшной поверхности зѣва имѣются содержащіе сосуды многочисленные выросты, которые тоже, можетъ быть, имѣютъ дыхательное значеніе, и дѣйствительно эти черепахи могутъ, повидимому, дышать и въ водѣ (Gage, 1884).

На твердомъ небѣ большинства млекопитающихъ имѣются поперечныя эпителиальныя утолщенія, расположенныя въ два симметричныхъ ряда и называемыя **небными пластинками** (рис. 363).

У человѣка онѣ наблюдаются только первое время послѣ рожденія, но у другихъ приматовъ въ теченіи всей жизни. Онѣ помогаютъ, вѣроятно, перетиранию пищи языкомъ. У сиреновыхъ и китообразныхъ на нихъ развиваются настоящія роговыя пластинки (см. стр. 384).

Ротовая полость *Amphicoetes* (рис. 362), какъ и у безчерепныхъ, отдѣлена отъ послѣдующей части кишечника посредствомъ кольцевой складки, или *velum*, исчезающей у взрослой многи, но сохраняющейся у нѣкоторыхъ другихъ круглоротыхъ (*Bdellostoma dombeiyi* по Ayers a. Jackson, 1901). У крокодиловъ и млекопитающихъ снова обозначается граница между ротовой полостью и глоткой (*pharynx*), въ области которой пищевой и легочный пути пересѣкаютъ одинъ другой, посредствомъ **мягкаго неба** (*palatum molle*), т.-е. спадающей косо кзади съ верхней стороны складки слизистой оболочки. У млекопитающихъ въ этой складкѣ имѣются мускулы, а у нѣкоторыхъ обезьянъ и человѣка посрединѣ этой складки свѣшивается небольшой выступъ, или **язычекъ** (*uvula*), зачатокъ коего имѣется у нѣкоторыхъ копытныхъ (жирафѣ и верблюдовъ). Въ ротовой полости помѣщаются зубы и туда же открываются многія

¹⁾ Сосуды наблюдаются и въ эпидермисѣ безхвостыхъ амфибій въ періодъ превращенія (Maurer, 1898), а также въ эпителии придаточныхъ дыхательныхъ органовъ рыбъ (см. стр. 409).

железы, а въ глотку сверху открываются задне-носовые отверстия и Евстахиевы трубы, а снизу гортань и пищеводъ. Затѣмъ, въ стѣнкахъ ротовой полости и глотки залегаютъ лимфоидные органы.

С. З у б ы.

Вполнѣ сформированный зубъ позволяетъ отличить тѣ же составныя части, какъ и плакоидная чешуя, и зубы, вообще говоря, могутъ быть разсматриваемы, какъ плакоидныя чешуи, попавшія въ ротовую полость при вворачиваніи для ея образованія эктодермы, и измѣнившія свою форму и функцію, какъ это впервые было доказано Гертвигомъ (1874). Отметимъ однако, что

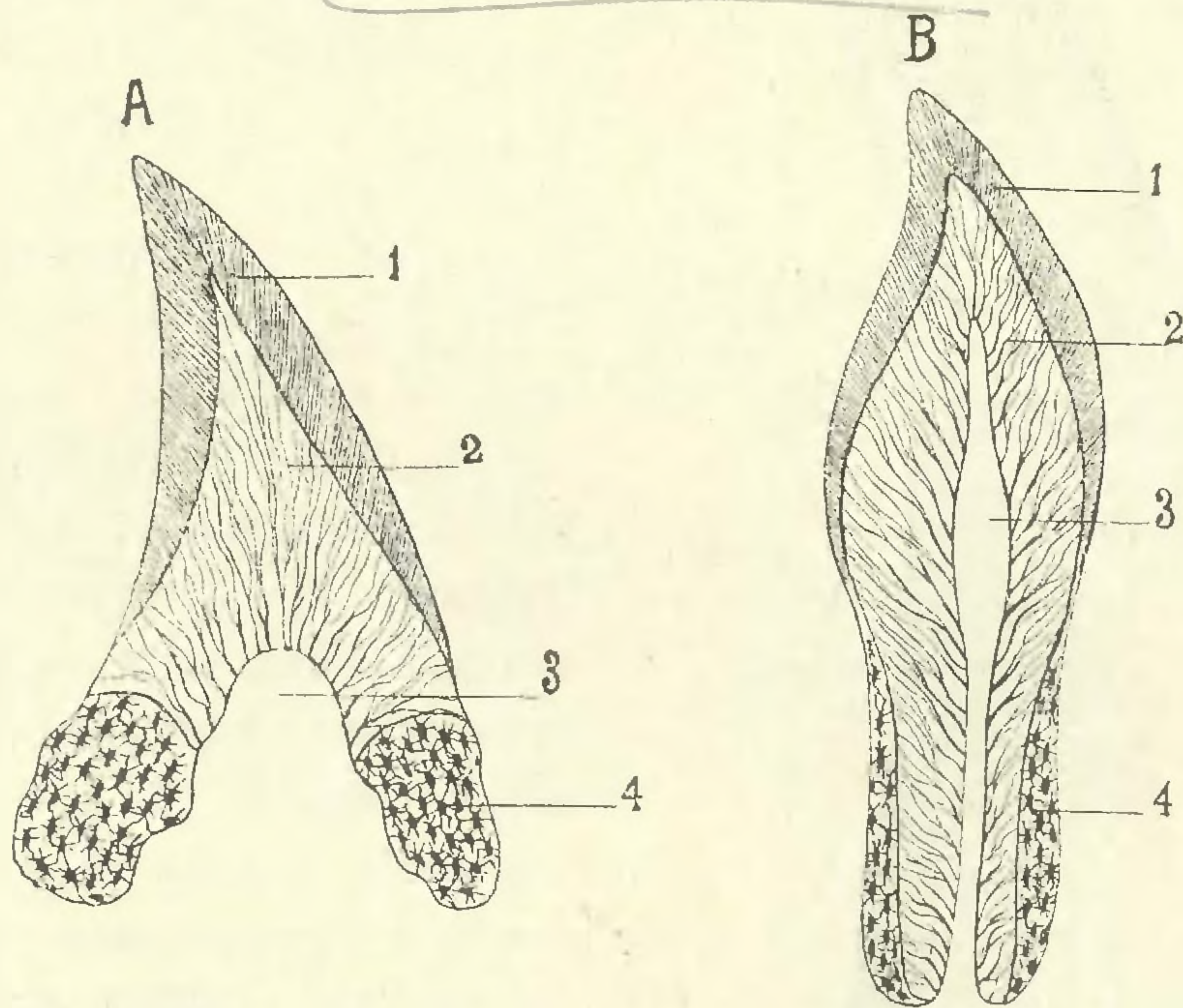


Рис. 364. Схема зуба въ разрѣзѣ: *A* — зубъ рыбы (безъ корня); *B* — зубъ млекопитающаго (съ корнемъ). 1—эмаль; 2 — дентинъ; 3 — полость, въ которой помещается зубная мякоть; 4—цементъ. (Ориг. рис.).

въ то время, какъ плакоидныя чешуи, или иначе кожные зубы, всегда являются производными эктодермическими, зубы сидятъ иногда въ глубоколежащихъ частяхъ передняго отдѣла кишечника, выстланныхъ уже энтодермой.

Теоретическое объясненіе этого явленія, на нашъ взглядъ, надо искать въ томъ обстоятельстве, что у зародыша, какъ изъ эктодермическаго зачатка ротовой полости, такъ и черезъ жаберныя щели, вростаетъ въ ротовую полость эктодерма (Greil, 1906) (рис. 360), и она-то и даетъ, вѣроятно, матеріаль для образованія зубовъ и органовъ чувствъ въ глубоколежащихъ частяхъ ротовой полости и глотки.

Въ зубѣ мы отличаемъ поверхностный слой—эмалевый (*substantia adamantina*), состоящій изъ призматическихъ, вертикально къ поверхности зуба стоящихъ волоконъ и покрытый тонкимъ безструктурнымъ слоемъ — зубной кутикулой (*cuticula dentis*). За нимъ слѣдуетъ слой дентина (*substantia eburnea*),

пронизанный вѣтвистыми канальцами, содержащими отростки прилегающихъ къ нему съ внутренней стороны клѣтокъ. Основаніе зуба облечено слоемъ костной ткани—цементомъ (*substantia ossea*), соответствующимъ основной или базальной пластинкѣ плакоидной чешуи. Внутри зуба находится его мякоть (*pulpa*), т.-е. сосочекъ *corium*, на которомъ собственно зубъ и формируется и который содержитъ сосуды и нервы (рис. 364).

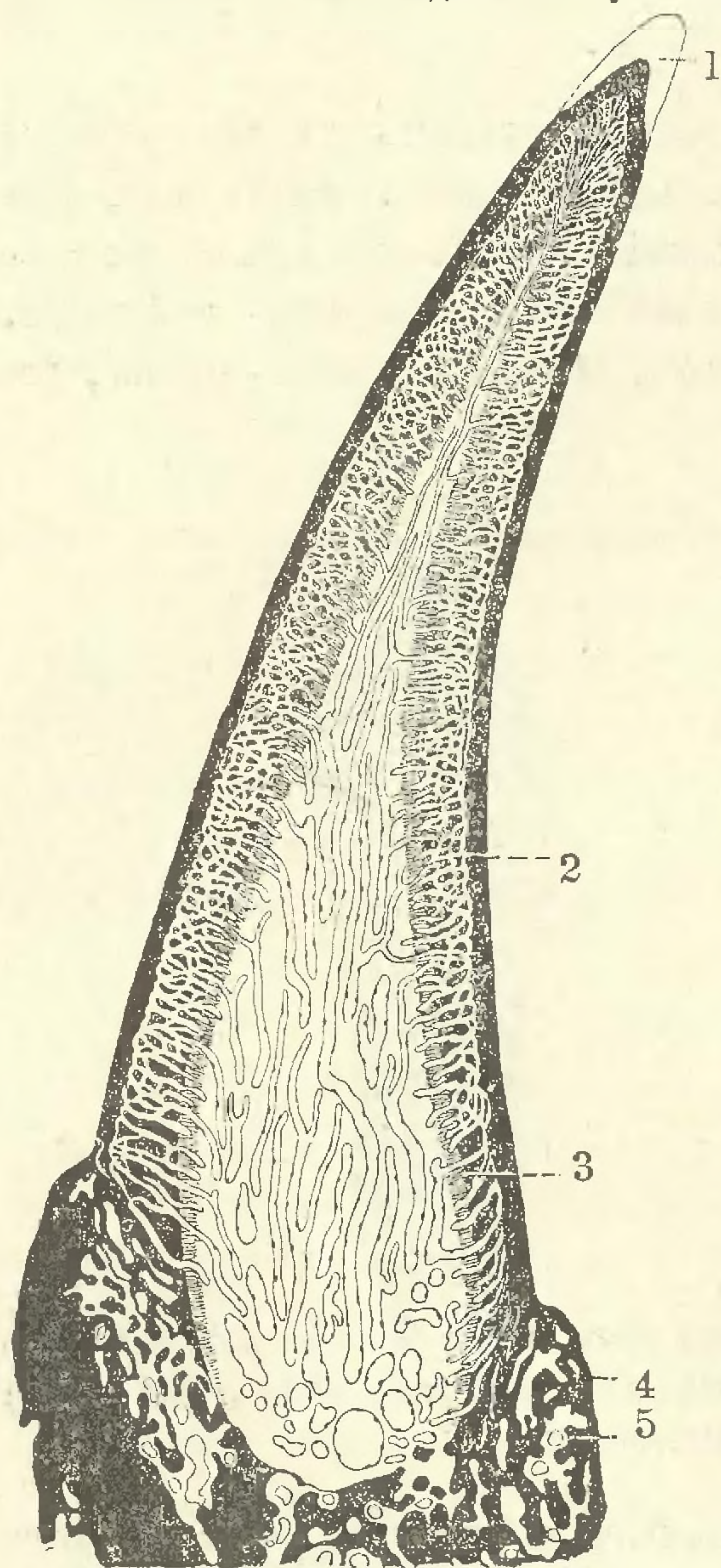


Рис. 365. Продольный разрѣзь зуба костистой рыбы (*Merlucius vulgaris*). 1—эмаль; 2—вазодентинъ и поверхность него обыкновенный дентинъ; 3—одонтобласты; 4—цементъ; 5—каналы въ немъ, въ которыхъ, какъ и въ зубной мякоти, видны многочисленные сосуды. По Рѣзе.

т.-е. сосочекъ *corium*, на которомъ собственно зубъ и формируется и который содержитъ сосуды и нервы (рис. 364). Часто подъ дентиномъ находится еще слой такъ-называемаго вазодентина, т.-е. дентина, содержащаго каналы, въ которыхъ, какъ въ Гаверсовыхъ каналахъ кости, проходятъ кровеносные сосуды (рис. 365). Каналы эти по периферіи переходятъ въ канальцы дентина, а въ основаніи зуба вазодентинъ можетъ переходить въ типичную костную ткань. Эмаль можетъ быть развита очень слабо (только на вершинѣ зуба), какъ у рыбъ и рептилій, или даже вовсе отсутствовать, что и имѣетъ мѣсто у нѣкоторыхъ рыбъ, а равно между млекопитающими у нѣкоторыхъ неполнозубыхъ, какъ лѣнивцы (*Bradypodidae*) и броненосцы (*Dasyrodidae*), и у нѣкоторыхъ китообразныхъ, какъ нарвалъ (*Mopodon*). Однако кутикула, обыкновенно покрывающая эмаль снаружи, при этомъ первоначально все-таки залагается, что указываетъ на возникновеніе такихъ зубовъ безъ эмали изъ зубовъ, снабженныхъ первоначально эмалью.

Покрытая эмалью часть зуба носить названіе коронки, а глубоко сидящая часть зуба, когда она явственно обособлена и снабжена на вершинѣ небольшимъ отверстіемъ, ведущимъ въ зубную полость, носить названіе корня. Вполнѣ

корень сформированъ только у млекопитающихъ, у которыхъ, впрочемъ, иногда каналъ, пронизывающій корень, зарастаетъ и замѣняется системой мелкихъ развѣтвленій, открывающихся небольшими отверстіями, а обыкновенно снизу зубная полость является широко открытой, или же снизу зубъ прирастаетъ къ ниже лежащей кости (рис. 364).

Развитіе зубовъ тоже представляетъ поразительное сходство съ развитіемъ плакоидныхъ чешуй (рис. 76).

У селахій на челюстяхъ появляется на внутренней поверхности челюстей плотное эпителиальное набуханіе, вдающееся въ *corium* и именуемое зубной пластинкой. На нижней поверхности зубной пластинки въ мѣстѣ ея соприкосновенія съ *corium* и происходитъ образованіе зубовъ. Изъ *corium* вдаются въ зубную пластинку сосочки, вновь образующіеся въ теченіи всей жизни животного въ глуболежащей части зубной пластинки (рис. 366). Сосочки, а именно ихъ периферическія клѣтки, или одонтобласты, выдѣляютъ дентинъ, тогда какъ цилиндрическія, прилежащія къ сосочку клѣтки зубной пластинки на своей внутренней поверхности выдѣляютъ эмаль; насчетъ окружающей соединительной ткани образуется потомъ цементъ, а сосочекъ *corium* — даетъ зубную мякоть.

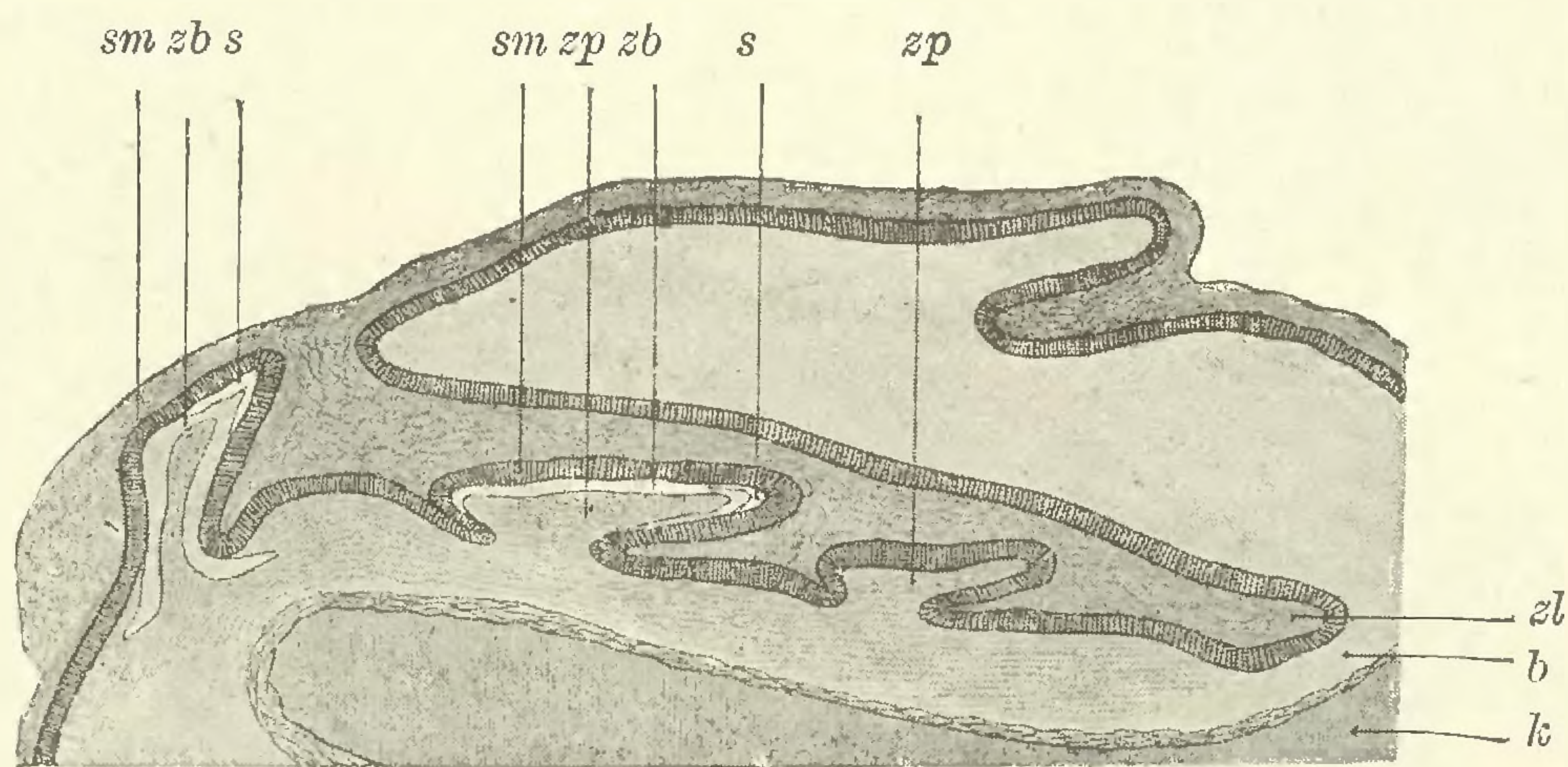


Рис. 366. Поперечный разрѣзь черезъ нижнюю челюсть зародыша акулы. *k*—хрящъ нижней челюсти; *b*—соединительно-тканная часть слизистой оболочки; *zl*—зубная пластинка; *zр*—зубной сосочекъ; *s*—эмаль; *zb*—дентинъ; *sm*—эмалеобразовательныя клѣтки. По Гертвигу.

Постепенно формирующіеся зубы, вслѣдствіе условій роста зубной пластинки, перемѣщаются кнаружи на край челюсти, гдѣ прорѣзываются и начинаютъ функционировать, замѣщаясь по мѣрѣ изнашиванія новыми въ теченіи всей жизни образующимися ихъ замѣстителями.

Иногда (у скатовъ) на наружной сторонѣ челюсти зубы постепенно черезъ промежуточные по формѣ образованія переходятъ въ кожныя чешуи, обнаруживая такимъ образомъ свою истинную природу. Такимъ образомъ за каждымъ функционирующимъ зубомъ селахій слѣдуетъ рядъ его замѣстителей, лежащихъ на внутренней поверхности челюсти и находящихся въ различной степени развитія.

У другихъ рыбъ, у которыхъ почти всѣ прилегающія къ ротовой полости кости, а равно и жаберныя дуги могутъ нести зубы, развитіе зубовъ происходитъ или тѣмъ же путемъ, какъ и образованіе плакоидныхъ чешуй, т.-е. безъ углубленія въ *corium* эктодермическаго зачатка, образующаго эмаль, или такое углубленіе имѣетъ мѣсто. При углубленіи и обособленіи этого зачатка, или эма-

левого органа (*organon adamantinum*), какъ его называютъ, онъ отдѣляется отъ эпителия въ видѣ плотнаго колпачка, прилегающаго къ соответствующему сосочку *corium* (ср. рис. 367). Процессы выдѣленія эмали нижними цилиндрическими клѣтками органа, выдѣленія дентина одонтобластами сосочка, а цемента—

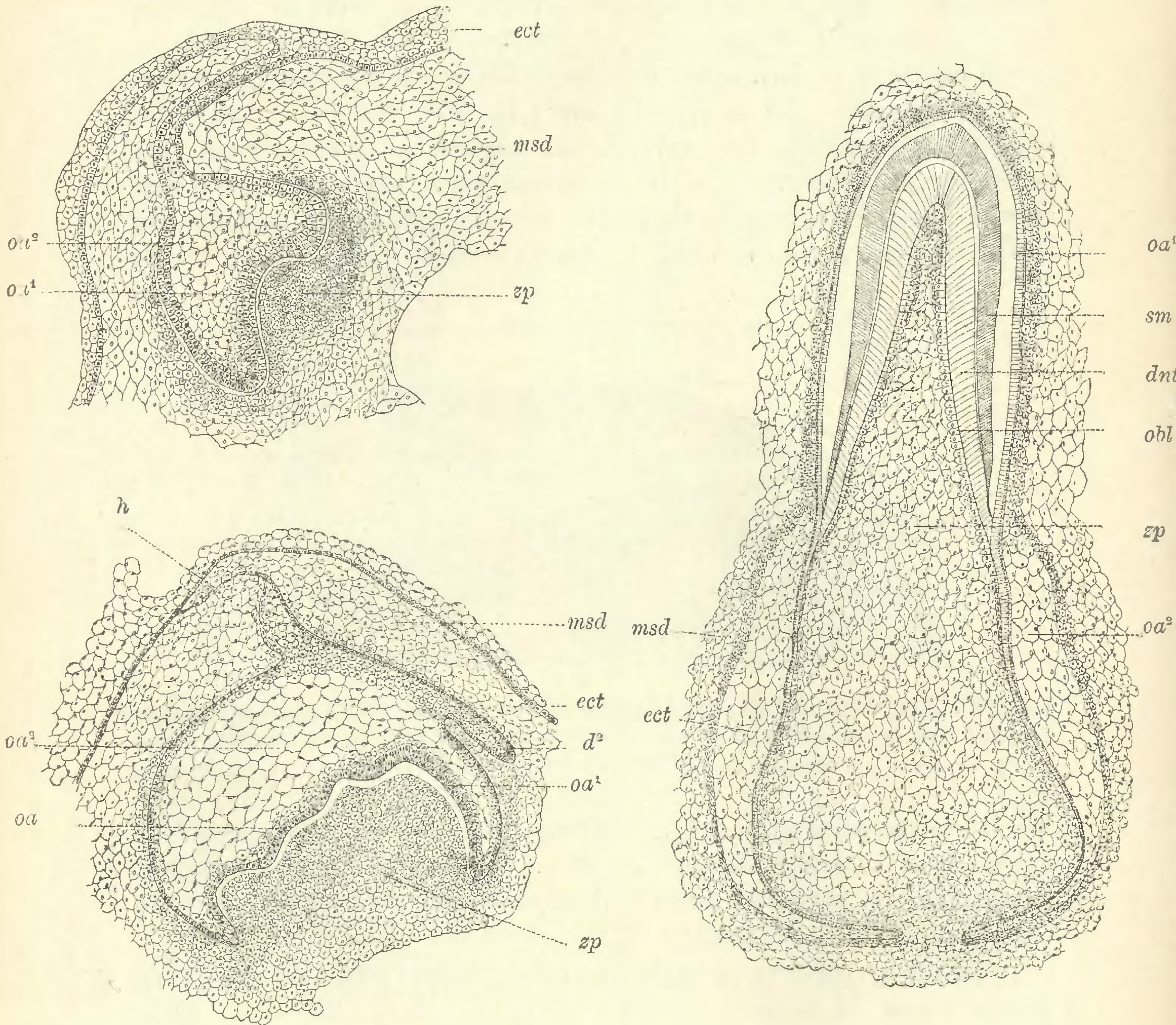


Рис. 367. Три стадіи развитія зуба свиньи (*Sus scrofa domestica*) въ вертикальномъ разрѣзѣ. *ect*—эктодерма; *d²*—зачатокъ эмалеваго органа зуба замѣстителя; *dnt*—дентинъ; *h*—перемычка, соединяющая эктодерму съ эмалевымъ органомъ; *msd*—мезодерма; *oa¹*—его внутренній, выдѣляющій эмаль слой; *oa²*—центральныя клѣтки его (его пульпа); *obl*—одонтобласты; *sm*—эмаль; *zp*—сосочекъ *corium* и впоследствии зубная ямочка. (Ориг. рис.).

окружающей соединительной тканью и самое прорѣзываніе зубовъ идутъ во всѣхъ случаяхъ тѣмъ же путемъ, какъ и у селажій. Если происходитъ замѣщеніе зуба, то оно обыкновенно совершается посредствомъ рядомъ съ нимъ развивающагося

другого. У нѣкоторыхъ амфибій, а главнымъ образомъ у рептилій и млекопитающихъ мы снова встрѣчаемся съ зубной пластинкой, образующейся на край челюстныхъ костей и дающей отъ себя начало эмалевымъ органамъ отдѣльныхъ зубовъ (рис. 369, А). Ковнутри отъ образующагося зуба отъ зубной пластинки отходить новый отрѣсокъ, дающій начало эмалевому органу будущаго замѣстителя этого зуба. Число такихъ послѣдовательно и тѣмъ же путемъ возникающихъ замѣстителей у рептилій (рис. 369, В) не ограничено, а у большинства млекопитающихъ ограничено однимъ (рис. 368).

Зубъ, развивающійся изъ лежащаго кнаружи ранѣе появляющагося органа и ему соответствующаго сосочка, носитъ названіе молочнаго, а зубъ, развивающійся изъ лежащаго конутри позднѣе появляющагося органа и ему соответствующаго сосочка, носитъ названіе дефинитивнаго. Дефинитивные зубы при прорѣзываніи обыкновенно выталкиваютъ своихъ молочныхъ предшественниковъ (рис. 370).

Такимъ образомъ мы можемъ различать смѣну зубовъ многократную и совершающуюся въ теченіи всей жизни, или *polyphyodontismus*, и смѣну ограниченную лишь двумя поколѣніями зубовъ, или *diphyodontismus*. Наконецъ, встрѣчаются формы, у которыхъ зубы вовсе не подвергаются смѣнѣ, и, слѣдовательно, у нихъ осталось всего одно поколѣніе зубовъ. Такое явленіе носитъ названіе *monophyodontismus*. Съ другой стороны смѣна зубовъ у млекопитающихъ распространяется далеко не всегда на все зубы, и потому постоянно функционирующіе зубы животнаго могутъ принадлежать различнымъ поколѣніямъ, и только изученіе ихъ послѣдовательной смѣны позволяетъ опредѣлить, какимъ именно.

Обратимся къ рассмотрѣнію формы и числа зубовъ. Зубы большинства позвоночныхъ, кромѣ млекопитающихъ, служатъ главнымъ образомъ для схватыванія добычи, имѣютъ коническую форму и являются обыкновенно многочисленными. Можно думать, что такая форма зубовъ была первоначально приуровнена къ водному образу жизни низшихъ позвоночныхъ, при которомъ обиліе пищи, обусловленное многочисленностью воднаго населенія, дѣлало излишнимъ раздробленіе и разжевываніе пищи въ цѣляхъ наилучшаго ея использованія. Такую же форму зубовъ мы находимъ у нѣкоторыхъ китообразныхъ между млекопитающими (рис. 167, А). Съ переходомъ позвоночныхъ къ наземному образу

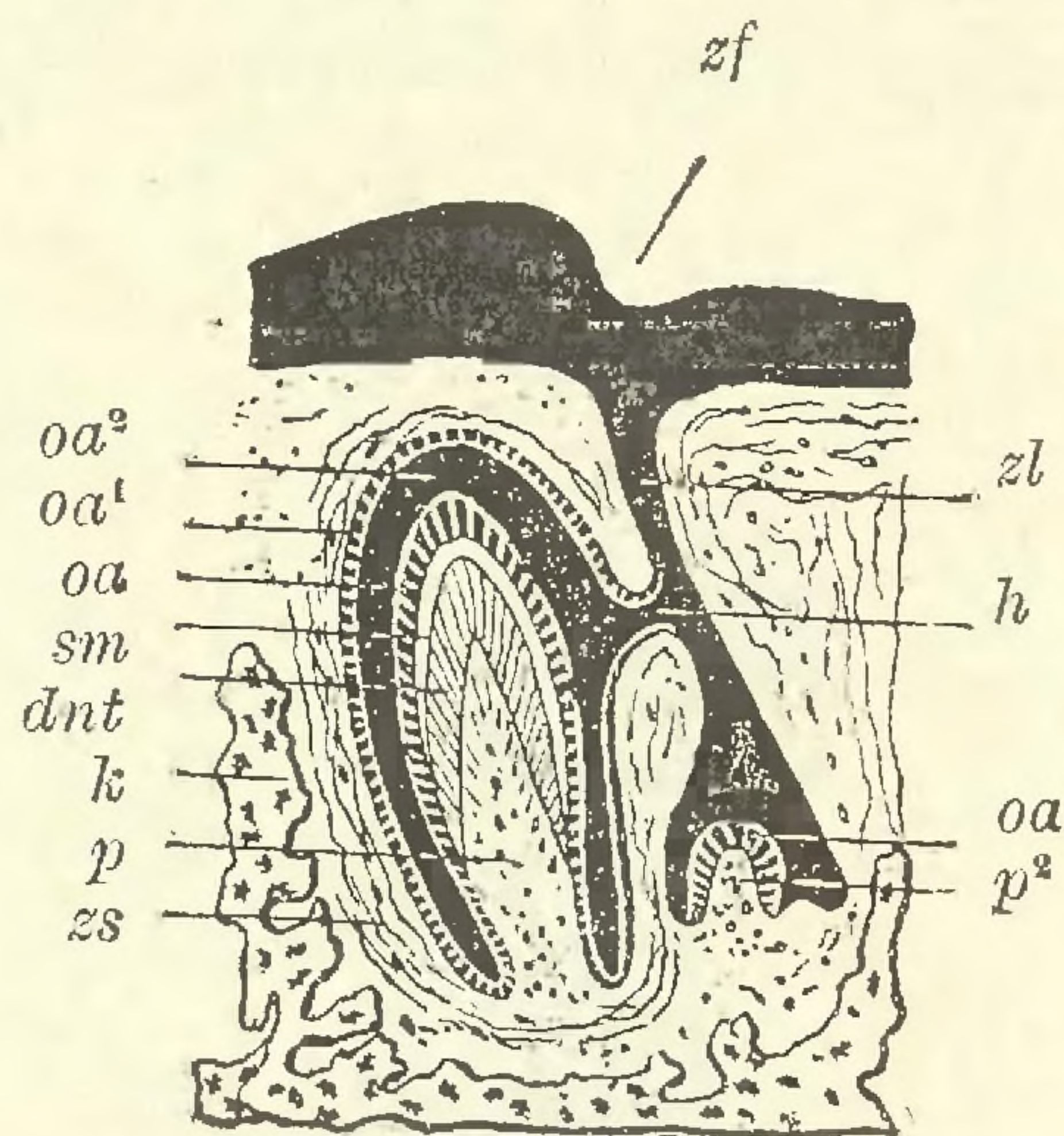


Рис. 368. Схема развитія зуба съ его замѣстителемъ въ вертикальномъ разрѣзѣ. *zf*—зубная бороздка; *оа²*—центральныя клѣтки эмалеваго органа (его мякоть); *оа¹* и *оа*—наружный и внутренний слой его; *sm*—эмаль; *dnt*—дентинъ; *k*—кость; *p*—зубной сосочекъ; *zs*—зубной мѣшечекъ, образуемый окружающей соединительной тканью; *zl*—зубная пластинка; *h*—перемычка, соединяющая послѣднюю съ эмалевымъ органомъ молочнаго зуба; *p²*—зубной сосочекъ замѣстителя. По Гертвигу.

жизни число зубовъ уменьшается. Сначала они сосредоточиваются исключительно на челюстныхъ костяхъ, но челюсти эти еще весьма длинны и приурочены для хватательныхъ цѣлей, какъ напр. у крокодиловъ (рис. 156, 4). Но уже у крокодиловъ и некоторыхъ ящерицъ (напр. *Chlamidosaurus*) зубы неодинаковой величины и формы, а у ископаемыхъ рептилій группы *Theromorphs* зубы были не только разной величины, но и напоминали по расположенію зубы млекопитающихъ. У этихъ послѣднихъ отличаемъ: передніе, сидящіе на верхней челюсти въ *praemaxillaria*, долотовидные рѣзцы (*incisores*), конические—клыки (*canini*) и бугорчатые—коренные, изъ коихъ передніе называются ложно-

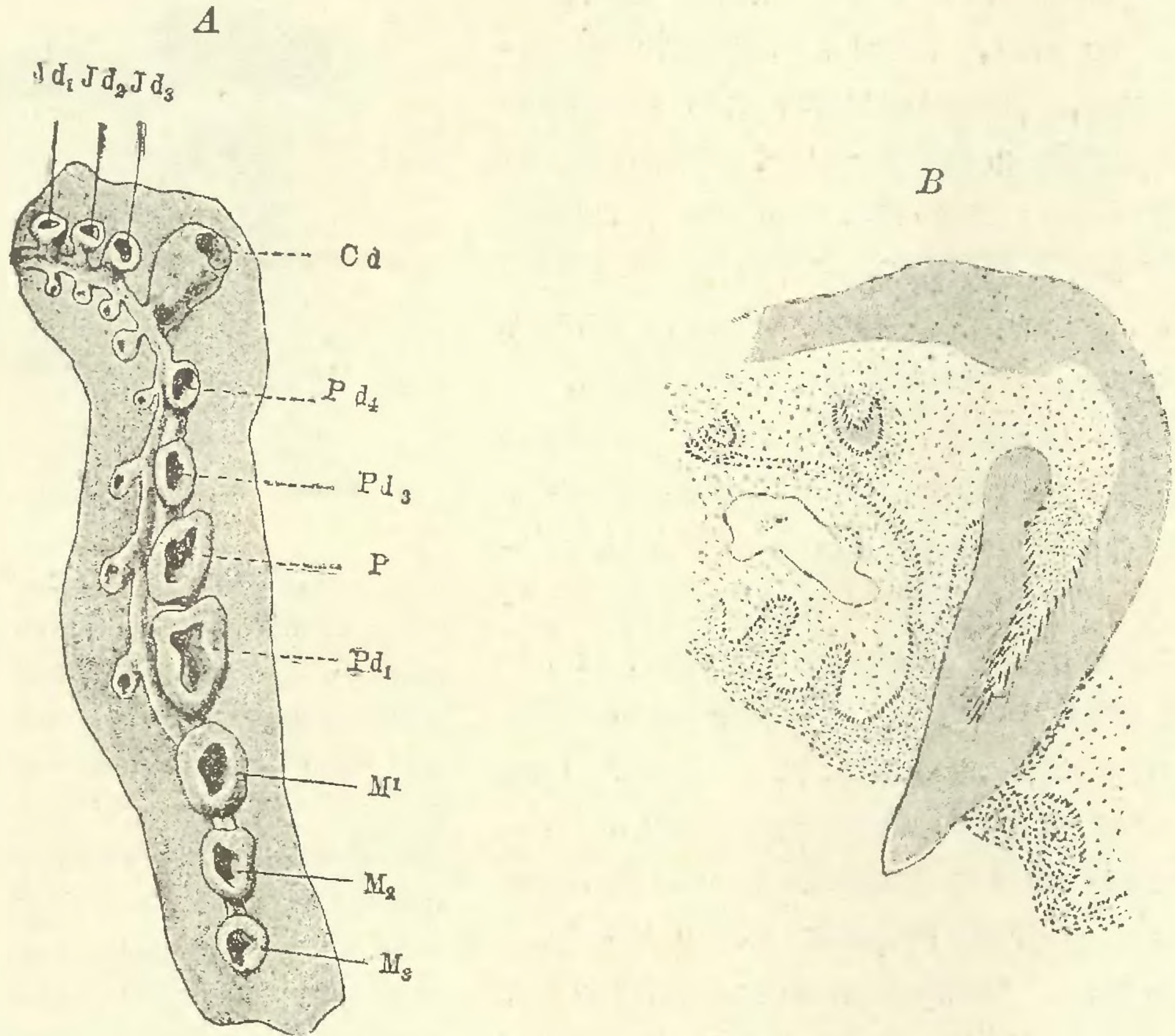


Рис. 369. А — схема расположенія зубной пластинки и зубныхъ зачатковъ млекопитающаго. Справа (снаружи)—молочные зубы, слѣва (совнутри)—дефинитивные замѣстители ихъ. Jd_1 — Jd_3 —рѣзцы; Cd —клыки; Pd^1 — Pd^3 —ложно-коренные; M_1 — M_3 —настоящіе коренные. Изъ Флейшмана. В—часть поперечнаго разрѣза черезъ верхнюю челюсть *Lacerta vivipara* видны зубъ и зубная пластинка съ двумя зачатками замѣстителей. По Буркхарту.

коренными или передне-коренными (*praemolares*) въ отличіе отъ задне-коренныхъ или настоящихъ коренныхъ (*molares*) (рис. 370). Число зубовъ выражается формулами, изъ коихъ наиболее простой является, напр. въ примѣненіи къ человѣку, такая: $\frac{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}$, гдѣ цифры выше черты обозначаютъ зубы верхней, а ниже черты—нижней челюсти одной стороны, причемъ первая цифра относится къ рѣзцамъ, вторая—къ клыкамъ, третья—къ ложно-кореннымъ и четвертая—къ настоящимъ кореннымъ. Можно обозначать въ формулѣ порядокъ зубовъ начальными буквами ихъ латинскихъ наименованій, т.-е. ту же формулу

выражать такъ: $I \frac{2}{2} C \frac{1}{1} Pm \frac{2}{2} M \frac{3}{3}$. Одинаково можно, такимъ образомъ, обозначить точно любой зубъ: $I 1$ —значить рѣзецъ первой пары; $Pm 4$ —ложно-коренной четвертой пары и т. д. Можно думать, что окончательная дифференцировка зубной системы, при которой только передніе зубы сохраняютъ хватательную функцію, а задніе получаютъ жевательную — была вызвана съ одной стороны переходомъ къ наземному образу жизни, при которомъ добываніе пищи уже не представлялось такимъ легкимъ и требовало значительной затраты силъ, а съ другой — установленіемъ постоянной температуры тѣла, требующей для своего поддержанія значительной затраты питательнаго запаса. Не имѣя уже такого изобилія въ пищѣ, млекопитающія избрали иной путь для пополненія

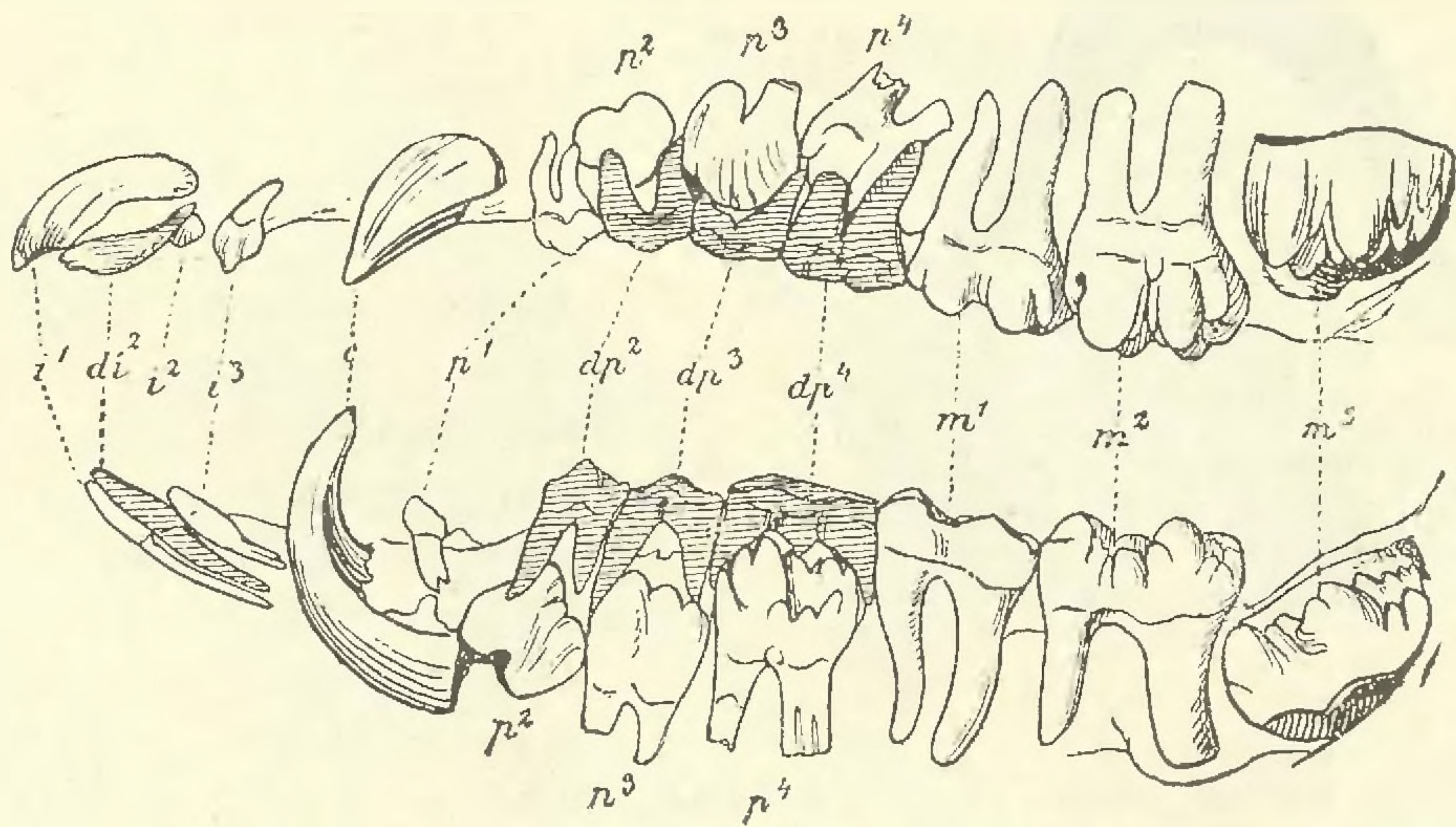


Рис. 370. Зубы свиньи (*Sus scrofa domestica*) во время процесса смѣны. i^1 — i^3 —рѣзцы; c —клыки; p^1 — p^4 —ложно-коренные; m^1 — m^3 —настоящіе коренные; di^2 —второй молочный рѣзецъ; dr^2 — dr^4 —молочные ложно-коренные. Молочные зубы заштрихованы. Молочные зубы, соответствующіе первому и третьему рѣздамъ и клыку, уже вынали, а передній ложно-коренной у свиньи смѣнѣ не подвергается. Изъ Боаса.

означенной затраты, а именно — возможно большую утилизацію пищевого матеріала, путемъ наилучшаго раздробленія и пережевыванія пищи. Достигнуть этотъ путь былъ возникновеніемъ многобугорчатыхъ коренныхъ зубовъ. Но въ то же время прежнія длинныя, приспособленныя для хватанія челюсти оказались чрезвычайно неудобными для сложныхъ жевательныхъ движеній, ибо требовали большой затраты мышечной силы, и были замѣнены короткими, требующими меньшихъ усилій при жеваніи. Укороченіе челюстей повело къ уменьшенію числа зубовъ. Но изъ млекопитающихъ, снова перешедшихъ къ водному образу жизни, дельфины и имъ родственныя формы между китообразными снова приобрѣли и длинныя челюсти, и простые однородные коническіе, но многочисленныя зубы (рис. 167, А), т.-е. жевательная функція у нихъ снова замѣнилась хватательной (Шлоссеръ, 1887). Конечно, всѣ эти разсужденія вѣрны лишь въ самыхъ общихъ чертахъ и непримѣнимы ко многимъ частнымъ случаямъ. Рентилія,

сохранивъ непостоянную температуру тѣла, сохранили и хватательные зубы, хотя являются формами наземными, а птицы, въ видахъ необходимаго для полета уменьшенія тяжести головы, утѣряли зубы, хотя и имѣютъ постоянную температуру тѣла. Самое осложненіе простаго коническаго зуба до степени многобугорчатаго кореннаго (рис. 387) произошло, по однимъ (Osborn, Leche), вслѣдствіе простой дифференцировки перваго, а по другимъ, вслѣдствіе сліянія нѣсколькихъ коническихъ зубовъ въ одинъ (Röse, Kükenthal) и, наконецъ, третьи допускаютъ одновременное существованіе обѣихъ этихъ процессовъ (Adloff).

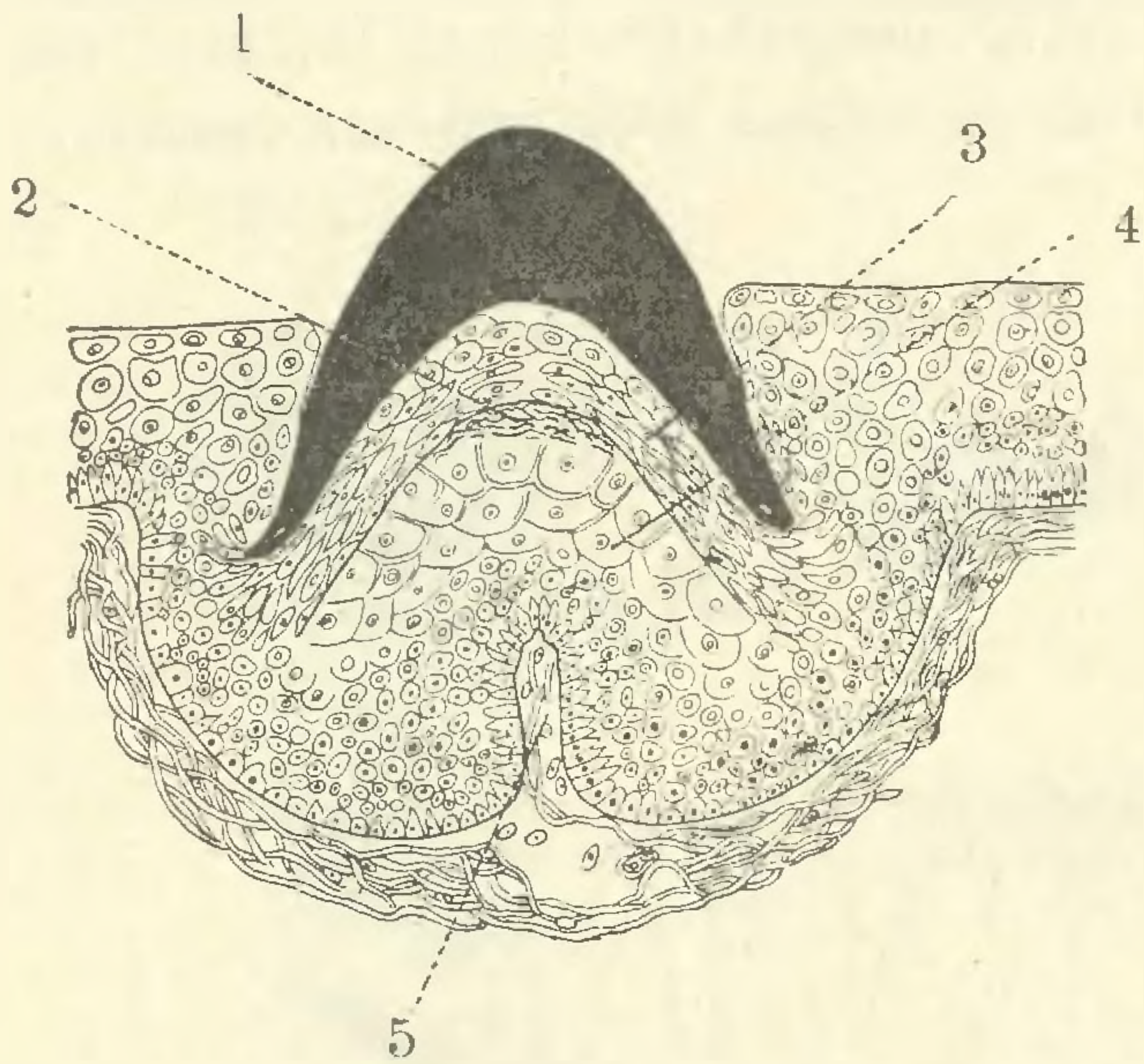


Рис. 371. Зубъ морской миноги (*Petromyzon marginus*) въ разрѣзѣ. 1—роговой зубъ; 2—его замѣститель; 3—эпидермическій слой сосочка 1-го зуба; 4—такой же слой 2-го зуба; 5—сосочекъ *corium*. По Warren.

Формы съ однородными зубами представляютъ намъ явленіе, которое именуется *homodontismus*, а съ разнородными — *heterodontismus*.

Съ сравнительно-анатомической точки зрѣнія сложные зубы млекопитающихъ, благодаря присутствію ископаемыхъ переходныхъ формъ, могутъ быть выведены изъ простаго коническаго зуба. Затѣмъ и исторія развитія не даетъ прямыхъ указаній на сліяніе нѣсколькихъ коническихъ зубовъ для образованія сложнаго кореннаго, но зато имѣется рядъ наблюденій, доказывающихъ возможность сліянія эмалевыхъ органовъ, принадлежащихъ различнымъ поколѣніямъ, для образованія одного зуба. Однако, насколько этотъ фактъ говоритъ въ пользу теоріи срастанія кореннаго зуба изъ нѣсколькихъ простыхъ—не совсѣмъ выяснено. Сказанное нисколько не противорѣчитъ дѣйствительно существующимъ фактамъ срастанія вмѣстѣ нѣсколькихъ зубовъ у нѣкоторыхъ рыбъ (стр. 373 и 374).

Что касается до **беззубыхъ формъ**, то лишь по отношенію къ **круглоротымъ** можетъ возникнуть вопросъ, представляетъ-ли беззубость явленіе первичное или вторичное, т.-е. не приобрѣли они еще настоящихъ зубовъ или утѣряли, но по отношенію къ прочимъ беззубымъ формамъ не можетъ быть сомнѣнія, что онѣ утѣряли зубы. Доказывается это тѣмъ, что у беззубыхъ формъ то, какъ у утконоса, имѣются зубы въ молодости, потомъ выпадающіе (рис. 382), то, какъ у беззубыхъ китовъ (*Mystacoceti*), имѣются зубы въ теченіи утробной жизни, потомъ исчезающіе (рис. 385), то наконецъ, какъ у нѣкоторыхъ птицъ (рис. 378) и *Manis* между неполнозубыми, залагается лишь провизорная зубная пластинка. Доказывается это положеніе также и тѣмъ, что формы, ближайшія и родственныя беззубымъ, обыкновенно имѣютъ зубы. Это явленіе наиболѣе рѣзко бросается въ глаза при сравненіи нынѣ живущихъ и ископаемыхъ птицъ. Нынѣ живущія птицы утѣряли зубы, но ихъ ископаемые

предки, какъ *Archaeopteryx* (рис. 93), птицы мѣловой системы и даже эоценовые, имѣли зубы.

У круглоротыхъ рыбъ нѣтъ костныхъ зубовъ, но имѣются роговые зубы съ мезодермическимъ сосочкомъ внутри и эпидермическимъ слоемъ подъ роговымъ чехломъ (рис. 371). Сравненіе ихъ съ плакоидными чешуями, дѣлаемое нѣкоторыми, остается сомнительнымъ, но замѣщаются они вертикально подъ ними сидящими замѣстителями. Ротовая полость спереди образуетъ у круглоротыхъ широко отверстие присоскообразное преддверіе, или воронку (рис. 62). У *Petromyzontidae* такіе зубы сидятъ какъ въ ротовой воронкѣ, такъ и на краяхъ лежащаго въ слѣдующемъ отдѣлѣ ротовой полости языка.

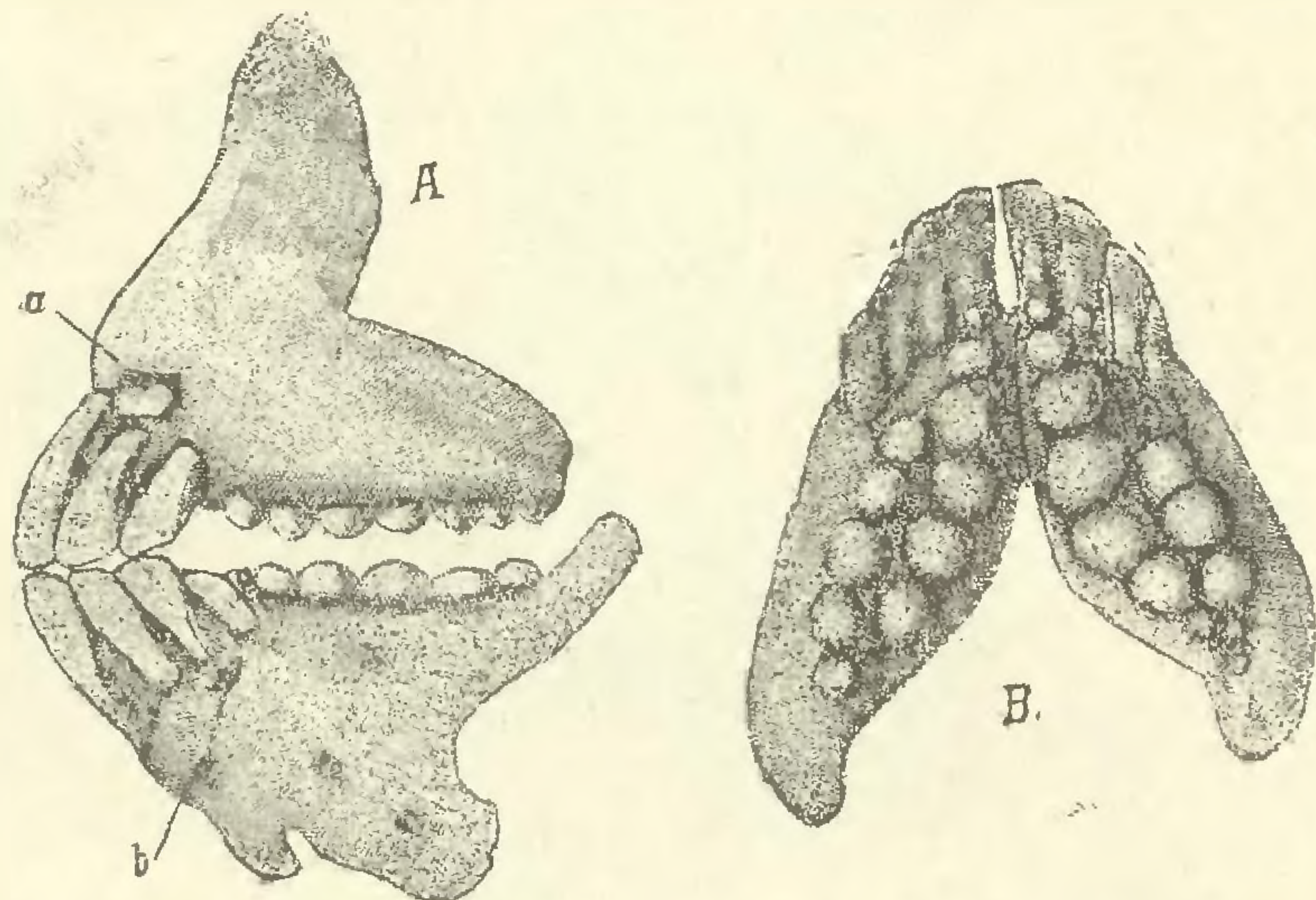


Рис. 372. Челюсти *Sprague*: *A*—*praemaxillare* и *dentale* съ лѣвой стороны; *B*—*praemaxillaria* снизу. *a*—зубъ, прободающій кость; *b*—мѣсто, гдѣ готовится новое прободеніе. По Гегенбауру.

У *Muxinidae*—имѣется одинъ зубъ на верхней части ротовой воронки и два ряда зубовъ на языкѣ (стр. 391).

Между селакіями у акулъ и скатовъ зубы, какъ мы видѣли, сидятъ на челюстныхъ хрящахъ (*palato-quadratum* и *mandibulare*) и каждый обладаетъ безграничнымъ рядомъ замѣстителей (рис. 366). Форма зубовъ различна: отъ ланцетовидныхъ до напоминающихъ торцовую мостовую имѣются всѣ переходы. Нерѣдко зубы мелко зазубрены по краямъ. Встрѣчаются зубы съ нѣсколькими зубцами на вершинѣ (*Heptanchus*, *Chlamidoselache*). Число зубовъ у *Holocephali* весьма небольшое. У химеръ въ верхней челюсти по два, а въ нижней по одному съ каждой стороны. Уменьшеніе числа, однако, произошло не путемъ сліянія отдѣльныхъ зубовъ вмѣстѣ, какъ можно было-бы думать, ибо въ исторіи развитія зубовъ химеры (*Schauinsland*, 1902) не находимъ слѣдовъ сліянія. Слѣны зубовъ у *Holocephali* не происходитъ.

Зубы ганойдныхъ и костистыхъ рыбъ могутъ сидѣть на многихъ костяхъ: на *praemaxillare*, *maxillare*, *vomer*, *palatinum*, *pterygoideum*, *parasphenoidium* въ верхней части ротовой полости, и на *dentale* въ нижней.

У нѣкоторыхъ костистыхъ имѣются зубы на краяхъ языка, т.-е. на *basihyale*. Точно также зубы могутъ сидѣть на верхнеглоточныхъ и нижнеглоточныхъ костяхъ (*ossa pharyngea*) и даже на жаберныхъ дужкахъ. У нѣкоторыхъ костистыхъ, какъ вьюновыя (*Cobitidae*) и карповыя (*Cyprinidae*), нѣтъ зубовъ въ ротовой полости, но зато у нихъ могутъ быть хорошо развитые глоточные зубы (рис. 143), а у осетровыхъ между ганоидами зубы во рту имѣются лишь въ эмбриональномъ состояннн (рис. 373). Эмалевый слой часто бываетъ редуцированъ.

Зубы ганонидныхъ и костистыхъ рыбъ могутъ сидѣть внѣдренными въ слизистую оболочку безъ всякаго прикрѣпленія къ костямъ или могутъ быть при-

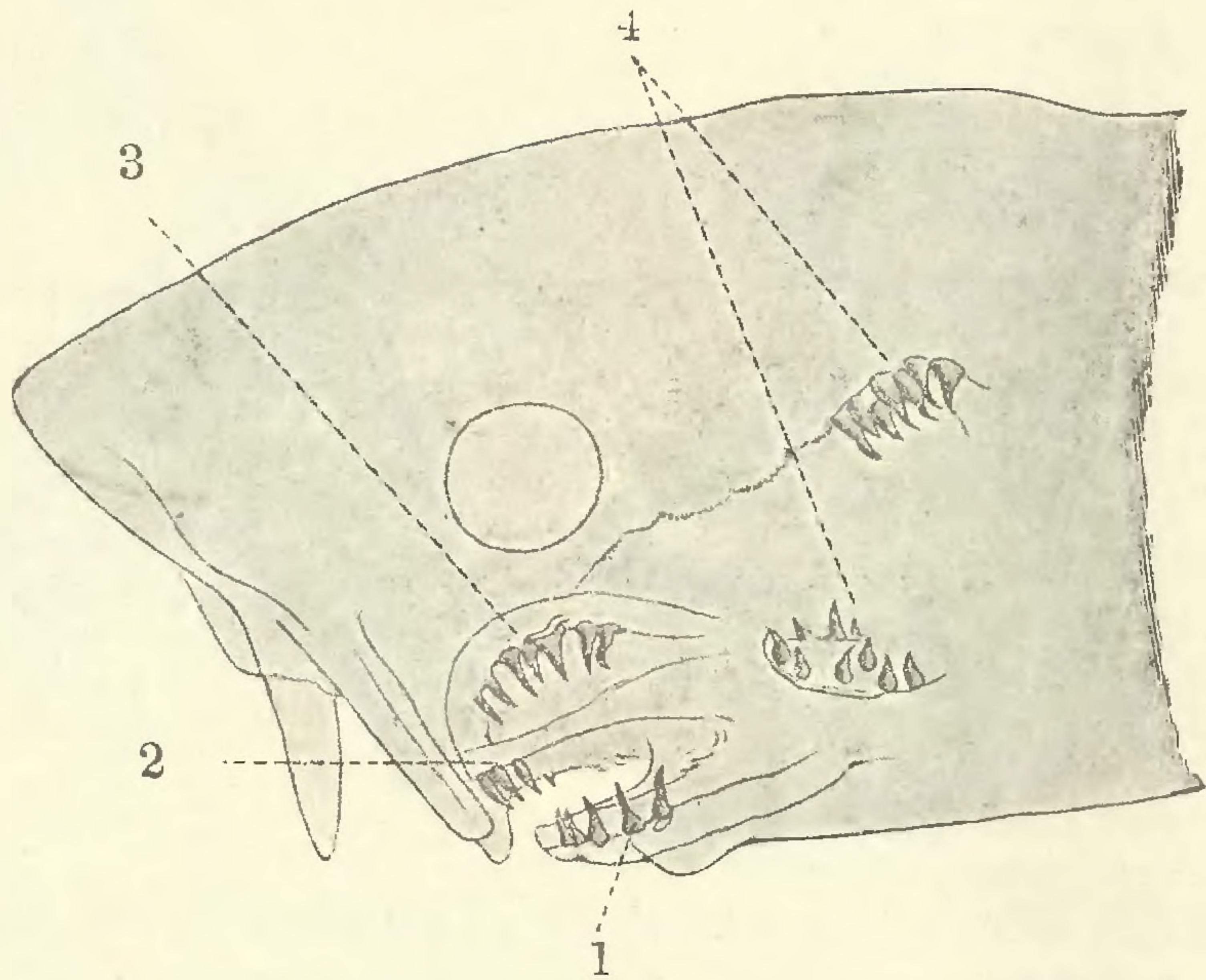


Рис. 373. Голова малька стерляди (*Acipenser ruthenus*). 1—нижне-челюстные; 2—верхне-челюстные; 3—небные; 4—глоточные зубы. По Павлову.

крѣплены къ костямъ подвижно посредствомъ связокъ, а еще чаще они прирастаютъ къ костямъ. У немногихъ формъ (*Sparus*, *Anarrichas* и др.) имѣются спереди зубы, иногда похожіе на рѣзцы млекопитающихъ и снабженные корнями, внѣдренными въ челюстныя кости (рис. 372). При смѣнѣ такого зуба замѣститель образуется хотя и внутри костнаго вещества, но не подъ спадающимъ зубомъ, а по сосѣдству съ нимъ, какъ это имѣетъ мѣсто у многихъ ганонидовъ и костистыхъ рыбъ вообще. Форма зубовъ рыбъ стоитъ въ тѣсной связи съ ихъ функціей. Такъ какъ функція ротовыхъ зубовъ преимущественно хватательная, то они являются, по большей части, конической или близкой къ ней формы. Зубы, сидящіе на ганонидной и жаберной дугахъ, часто служатъ для размельченія пищи и могутъ имѣть форму цилиндрическую, а иногда плоскобугорчатую или саблевидную. Если сидящіе на жаберныхъ дугахъ зубы часты и мелки (щетинобразная форма) и сидятъ косо, такъ что прикрываютъ собой промежутки между двумя сосѣдними дугами, то они играютъ роль фильтровальнаго аппарата, не допускающаго пищевымъ частицамъ проходить въ жа-

бервыя щели вмѣстѣ съ водой. Наконецъ, нѣкоторымъ рыбамъ (*Scarus* и ему родственныя формы) свойственъ, повидимому, процессъ сліянія зубовъ, причемъ однако сливаются только цементныя части какъ челюстныхъ, такъ и глоточныхъ зубовъ, а дентинъ и эмаль каждого зуба остаются обособленными. У этихъ формъ замѣстители образуются тоже внутри костнаго вещества. Точно

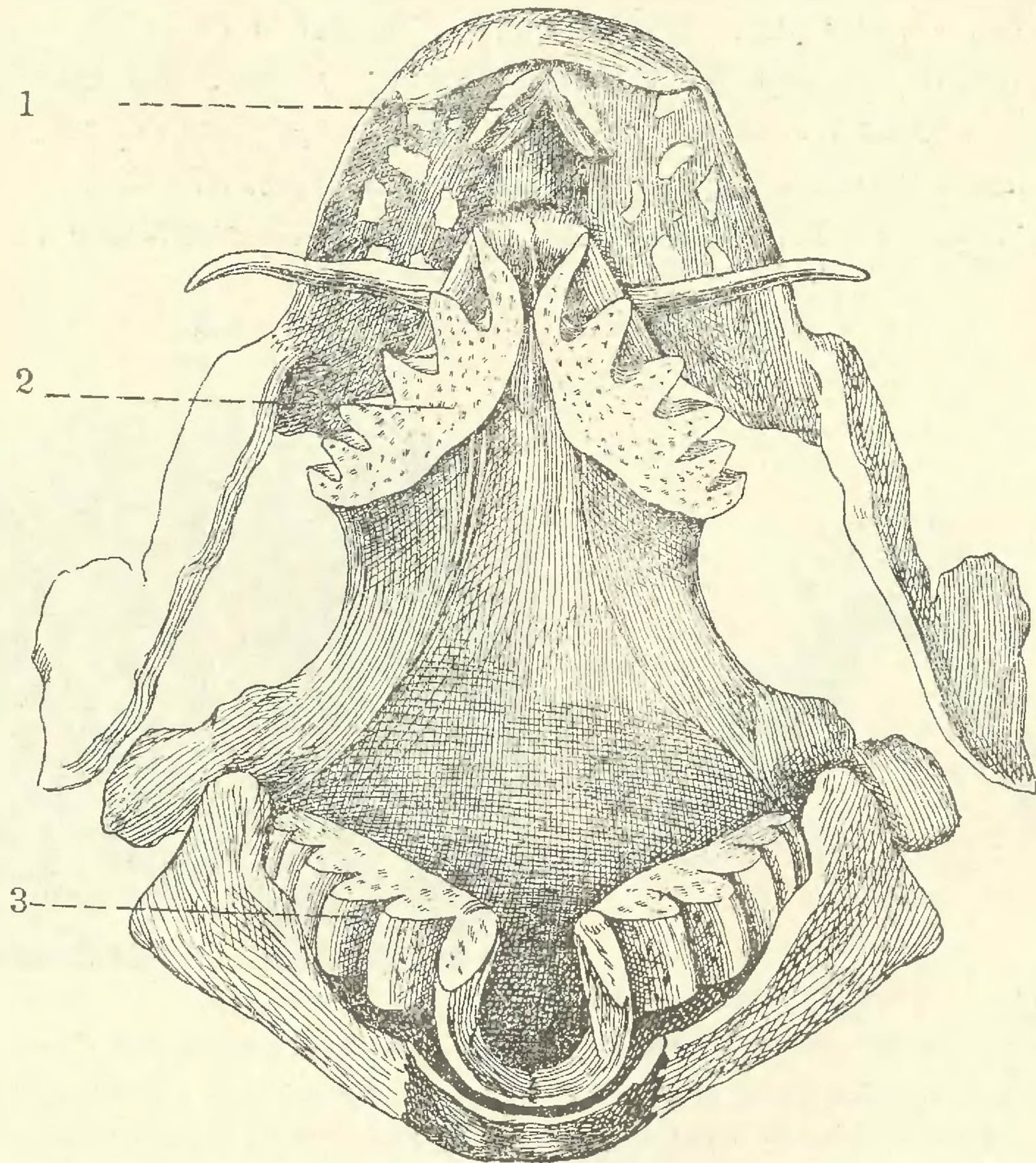


Рис. 374. Раскрытый череп *Ceratodus forsteri*. 1—сошниковые зубы; 2—печные зубы; 3—нижне-челюстные зубы. По Рёзе.

также костныя пластинки, покрывающія челюсти скалозубовыхъ (*Gymnodontes*), вѣроятно, образовались черезъ сліяніе зубныхъ зачатковъ. Въ большинствѣ случаевъ зубы ганонидовъ и костистыхъ рыбъ замѣщаются зубами, развивающимися по сосѣдству съ прежнимъ зубомъ, безъ характернаго расположенія замѣстителей рядами, какъ это мы видѣли у селахій. Выѣдреніе же зачатковъ замѣстителей въ кость можетъ быть объяснено сильнымъ разрастаніемъ костнаго вещества, облекающаго собой означенныя зачатки. Однако у нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ наблюдаются позади функционирующаго зуба одинъ или нѣсколько замѣстителей въ общей эпителиальной складкѣ или даже наблюдается зубная пластинка, въ которой сидятъ зубы одного и того-же поколѣнія. Такъ у *Balistes* закладка и смѣна зубовъ весьма сходна съ тѣми, что мы видѣли у селахій (Ghigi, 1905).

Зубы двудышащихъ рыбъ, въ особенности *Ceratodus*, представляютъ явные слѣды слиянія и закладываются въ видѣ отдѣльныхъ коническихъ зубовъ (Semon, 1898). Самое происхождение костей, несущихъ зубы, а именно: сошника, слитыхъ съ крыловидными небныхъ костей и образующихся на нижней челюсти *splenia*, стоитъ въ зависимости отъ срастанія основныхъ частей зубовъ. Точно также образуются и существующія у одного *Ceratodus dentalia*, которыя, однако, у взрослой формы зубовъ не несутъ, ибо первоначальные зачатки ихъ исчезаютъ. Такимъ образомъ, во рту образуется съ каждой стороны одна пластинка небная и другая—нижнечелюстная (рис. 374 и 375, А), несущія зубы, а равно имѣется пара зубовъ на сошникѣ. Эмалевый слой не развитъ.

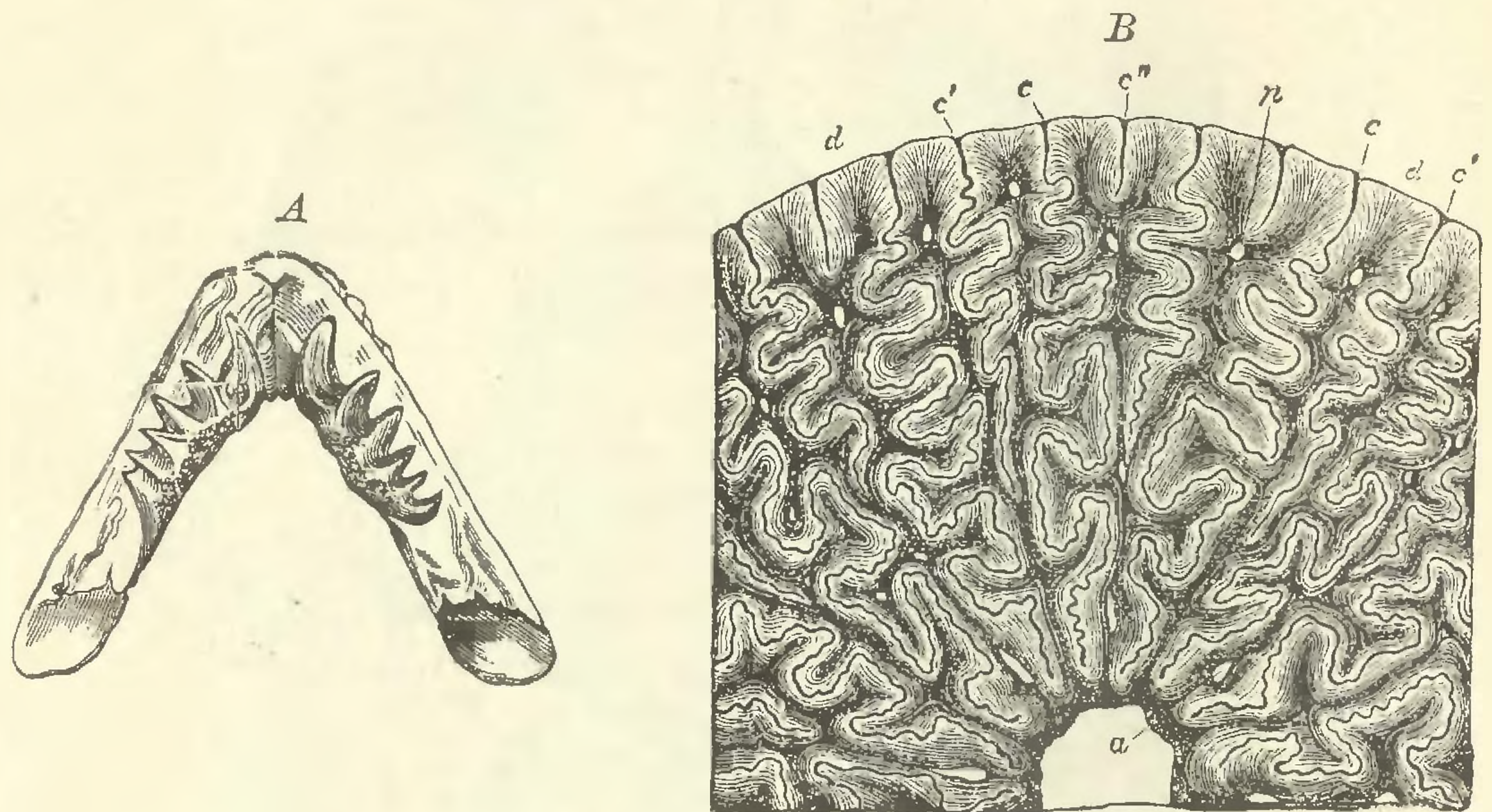


Рис. 375. А—нижняя челюсть *Ceratodus* съ зубными пластинками, изъ Клауса. В—часть поперечнаго разрѣза (шлифа) зуба *Labyrinthodon* по Оуэну. *d*—дентинъ; *c*, *c'* и *c''*—цементъ; *a*—полость зуба, въ которой находилась зубная мякоть; *p*—канальцы, являющіеся продолженіемъ этой полости.

Слѣны зубовъ, повидимому, не происходитъ, но во время спячки въ сухое время года у *Protopterus* образуется роговой покровъ, предохраняющій зубы отъ чрезмѣрнаго высыханія. У *Ceratodus*, который въ спячку не впадаетъ, такого покрова не образуется.

Обратимся къ зубамъ амфибій. Подобно таковымъ рыбъ, они являются конической формы, хотя обыкновенно двузубчаты на концѣ (у лягушекъ однозубчаты) и точно такъ-же, какъ у рыбъ, могутъ сидѣть не только на челюстныхъ костяхъ (*praemaxillare*, *maxillare* и *dentale*, а иногда на *splenia*, какъ у *Proteus*), но также и на сошникѣ, небныхъ, а иногда и на *parasphenoidium* (у нѣкоторыхъ *Salamandrina*). У *Ancistrus* обыкновенно въ нижней челюсти нѣтъ зубовъ. У нѣкоторыхъ имѣется зубная пластинка, а слѣдов. происходитъ безграничная слѣна зубовъ. Такая зубная пластинка залегаетъ и у зародыша жабы (*Bufo*), лишенныхъ зубовъ. У ископаемыхъ *Ste-*

gосерhала дентинъ образуетъ радіально расположенныя складки, которыя у нѣкоторыхъ формъ образуютъ вторичныя складки, почему эти формы и получили названіе лабиринтодентовъ (рис. 375, B). Такое строеніе зуба обуславливается тѣмъ, что отъ заполненной при жизни животного зубной мякотью полости идутъ радіально расположенныя извитые каналы, а отъ нихъ вторичныя каналы, образующіе сколо первичнаго систему каналовъ, иногда анастомозирующихъ съ сосѣдными системами. Системы каналовъ разграничены прослойками вещества, тоже содержащаго лакуны и считаемаго нѣкоторыми за цементъ. Подобныя же складчатые зубы свойственны *Lepidosteus* между рыбами, ящерицѣ *Varanus* и нѣкоторымъ ископаемымъ между рептиліями (стр. 376). Нѣкоторыя амфибіи, какъ *Pipa* и жабы (*Bufo*idae), вовсе не имѣютъ зубовъ. У *Siren* нѣтъ зубовъ въ челюстныхъ костяхъ, одѣтыхъ роговымъ чехломъ, напоминаю-

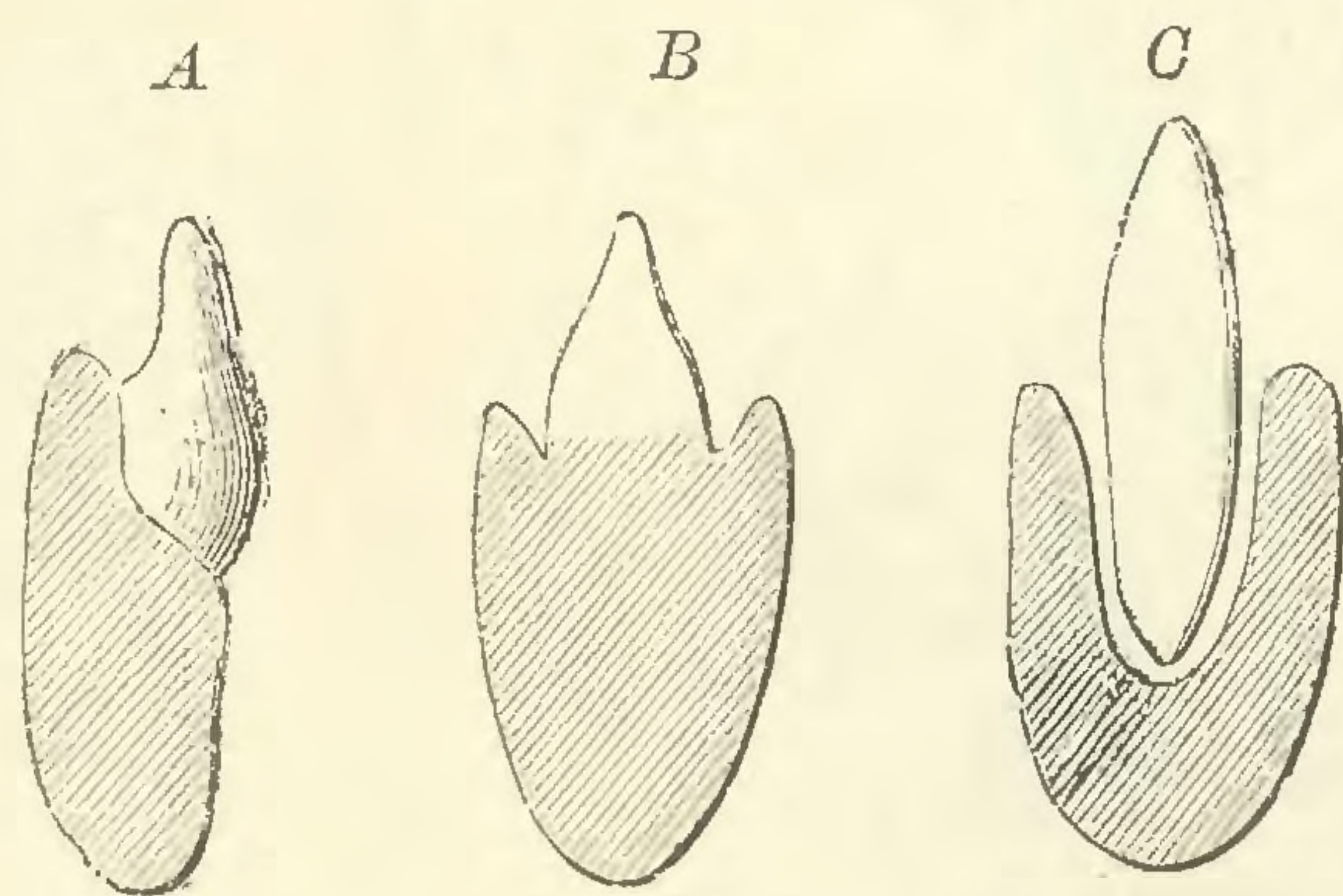


Рис. 376. Отношеніе зубовъ къ челюстнымъ костямъ (въ поперечномъ разрѣзѣ) у плевродонтныхъ (A), акродонтныхъ (B) и текодонтныхъ (C) рептилій. Схема изъ Видерсгейма.

щимъ роговыя образованія головастика безхвостыхъ амфибіи. У этихъ послѣднихъ имѣются какъ роговые зубы, такъ и роговой покровъ на челюстяхъ тоже съ зубчатымъ свободнымъ краемъ. Эти роговые зубы напоминаютъ отчасти таковыя круглоротыхъ и сидятъ на внутренней поверхности губъ впереди одѣтыхъ роговымъ чехломъ челюстей (рис. 68).

Зубы рептилій тоже могутъ сидѣть не только на челюстныхъ костяхъ, но также на небныхъ и крыловидныхъ (многія ящерицы, змѣи; рис. 158), а у нѣкоторыхъ экземпляровъ *Natteria* въ молодости имѣется по одному зубу въ каждомъ сошникѣ. На сошникахъ имѣлись зубы и у нѣкоторыхъ ископаемыхъ рептилій. Обыкновенно сидятъ зубы на *praemaxillare*, *maxillare* и *dentale*. Зубы могутъ прирастать своей боковой поверхностью къ внутренней поверхности челюстныхъ костей (*pleurodontismus*), или прирастать своимъ основаніемъ (*acrodontismus*), или же наконецъ сидѣть въ ячеяхъ или альвеолахъ (*thecodontismus*), какъ это наблюдается у крокодиловъ и многихъ ископаемыхъ (*Thegomorpha*, многія *Dinosauria* и др.) (рис. 376).

По формѣ зубы могутъ быть сведены къ коническимъ и рѣдко бываютъ двузубчаты на вершинѣ (*Lacerta*) или съ зазубренными краями (*Dinosauria*). У ихтиозавровъ и игуанодонтовъ (изъ *Dinosauria*) имѣлись продольно-

складчатые зубы (ср. *Stegocerhala*; стр. 375), къ каковымъ приближаются и зубы самой крупной изъ нынѣ живущихъ ящерицъ *Vaгanus*. Замѣчательную особенность представляли зубы нѣкоторыхъ *Theromorpha*: передніе, иногда весьма удлинненные, могутъ быть приравнены рѣзцамъ, за которыми слѣдуетъ въ верхней и нижней челюсти по одному мощному зубу, или клыку, а за нимъ слѣдуютъ зубы, которые могутъ быть сравнены по положенію съ коренными млекопитающихъ. У другихъ *Theromorpha* (*Placodontia*) задніе зубы (а равно и небные) имѣли плоскую перетирающую поверхность. Ядовитые зубы

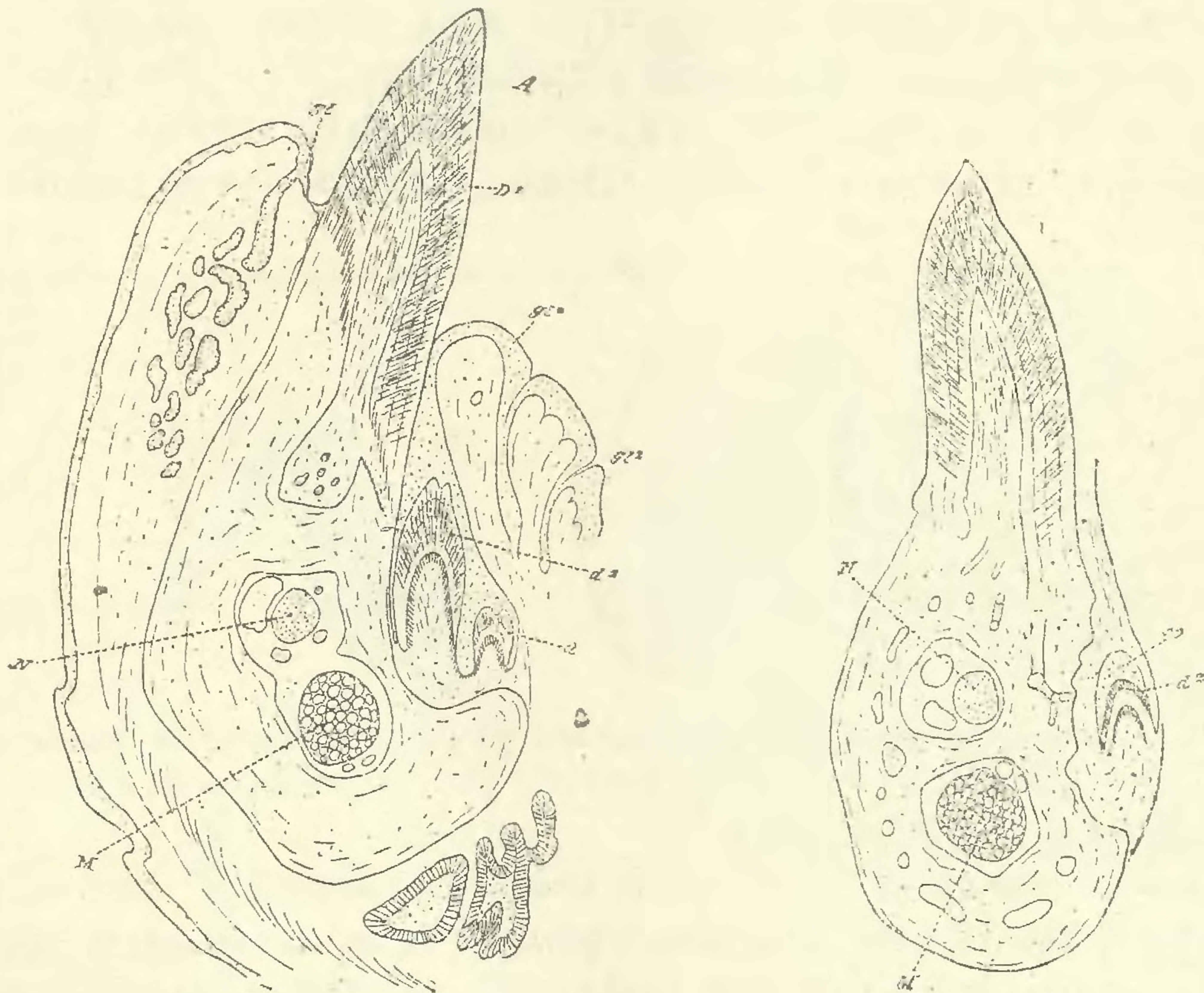


Рис. 377. Поперечные разрѣзы нижней челюсти ящерицъ съ зубами: *A* — геккона *Platydaedactylus*, *B* — *Polychrus*. *D'* — развитой вполне зубъ; *d'* и *d* — его замѣстители; *gl*, *gl'*, *gl''* — железы; *so* — эмалевый органъ; *N* — мандибулярный нервъ; *M* — Меккелевъ хрищъ. Изъ Гегенбаура.

змѣй или имѣютъ желобокъ на выгнутой сторонѣ зуба (бороздчатые зубы), или же сходященіемъ краевъ этого желобка образуется внутренній каналъ (трубчатые зубы), который и принимаетъ въ основаніи зуба протокъ ядоотдѣлительной железы, а на вершинѣ зуба заканчивается отверстіемъ. Ядовитые зубы сидятъ на верхней челюсти, причемъ въ укороченной максиллярной кости могутъ сидѣть только одни трубчатые зубы съ ихъ замѣстителями (у *Solenoglypha*; рис. 158) или же въ максиллярной кости сидитъ рядъ зубовъ, изъ коихъ то передніе (у *Proteroglypha*), то задніе (у *Opisthoglypha*) являются бороздчатыми.

Вообще говоря, основная часть зуба у рептилій удлиняется и, если настоящаго корня у нихъ нѣтъ, то все-же выражена наклонность къ его образованію.

Смѣна зубовъ у рептилій совершается тѣмъ же порядкомъ, какъ у селатхій, т.-е. имѣется зубная пластинка, отъ которой постоянно образуются ко-внутри отъ функционирующаго зуба другъ за другомъ слѣдующіе его замѣстители, т.-е. въ сущности зубы расположены рядами, причемъ наружные члены каждаго ряда являются болѣе старыми, а внутренніе—болѣе молодыми (рис. 377). Позади ядовитаго зуба змѣй имѣется около 10 замѣстителей, и въ лѣтнее время ядовитый зубъ гадюки смѣняется каждыя 6 недѣль. Въ то время какъ функционирующій ядовитый зубъ прирастаетъ къ кости, его замѣстители сидятъ подвижно

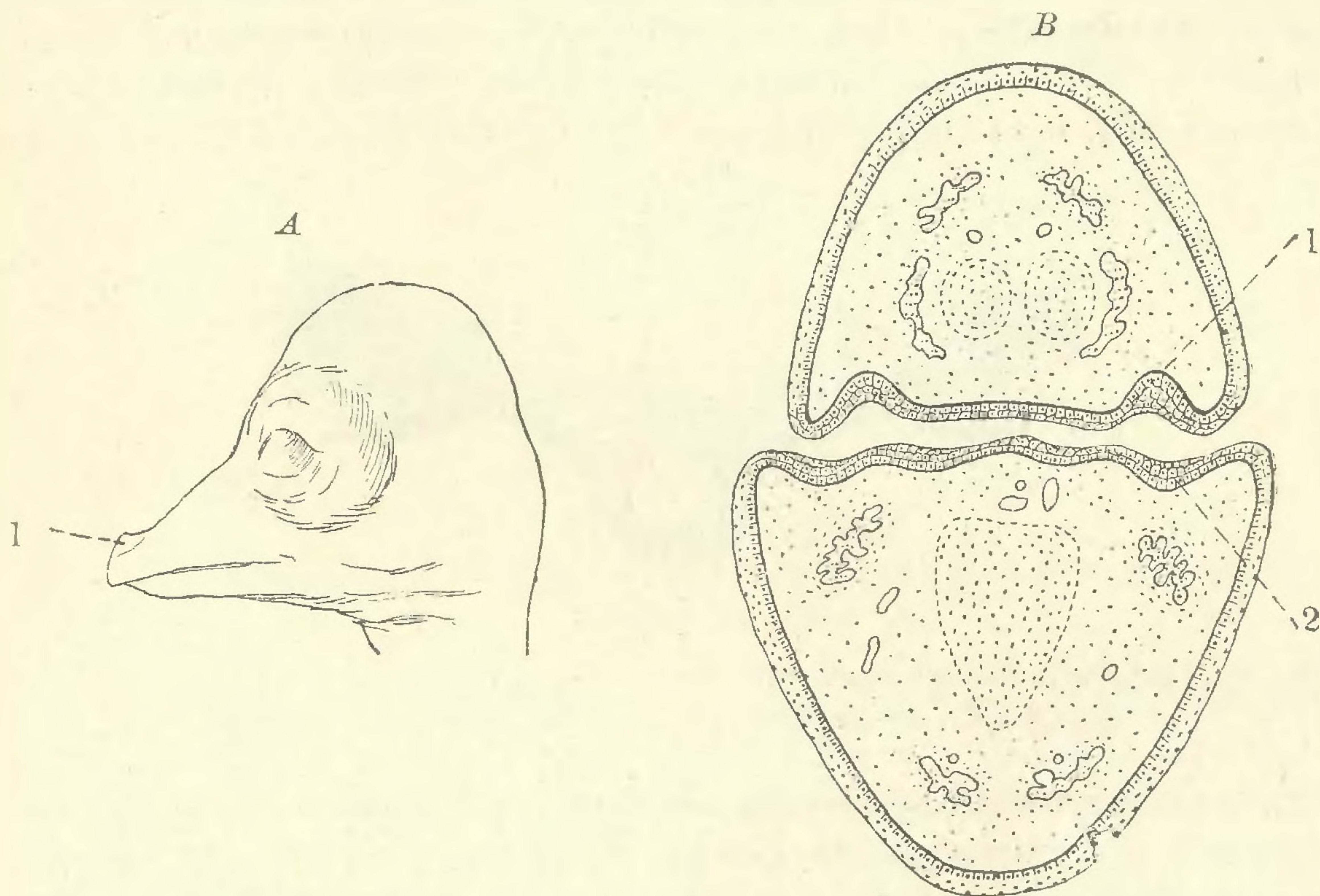


Рис. 378. А—голова птичьяго зародыша (*Syrnium aluco*). 1—айцевой бугорокъ. В—поперечный разрѣзъ клюва крачки (*Sterna wilsoni*). 1—зубная пластинка верхней, 2—нижней челюсти. По Рѣзе.

и прикрыты общей складкой слизистой оболочки. У крокодиловъ, у которыхъ зубы сидятъ въ ячейхъ, замѣститель образуется на днѣ ячеи. У *Hatteria*, а также у *Iguana* и *Crocodylus*, наблюдались провизорныя, потомъ выпадающія поколѣнія зубовъ, которыя можно приравнять молочнымъ зубамъ млекопитающихъ. У нѣкоторыхъ ящериць, изъ числа имѣющихъ зубы, приросшіе вершиной (*acrodontismus*), часть зубовъ вовсе не смѣняется. У черепахъ нѣтъ зубовъ, а челюсти одѣты роговымъ чехломъ, но въ эмбриональномъ состояніи *Trionyx* имѣетъ зубы, а у *Chelone* появляется провизорная зубная пластинка.

У птицъ ископаемыхъ имѣлись зубы. Такъ *Archaeopteryx* (рис. 93) имѣлъ по ряду зубовъ въ верхней и нижней челюстяхъ. У мѣловой *Hesperognis* зубы сидѣли въ желобкѣ на челюстныхъ костяхъ, какъ это наблюдается и у нѣкоторыхъ ближайшихъ къ птицамъ *Dinosauria*, а у мѣловой

же *Ichthyornis* зубы сидѣли въ ячеяхъ. Имѣли зубовидные выросты на краяхъ челюстныхъ костей и нѣкоторыя эоценовыя птицы (*Gastornis*, *Odontopteryx*). У зародышей нынѣ живущихъ птицъ иногда наблюдается появленіе провизорной зубной пластинки (Röse и Carlson, 1896; рис. 378, В). Сосочки на клювѣ молодыхъ попугаевъ, описанные за зубы еще Э. Ж. Сентъ-Илеромъ и потомъ Бланшаромъ, не имѣютъ такового значенія и представляютъ собой складки, образующіяся вслѣдствіе условій роста клюва.

У зародышей змѣй и ящерицъ на *praemaxillaria* появляется такъ называемый **яйцевой зубъ** (Eizahn), по происхожденію представляющій парное образование (рис. 379). Парная закладка яйцевого зуба, имѣющаго дентинъ, какъ и настоящіе зубы, наблюдались у гекконовъ и гадюки (*Pelias berus*), при чемъ у

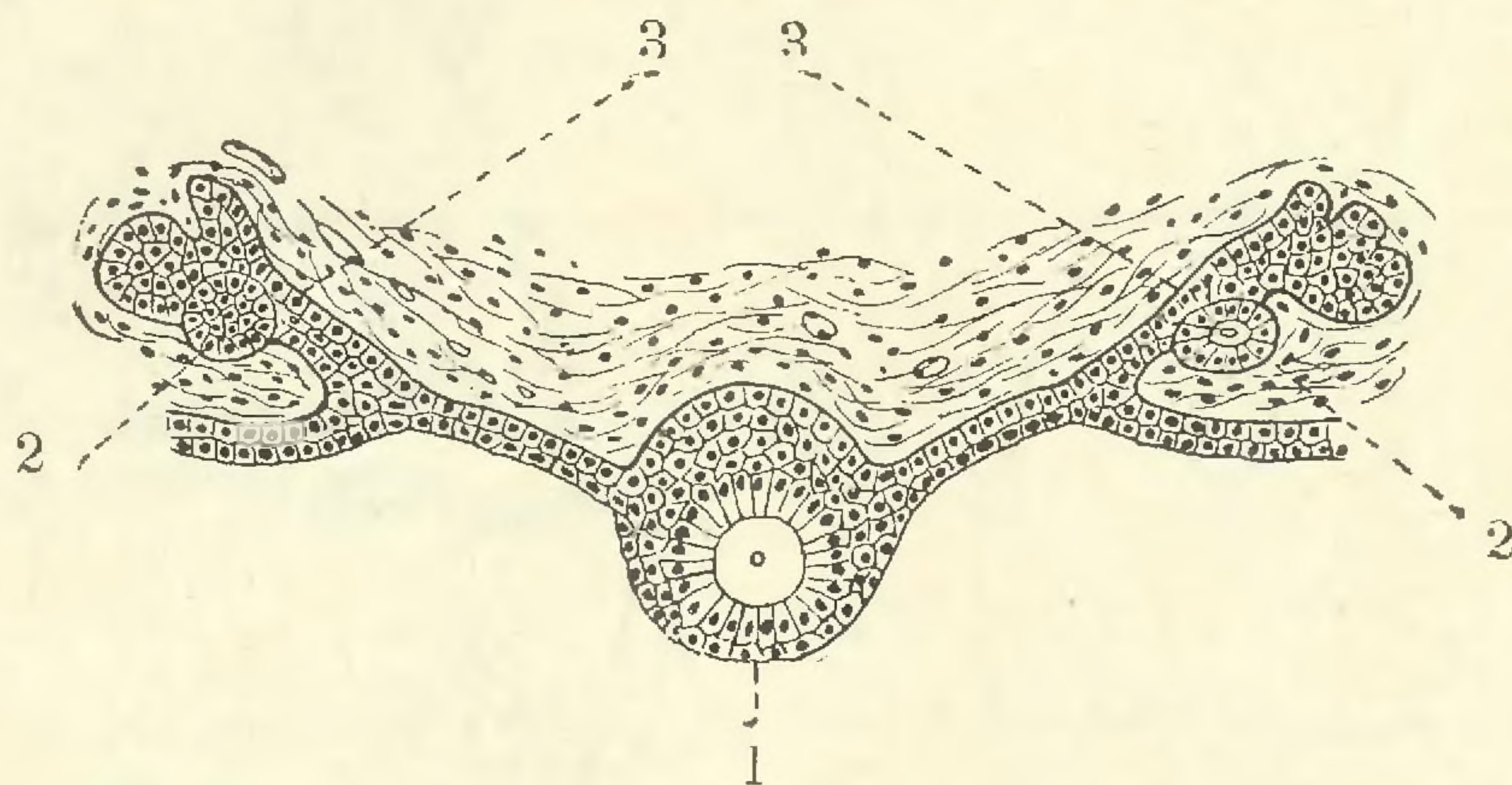


Рис. 379. Поперечный разрѣзъ верхней челюсти гадюки (*Vipera s. Pelias berus*); 1—яйцевой зубъ; 2—зачатки зубовъ; 3—зубная пластинка. По Рёзе.

гадюки развивается только одинъ лѣвый зачатокъ, помѣщающійся потомъ на срединной линіи, а у гекконовъ—оба зачатка сливаются и образуютъ непарный зубъ. (Sluiter, 1893; Röse, 1894). У *Hatteria*, крокодиловъ (рис. 380), черепахъ, птицъ (рис. 378, А) вмѣсто этого зуба имѣется на верхней челюсти яйцевой бугорокъ (Eischwiele), т.-е. непарное эпителиальное ороговѣвающее утолщеніе, морфологически не соответствующее, конечно, яйцевому зубу, но точно также служащее для пробиванія яйцевой скорлупы ¹⁾ и точно также являющееся провизорнымъ, а у крокодиловъ даже и залагающееся сначала въ видѣ пары бугорковъ (Sluiter, 1893).

Зубы млекопитающихъ сидятъ въ ячеяхъ и дифференцированы на долото-видные рѣзцы, коническіе клыки и бугорчатые передніе и задніе коренные. Исходной формой для бугорчатаго коренного надо принять трехзубчатый зубъ мезозойскихъ (вѣроятно, сумчатыхъ) млекопитающихъ, въ свою очередь развившійся изъ мелко-зубчатыхъ зубовъ коническаго типа, наблюдаемыхъ также у мезозойскихъ млекопитающихъ, вслѣдствіе преобладанія и упроченія трехъ зубцовъ (Cope, 1887—8; Osborn, 1888). Къ трехзубчатому типу приближаются ложно-коренные зубы многихъ современныхъ млекопитающихъ, но чаще этотъ

¹⁾ Хотя главную роль при разрываніи скорлупы у черепахъ играетъ правая передняя лапа (Hochstetter, 1907).

типъ является въ осложненной формѣ, вслѣдствіе появленія еще двухъ зубцовъ (съ наружной стороны въ нижней челюсти и съ внутренней — въ верхней) и оказывается такимъ образомъ пятизубчатымъ. Зубцы трехзубчатого зуба расположены въ одной плоскости, но у послѣдующихъ формъ зубы перешли къ трехбугорчатому типу, при коемъ бугорки расположены уже по угламъ трехугольной коронки, при чемъ въ верхней челюсти средній и наибольшій бугорокъ сидитъ на внутренней, а въ нижней—на наружной сторонѣ зуба (рис. 381). Къ трехбугорчатому типу приближаются изъ числа нынѣ живущихъ формъ зубы *Chrysochloris* и *Centetes*, а равно другихъ

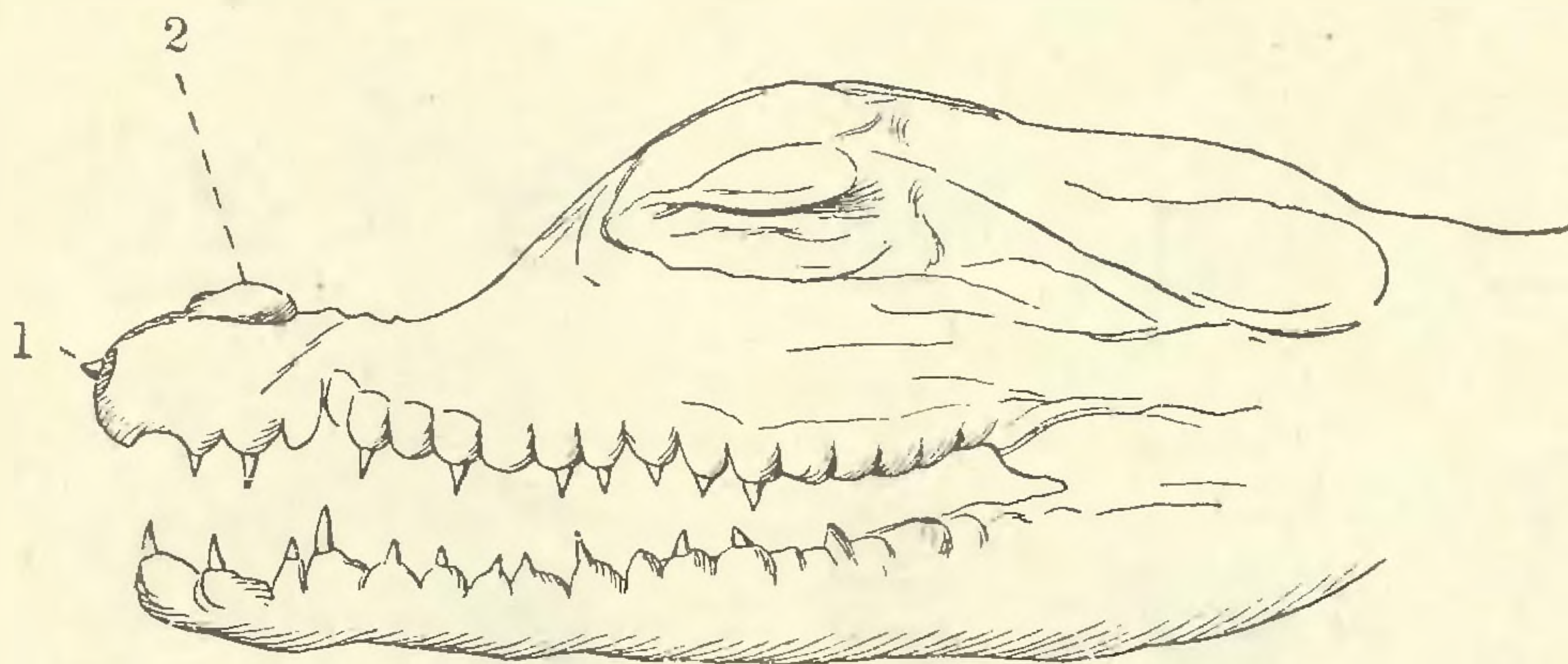


Рис. 380. Голова зародыша крокодила (*Crocodylus bitorcatus*). 1—яйцевой зубъ; 2—ноздри. По Рёзе.

насекомоядныхъ, *Didelphys* изъ сумчатыхъ и *Lemuridae* изъ полуобезьянъ. Вслѣдствіе появленія новыхъ бугорковъ, сопровождавшагося въ то же время, можетъ быть, редуціей нѣкоторыхъ первичныхъ бугорковъ, образовались разнообразныя бугорчатые зубы другихъ млекопитающихъ. Такимъ образомъ различаютъ у млекопитающихъ зубы коническіе (*haplodont typus*), зазубренные (*protodont typus*), трехзубчатые (*tricodont typus*), трехбугорчатые (*tritubercular typus*) и съ большимъ числомъ бугорковъ: четырехбугорчатые (*quadritubercular*), пятибугорчатые (*quinetubercular*), шестибугорчатые (*sextubercular*) и наконецъ многобугорчатые (*multitubercular typus*). Въ большинствѣ случаевъ зубы млекопитающихъ снабжены снизу корнемъ, на вершинѣ коего имѣется отверстие, ведущее въ зубную полость, иногда замѣняющееся нѣсколькими мелкими (стр. 364), но встрѣчаются зубы, широко открытые снизу и постоянно растущіе по мѣрѣ стиранія на вершинѣ. Кругомъ такихъ зубовъ сохраняется въ видѣ кольца эмалевый органъ, обыкновенно разрушающійся при прорѣзываніи зуба. Уже у мезозойскаго (относимаго нѣкоторыми къ сумчатымъ) *Dromatherium* корень коренныхъ зубовъ имѣетъ выемку, а у большинства млекопитающихъ онъ разбивается на два или большее число корней. Большинство млекопитающихъ имѣетъ два поколѣнія зубовъ: молочное, или лактеальное, и definitivoное, причемъ зубы второго поколѣнія образуются на днѣ ячей конутри отъ перваго. Настоящіе коренные (*molars*) обыкновенно не имѣютъ молочныхъ предшественниковъ. Однако, изученіе развитія зубной системы, осо-

бенно у пасѣкомоядныхъ (Leche, 1892, 1896), показало, что число поколѣній зубовъ у млекопитающихъ больше двухъ. Такъ, у сумчатыхъ, а равно и нѣкоторыхъ плацентарныхъ млекопитающихъ найдены зачатки поколѣнія, сидящаго кнаружи, т.-е. въ сторону губъ, отъ молочнаго и названнаго предмолочнымъ или прелактеальнымъ. У сумчатыхъ зачатки этого поколѣнія развиваютъ даже цементное окостенѣнiе, но никогда не достигаютъ полнаго развитiя. Ко-внутри отъ дефинитивнаго поколѣнія, т.-е. въ сторону языка, у плацентарныхъ млекопитающихъ найдены зачатки еще одного поколѣнія — постдефинитивнаго, тоже обыкновенно не получающiе развитiя.

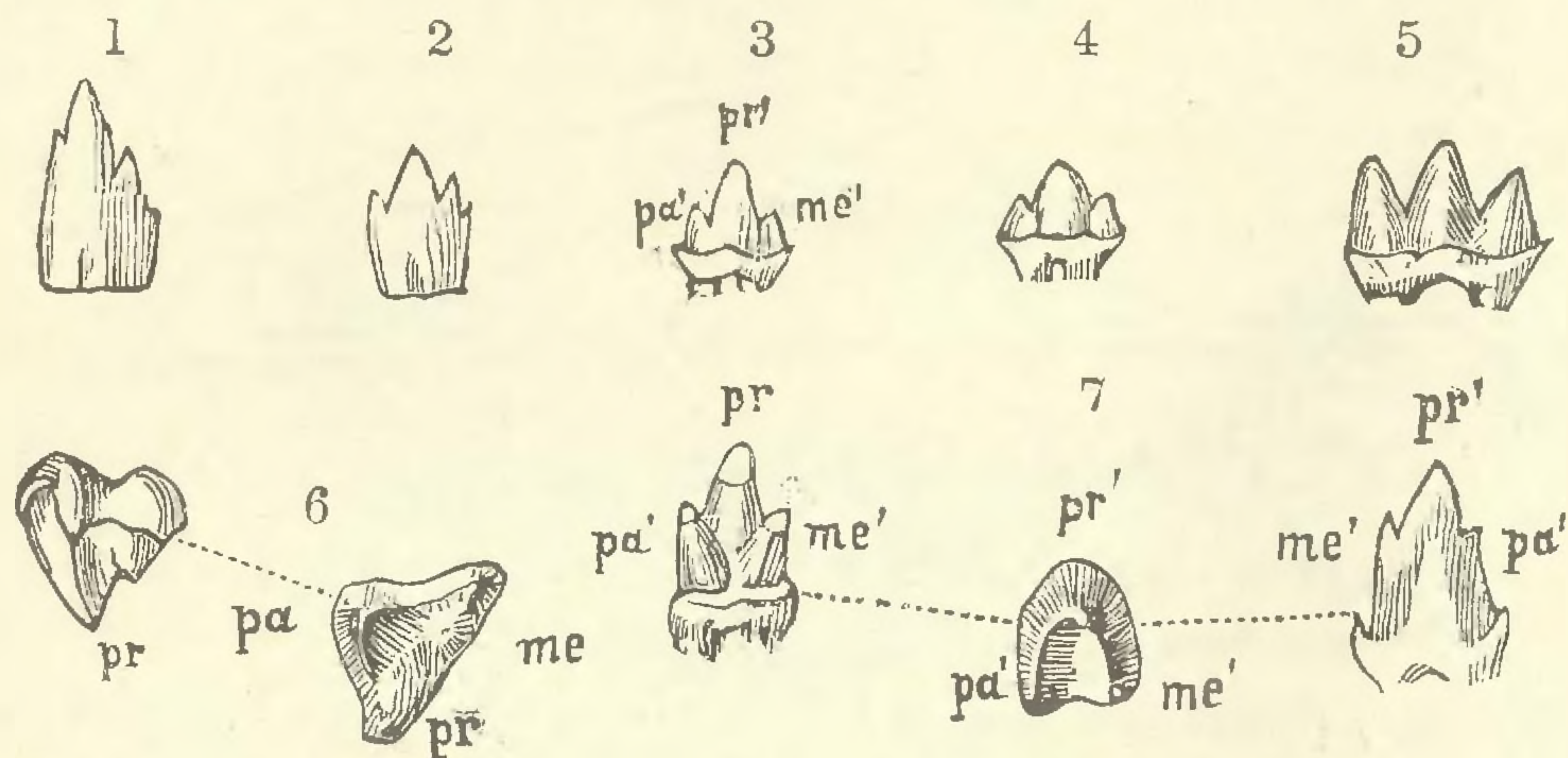


Рис. 381. 1—5—трехзубчатый типъ коренныхъ зубовъ мезозойскихъ млекопитающихъ: 1—*Dromatherium*; 2—*Micronodon*; 3—*Amphilestes*; 4—*Phascolotherium*; 5—*Triconodon*; 6—7—трехбугорчатый типъ; 6—верхний коренной зубъ *Peralestes*; 7—нижний *Spalacotherium* (изнутри, сверху и снаружи); отдѣльные бугорки: *pr*—*protoconus*; *pa*—*paraconus*; *me*—*metaconus*; *hy*—*hyroconus*; *pr'*—*protoconid*; *pa'*—*paraconid*; *me'*—*metaconid*; *hy'*—*hyroconid*. По Осбору.

Такимъ образомъ у млекопитающихъ наблюдается въ сущности 4 поколѣ- нiя: I—предмолочное; II—молочное; III—дефинитивное; IV—постдефинитивное, а иногда еще V, или второе постдефинитивное. У человѣка, по мнѣнiю нѣко- торыхъ, также имѣются зачатки постдефинитивныхъ зубовъ, въ видѣ аномалии иногда вполне развивающихся на смѣну дефинитивныхъ. По другимъ, это за- поздавшiе прорѣзаться зубы дефинитивнаго поколѣнiя. Такимъ образомъ дифио- донтныя млекопитающiя въ сущности являются полифиодонтными (стр. 367), приче- мъ замѣстители расположены такими же рядами, какъ у рептилій и села- хий. Явныхъ слѣдовъ слиянiя или сложнаго происхожденiя многобугорчатыхъ зу- бовъ мы не имѣемъ, но нѣкоторые изслѣдователи допускаютъ, что у китообраз- ныхъ и сиреновыхъ, именно у ламантина (Kükenthal, 1896), а равно у бѣлокъ (Adloff, 1898) въ образованiи эмалеваго органа можетъ принимать участiе не только зачатокъ соответствующаго поколѣнiя, но и зачатки сосѣднихъ поколѣ- нiй, такъ что возможно соединенiе зачатковъ нѣсколькихъ поколѣнiй для обра- зованiя одного зуба. Однако, этотъ вопросъ требуетъ разработки (стр. 370).

Нѣкоторыя млекопитающiя имѣютъ только одно поколѣнiе зубовъ, т.-е. являются монофиодонтными, а равно нѣкоторыя имѣютъ всѣ зубы однородные.

т.-е. являются гомодонтными, или же зубы вовсе отсутствуют. Но все эти уклонения произошли путемъ редукии.

Предки яйцеродныхъ, вѣроятно, имѣли зубы. У ехидны и утконоса во взросломъ состоянiи челюсти одѣты роговымъ клювомъ, но въ молодости у утконоса имѣются зубы по нѣскольку съ каждой стороны и сидятъ на томъ мѣстѣ, гдѣ потомъ образуются роговыя пластинки (по одной съ каждой стороны въ каждой челюсти), функционально замѣняющія собой зубы (рис. 382). Нѣ-

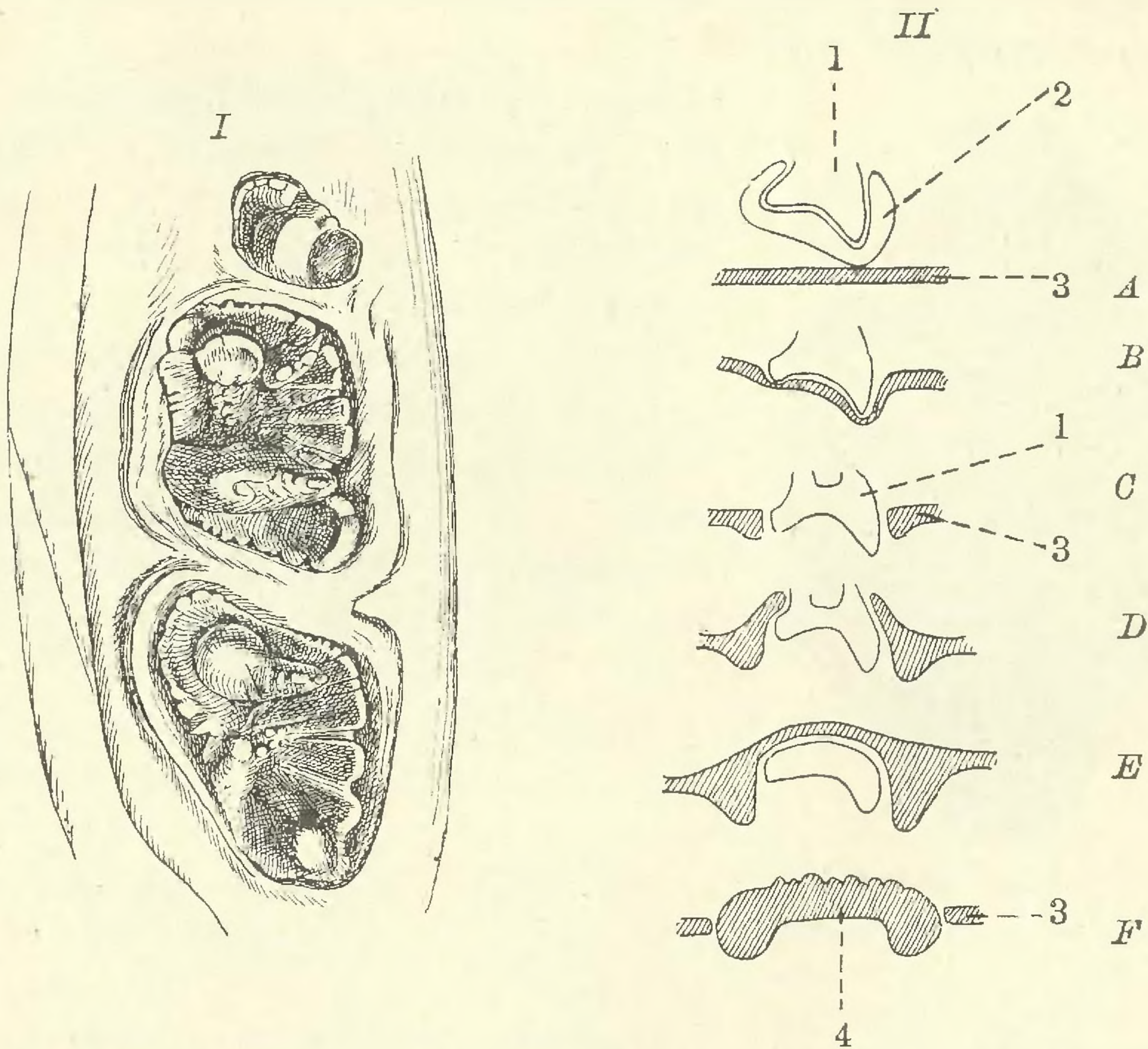


Рис. 382. I—правая нижняя челюсть (сверху) утконоса (*Ornithorhynchus*) съ многобугорчатыми зубами. II (A—F)—постепенное замѣщенiе зуба верхней челюсти (1) роговой пластинкой (4) у утконоса (въ разрѣзѣ); 2—эмалевый органъ; 3—эпидермисъ. По Пультону.

которые видятъ сходство этихъ провизорныхъ зубовъ, имѣющихъ много бугорковъ, расположенныхъ въ два или три ряда (*multitubercular typus*), съ многобугорчатыми зубами мезозойскихъ *Multituberculata*, хотя, вообще говоря, положенiе этой послѣдней группы въ системѣ далеко не выяснено. У зародышей ехидны имѣется настоящiй дентинный яйцевой зубъ, а описываемое у молодыхъ экземпляровъ за яйцевой бугорокъ утолщенiе на концѣ клюва, къ вылупленiю изъ яйца никакого отношенiя не имѣетъ и даже появляется послѣ вылупленiя.

Сумчатые сохраняютъ зубы молочнаго (II) поколѣнiя, кромѣ 4-го ложнокоренного (*Pm 4*), который принадлежитъ дефинитивному (III). Затѣмъ, по характеру зубной формулы, сумчатые могутъ быть раздѣлены на двѣ группы. *Diprotos-*

odontia имѣютъ небольшое число рѣзцовъ, причемъ изъ нихъ два среднихъ очень большіе, тогда какъ прочіе рѣзцы малы, а клыки не только малы, но и могутъ рано выпадать; коренные этой группы съ бугорками или поперечными ребрами. Все это формы преимущественно травоядныя. *Poluprotodontia* имѣютъ болѣе многочисленные и приблизительно одинаковой величины рѣзцы, большіе клыки и рѣжущіе коренные. Все это хищныя формы. Впрочемъ позднѣйшіе изслѣдователи (Dependoff, 1898) доказываютъ полную гомологію зубовъ сумчатыхъ съ зубами плацентарныхъ. Предмолочное поколѣніе первыхъ они приравниваютъ молочному плацентарныхъ и къ этому поколѣнію относятъ смѣ-

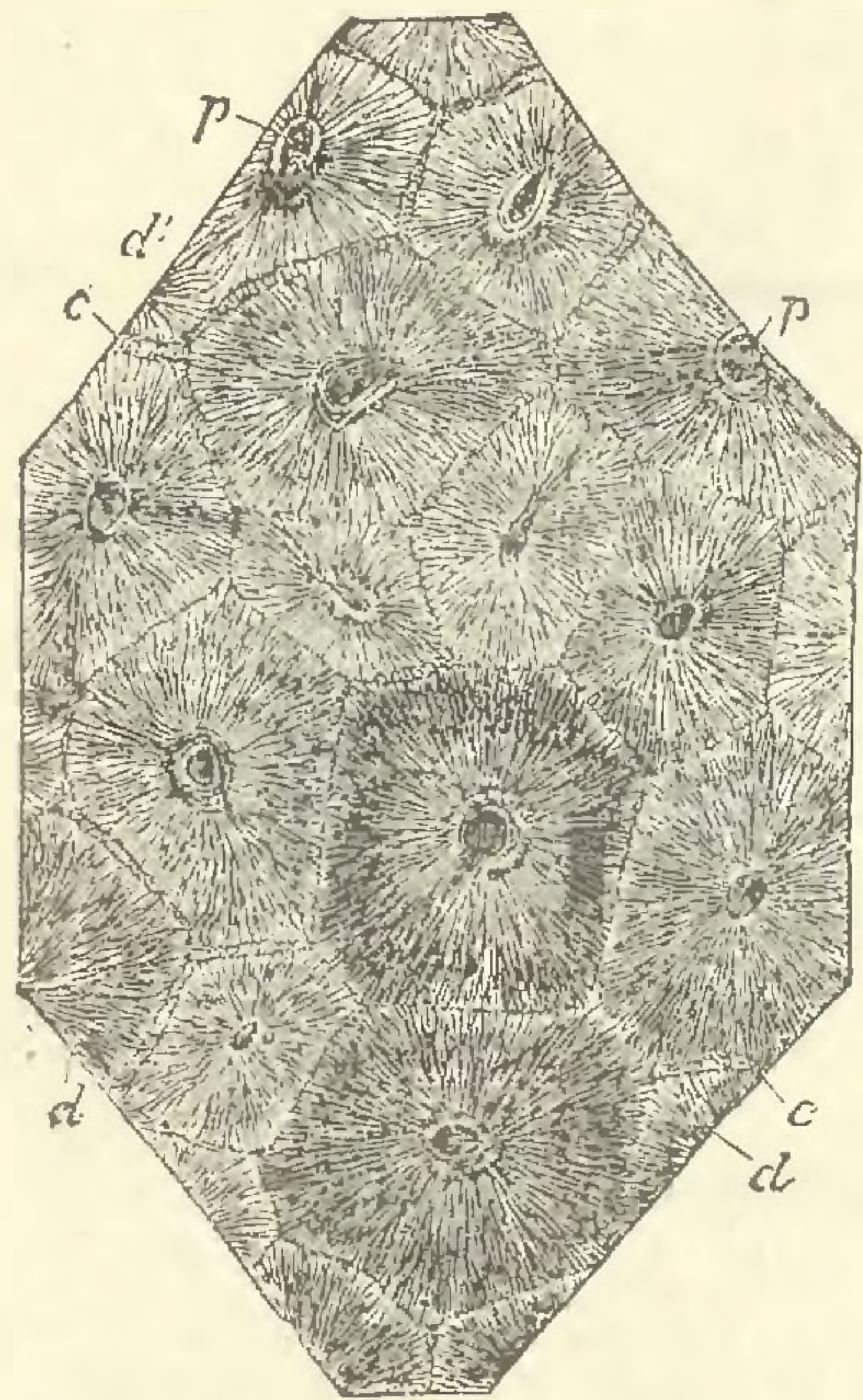


Рис. 383. Поперечный разрѣзъ (шлифъ) зуба капскаго муравьѣда (*Orycteropus*). *d*—дентинъ; *c*—цементъ, *p*—каналы, составляющіе продолженіе зубной полости, въ которой находится зубная мякоть. Изъ Оуэна.

няющійся 4-й ложно-коренной, тогда какъ прочіе функционирующіе зубы приравниваютъ definitivo-ному поколѣнію плацентарныхъ и къ этому же поколѣнію относятъ definitivo-ный 4-й ложно-коренной сумчатыхъ.

Зубы неполнозубыхъ являются постоянно растущими. Эмалевый слой часто не развитъ и подвергся редуциіи. Формула зубная неполная, а именно рѣзцы, а также и клыки обыкновенно отсутствуют. У нѣкоторыхъ формъ, какъ-то у броненосцевъ и капскаго муравьѣда (*Orycteropus*) наблюдались молочные зубы. У капскаго муравьѣда зубной сосокъ на концѣ разбивается на нѣсколько мелкихъ параллельно стоящихъ сосочковъ и зубъ является пронизаннымъ вертикально идущими каналцами (рис. 383). У панголина (*Manis*) и обыкновеннаго муравьѣда (*Murgessorhaga*) нѣтъ зубовъ, но для перваго доказано появленіе провизорной зубной пластинки, и у послѣдняго имѣются въ зародышевомъ состояніи роговые провизорные зубы на нѣбѣ.

Между китообразными у зубастыхъ (*Odontoceti*) имѣются зубы, а у беззубыхъ (*Mystacoceti*) они появляются только въ утробномъ періодѣ въ числѣ 40—53 въ каждой челюсти. Говоря вообще, утробные зубы *Mystacoceti* представляютъ собой простые коническіе зубы съ однимъ корнемъ, но попадаются и съ двумя корнями и двойной коронкой (рис. 385). Эти послѣдніе по мѣрѣ роста зародыша могутъ распадаться на простые коническіе зубы, такъ что число зубовъ потомъ нѣсколько увеличивается. Кювенталь разсматриваетъ провизорные зубы беззубыхъ китовъ, какъ молочные, ибо находитъ у нихъ слабыя зачатки definitivo-наго поколѣнія. На этомъ-же основаніи онъ считаетъ зубы нѣкоторыхъ *Odontoceti* тоже частью молочными или же образованными слившимися зачатками обонхъ поколѣній (стр. 380).

У *Delphinidae* между *Odontoceti* зубы простые, близкіе къ кони-

ческимъ, съ однимъ корнемъ и всѣ притомъ совершенно одинаковые (рис. 167). Въ зависимости отъ удлиненія нижней челюсти число ихъ у дельфиновъ можетъ быть весьма значительно. Впрочемъ, у родственной дельфинамъ бѣлухи (*Delphinapterus leucas*) имѣются зубы только въ молодости, соотвѣтствующіе молочнымъ, и съ возрастомъ выпадаютъ. У другихъ зубастыхъ китовъ зубы могутъ сохраняться въ небольшомъ числѣ, а прочіе исчезаютъ еще до рожденія. У парвала (*Mopodon*) сохраняется лишь два зуба въ верхней челюсти, а у самцовъ лѣвый изъ нихъ вырастаетъ въ громадный бивень. Надо думать, что эти зубы

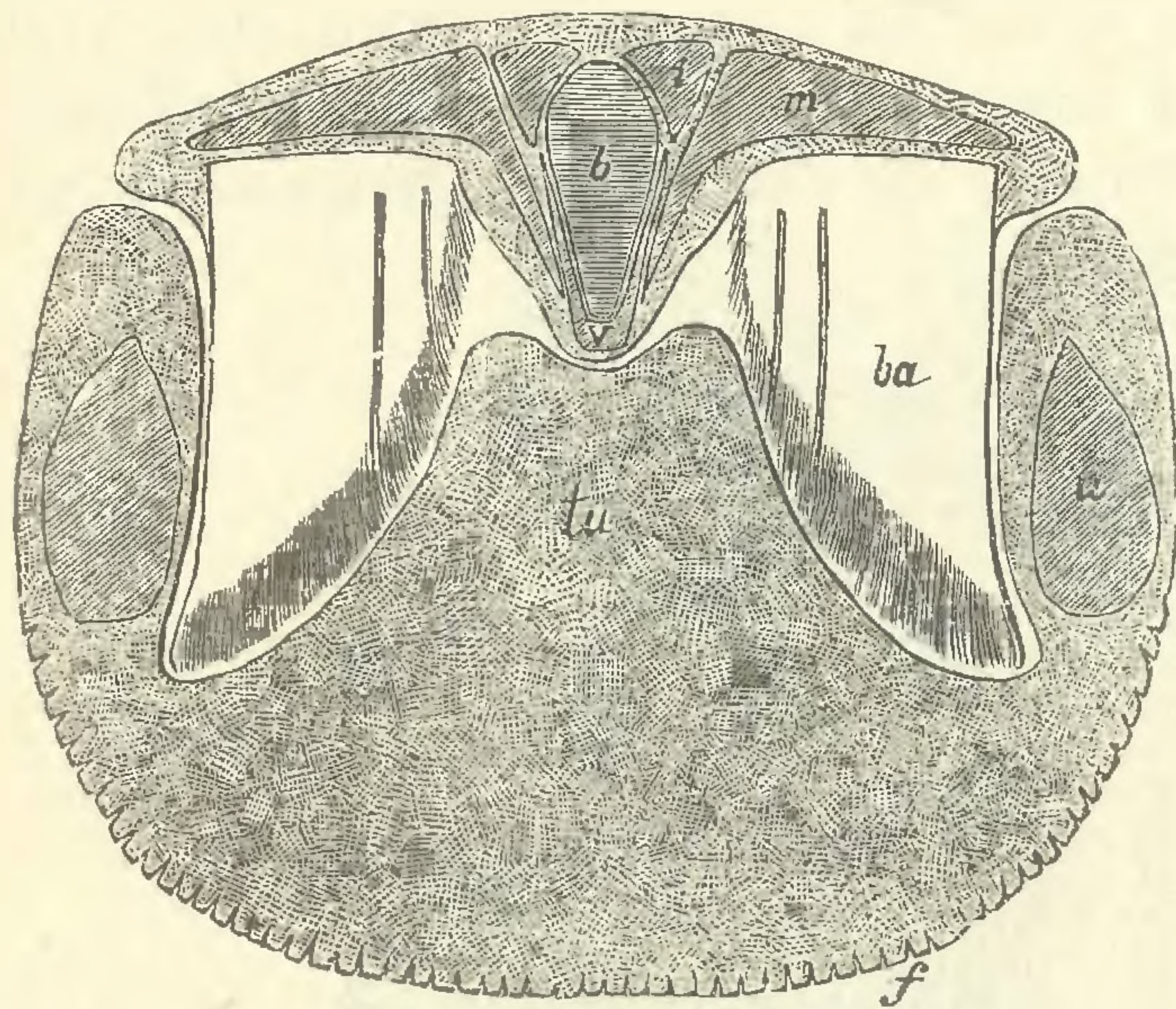


Рис. 384. Поперечный разрѣзъ черезъ голову кита полосатика (*Valaenoptera*). *b*—хрящъ носовой перегородки; *ba*—пластинка китоваго уса; *f*—бороздки кожи; *i*—межчелюстная, *m*—верхнечелюстная кость; *tu*—языкъ; *u*—нижнечелюстная кость; *v*—сошникъ. Схема по Делажу изъ Боаса.



Рис. 385. Зубы зародыша кита (*Megaptera boops*), увеличенные въ 4 раза. По Эштриху изъ Годри.

представляютъ собой клыки. Вообще эти формы съ малымъ числомъ зубовъ сохранили нѣкоторые слѣды дифференцировки зубной системы, и очевидно, что въ то время, какъ дельфины и имъ родственныя формы сначала перешли къ гомодонтному типу, а потомъ и къ возрастному исчезновенію зубовъ, прочіе зубастые киты начали терять зубы, не переходя къ гомодонтному типу, а оставаясь гетеродонтными. Ископаемый *Zeuglodon* тоже имѣлъ зубы гетеродонтнаго типа, причемъ коренные были сжаты съ боковъ и имѣли зазубренныя коронки, а зубы *Zeuglodon* черезъ зубы *Protocetus atavus* (Abel, 1905) примыкаютъ къ зубамъ третичныхъ, близкихъ къ хищникамъ *Ceodonta*.

У беззубыхъ китовъ на небѣ имѣются съ каждой стороны ряды вертикально стоящихъ мощныхъ роговыхъ пластинокъ, расположенныхъ косо въ поперечномъ направленіи и состоящихъ изъ трубчатыхъ нитей, концы которыхъ на нижней обращенной къ языку поверхности пластинки являются свободными (рис. 384). Это такъ наз. китовые усы. Каждый поперечный рядъ состоитъ изъ лежащей кнаружи большой пластинки и лежащихъ ближе къ срединной

линіи нѣсколькихъ меньшихъ. Усы эти представляютъ результатъ усиленнаго разрастанія небныхъ пластинокъ (рис. 363), свойственныхъ и другимъ млекопитающимъ. При развитіи усевъ въ основаніе каждой пластинки вдается соединительная ткань, которая продолжается далѣе въ толщѣ пластинки въ видѣ ряда сосочковъ, на поверхности которыхъ и происходитъ усиленное образованіе роговыхъ слоевъ (рис. 386). Этимъ сосочкамъ и соотвѣтствуютъ трубчатые нити усевъ. Въмѣстѣ съ языкомъ усы образуютъ цѣдилку, пропускающую воду наружу и задерживающую мелкихъ животныхъ во рту.

Сиреновыя имѣютъ зубы всѣхъ трехъ родовъ, но рѣзцы или рудиментарны, или рано выпадаютъ, или наоборотъ, какъ въ верхней челюсти дюгоня (*Haliscogone*), превращены въ постоянно растущіе бивни, достигающіе у самца

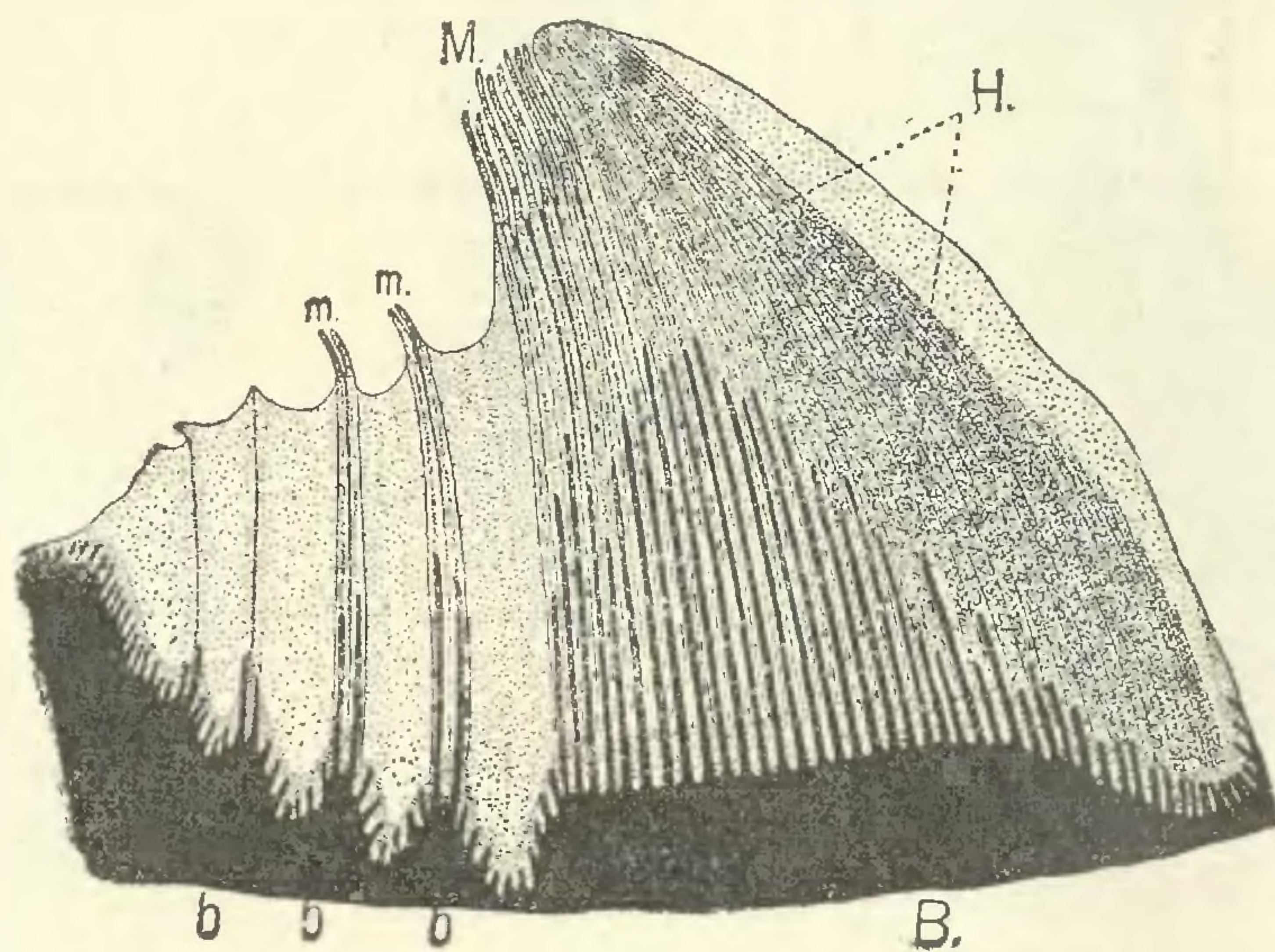


Рис. 386. Молодой усъ зародыша кита (*Balaenoptera sibbaldii*) въ разрѣзѣ. *B*—большая краевая пластинка; *b, b, b*—малыя внутреннія пластинки; *M*—концевыя нити большой пластинки; *m*—концевыя нити малыхъ пластинокъ; *H*—трубчатые нити, изъ коихъ каждая соотвѣтствуетъ сосочку соединительной ткани. Соединительная ткань изображена чернымъ, эпидермисъ пунктиромъ. По Тульбергу.

громадныхъ размѣровъ. Клыковъ у взрослыхъ нѣтъ, какъ и ложно-коренныхъ. Зато коренные, то съ поперечными складками эмали и съ нѣсколькими корнями, какъ у ламантина (*Manatus*), то цилиндрическіе безъ эмали и постоянно растущіе, какъ у дюгоня (*Haliscogone*), бываютъ въ большомъ числѣ. У ламантина можетъ одновременно функционировать до 8-ми, а обыкновенно 5—6 зубовъ съ каждой стороны въ каждой челюсти, и притомъ, по мѣрѣ выпаденія переднихъ, они замѣняются, какъ и у слоновъ (стр. 387), новообразующимися задними. Допускаютъ, что такая смѣна можетъ происходить въ теченіи всей жизни, и по крайней мѣрѣ насчитывали въ общемъ до 20 зубовъ въ каждой челюсти съ каждой стороны. Если это такъ, то ламантинъ представляетъ совершенно исключительное явленіе постояннаго новообразованія зубовъ въ задней части челюсти, идущихъ на смѣну переднихъ. Въ то же время у ламантина (*Kükenthal*, 1896—97) наблюдались молочные зубы всѣхъ родовъ, т.-е. зачатки не только рѣзцовъ, но клыковъ и ложно-коренныхъ. При развитіи нѣко-

торыхъ молочныхъ зубовъ эмалевые органы предмолочнаго (I) и дефинитивнаго (III) поколѣнія могутъ сливаться съ органами молочнаго (II) поколѣнія.

У вымершей морской коровы (*Rhynchina*) во взросломъ состояніи зубы отсутствовали, но на небѣ было развито до 5 съ каждой стороны роговыхъ пластинокъ, представлявшихъ собой, какъ и китовые усы, результатъ развитія обычныхъ небныхъ пластинокъ (рис. 364). У *Rhynchina*, какъ и у *Halicore*, на межчелюстной кости и на нижнечелюстной, находятся роговые валики, служащіе тоже для перетирания пищи. Генетически зубы сиреновыхъ могутъ быть

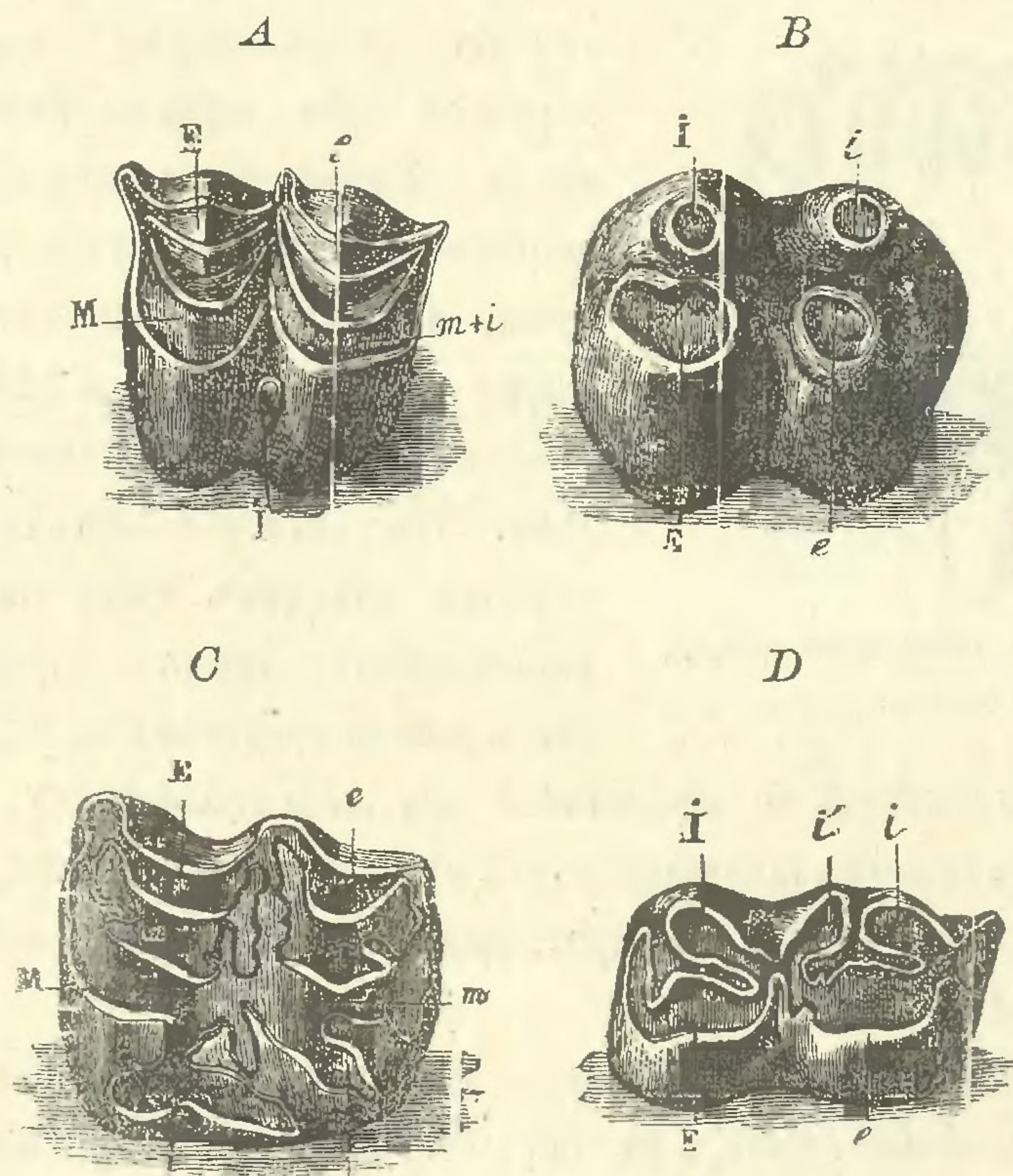


Рис. 387. *A*—верхній задній коренной зубъ ископаемаго *Tragoscerus*. *E, e*—внѣшнія передняя и задняя лунки; *M*—и *m+i*—внутреннія передняя и задняя лунки; *I*—добавочный внутренній бугорокъ. *B*—задній нижній коренной зубъ ископаемаго *Endelodon*. *E, e*—внѣшніе, *I, i*—внутренніе бугорки. *C* и *D*—коренные зубы лошади *Equus caballus*. *C*—лѣвый задній коренной зубъ верхней челюсти ($\frac{5}{6}$ дѣйств. величины); *D*—лѣвый коренной зубъ нижней челюсти ($\frac{3}{4}$ дѣйств. величины). *E, e*—наружныя складки; *M, m*—среднія складки; *I, i', i*—внутреннія складки. Изъ Годри.

выведены изъ зубовъ копытныхъ, къ которымъ сиреновыя стоятъ ближе, чѣмъ къ какой-либо другой группѣ.

Зубы копытныхъ всѣхъ трехъ родовъ, но у большинства жвачныхъ нѣтъ верхнихъ рѣзцовъ. Рѣзцы гиппопотамовъ стоятъ косо и являются постоянно растущими. У *Equidae* рѣзцы снабжены глубокой воронкообразной складкой эмали, вдающейся отъ вершины зуба внутрь его и выполненной цементомъ. Клыки у формъ, имѣющихъ рога, нерѣдко отсутствуютъ, какъ напр. у полорогихъ (*Cavicornia*), или же только бываютъ развиты у самцовъ въ верхней челюсти, какъ у оленей (*Cervidae*). У безрогихъ формъ клыки болѣе постоянны

и иногда настолько сильно развиты, что выдаются наружу. Таковы верхніе клыки самцовъ безрогихъ жвачныхъ, какъ яванскаго козелка (*Tragulus*) и мускусной кабарги (*Moschus*). Таковы верхніе и нижніе клыки кабановъ (сем. *Suina*), приче́мъ у целебесскаго р. *Babirusa* верхніе загнутые кзади клыки пронизываютъ кожу надъ губой. Клыки свиней и гиппопотамовъ являются постоянно растущими. Коренные могутъ быть построены различнымъ образомъ: у свиней и гиппопотамовъ коренные несутъ бугорки (*binodont typus*), расположенные поперечными (по отношенію къ продольной оси животнаго) рядами, приче́мъ на настоящихъ коренныхъ зубахъ число такихъ бугорковъ равно 4 и расположены

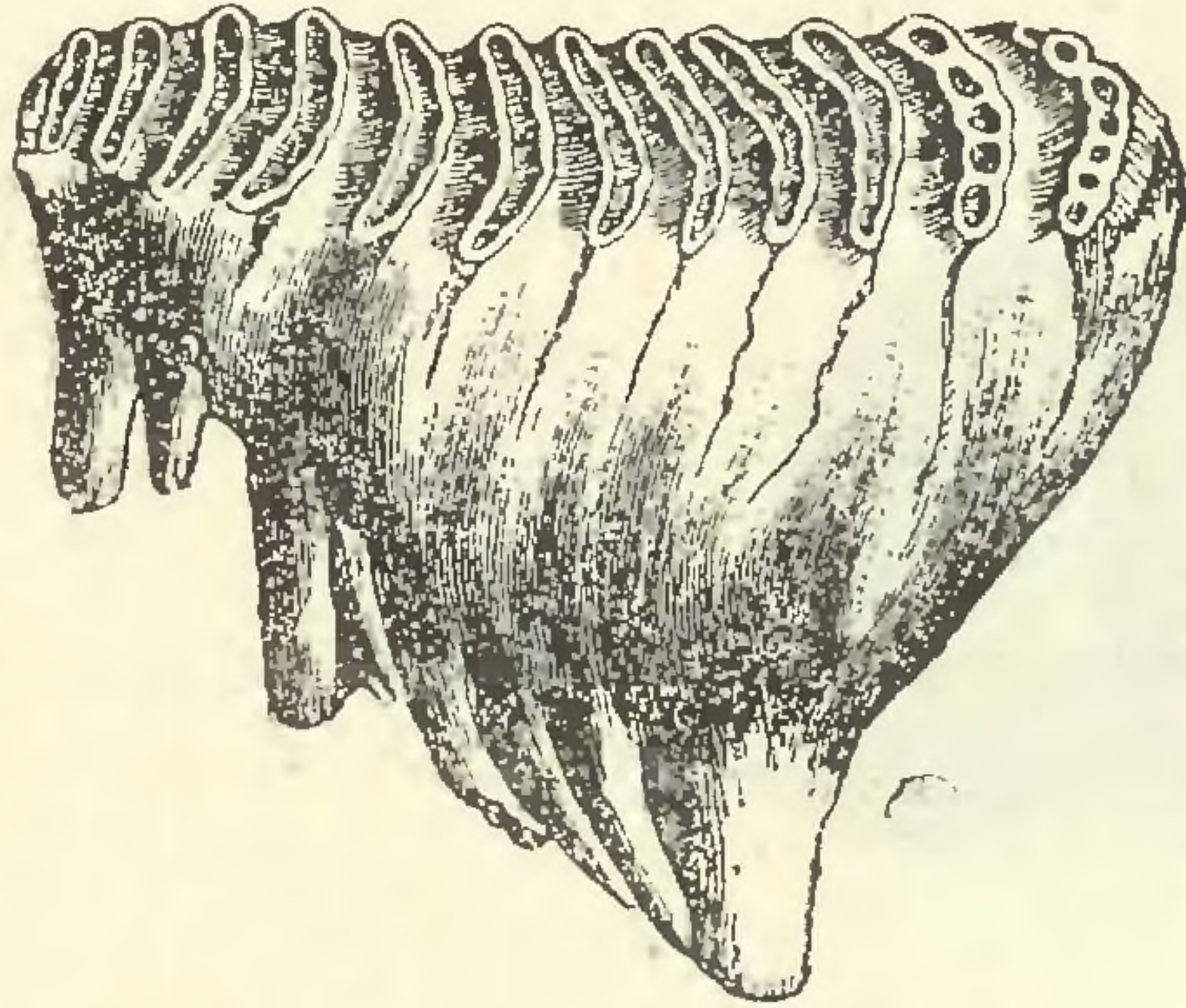


Рис. 388. Зубъ африканскаго слона (*Elephas africanus*).

они по два въ рядъ, тогда какъ задній коренной зубъ можетъ имѣть ихъ большее число. Такой четырехбугорчатый зубъ, съ постепенно стирающимися вершинами бугорковъ, можетъ быть принятъ за исходную форму для копытныхъ и дѣйствительно былъ свойственъ ихъ ископаемымъ предкамъ (рис. 387, *B*). У жвачныхъ вмѣсто бугорковъ находимъ такъ называемыя лунки (*solenodont typus*), происхождение которыхъ можно представить, если допустить, что

бугорки приняли вытянутую по продольной оси животнаго форму, приче́мъ вершина ихъ стерлась. Въ типичномъ коренномъ зубѣ имѣется четыре лунки, которыя могутъ сливаться другъ съ другомъ, а пространство между ними заполняется цементомъ (рис. 387, *A*).

У непарнопалыхъ вмѣсто бугорковъ находимъ двѣ поперечныя складки (*lophodont s. zygodont typus*), въ верхней челюсти соединенныя на наружной сторонѣ продольнымъ гребнемъ. Таковы коренные зубы тапировъ и носороговъ. У лошадей коренные зубы, вслѣдствіе развитія сложныхъ складокъ эмали и заполнения промежутковъ между ними цементомъ, достигаютъ чрезвычайной сложности (рис. 387, *C* и *D*), но рядомъ переходныхъ ископаемыхъ формъ могутъ быть выведены изъ зуба, построеннаго по типу коренного зуба тапировъ. Коренные зубы ископаемыхъ предковъ копытныхъ *Condylarthra* были трехбугорчатого типа и отчасти напоминали зубы нынѣ живущихъ хищныхъ.

Всѣ копытныя имѣютъ хорошо развитое поколѣніе молочныхъ зубовъ, приче́мъ могутъ смѣняться не только рѣзцы и клыки, но и коренные.

Зубы дамановъ (*Hyracoidea*), имѣющихъ малое число рѣзцовъ и во взросломъ состояніи не имѣющихъ клыковъ, по формѣ коренныхъ приближаются къ зубамъ носороговъ.

Хоботныя имѣютъ зубы въ небольшомъ числѣ. Формула слоновъ и мамонтовъ (р. *Elephas*) — $\frac{1 \ 0 \ 3}{0 \ 0 \ 3}$, приче́мъ верхніе рѣзцы образуютъ громадные постоянно растущіе бивни. У ископаемаго динотерія (*Dinotherium*) бивни были въ нижней челюсти, а у мастодонтовъ (*Mastodon*)—въ верхней и ниж-

ней. Коренные р. *Elephas* своеобразной формы (рис. 388), но ее можно вывести изъ формы, свойственной кореннымъ зубамъ динотеріевъ и мастодонтовъ (рис. 389). Зубы послѣднихъ представляются многобугорчатыми, причемъ бугорки были расположены поперечными (по отношенію къ продольной оси животнаго) рядами. У слоновъ промежутки между поперечными гребнями, образованными слияніемъ бугорковъ одного и того же ряда, заполнились цементомъ, а гребни при стираниіи поверхности дали пластинки, конхъ наружный слой образованъ эмалью, а внутренній дентиномъ. Въ результатѣ получился зубъ, состоящій изъ ряда эмалево-дентинныхъ пластинокъ, чередующихся съ прослойками цемента. Число пластинокъ больше въ зубахъ, появляющихся позже, чѣмъ въ зубахъ, появляющихся въ молодости. Всего у слона въ теченіи жизни появляется по 6 коренныхъ съ каж-

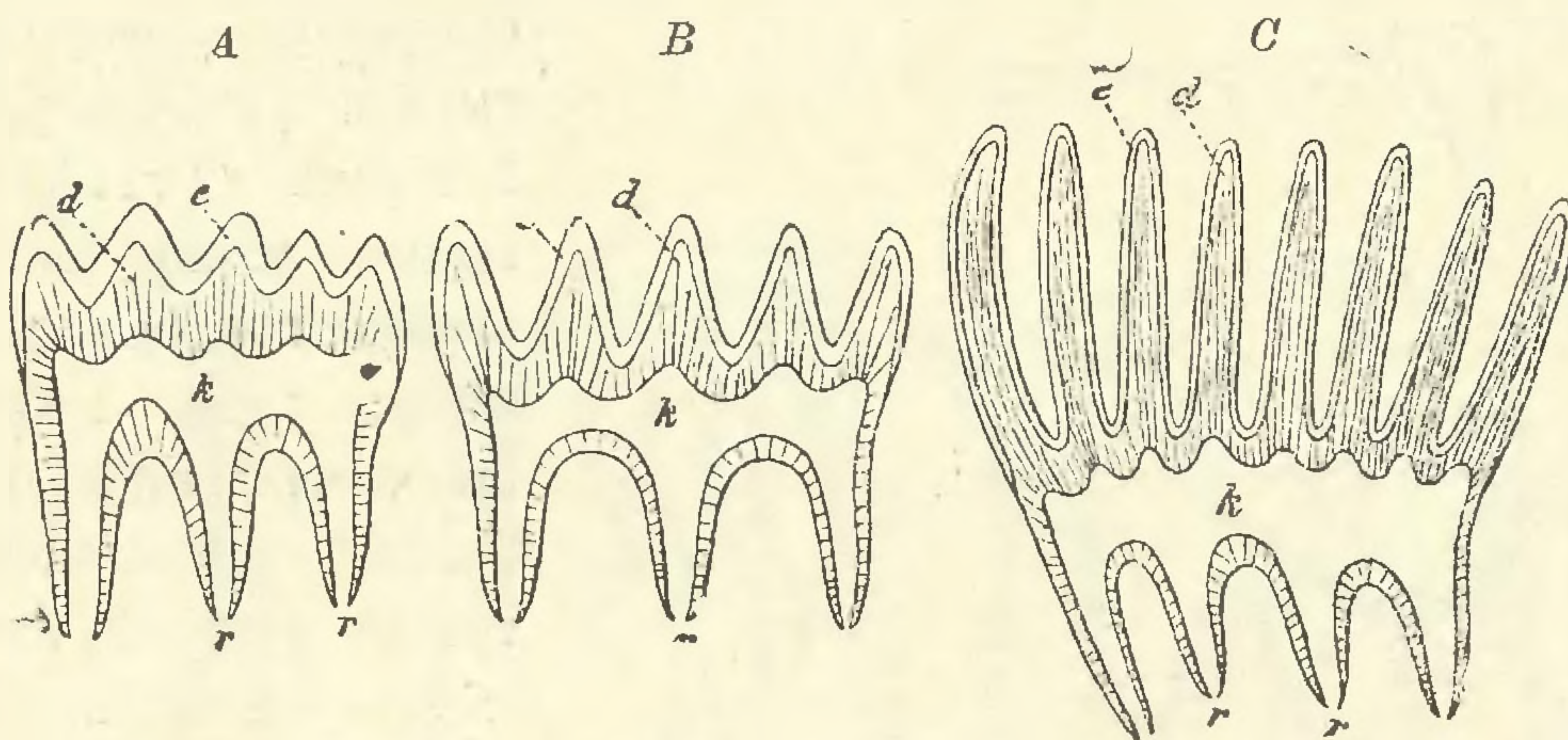


Рис. 389. Схематическое изображеніе зубовъ хоботныхъ: А и В—р. *Mastodon*; С—р. *Elephas*. *d*—дентинъ; *e*—эмаль; *k*—зубная полость; *r*—корень (цементъ не изображенъ). По Боасу.

дой стороны въ каждой челюсти, причемъ одновременно функционируетъ одинъ изъ нихъ, а слѣдующій за нимъ къзади его вытѣсняетъ, но три передніе считаются за молочные. Такимъ образомъ, процессъ смѣны напоминаетъ то, что мы видѣли у *Manatus*, но общее число постепенно смѣняющихся зубовъ въ отличіе отъ послѣдняго довольно ограничено. Точно также и бивни имѣютъ молочныхъ предшественниковъ. Исходной формой для хоботныхъ считается ископаемый *Moeritherium*, имѣвшій весьма полную зубную формулу: $I \frac{1-3}{1-3} C \frac{1}{0} Pm \frac{2-4}{2-4} M \frac{1-3}{1-3}$, причемъ коренные его были, подобно таковымъ низшихъ копытныхъ, четырехбугорчаты.

Зубы современныхъ хищниковъ и третичныхъ *Credonta* представляютъ много общаго: имѣются рѣзцы, хорошо развитые клыки и рѣжущіе коренные (*secodont typus*).

Между коренными зубами хищниковъ одинъ коренной (въ верхней—послѣдній изъ ложно-коренныхъ, въ нижней—передній изъ задне-коренныхъ) получаетъ чрезвычайное развитіе (рис. 390).

Этотъ зубъ называется плотояднымъ (*dens sectorius*). Онъ самъ и впереди его лежащіе коренные зубы имѣютъ зубчатый острый рѣжущій край и

могутъ быть разсматриваемы, какъ осложненные путемъ увеличенія числа зубовъ трехзубчатые зубы, тогда какъ коренные, лежащіе позади плотояднаго, бугорчатые и играютъ второстепенную роль, почему часто бываютъ рудиментарны или даже вовсе отсутствуют. Имѣется молочное поколѣніе, нѣкоторое время функционирующее. Зубная система *Creodonta* является исходной не только для хищниковъ, но для насѣкомоядныхъ и многихъ другихъ группъ.

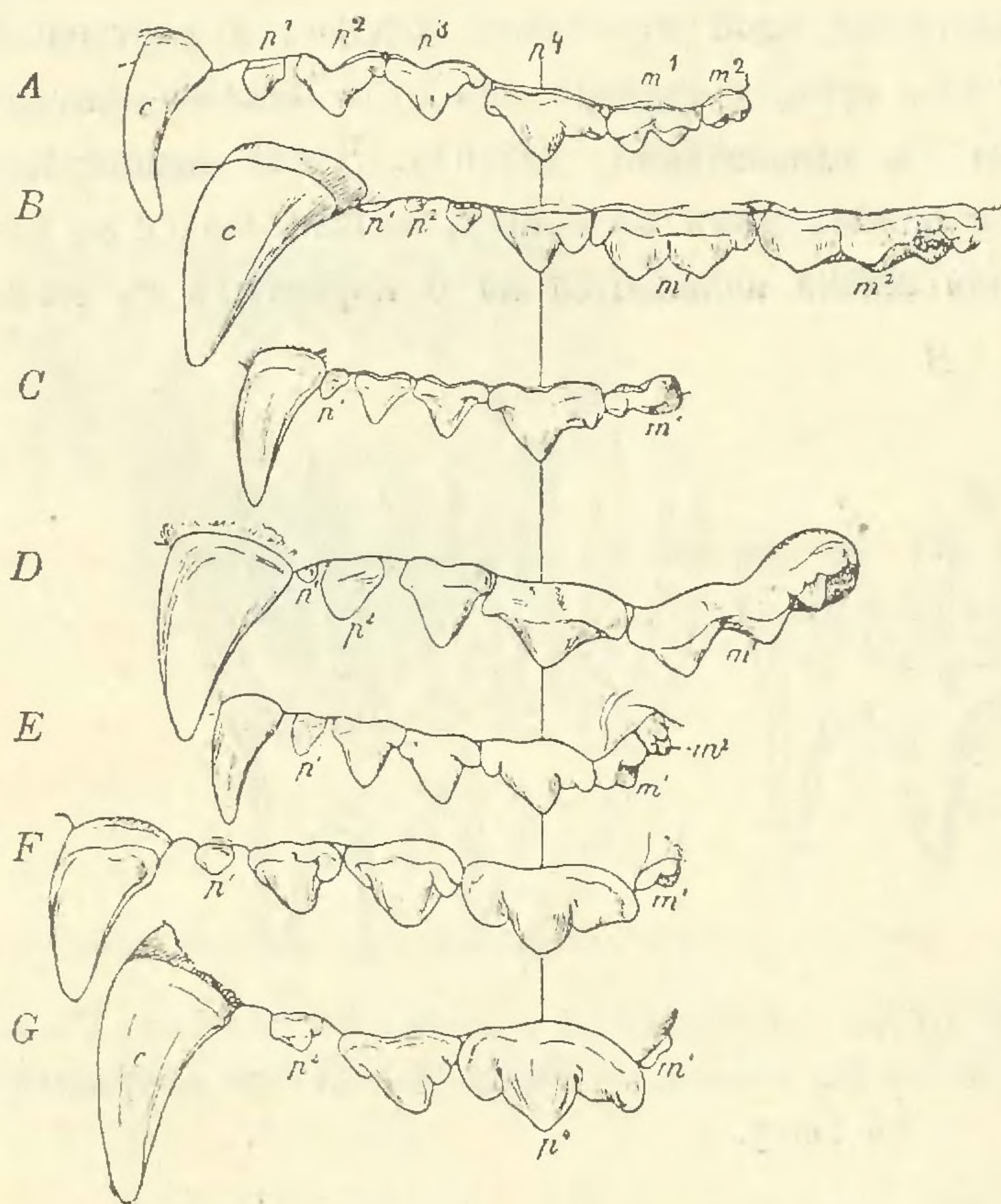


Рис. 390. Зубы верхней челюсти (лѣвой стороны) различныхъ хищниковъ, видимые сбоку. Плотоядные зубы различныхъ животныхъ расположены одинъ подъ другимъ и соединены чертой. *A* — собаки (*Canis*); *B* — медвѣдя (*Ursus*); *C* — куницы (*Mustella*); *D* — барсука (*Meles*); *E* — фараоновой мыши (*Herpestes*); *F* — гиены (*hyaena*); *G* — льва (*Felis*). *c* — клыки (рѣзцы не изображены); p^1 — p^3 — передне-коренные; m^1 — m^2 — задне-коренные; p^4 — плотоядный зубъ. По Бозсу.

(*Lagomis*) позади большихъ верхнихъ рѣзцовъ имѣются еще два рудиментарныхъ маленькихъ рѣзца, почему всѣ они и составляютъ группу *Duplicidentata*. Эмалевый слой на рѣзцахъ развитъ только на ихъ передней поверхности. Клыковъ нѣтъ, а коренные представляютъ различныя степени складчатости съ прослойками цемента между складками эмали (рис. 391). Нѣкоторыя формы коренныхъ зубовъ (напр. у *Hydrochoerus*) приближаются къ зубамъ хоботныхъ. Число коренныхъ можетъ редуцироваться до $\frac{2}{2}$ (*Hydromys*, *Rhynchomys*). Смѣна зубовъ ограничивается ложно-коренными и иногда происхо-

Зубы ластоногихъ во многомъ напоминаютъ зубы хищниковъ и представлены всѣми тремя родами, причемъ, однако, коренные всѣ однородны — остробугорчатые или тупоцилиндрическіе. У моржей (*Trichechus*) верхніе клыки образуютъ большіе, постоянно растущіе бивни. Смѣна зубовъ въ отличіе отъ хищниковъ происходитъ у большинства въ теченіи утробной жизни и молочное поколѣніе можетъ не прорѣзываться вовсе. Найдено предмолочное (I) и постдефинитивное (IV) поколѣніе.

Зубы грызуновъ характеризуются малочисленными и постоянно растущими рѣзцами. Число такихъ рѣзцовъ обыкновенно по одному съ каждой стороны въ каждой челюсти, но у зайцевъ и кроликовъ (сем. *Leporidae*) и сѣноставцевъ

дить еще въ утробѣ матери. Рудиментарные рѣзцы *Duplicidentata*, по однимъ (Adloff, 1898), имѣютъ молочныхъ предшественниковъ, а по другимъ (Stach, 1910), они сами принадлежатъ къ молочному поколѣнію. У грызуновъ найдены зачатки предмолочнаго (I) и постдефинитивнаго (IV) поколѣнія.

Насѣкомоядныя имѣютъ зубы всѣхъ трехъ родовъ, но рѣзцы, клыки и передніе ложно-коренные, приближающіеся къ коническимъ, мало отличаются другъ отъ друга. Коренные остробугорчаты (*secodont typus*) и болѣе, чѣмъ зубы другихъ млекопитающихъ, приближаются къ исходному трехбугорчатому типу.

У нѣкоторыхъ (*Gymnura*, *Hyomys*) происходитъ полная смѣна зубовъ, а у другихъ (*Scalops* и *Condylura*) молочное поколѣніе даже не прорѣзывается. Третьи, какъ ёжъ (*Erinaceus*) и кротъ (*Talpa*), занимаютъ въ этомъ отношеніи середину и имѣютъ неполную смѣну, но у крота молочное

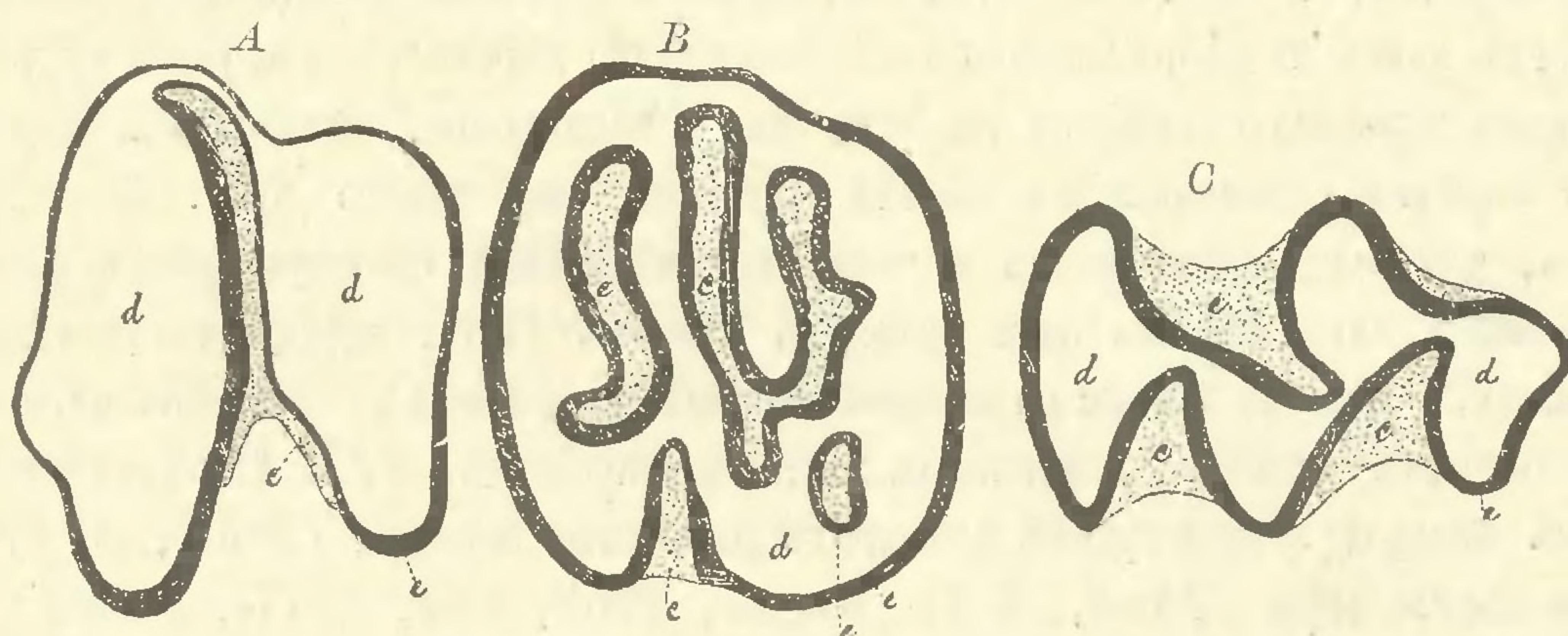


Рис. 391. Горизонтальные разрѣзы (шлифы) коренныхъ зубовъ различныхъ грызуновъ (не далеко отъ жевательной поверхности): А—зайца (*Lepus*), В—бобра (*Castor*), С—полевки (*Arvicola*). с—цементъ (обозначенъ пунктиромъ); d—дентинъ; e—эмаль (изображена жирной линіей). Изъ Оуэна.

поколѣніе тоже отчасти уже редуцировано, а у *Centetes* и *Chrysochloris*, у которыхъ коренные сохранили форму, близкую къ трехбугорчатому типу, нѣкоторые молочные зубы сохраняются, какъ у сумчатыхъ, въ теченіи всей жизни (Lesche, 1910). Смѣна зубовъ можетъ происходить у насѣкомоядныхъ сравнительно поздно. Найдено предмолочное (I) и постдефинитивное (IV) поколѣніе

Зубы рукокрылыхъ приближаются къ зубамъ насѣкомоядныхъ. Ихъ коренные то съ нѣсколькими острыми бугорками (*secodont typus*) (у насѣкомоядныхъ формъ, или *Entomophaga*), то тупобугорчаты (у плодоядныхъ, или *Sagrophaga*, какъ летучія собаки—*Pteropus*). Смѣна зубовъ или внутриутробная, и молочное поколѣніе не прорѣзывается на ужю, или же (у *Ametrida centuria*) рано прорѣзывающіеся молочные рѣзцы имѣютъ форму крючковъ и служатъ дѣтенышу для прицѣпленія къ сосцамъ матери во время ея полета.

Зубы полуобезьянъ представляютъ значительное разнообразіе, по обыкновенно, всѣхъ трехъ родовъ, какъ и у приматовъ. Зубная формула руконожки (*Chiromys*)— $\frac{1\ 0\ 1\ 3}{1\ 0\ 0\ 3}$ и по малому числу рѣзцовъ и отсутствію клыковъ

приближается къ таковой грызуновъ, съ которыми руконожка сходна и по формѣ коренныхъ. Формула обезьянъ, вслѣдствіе редукціи, приближается къ человѣческой: у обезьянъ узконосыхъ, живущихъ въ Старомъ Свѣтѣ, она вполне сходна съ человѣческой $\left(\frac{2}{2} \frac{1}{1} \frac{2}{2} \frac{3}{3}\right)$; у обезьянъ широконосыхъ, живущихъ въ Америкѣ, однимъ ложно-кореннымъ больше $\left(\frac{2}{2} \frac{1}{1} \frac{3}{3} \frac{3}{3}\right)$, или же, какъ это имѣетъ мѣсто въ небольшой группѣ тоже американскихъ игрунокъ (*Naraliae*), настоящихъ коренныхъ 2, а ложно-коренныхъ 3 $\left(\frac{2}{2} \frac{1}{1} \frac{3}{3} \frac{2}{2}\right)$. Проявляющіеся въ видѣ аномаліи зачатки излишнихъ зубовъ у приматовъ указываютъ на редукцію у нихъ зубной системы. Такъ у обезьянъ, какъ широконосыхъ, такъ и узконосыхъ, наблюдается лишняя пара рѣзцовъ, лишняя пара ложно-коренныхъ непосредственно позади клыка и наконецъ еще лишняя пара позади задне-коренныхъ. Такъ у гориллы, шимпанзе и человѣка позади запаздывающаго и иногда вовсе не прорѣзывающагося послѣдняго коренного зуба (зуба мудрости), очевидно тоже находящагося на пути къ исчезновенію, имѣется въ видѣ аномаліи изрѣдка развивающійся вполне зачатокъ еще одного зуба. Поэтому думаютъ, что предки приматовъ и человѣка имѣли болѣе сложную зубную формулу, а именно у нихъ исчезла пара среднихъ рѣзцовъ (*I* 1), передняя пара ложно-коренныхъ (*Pm* 1), задняя пара ложно-коренныхъ (*Pm* 4), сохранившаяся еще у широконосыхъ обезьянъ, и наконецъ задній ложно-коренной (*M* 4). Замѣчательно, что въ каждой зубной группѣ исчезаютъ или самые передніе (*Pm* 1, *M* 1), или самые задніе зубы (*Pm* 4, *M* 4) (Wegner, 1909; Balk, 1911). Смѣна зубовъ происходитъ въ послѣутробный періодъ, причемъ настоящіе коренные не смѣняются.

И такъ, между нынѣ живущими плацентарными формами всего болѣе къ мезозойскимъ ископаемымъ *Creodonta* приближаются по зубамъ хищники и насѣкомоядные. Видоизмѣненіемъ зубной системы *Creodonta* являются зубы ластоногихъ, близкіе къ таковымъ хищниковъ. Зубы рукокрылыхъ легко могутъ быть выведены изъ зубовъ насѣкомоядныхъ, но это труднѣе сдѣлать по отношенію къ зубамъ полуобезьянъ и приматовъ, и возможно, что исходную для нихъ форму надо искать у *Creodonta*. Сильно уклоняющуюся форму зубной системы представляютъ грызуны, но весьма вѣроятно, что и она можетъ быть выведена изъ зубной системы *Creodonta*. Зубы копытныхъ черезъ зубы *Condylarthra* также могутъ быть связаны съ зубами *Creodonta*. Зубы даманоу, можетъ быть, наиболѣе близки къ нимъ, а крайнюю степень уклоненія представляютъ зубы хоботныхъ.

Весьма вѣроятно, что и зубы сиреновыхъ представляютъ видоизмѣненіе зубовъ *Condylarthra*. Что касается до китообразныхъ, то мы не можемъ вообще указать ихъ ближайшихъ родственниковъ, но во всякомъ случаѣ ихъ зубная система возникла путемъ упрощенія, изъ зубной системы, похожей на *Creodonta*. Также загадоченъ генезисъ самой группы неполнозубыхъ, а равно и ея зубной системы. Можетъ быть, эта группа вовсе не является естественной и произошла отъ различныхъ родоначальныхъ формъ.

D. Я з ы к ъ .

На нижней поверхности ротовой полости позвоночныхъ имѣется непарный выступъ, или языкъ, въ первоначальномъ своемъ видѣ, а именно у рыбъ, являющійся въ видѣ простой складки слизистой оболочки, подпираемой брюшными непарными частями висцерального скелета (*basihyale* и отчасти *basibranchialia*). Вдающаяся въ языкъ часть висцерального аппарата получаетъ наименование *os entoglossum* и у различныхъ позвоночныхъ можетъ быть различнаго морфологическаго значенія въ зависимости отъ того, какія части висцерального аппарата вошли въ ея составъ (стр. 128, 145, 147). Языкъ рыбъ не имѣетъ своей мускулатуры, а двигается въ зависимости отъ движенія висцерального скелета, являясь скорѣе органомъ осязанія.

У круглоротыхъ, у которыхъ языкъ снабженъ роговыми зубами, онъ играетъ роль поршня при сосательныхъ движеніяхъ, а также служитъ для пробурыванія крововъ и даже стѣнки тѣла хозяина (у *Muxinidae*), въ котораго онѣ забираются. Настоящіе зубы на краяхъ языка имѣютъ и нѣкоторыя костистыя (стр. 372), какъ лососевыя (*Salmonidae*) и др.

У низшихъ амфибій и ихъ голсвастиковъ языкъ представляетъ тѣ же отношенія, какъ и у рыбъ, но у большинства онъ является уже осложненнымъ. Во-первыхъ, онъ получаетъ свою собственную мускулатуру, а во-вторыхъ, его передняя часть изобилуетъ трубчатыми железами (*gl. linguales*). Эта передняя часть, по сравненію съ языкомъ рыбъ, является новообразованіемъ и возникаетъ при развитіи позже задней мускулистой части, въ видѣ подковообразной складки, окружающей зачатокъ задней части сбоковъ и спереди. Между этими двумя частями лежитъ зачатокъ щитовидной железы. Что касается до мускулатуры языка, то она, во-первыхъ, состоитъ изъ мышцъ, развивающихся въ толщѣ самого языка, а во-вторыхъ, изъ специализировавшихся мышцъ висцерального аппарата. Мускуломъ, выдвигающимъ языкъ впередъ, или протракторомъ, является *m. genioglossus*, обособляющійся, вѣроятно, отъ *m. geniohyoideus* и берущій начало со дна ротовой полости. Мускуломъ, втягивающимъ языкъ, или ретракторомъ, является *m. hyoglossus*, обособляющійся отъ *m. sternohyoideus*. Онъ беретъ начало отъ *os entoglossum* и тянется къ основанію языка.

Форма языка амфибій довольно своеобразна: онъ прикрѣпляется ко дну ротовой полости или своимъ переднимъ концомъ, или частью нижней поверхности,

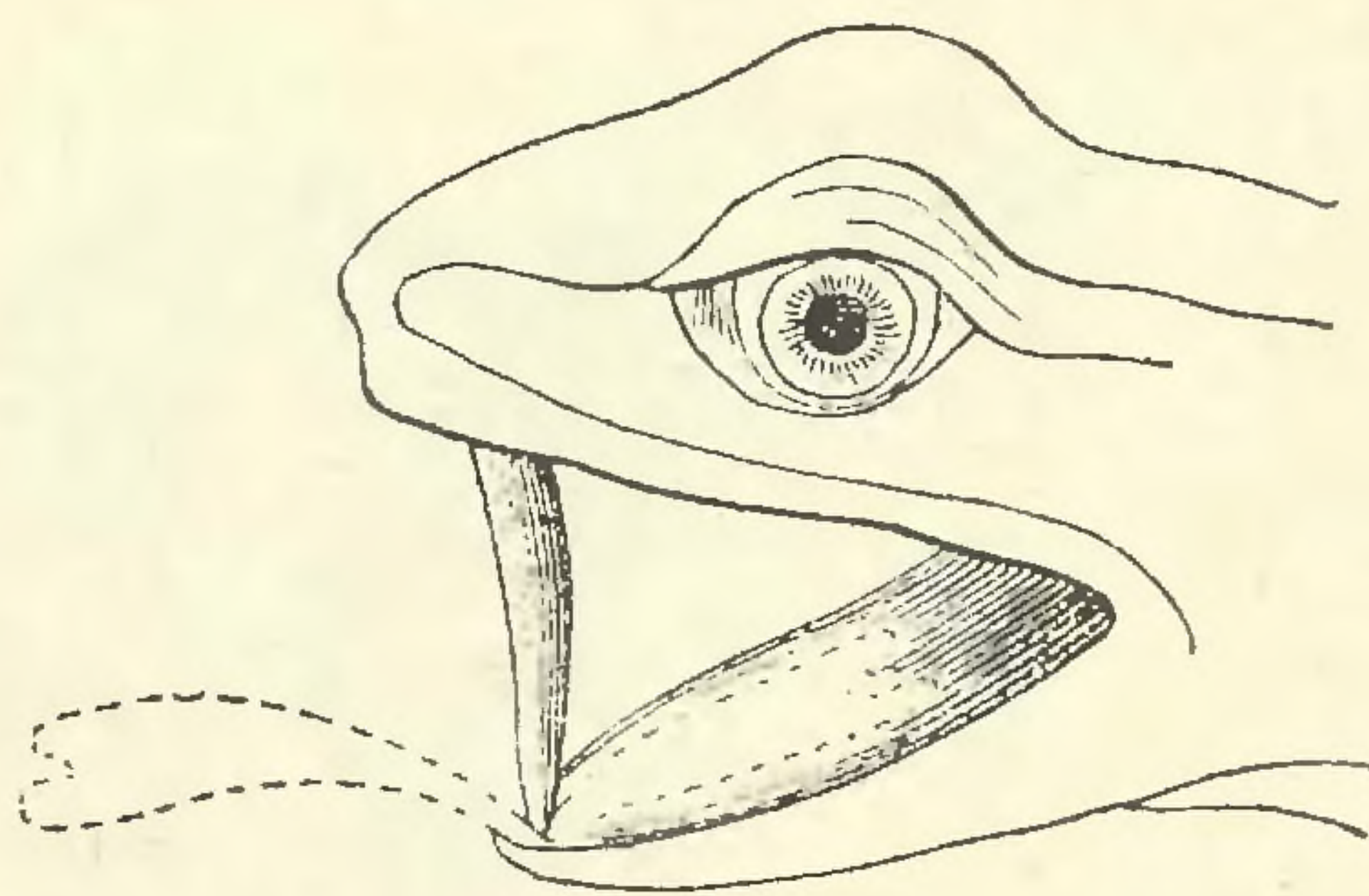


Рис. 392. Голова лягушки съ раскрытымъ ротомъ. Положеніе языка при высдвиганіи его и въ спокойномъ состояніи обозначено пунктиромъ. Изъ Видерстейма.

такъ что или его задній конецъ является свободнымъ, или свободны его края кругомъ по всей окружности (рис. 392). Такая форма языка амфибій обуславливается тѣмъ, что онъ служитъ для захватыванія добычи. Часть безхвостыхъ амфибій, а именно *Pipa* и *Dactylethra*, имѣютъ неразвитой языкъ, почему ихъ соединяютъ подъ именемъ *Aglossa* и противопоставляютъ прочимъ безхвостымъ амфибіямъ, имѣющимъ языкъ и соединяемымъ подъ именемъ *Phanoglossa*. Вкусовые и осязательные органы языка, начиная съ амфибій, получаютъ нервы отъ *n. glossopharyngeus* (IX), а мускулы отъ *hypoglossus* (XII).

Языкъ *Sauropsida* по существу является дальнѣйшей стадіей развитія языка амфибій, представляя мускулисто-железистый органъ¹⁾. Онъ возникаетъ также въ видѣ двухъ непарныхъ зачатковъ: передняго (*tuberculum impar*), лежащаго между мандибулярной и гиоидной дугой, и задняго (*copula*), лежа-

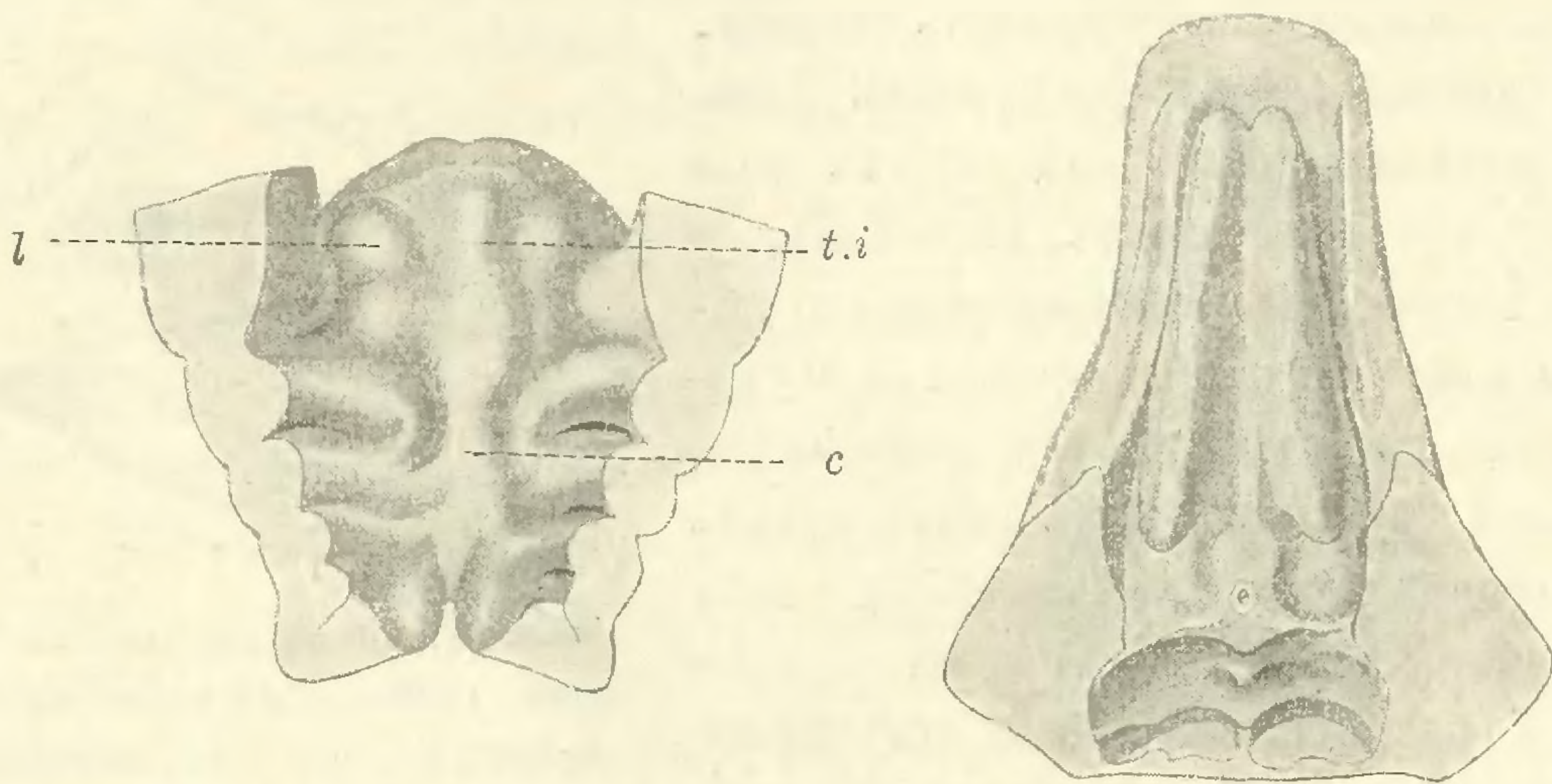


Рис. 393. Двѣ стадіи развитія языка у ящерицы (*Lacerta muralis*). *t.i*—передній непарный зачатокъ (*tuberculum impar*); *c*—задній непарный зачатокъ (*copula*); *l*—боковыя складки. По Калліусу.

щаго въ области второй и третьей жаберной дугъ. Такъ-же, какъ у амфибій, между этими зачатками залагается щитовидная железа. Впослѣдствіи эти зачатки соединяются, а равно къ нимъ присоединяется еще пара боковыхъ валиковъ, тоже входящихъ въ составъ языка. Валики лежатъ впереди въ области мандибулярной дуги и, срастаясь своими передними концами, образуютъ вершину языка (рис. 393). Въ зависимости отъ этого языкъ рептилій (но не птицъ) получаетъ нервы не только отъ *n. hypoglossus*, но и отъ *n. trigeminus* (V).

Языкъ черепахъ и крокодиловъ сравнительно мало подвиженъ, но у ящерицъ и змѣй онъ отличается подвижностью и разнообразіемъ формы, причемъ при основаніи его появляется складка слизистой оболочки, или влагалище языка. Форма языка служила прежде классификаціоннымъ признакомъ для дѣленія ящерицъ на группы: *Crassilinguia*—имѣютъ языкъ короткий, не втяжной, съ едва замѣтной выемкой на концѣ (рис. 394, А); *Brevilinguia*—короткій,

¹⁾ У нѣкоторыхъ ящерицъ железы языка носятъ весьма примитивный характеръ, а именно, являются въ видѣ углубленій, выстланныхъ бокаловидными клетками.

толстый, слабо-вытяжной и съ выемкой на концѣ; *Fissilingua*—длинный, раздвоенный, вытяжной, напоминающій собой двурасщепленный языкъ змѣй (рис. 394, *B* и *C*).

Наконецъ хамелеонамъ, которыхъ прежде называли *Vermilingua*, свойственъ весьма длинный, червеобразный языкъ, быстро выдвигающійся и на концѣ съ расширеніемъ, богатымъ трубчатыми железами (рис. 395). Этотъ языкъ имѣетъ значеніе, какъ и у многихъ амфибій, органа для захватыванія добычи.

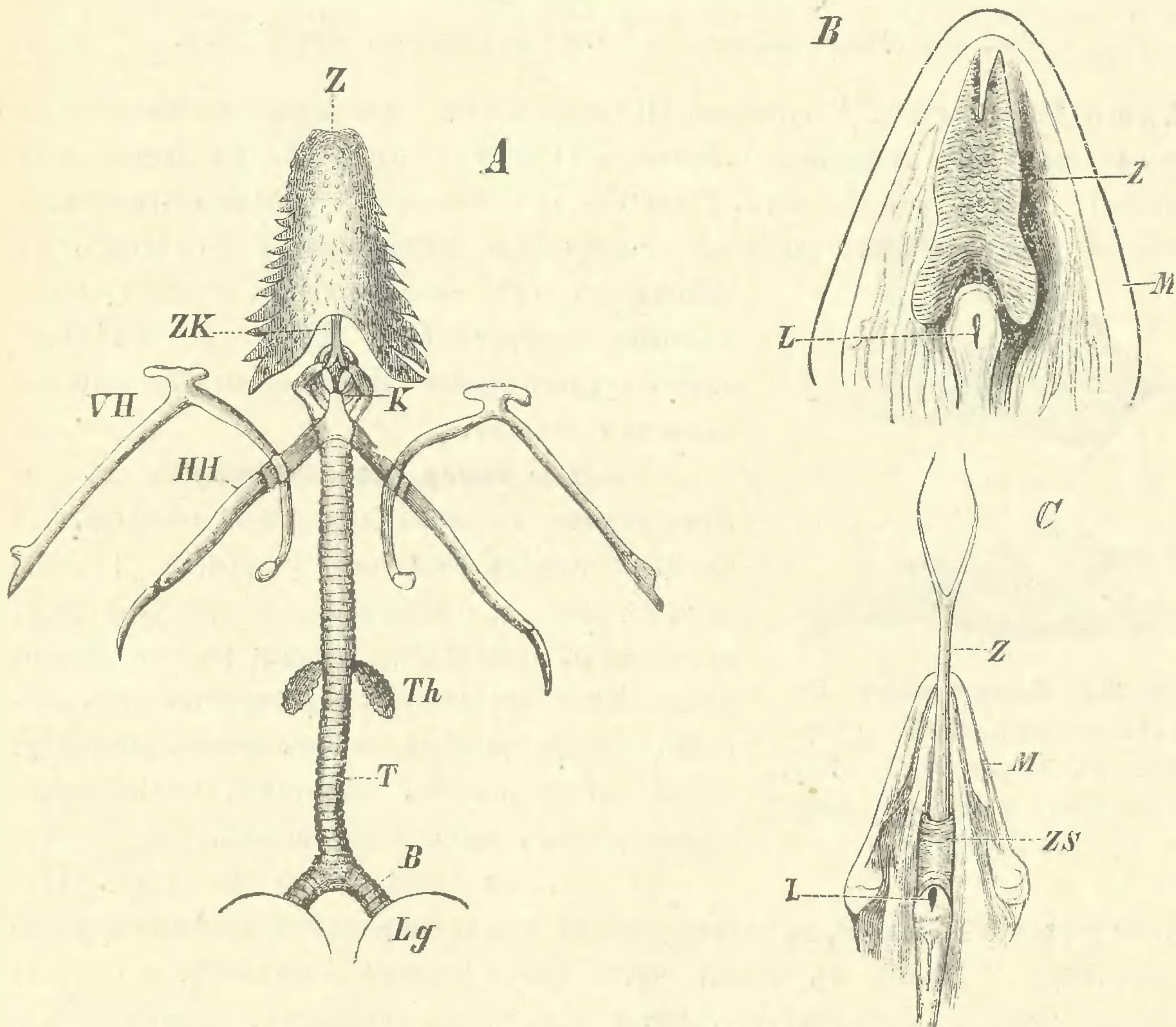


Рис. 394. *A*—языкъ и часть дыхательныхъ путей геккона (*Phyllodactylus euroraeps*); *B*—языкъ ящерицы (*Lacerta*); *C*—языкъ монитора (*Monitor indicus*). *Z*—языкъ; *ZK*—подъязычная кость; *VH*, *HH*—ея передніе и задніе рожки; *K*—гортань; *Th*—щитовидная железа; *T*—трахея; *B*—бронхи; *Lg*—легкія; *M*—нижняя челюсть; *L*—глоточная щель; *ZS*—влагалище языка. Изъ Видерсгейма.

Язычные железы (*gl. linguales*) развиты также у другихъ рептилій, кромѣ змѣй.

У птицъ, за исключеніемъ попугаевъ, языкъ мало подвиженъ и отличается сильнымъ развитіемъ рогового слоя, а железы имѣются лишь на боковыхъ частяхъ его. Нѣкоторыя птицы имѣютъ двурасщепленный языкъ, какъ колибри (*Trochilidae*), другія съ кисточкой роговыхъ сосочковъ на концѣ, какъ медососы (*Meliphagidae*), что стоитъ въ связи съ ихъ питаніемъ

цвѣточными соками. У многихъ водныхъ птицъ одѣтый мягкой кожей языкъ на краяхъ несетъ многочисленныя роговыя пластинки, которыя вмѣстѣ съ пластинками на краяхъ клюва образуютъ цѣдилку, задерживающую пищевыя частицы и пропускающую воду. Эти птицы составляютъ группу пластинчатоклювыхъ

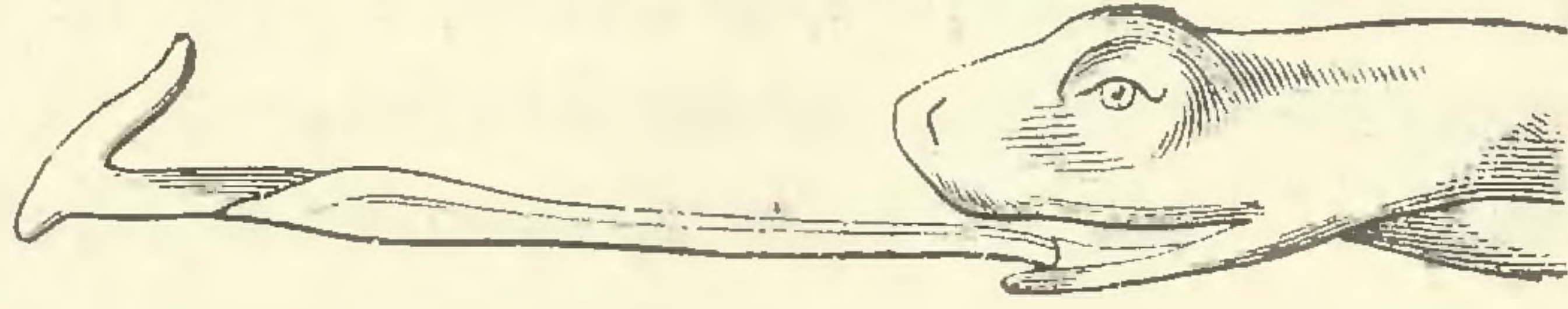


Рис. 395. Голова хамелеона съ вытянутымъ языкомъ. Изъ Лудвига.

(Lamellirosres). У тукановъ (Rhamphastidae) языкъ лентовидный съ рядомъ выступовъ по бокамъ. У фламинго (Phoenicopterus) въ задней части языка по краямъ роговыя иглы. У дятловъ (Picus) языкъ усаженъ крючками и отличается черезъвычайно развитой способностью выдвигаться, что стоитъ въ

зависимости отъ своеобразнаго строенія подъязычнаго аппарата (стр. 144). У Ratitae языкъ рудиментарный. Язычныя железы особенно развиты у дятловъ.

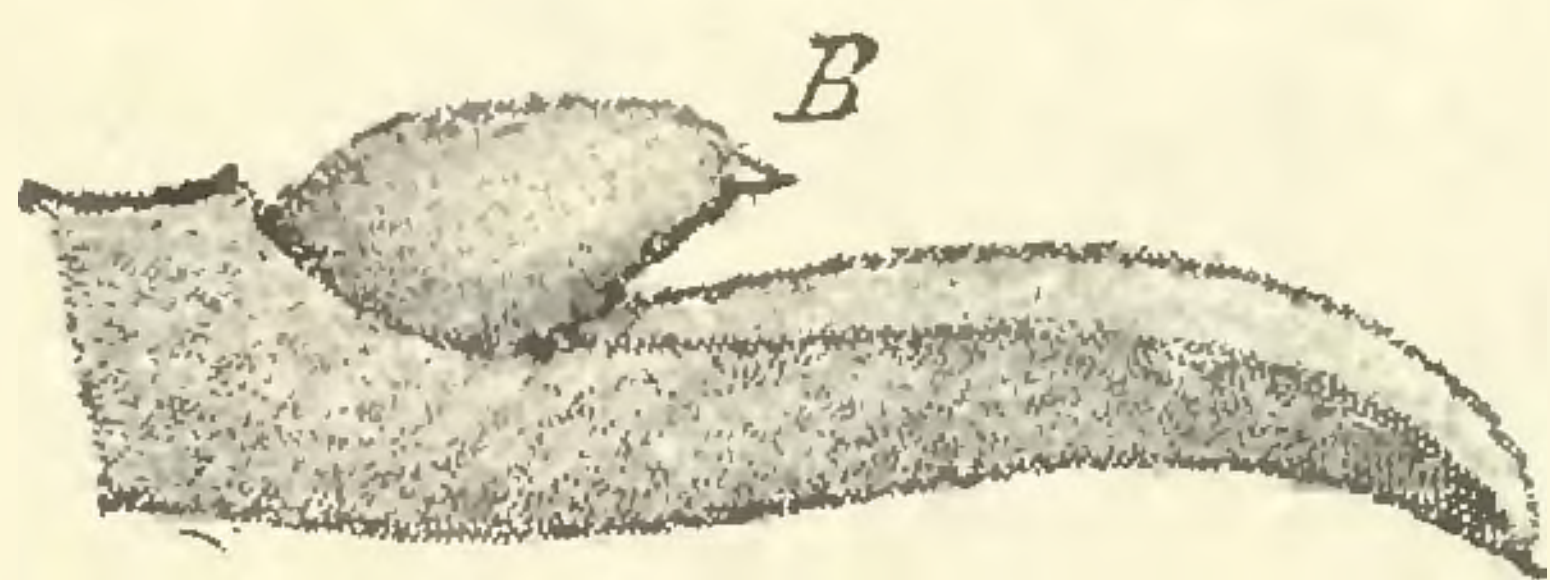
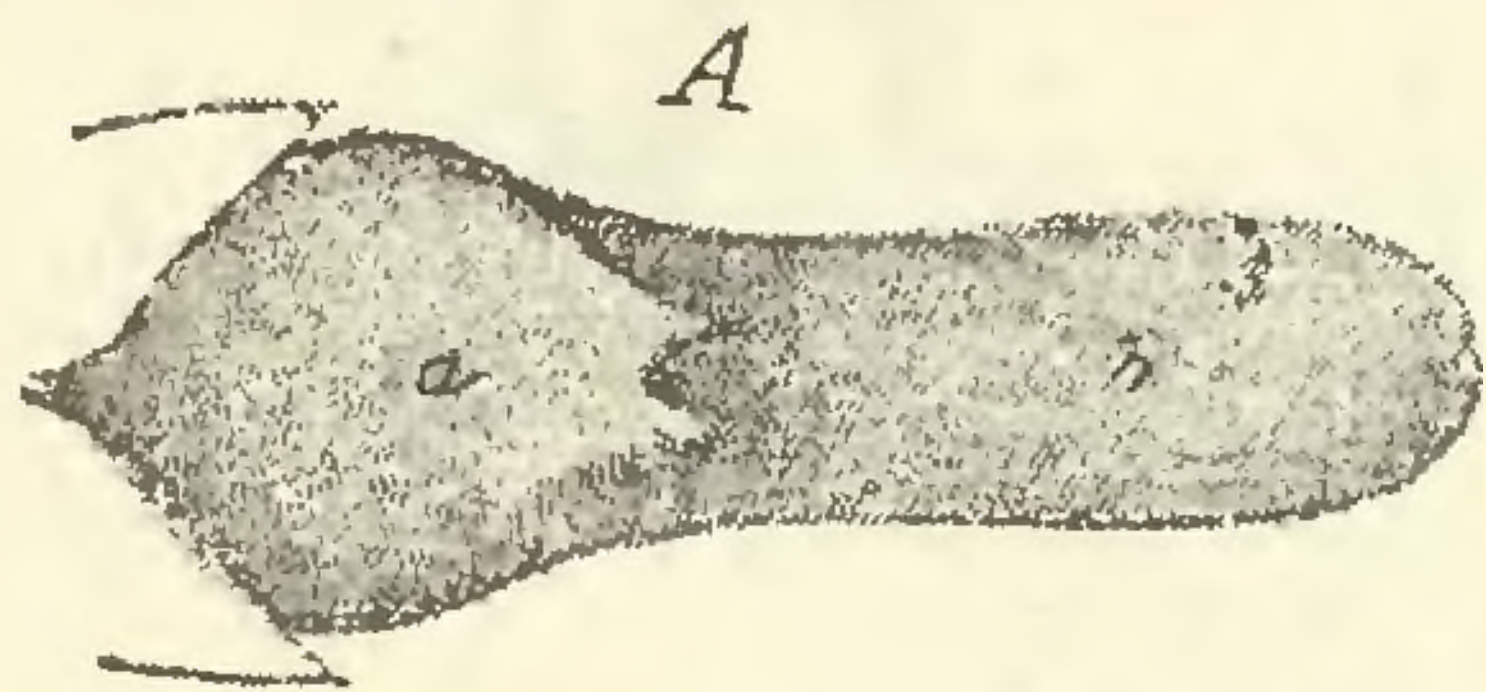


Рис. 396. Языкъ утконоса (Ornithorhynchus paradoxus). А—сверху; В—сбоку. а—верхняя, b—нижняя часть.

Изъ Гегенбаура.

Развитіе языка млекопитающихъ въ общемъ сходно съ таковымъ Sauropsida, но задній непарный зачатокъ укороченъ и залегаетъ только въ области второй жаберной дуги, а третья не принимаетъ участія въ его образованіи. Мускулатура языка у млекопитающихъ особенно сильно развита, и онъ богатъ железами. Часто роговой покровъ достигаетъ значительнаго развитія, какъ напр. у хищниковъ.

У утконоса языкъ состоитъ изъ двухъ отдѣловъ: верхняго короткаго, съ двумя роговыми иглами на концѣ, и длиннаго нижняго (рис. 396). У ехидны въ задней части языка верхняя поверхность его несетъ роговыя бугорки. Надо отмѣтить, что у нѣкоторыхъ сумчатыхъ, полуобезьянъ и приматовъ подъ языкомъ имѣется выступъ—*sublingua*, который у Tarsius, Stenops, Galago и Perodicticus (изъ полуобезьянъ) содержитъ внутри опорный хрящъ. Слѣдъ присутствія *sublingua* находятъ и у человѣка (рис. 397). У многихъ другихъ млекопитающихъ хотя нѣтъ *sublingua*, но внутри языка въ его нижней части залегаетъ соединительно-тканый тяжъ, содержащій тоже иногда хрящикъ. Этотъ опорный тяжъ называется *lyssa*. Иногда такой тяжъ и его хрящъ, представляющій собой, повидимому, обособившуюся часть подъязычнаго хряща (*basihyale*), являются провизорными, какъ это наблюдается у собаки и у человѣка (Nusbaum и Markowski, 1895—1898). Весьма вѣроятно, что *lyssa* представляетъ собой остатокъ *sublingua*, которую Гегенбауръ разсматриваетъ, какъ гомологъ языка нижестоящихъ формъ, а соотвѣтственно этому языкъ млекопитающихъ считаетъ новообразованіемъ, свойственнымъ только этой группѣ.

Гипотеза эта, однако, требует проверки на основании эмбриологических данных; по мнению других, *sublingua* млекопитающих представляет собой новообразование (Orpel, 1900). Равно неясно, соответствует ли язык утконоса *sublingua*, а его верхняя часть—языку собственно прочих млекопитающих. Язычные железы у млекопитающих являются частью слизистыми, а частью серозными. Первые выделяют слизь, вторые—содержащую белковую вещества серозную жидкость.

Такъ какъ ротовая полость выстлана въ передней своей части эктодермой, а въ задней—энтодермой, то по крайней мѣрѣ задній, лежащій позади зачатка щитовидной железы

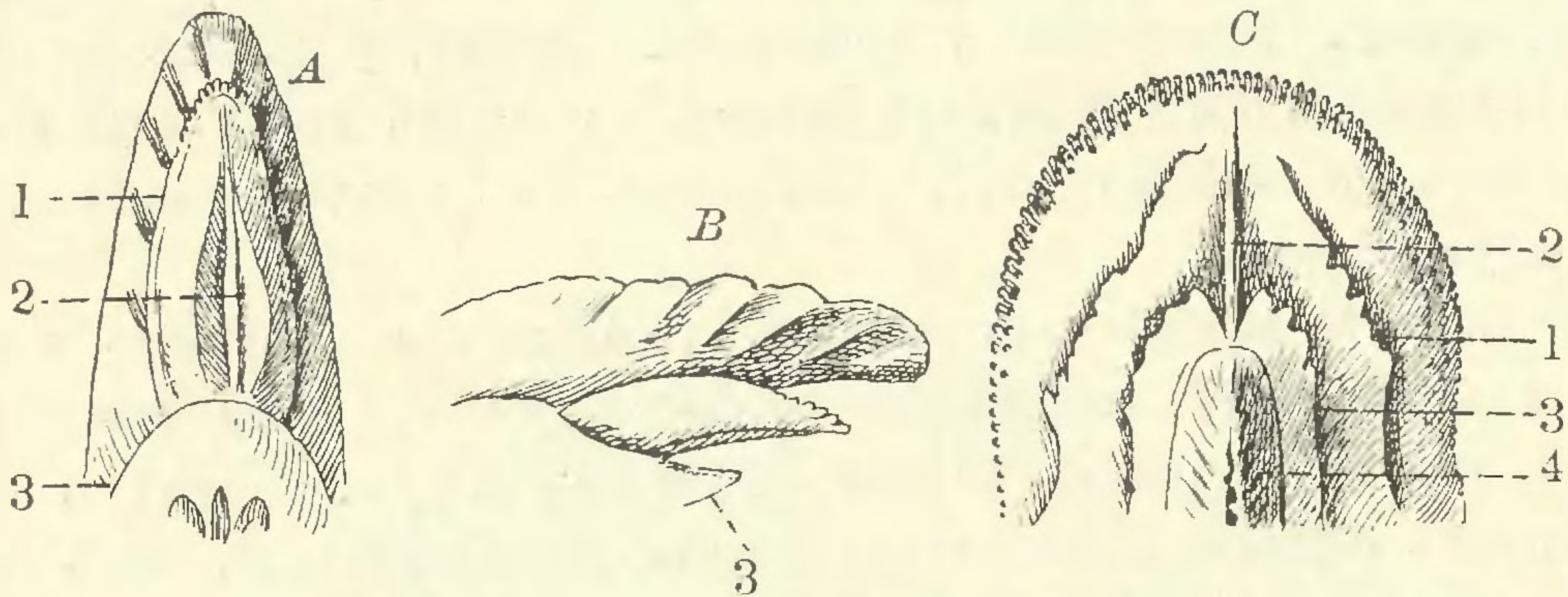


Рис. 397. А—языкъ полубезьяны *Stepanops gracilis* снизу, В—сбоку; С—языкъ новорожденного младенца снизу. 1—край *sublingua*; 2—срединная складка ея; 3—складка, прикрывающая ее снизу; 4—*musculus genioglossus*. По Гегенбауру.

отдѣлъ языка является покрытымъ эпителиемъ несомнѣнно энтодермического происхожденія, а нѣкоторые полагаютъ, что и весь языкъ амфибій и вышестоящихъ формъ покрытъ энтодермическимъ эпителиемъ. Обыкновенно органы чувствъ являются видоизмѣненіемъ эктодермического покрова, и нахожденіе вкусовыхъ органовъ на языкѣ съ этой точки зрѣнія не имѣло бы теоретического объясненія, если бы не имѣлось вышеприведенныхъ (стр. 363), наблюдений касательно вращанія эктодермы въ заднюю часть ротовой полости и въ глотку (рис. 360). Эти элементы эктодермы и даютъ, вѣроятно, начало органамъ вкуса.

Е. Железы ротовой полости.

У рыбъ въ ротовой полости железы отсутствуютъ, что стоитъ въ связи съ ихъ воднымъ образомъ жизни, при которомъ выдѣленія железъ вымывались бы обильно поступающей въ ротовую полость водою. Однако, миноги, которыя во время питанія присасываются ртомъ, и вода при этомъ въ ротъ не поступаетъ, имѣютъ пару открывающихся въ ротовую полость мѣшковидныхъ железъ, съ хорошо развитымъ мышечнымъ слоемъ. Похожій на жиръ секретъ этихъ железъ содержитъ переваривающій белки ферментъ (Нааск, 1903). Амфибии и всѣ вышестоящія формы уже имѣютъ железы, открывающіяся въ ротовую полость. Возникаютъ железы эти по большей части въ видѣ плотныхъ набуханій эпителия ротовой полости, потомъ превращающихся обыкновенно въ развѣтвленные трубчатые или рѣже альвеолярныя железы.

У амфибій мы находимъ нѣсколько железъ. Такъ, въ носовой перегородкѣ залегаетъ трубчатая непарная межчелюстная железа (*gl. intermaxillaris*

s. internasalis), а равно встрѣчаются у безхвостыхъ и мѣшковидныя глоточныя железы, лежащія позади хоанъ и отдающія свой секретъ частью въ хоаны, частью въ глотку. У *Gymnophiona*, у которыхъ межчелюстная железа отсутствуетъ, имѣются многочисленныя железы на губахъ и челюстяхъ, представляющія собой видоизмѣненіе кожныхъ железъ.

Между рептиліями крокодилы имѣютъ сравнительно мало крупныхъ комплексовъ железъ въ ротовой полости, но у прочихъ рептилій железы хорошо развиты. На небѣ имѣются железы, образующія срединную и боковыя группы. Эти небныя железы (*gl. palatinae*) соотвѣтствуютъ межчелюстной железѣ амфибій. Крокодиламъ только онѣ и свойственны. Затѣмъ, у прочихъ рептилій на нижней поверхности ротовой полости имѣется по бокамъ языка группа железъ подъязычныхъ (*gl. sublinguales*), разбивающаяся съ каждой стороны на переднюю и заднюю группу.

Но наиболѣе важную роль играютъ свойственныя ящерицамъ и змѣямъ верхнія и нижнія губныя железы (*gl. labiales superiores et inferiores*), гомологичныя, вѣроятно, губнымъ железамъ *Gymnophiona*. У змѣй и нѣкоторыхъ ящерицъ переднія верхне-губныя железы обособляются въ видѣ предчелюстной железы (*gl. praemaxillaris*), а заднія верхне-губныя у ядовитыхъ змѣй образуютъ съ каждой стороны ядоотдѣлительную железу (*gl. venenata*). Она представляетъ сложную трубчатую железу, облеченную фибрознымъ мѣшкомъ и окруженную мускулатурой, а именно частью *m. masseter*, двигающаго нижнюю челюстью (Rosen, 1904). При сокращеніи этихъ мышцъ содержимое железы выжимается и по протоку поступаетъ въ полый или бороздчатый ядовитый зубъ (стр. 376).

У ядовитыхъ мексиканскихъ ящерицъ — *Heloderma horridum* и *surrectum* группа трубчатыхъ (Holm, 1897) железъ отдаетъ свое содержимое черезъ четыре протока, прободающіе челюсть своей стороны и открывающіеся при основаніи бороздчатыхъ зубовъ нижней челюсти. Вѣроятно, эти железы представляютъ собой гомологи нижнегубныхъ железъ.

Переднія губныя железы отсутствуютъ, естественно, у птицъ, у которыхъ челюсти одѣты клювомъ, но въ углахъ рта имѣются верхнія и нижнія группы железъ, можетъ быть, соотвѣтствующія заднимъ губнымъ железамъ рептилій (рис. 398). Имѣется нѣсколько группъ небныхъ железъ и обыкновенно двѣ или даже больше группъ железъ, именуемыхъ подчелюстными (*gl. submaxillares*), но приравняемыхъ нѣкоторыми, частью по крайней мѣрѣ, подъязычнымъ железамъ рептилій. Однако въ то время какъ у послѣднихъ подъязычныя железы получаютъ нервы отъ тройничнаго (V) или лицевого нерва (VII), у птицъ задняя группа этихъ железъ, которую и приравниваютъ обыкновенно подъязычнымъ железамъ рептилій, получаетъ нервы отъ языко-глоточнаго нерва (IX). У млекопитающихъ слизистая оболочка ротовой полости изобилуетъ слизистыми железами, носящими названія по мѣсту ихъ нахожденія. Имѣются губныя железы (*gl. labiales*), и какъ-бы ихъ продолженіе составляетъ группа на внутренней по-

верхности щекъ (*gl. buccales*). Эти железы соотвѣтствуютъ, вѣроятно, губнымъ железамъ амфибій и рептилій. Имѣются также небныя железы (*gl. palatinae*) и язычныя (*gl. linguales*), соотвѣтствующія таковымъ же тѣхъ же позвоночныхъ. Подъязычная железа (*gl. sublingualis*) рептилій у млекопитающихъ даетъ нѣсколько железъ съ каждой стороны: во-первыхъ, *gl. submaxillaris* (подчелюстную), открывающуюся посредствомъ *ductus Whartonianus*; во-вторыхъ, *gl. retrolingualis*, открывающуюся вмѣстѣ съ послѣдней; въ-третьихъ группу железъ, открывающихся нѣсколькими мелкими и крупными протоками и удерживающихъ названіе *gl. sublingualis*.

Gl. parotis (околоушная) съ ея *ductus Stenonianus* лежитъ въ углу, образованномъ сходящемъ верхней и нижней стѣнки ротовой поверхности, и

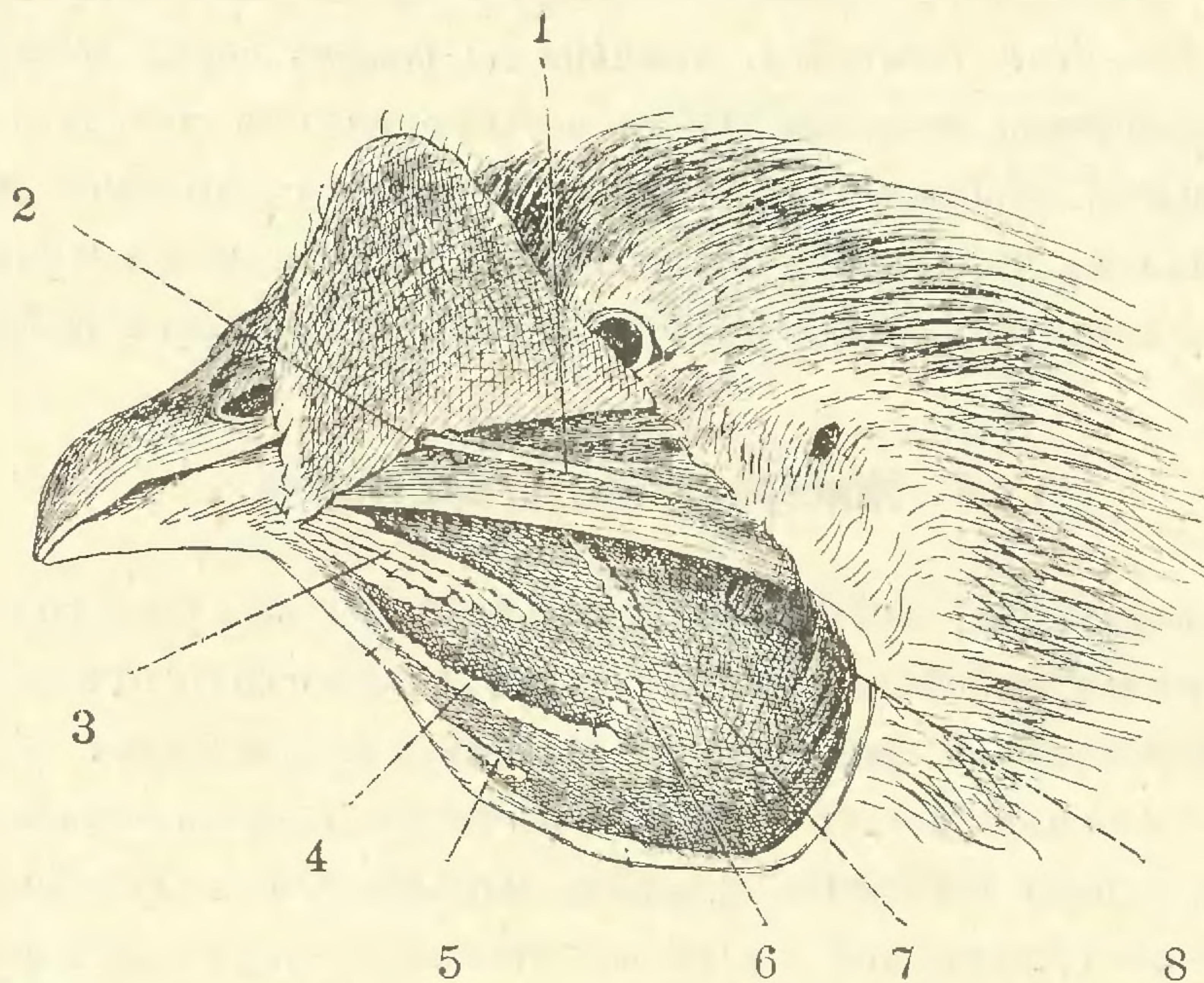


Рис. 398. Слюнные железы курицы (*Gallus domesticus*). 1—*jugale*; 2—железы въ углу рта; 3, 4, 5, 7—*gl. submaxillares*; 6—отдѣльныя группы железокъ; 8—*tonsilla*. По Холодковскому.

представляетъ собой новообразованіе, ибо по иннервациі отнюдь не соотвѣтствуетъ ядовитымъ железамъ змѣй, какъ думали ранѣе.

Подъязычная железа развита менѣе другихъ, а подчелюстная у нѣкоторыхъ неполнозубыхъ (особенно у броненосцевъ), хищниковъ и рукокрылыхъ развита сильнѣе околоушной. Вообще же околоушная является наиболѣе крупной железой.

У китообразныхъ железы въ ротовой полости отсутствуютъ вовсе, а у сиреновыхъ и ластоногихъ отсутствуютъ нѣкоторыя изъ крупныхъ железъ.

У предыдущихъ формъ железы ротовой полости являются чисто слизистыми. У млекопитающихъ железы подъязычная, подчелюстная съ *retrolingualis* и околоушныя—носятъ общее названіе слюнныхъ, но подъязычная является всетаки слизистой, подчелюстная то серозной, то смѣшанной, т.-е. частью

слизистой, частью серозной, и околушная—серозной. Такимъ образомъ только подчелюстная и подъязычная являются настоящими выдѣляющими особый ферментъ слюнными железами.

Въ связи съ ротовой и фарингеальной полостью стоятъ лимфоидныя железы. Отдѣльныя лимфатическія фолликулы какъ въ крышкѣ, такъ и на днѣ ротовой полости наблюдаются и у амфибій.

У крокодиловъ и птицъ имѣются лимфоидныя скопленія около отверстій Евстахіевой трубы.

Но настоящіе лимфоидныя органы, или *tonsillae*, свойственны млекопитающимъ, у которыхъ имѣются *tonsillae palatinae* (миндалевидныя железы человѣческой анатоміи), лежащія на внутренней поверхности мягкаго неба, и *tonsillae pharyngeae*, лежащія въ крышкѣ глотки въ ея задней части, а кромѣ того встрѣчаются *tonsillae linguales*, лежащія по бокамъ корня языка. Въ области *tonsillae* обыкновенно открываются въ ротовую полость трубчатыя слизоотдѣлительныя железы. Наблюдаемое въ области *tonsillae palatinae* углубленіе слизистой оболочки по нѣкоторымъ представляетъ собой остатокъ спишной (Nasmar, 1902), по другимъ (Grünwald, 1910) брюшной части второй жаберной щели.

Г. Жаберная часть кишечника.

Часть кишечника, слѣдующая за ротовой полостью, у водныхъ *Amphibia* является приспособленной для воднаго дыханія и сообщается съ наружной средой попарно расположенными жаберными щелями, выраженными у позвоночныхъ животныхъ, дышащихъ воздухомъ, лишь въ эмбриональномъ состояніи (рис. 359). Первое возникновеніе жабернаго аппарата обозначается появленіемъ въ переднемъ отдѣлѣ энтодермической части кишечника попарно расположенныхъ полыхъ выступовъ, или жаберныхъ мѣшковъ (рис. 360). Эктодерма тоже образуетъ на соответственныхъ мѣстахъ неглубокія щелевидныя углубленія, дно которыхъ приходитъ въ соприкосновеніе съ слѣпыми концами энтодермическихъ выступовъ, и путемъ прорыва такимъ образомъ образовавшейся двойной перегородки образуются жаберныя щели, которыя могутъ быть названы наружными въ отличіе отъ тѣхъ отверстій, вторыми жаберные мѣшки сообщаются съ кишечникомъ, или внутренними жаберными щелями. Такая закладка жаберныхъ мѣшковъ имѣетъ мѣсто у всѣхъ позвоночныхъ, хотя у *Amniota* задняя пара щелей можетъ не прорываться вовсе, а у человѣческаго зародыша, напр., прорывается только одна передняя. Дальнѣйшая судьба жаберныхъ мѣшковъ, однако, весьма различна у различныхъ представителей позвоночныхъ (Götte, 1901). У круглоротыхъ на внутренней поверхности энтодермическихъ мѣшковъ образуются складки—жаберныя лепестки (рис. 362). Такимъ образомъ лепестки эти у круглоротыхъ—энтодермическаго происхожденія. У селакій мы видимъ подобныя же лепестки, но происхожденіе ихъ, по Гетте, иное. На каждой жаберной дужкѣ, раздѣляющей сосѣднія жаберныя щели, появляется по эктодермической складкѣ

Складки эти, удлиняясь, увеличиваютъ глубину первичныхъ мѣшковъ и могутъ быть сравнены съ оперкулярной складкой, появляющейся на гюидной дугѣ высшихъ рыбъ. У молодыхъ экземпляровъ древнѣйшей изъ современныхъ акулъ—*Chlamydoselache anguineus* эти складки остаются свободными и между собой не срастаются (рис. 399), но, говоря вообще, у селахий онѣ срастаются между собой своими верхними и нижними краями, и такимъ образомъ формируется наружный участокъ каждого жабернаго мѣшка, на передней и задней стѣнкѣ котораго появляются въ видѣ складокъ жаберные лепестки. Такъ какъ оперкулярныя складки образуются разрастаніемъ наружной, высланной эктодермой поверхности зародыша, то образованныя ими стѣнки жаберныхъ мѣшковъ селахий, а слѣдовательно, и возникшіе на этихъ стѣнкахъ жаберные лепестки Гетте считаетъ эктодермическими производными, а не энтодермическими, какъ принимали это вслѣдъ за Ратке до сихъ поръ.

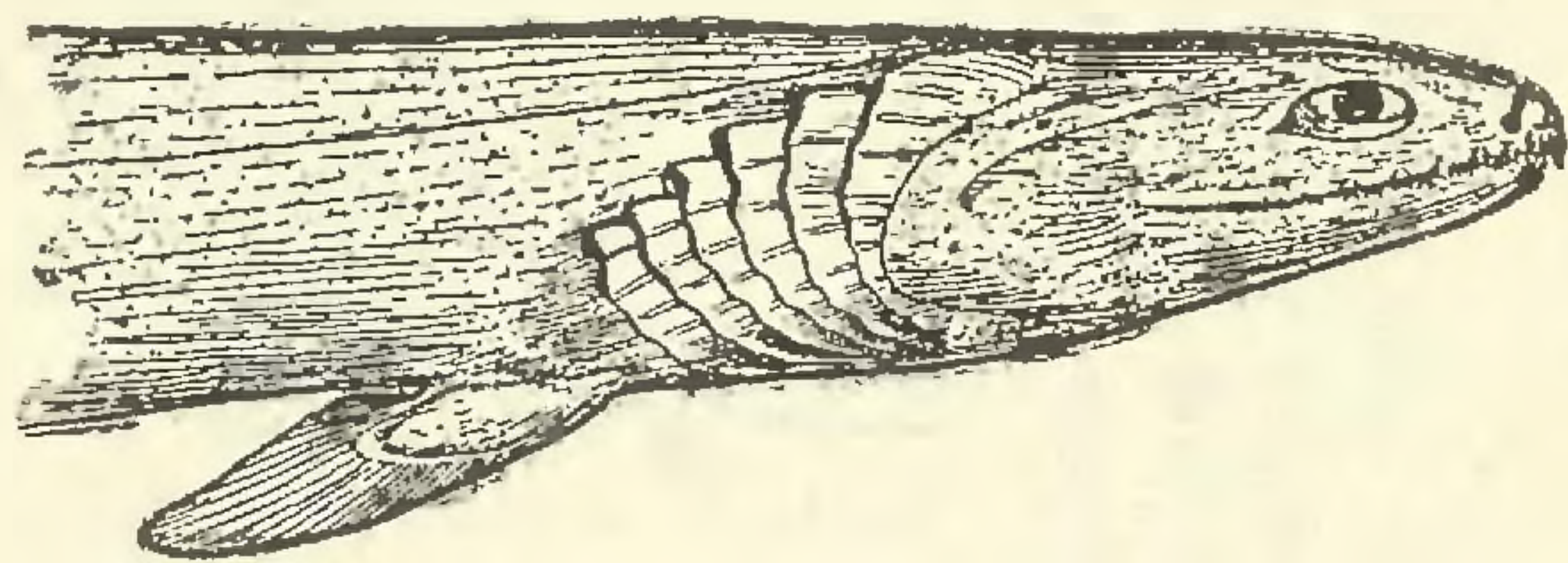


Рис. 399. Передняя часть тѣла *Chlamydoselache anguineus*. По Гюнтеру.

Передняя пара жаберныхъ мѣшковъ, лежащая между гюидной и мандибулярной дугами, образуетъ пару каналовъ, соединяющихъ ротовую полость съ наружной средой и носящихъ названіе брызгалець (*spiraculum*), и развивающаяся въ этой щели нефункционирующая жабра называется ложной или спиракулярной. Хрящевые лучи, сидящіе на дугахъ селахий и подпирающіе стѣнки мѣшковъ (рис. 135), такимъ образомъ, подпираютъ въ сущности такія же оперкулярныя складки, какъ и *radii branchiostegi*, сидящіе на гюидной дугѣ (рис. 142). У всѣхъ вышестоящихъ формъ оперкулярная складка развивается только на гюидной дугѣ и превращается въ постоянную или провизорную жаберную, иначе оперкулярную крышку (рис. 400, B). У высшихъ рыбъ жаберные мѣшки являются обыкновенно весьма укороченными, такъ что говорить о мѣшкахъ, а равно внутреннихъ и наружныхъ жаберныхъ щеляхъ невозможно, а можно говорить только о раздѣленныхъ дужками и прикрытыхъ оперкулярной крышкой жаберныхъ щеляхъ вообще. Жаберные лепестки образуются, какъ у рыбъ, такъ и у амфибій эктодермической частью жаберныхъ щелей¹⁾, что ясно

¹⁾ Обыкновенно считаютъ жаберные лепестки рыбъ за энтодермическіе, а лепестки амфибій—за эктодермическіе, почему и не считаютъ ихъ гомологичными. Развиваемый Гетте и Моровымъ взглядъ позволяетъ установить эту гомологію. Гетте однако допускалъ, что брызгалець селахий и ганоидовъ выслано энтодермой и что соответствующая ему ложная жабра (стр. 406) энтодермическаго происхожденія. Моровъ распространилъ взглядъ относительно эктодермическаго происхожденія жаберныхъ лепестковъ и на ложную жабру. Если съ одной стороны на эктодермическое происхожденіе жаберныхъ лепестковъ имѣлись указанія и раньше (Schenk, 1871), то съ другой въ нѣкоторыхъ позднѣйшихъ работахъ (Greil, 1906) видима попытка отстоять взглядъ Rathke касательно энтодермическаго происхожденія жаберныхъ лепестковъ.

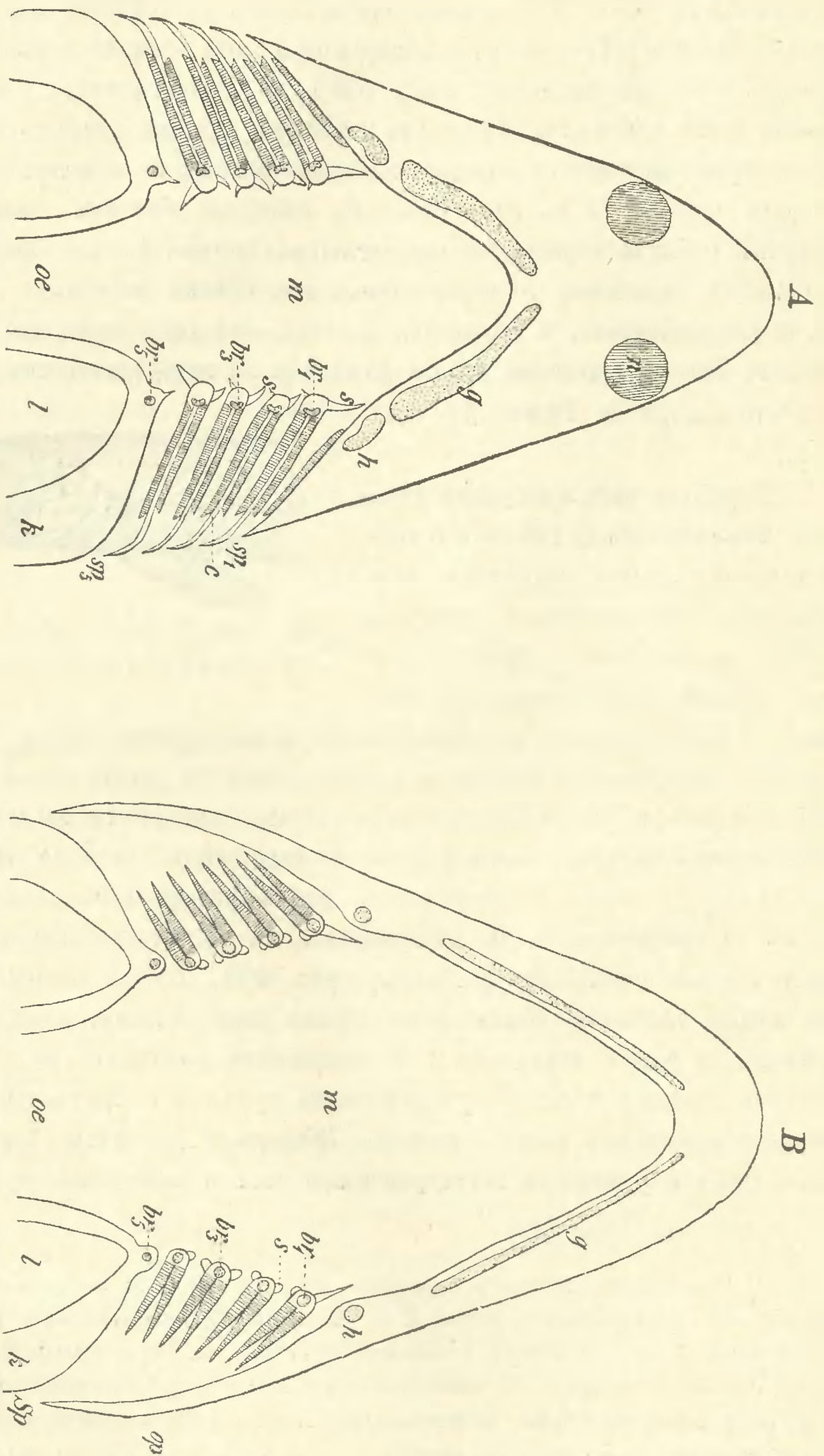


Рис. 400. Схематическіе горизонтальныя разрѣзы черезъ голову: А—аклуки, В—костистой рыбы. *br*₁, *br*₂, *br*₃ — первая, третья, пятая жаберныя дуги; *c*—перегородки между жаберными мѣшками; *g*—верхняя челюсть; *h*—голотная дуга; *k*—ствѣнка тѣла; *l*—подость тѣла; *m*—ротная подость; *n*—носовая ямки; *oe*—нищеводъ; *op*—жаберная крышка; *s*—отростки на внутреннемъ краѣ жаберныхъ дугъ, образующіе цѣдилку (стр. 408); *Sp*—оперкулярная щель; *sp*₁, *sp*₂, *sp*₃—первая, пятая жаберная щель. Оба рисунка изъ Боаса.

видно напр. у осетровыхъ (*A cirenser*), у которыхъ лепестки эти возникаютъ раньше, чѣмъ образовался прорывъ перегородки, раздѣляющій экто- и энтодермическую часть жабернаго мѣшка. Насчетъ эктодермической части жаберныхъ мѣшковъ возникаютъ жаберные лепестки и у костистыхъ рыбъ (Moroff, 1902). У дышащихъ воздухомъ амфибій жаберныя щели, по мѣрѣ превращенія головастика, закрываются плотно прирастающей къ кожѣ головы оперкулярной складкой и облитерируются. У зародышей *Amniota* жаберныхъ лепестковъ не образуется, но наблюдается образованіе небольшого соответствующаго оперкулярной складкѣ выступа въ области гонимой дуги впереди лежащей въ шейной части ямки (*sinus cervicalis*), на двѣ которой и открываются жаберныя щели зародыша. Соответствующіе брызгальцамъ жаберныя мѣшки у амфибій и *Amniota* превращаются въ Евстахіевы трубы и барабанныя полости. У формъ, имѣющихъ провизорные жаберные мѣшки, различныя части ихъ могутъ сохраняться въ видѣ другихъ, частью функционирующихъ, частью рудиментарныхъ органовъ (стр. 422). Какъ аномалія, жаберныя щели могутъ сохраняться у человѣка въ видѣ фистулъ на шеѣ, иногда сообщающихся съ пищеводомъ. Жаберные лепестки могутъ въ измѣненной и весьма разнообразной формѣ выдаваться изъ жаберныхъ щелей или даже сидѣть на наружной поверхности животнаго, иногда даже въ нѣкоторыхъ отдаленій отъ щелей, и тогда получаютъ названіе **наружныхъ жабръ**, являющихся то постоянными, то провизорными органами. Что касается до **числа жаберныхъ мѣшковъ**, то у круглоротыхъ ихъ въ большинствѣ случаевъ семь паръ (рис. 62), но кромѣ того у *Amphicoetes* на внутренней сторонѣ кишечника, тотчасъ позади *velum*, имѣется съ каждой стороны покрытая мерцательнымъ эпителиемъ бороздка, которую Дорнъ считалъ за рудиментъ передней пары мѣшковъ, не развивающихся вовсе или появляющихся лишь провизорно (у *Vdellostoma*) и соответствующихъ брызгальцамъ другихъ рыбъ, такъ что за типичное для круглоротыхъ число можно принять 8 паръ¹⁾. Это же число находимъ у одной изъ древнѣйшихъ акулъ, а именно у *Hertan chus*, имѣющей, кромѣ брызгальца, 7 паръ жаберныхъ щелей и имъ соответствующихъ мѣшковъ, но у *Chlamidoselache* и *Hexanchus*, изъ которыхъ первая является еще болѣе древней формой, жаберныхъ щелей имѣется 6, а у прочихъ акулъ и рыбъ вообще—5, или еще менѣе. У *Amniota* залагается 5 паръ (*Reptilia*) или 4 пары (*Aves*, *Mammalia*) жаберныхъ мѣшковъ.

Однако отмѣтимъ, что у одного изъ представителей *Muxinidae*, а именно у *Vdellostoma*, число жаберныхъ щелей и мѣшковъ у различныхъ видовъ достигаетъ 10—12 и даже 14 паръ. Отмѣтимъ также, что у ланцетника перья 14 паръ жаберныхъ щелей залагаются совершенно метамерно, а послѣ этого бываетъ перерывъ или пауза въ развитіи жаберныхъ щелей, число коихъ потомъ чрезвычайно возрастаетъ и расположеніе коихъ

¹⁾ Впрочемъ, подобную же бороздку находятъ позади *velum* у ланцетника (Van Wijhe, 1901) и тамъ она совсѣмъ не имѣетъ сходства съ жаберными щелями, а всего скорѣе должна быть сравнена съ таковою же бороздкой, наблюдаемой въ передней части жабернаго отдѣла кишечника у оболочниковъ. Такимъ образомъ, предположеніе Дорна требуетъ еще подтвержденія.

теряетъ метамерный характеръ. На основаніи этихъ соображеній можно думать, что первоначальное расположеніе у хордовыхъ жаберныхъ щелей, а слѣд. и дужекъ, было строго метамернымъ, т.-е. бранхіомерія совпадала съ метамеріей (стр. 109 и 116).

Весьма вѣроятно, что ближайшіе предки позвоночныхъ имѣли сначала 14 паръ метамерно расположенныхъ мѣшковъ и щелей, но потомъ число ихъ постепенно уменьшалось, а равно, вслѣдствіе нѣкотораго смѣщенія, терялось строгое соотвѣтствіе ихъ съ метамерами тѣла.

Замѣтимъ, однако, что у кишечножаберныхъ (рис. 4), считаемыхъ многими за предковъ хордовыхъ, многочисленныя жаберныя щели лежатъ всѣ на протяженіи передней части лишь одного задняго сегмента тѣла, такъ что съ этой точки зрѣнія метамерное расположеніе, свойственное зародышу ланцетника въ стадіи съ 14 парами щелей, тоже въ свою очередь представляетъ собой позднѣйшее явленіе. Надо думать, что оно вызвано распаденіемъ задняго сегмента у подобнаго кишечножабернымъ предка хордовыхъ на метамеры и приуроченіемъ каждой пары щелей и мѣшковъ въ опредѣленной метамерѣ. Предположеніе это не представляется невѣроятнымъ уже потому, что метамерія вообще, вѣроятно, возникла изъ простой повторности органовъ, начавшейся, можетъ быть, съ гонадъ и постепенно распространившейся на другія системы органовъ и принявшей при этомъ закономѣрный характеръ.

У тѣхъ-же кишечножаберныхъ мною была найдена (1889) позади жабернаго отдѣла своеобразная форма сообщенія полости кишечника съ наружной средой, въ видѣ двухъ рядовъ попарно расположенныхъ поръ. Встрѣчаются формы и съ однимъ рядомъ поръ, но это, конечно, является результатомъ редукціи. Стѣнка кишечника подходит къ наружной стѣнкѣ тѣла и срастается съ ней, а въ мѣстѣ срастанія образуется пора. Тогда же мною было высказано предположеніе, что мы имѣемъ дѣло съ простѣйшей формой жаберныхъ щелей. Первоначально весь кишечникъ могъ играть роль дыхательнаго аппарата, какъ онъ служитъ для воздушнаго дыханія у нѣкоторыхъ рыбъ и теперь (стр. 427). Потомъ дыхательная функція сосредоточилась въ передней части кишечника, гдѣ вновь притекающая вода богаче кислородомъ, а для увеличенія поверхности этой части могли возникнуть кольцевыя или даже боковыя складки стѣнокъ кишечника. Затѣмъ произошло прирастаніе этихъ складокъ къ покровамъ и образованіе поръ въ мѣстѣ срастанія. Удаленіе воды черезъ поры важно было потому, что оно избавляло кишечникъ отъ постояннаго промыванія водой и разжиженія пиши и пищеварительныхъ соковъ.

Дальнѣйшее осложненіе, въ видахъ увеличенія дыхательной поверхности, привело къ образованію жаберныхъ лепестковъ. Лепестки у древнѣйшихъ позвоночныхъ были эктодермическими, какими они являются у круглоротыхъ, но у прочихъ позвоночныхъ они замѣнились эктодермическими, причемъ, можетъ быть, и здѣсь имѣли мѣсто явленія меторизиса (ср. стр. 98, 116 и др.). Отмѣтимъ еще одну особенность въ строеніи жаберныхъ мѣшковъ кишечножаберныхъ, а именно въ каждый жаберный мѣшокъ свѣшивается со спинной стороны складка его верхней стѣнки, или жаберный клапанъ. Если припомнимъ (стр. 24), что у ланцетника раздѣленіе первичныхъ жаберныхъ щелей на вторичныя происходитъ тоже черезъ образованіе складки, спускающейся со спинной стороны жаберной щели (рис. 34), то для насъ станетъ ясно, что строеніе жаберныхъ мѣшковъ кишечножаберныхъ воспроизводитъ стадію развитія жаберныхъ щелей безчерепныхъ. Если-бы нижній конецъ жабернаго клапана кишечножаберныхъ приросъ къ нижней стѣнкѣ жабернаго мѣшка, то, естественно, произошло бы раздѣленіе каждого жабернаго мѣшка на два. У кишечножаберныхъ наблюдается и опорный жаберный скелетъ, напоминающій отчасти по формѣ скелетъ безчерепныхъ, но въ то время какъ у послѣднихъ этотъ скелетъ состоитъ изъ модифицированной соединительной ткани, у кишечножаберныхъ онъ представляетъ кутивулярное образованіе, или точнѣе утолщеніе основной перепонки, подстилающей эпителий кишечника. Въ небольшой складкѣ покрововъ, находящейся на заднемъ краѣ воротника кишечножаберныхъ съ каждой стороны и слѣд. лежащей впереди жабернаго отдѣла, нѣкоторые видятъ гомологъ оперкулярной складки

позвоночныхъ. Между *Pterobranchia* у *Cephalodiscus* мы находимъ всего лишь одну пару жаберныхъ щелей ¹⁾. Относительно значенія перибранхiальной полости безчерепныхъ см. главу XIII.

Жаберный аппаратъ въ его наиболѣе первичной формѣ находимъ между круглоротыми у *Ammocoetes* (рис. 362, 414) и отчасти у *Bdellostoma*. Въ томъ и другомъ случаѣ жаберные мѣшки открываются каждый однимъ отверстиемъ наружу, а другимъ—внутрь, причемъ у *Ammocoetes* ихъ 7 паръ, у *Bdellostoma*—6 или 7 паръ, но у *B. bischoffi* и *stouti* 12—12, а у *B. polytremata* доходитъ даже до 14.

У *Bdellostoma*, какъ и у *Muxine*, имѣющей тоже 6 или рѣже 7 паръ жаберныхъ мѣшковъ, они измѣнены въ томъ отношенiи, что въ то время, какъ у *Ammocoetes* мѣшки тянутся отъ внутренняго отверстия до наружнаго, у *Bdellostoma* и *Muxine* каждый образуетъ расширение, отъ котораго мѣшокъ кнаружи продолжается въ видѣ узкаго и довольно длиннаго канала, идущаго вплоть до наружнаго отверстия. У *Muxine* модификація жабернаго аппарата идетъ еще далѣе, а именно наружныя части всѣхъ каналовъ сливаются

¹⁾ Въ послѣднее время вопросъ о происхожденiи жаберныхъ щелей разсматривается иначе, а именно, въ нихъ видятъ видоизмѣненiе т. наз. жаберныхъ желобковъ *Pterobranchia*, представляющихъ собой продолженiе тѣхъ бороздокъ, которыя идутъ отъ основанiя такъ назыв. рукъ (у *Rhabdopleurida*) ко рту и служатъ для притока воды со взвѣшенными въ ней пищевыми частицами въ ротовое отверстие. Мастерманъ высказалъ предположенiе, что первая пара жаберныхъ щелей могла возникнуть черезъ замыканiе краевъ этихъ желобковъ и превращенiе ихъ въ трубки, сообщающiя полость глотки съ наружной средой. Этой гипотезѣ противорѣчитъ прежде всего вышеуказанное физиологическое значенiе жаберныхъ желобковъ. Токъ воды по нимъ устремляется снаружи внутрь, а въ жаберныхъ щеляхъ—токъ воды идетъ изнутри кнаружи. Еще скорѣе можно допустить, что на проксимальномъ концѣ жабернаго желобка черезъ прорывъ возникло отверстие, черезъ которое и удалялся излишекъ воды и которое образовало первую пару жаберныхъ щелей. Такое предположенiе было-бы по крайней мѣрѣ въ согласiи съ физиологической стороной дѣла. Но есть и другое препятствiе для принятiя гипотезы Мастермана. У *Cephalodiscus* жаберные желобки и жаберныя щели существуютъ одновременно и жаберныя щели лежатъ на протяженiи этихъ желобковъ, такъ что часть этихъ послѣднихъ лежитъ позади щелей (Щенотьевъ, 1907).

Два органа, имѣющiеся одновременно у одного и того-же животнаго, не могли возникнуть одинъ черезъ видоизмѣненiе другого и не могутъ быть гомологичны. Поэтому исходной формой для жаберныхъ щелей я все-таки считаю вышеупомянутыя кишечныя поры *Enteropneusta*. Жаберные желобки могли имѣть лишь одно значенiе, а именно опредѣлить двурядное расположенiе этихъ поръ, и расположенiе ихъ въ видѣ одного непарнаго ряда у нѣкоторыхъ *Enteropneusta*, очевидно, явленiе позднѣйшее. Описанныя Заленскимъ (1906) для *Archiannelida* желобковидныя глоточныя углубленiя (*Schlundtaschen*), продолжающiяся черезъ ротъ въ эктодермическiя углубленiя на нижней поверхности головы, лежатъ въ числѣ двухъ паръ въ эктодермической части кишечника, и сравненiе ихъ съ жаберными щелями или съ жаберными желобками требуетъ осторожности. Сравненiе съ послѣдними предполагаетъ у предковъ архiаннелидъ существованiе рукъ или лофофора, а между тѣмъ архiаннелиды не представляютъ въ своей организацiи и развитiи ни малѣйшаго слѣда упрощенiя. Поэтому мнѣ кажутся эти углубленiя такъ-же мало сравнимыми съ жаберными щелями, какъ описанныя въ свое время Семперомъ углубленiя на наружной поверхности тѣла сидячихъ аннелидъ сем. *Serpulidae* (ср. Orley, 1885).

съ каждой стороны въ одинъ общій, открывающійся наружу посредствомъ отодвинутого кзади отверстия (рис. 401). Какъ у *Muxine*, такъ и у *Bdellostoma* позади задней пары мѣшковъ, но только съ лѣвой стороны, замѣчается еще не имѣющій соответствующей пары рудиментарный жаберный мѣшокъ. Онъ имѣетъ на всемъ своемъ протяженіи форму простаго канала съ гладкими стѣнками, сообщающаго полость кишечника съ наружной средой, и носитъ названіе кожно-жабернаго протока (*ductus oesophago-cutaneus*).

У взрослой миноги (*Petromyzon*) измѣненіе жабернаго аппарата идетъ въ другомъ направленіи, а именно наружныя отверстия мѣшковъ сохраняютъ

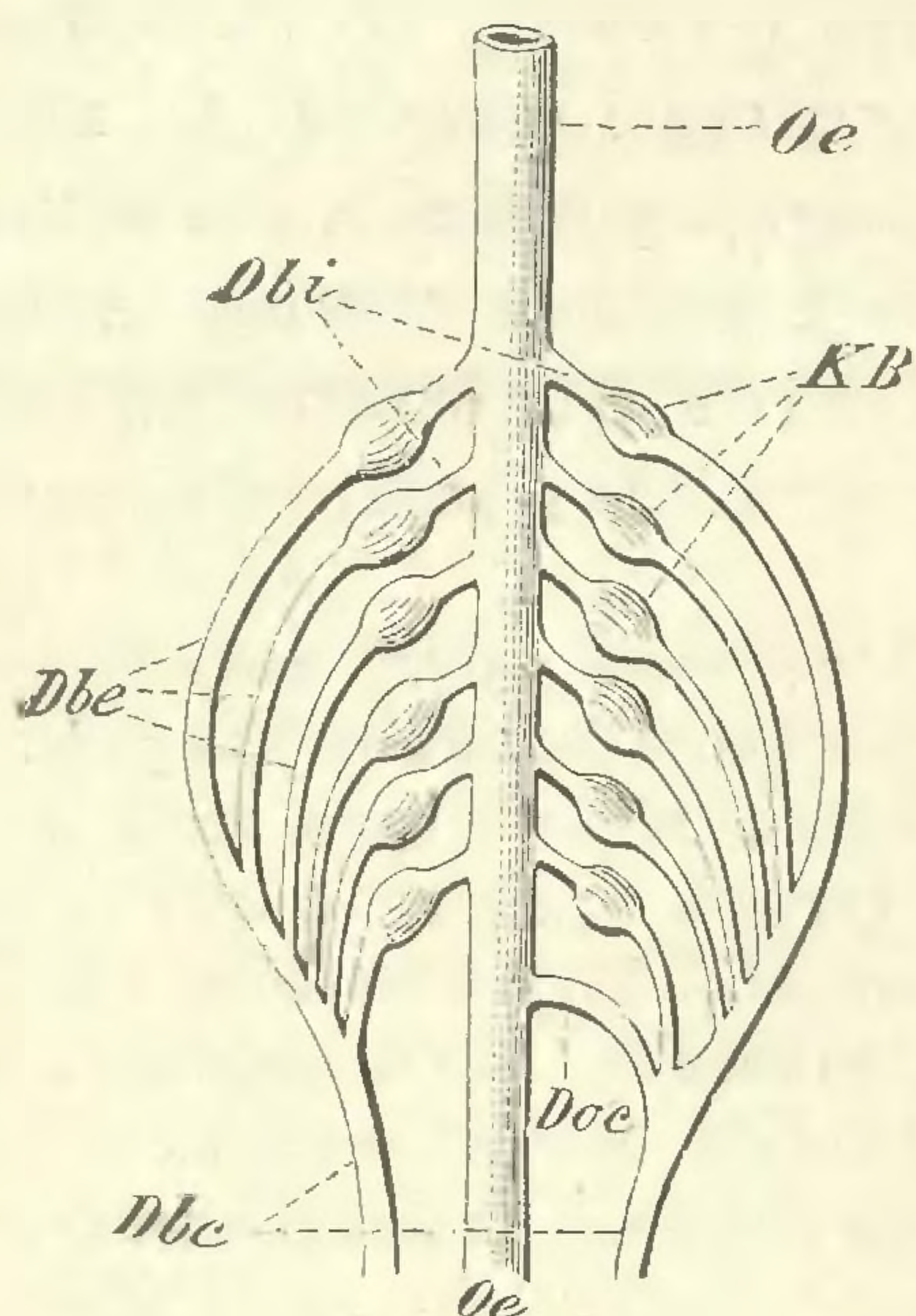


Рис. 401. Схема жабернаго аппарата *Muxine glutinosa* съ брюшной стороны. *Oe*—пищеводъ; *KB*—мѣшковидныя расширения каналовъ, въ которыхъ находятся жаберныя лепестки; *Dbi*, *Dbe*—внутреннія и наружныя части жаберныхъ каналовъ; *Dbe*—общій выводной каналъ; *Doc*—*ductus oesophagocutaneus*. Изъ Видерсгейма.

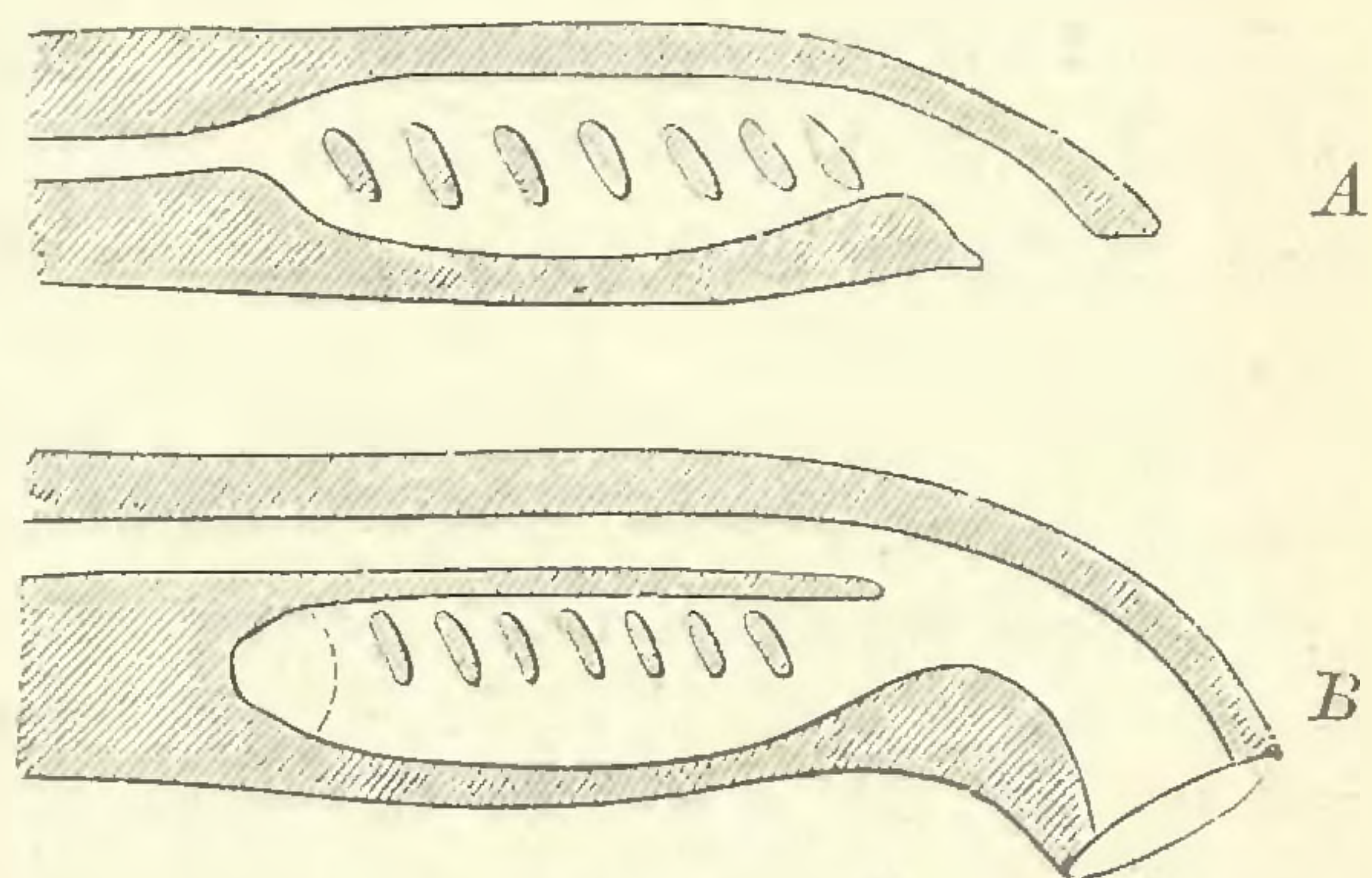


Рис. 402. Продольные схематическіе разрѣзы черезъ голову нескоройки (*A*) и взрослой миноги (*B*). Изъ Видерсгейма.

свои первоначальныя отношенія, но во время превращенія передняя, или жаберная, часть кишечника *Athoscoetes* отшнуровывается отъ задней, или зажаберной, а задняя разрастается впередъ поверхъ этого участка и вновь открывается своимъ переднимъ концомъ въ прежній кишечникъ впереди жабернаго аппарата (рис. 402). Эта вновь образовавшаяся черезъ разрастаніе зажабернаго отдѣла часть и служитъ для проведенія пищи, тогда какъ жаберный отдѣлъ *Athoscoetes* является въ видѣ лежащаго подъ ней слѣпого сзади канала, принимающаго внутреннія отверстия жаберныхъ мѣшковъ и сообщающагося съ новообразовавшимся пищеводомъ на своемъ переднемъ концѣ. Эта часть, носящая названіе жабернаго или дыхательнаго протока (*ductus branchialis s. pneu-*

maticus), служатъ исключительно для проведенія воды къ жабернымъ мѣшкамъ. Число мѣшковъ у миноги то-же, что у *Ammocoetes*.

Внутри жаберныхъ мѣшковъ на ихъ стѣнкѣ имѣются продольныя (по отношенію къ длинной оси мѣшка) складки, или жаберныя лепестки. У миногъ одни изъ нихъ тянутся отъ внутренняго отверстія мѣшка къ его верхней стѣнкѣ, другіе—отъ наружнаго къ его нижней стѣнкѣ, а равно есть и такія, которыя тянутся отъ внутренняго отверстія вплоть до наружнаго. У *Muxinidae* лепестки развиты только въ области мѣшковиднаго расширения (рис. 401). При актѣ дыханія у миноги, когда она присасывается своимъ ртомъ, вода входитъ въ жаберныя мѣшки и выходитъ изъ нихъ черезъ наружныя жаберныя отверстія и только при свободномъ ртѣ можетъ идти черезъ него, тогда какъ у *Muxinidae* вода входитъ черезъ носовое отверстіе и гипофизарный каналъ, открывающійся у нихъ нижнимъ концомъ въ кишечникъ. Для накачиванія воды въ жаберныя мѣшки служитъ хорошо развитая мускулатура жаберной области, которая, при эластичности жаберной коробки (рис. 132), вызываетъ своими сокращеніями дыхательныя движенія.

Мы видѣли, что жаберный аппаратъ **селахій** представляетъ собой также нѣсколько паръ жаберныхъ мѣшковъ, но отчасти иного морфологическаго значенія, чѣмъ мѣшки круглоротыхъ (стр. 400). Мѣшки эти открываются всегда внутренними отверстіями въ кишечникъ, а наружныя отверстія могутъ лежать непосредственно снаружи (акулы и скаты) или подъ оперкулярной крышкой (*Holoserrhali*). У акулъ отверстія эти, имѣющія форму поперечныхъ щелей, лежатъ на бокахъ тѣла (рис. 208), а у скатовъ, вслѣдствіе срастанія переднихъ плавней съ боковой поверхностью головы, сдвинуты на нижнюю ея сторону (рис. 403, А). У *Chlamidoselache* имѣется на гюидной дугѣ оперкулярная складка, которая прикрываетъ первую жаберную щель и, сливаясь на брюшной поверхности съ такой же складкой противоположной стороны, образуетъ подобіе воротника (рис. 399). У *Holoserrhali* имѣется настоящая прикрывающая жаберныя щели оперкулярная крышка, поддерживаемая хрящевыми лучами гюидной дуги. У акулъ и скатовъ подобные лучи находятся и на другихъ дужкахъ и подпираютъ стѣнки жаберныхъ мѣшковъ (рис. 135). Находящаяся подъ жаберной крышкой у *Holoserrhali* оперкулярная полость открывается наружу щелевиднымъ отверстіемъ, или оперкулярной щелью.

Число жаберныхъ мѣшковъ у акулъ и скатовъ обыкновенно 5 паръ, но, какъ мы уже видѣли (стр. 401), у *Hexanchus* и *Chlamidoselache* 6, у *Hertanchus* 7, а у *Holoserrhali* всего 4. На передней и задней стѣнкѣ каждаго мѣшка сидятъ продольныя по отношенію къ длинной оси мѣшка складки—жаберныя лепестки (рис. 400, А). Передняя пара мѣшковъ, лежащая между мандибулярной и гюидной дугой, превращается въ каналъ, открывающійся на спинной поверхности головы, или брызгальце (*spiraculum*), причѣмъ на его передней образующей выступы стѣнкѣ имѣются жаберныя лепестки, но уже болѣе не функционирующіе въ качествѣ органа дыханія и образующіе лож-

ную или спиракулярную жабру (см. примѣч. стр. 399). Внутри брызгальца имѣется клапанъ, подпираемый особымъ хрящемъ, о которомъ мы уже упоминали ранѣе (стр. 343). У нѣкоторыхъ акулъ (напр. *Sarcharias*, *Lamna*) и у *Holocephali* брызгальце отсутствуетъ во взросломъ состояніи. Вообще же брызгальце служитъ при дыханіи, какъ и ротовое отверстіе, для введенія воды въ жаберную часть кишечника, причемъ клапанъ совершаетъ ритмическія движенія, а выходитъ вода черезъ жаберныя щели, а иногда не только черезъ нихъ, но и черезъ ротовое отверстіе (Baglioni, 1908). У акулъ при вхожденіи воды открывается ротъ и внутреннія жаберныя отверстія, тогда какъ наружныя щели, черезъ которыя вода входитъ въ мѣшки, остаются закрытыми, и при выхожденіи воды закрывается ротъ и внутреннія жаберныя отверстія, а открываются наружныя жаберныя щели, черезъ которыя вода выходитъ изъ

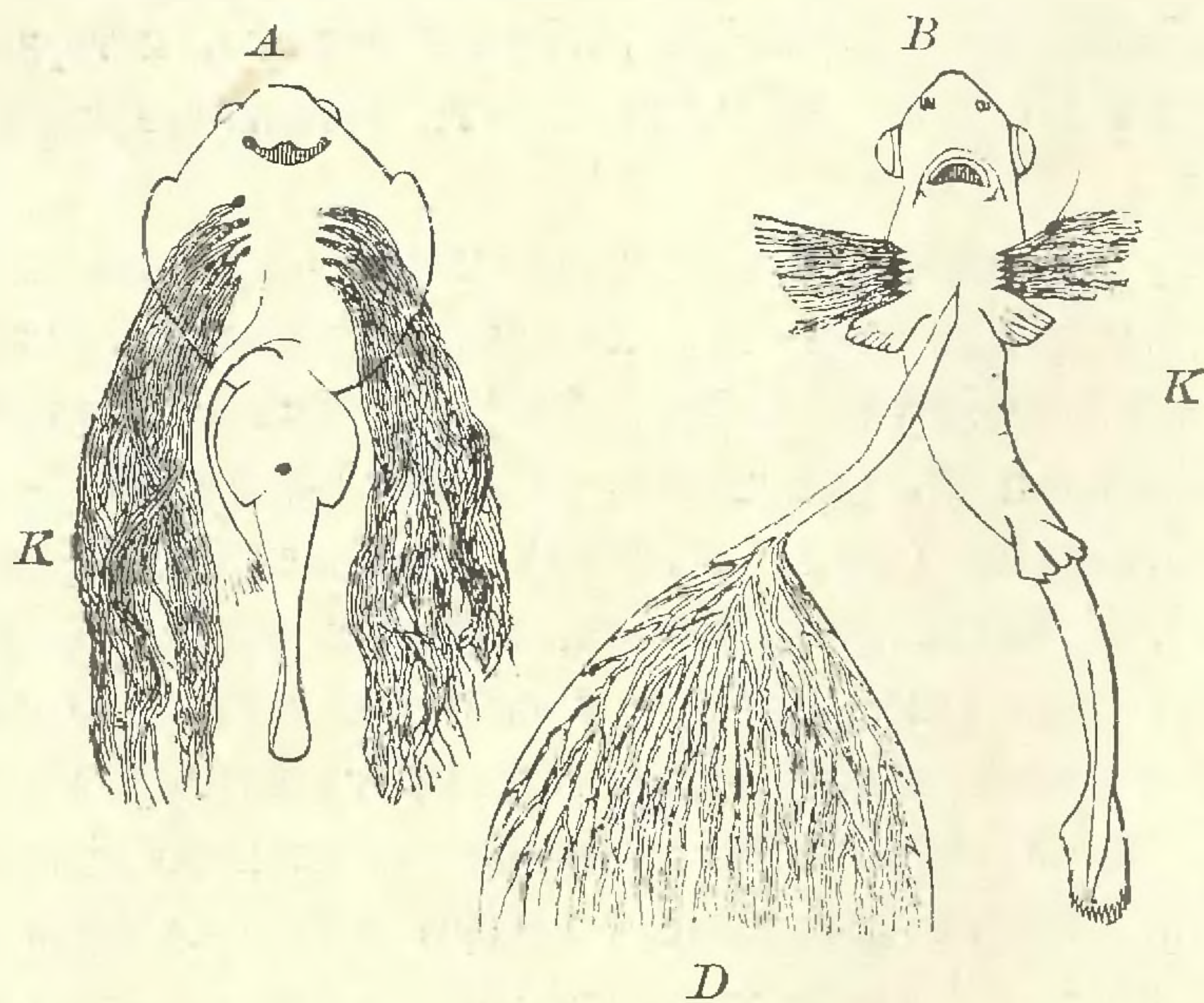


Рис. 403. Зародышъ ската (А) и акулы (В) съ наружными жабрами—К; D — желточный мѣшокъ (не вырисованъ вполне, а на рис. А не изображенъ вовсе). Изъ Боаса.

мѣшковъ (Runbeck 1910). Зародыши акулъ и скатовъ имѣютъ длинныя вѣтвистыя нити, торчащія изъ жаберныхъ отверстій и брызгальца наружу и отходящія отъ жаберныхъ лепестковъ (рис. 403). Эти придатки и образуютъ провизорныя **наружныя жабры**, служащія, вѣроятно, для дыханія еще во время пребыванія зародыша въ яйцевой скорлупѣ.

Особенностью жабернаго аппарата ганойдныхъ и костистыхъ рыбъ является постоянное присутствіе прикрывающей всѣ жаберныя щели оперкулярной крышки. Она содержитъ въ основной части особыя окостенѣнія, а въ краевой части оторочена оперкулярной перепонкой (*membrana branchiostegalis*), въ основаніи которой и залегаютъ лучи ганойдной дуги (*radii branchiostegi*). Характерно для этихъ рыбъ также низведеніе жаберныхъ мѣшковъ на степень широкихъ просвѣтовъ между узкими жаберными дужками (рис. 400, В).

Это послѣднее обстоятельство легко объясняется, если допустить, что перегородка между двумя сосѣдними мѣшками селакій настолько укоротила свою длинную ось (лежащую поперечно по отношенію къ продольной оси животнаго), что лепестки стали выдаваться наружу. Нѣкоторое укороченіе этой перегородки замѣчается уже у химеръ (рис. 404, *A* и *B*), такъ что у нихъ концы жаберныхъ лепестковъ выдаются изъ жаберной щели. Еще большее и притомъ постепенное укороченіе наблюдается у ганюидовъ (*C*) и костистыхъ (*D*, *E*). У послѣднихъ перегородка низводится на степенъ небольшого гребня на наружной сторонѣ жаберной дужки, а прежнія продольныя складки сидятъ на той же сторонѣ дужки въ видѣ двурядно расположенныхъ и свободныхъ на большей части своего протяженія треугольных лепестковъ. Такимъ образомъ изъ этихъ двухъ рядовъ

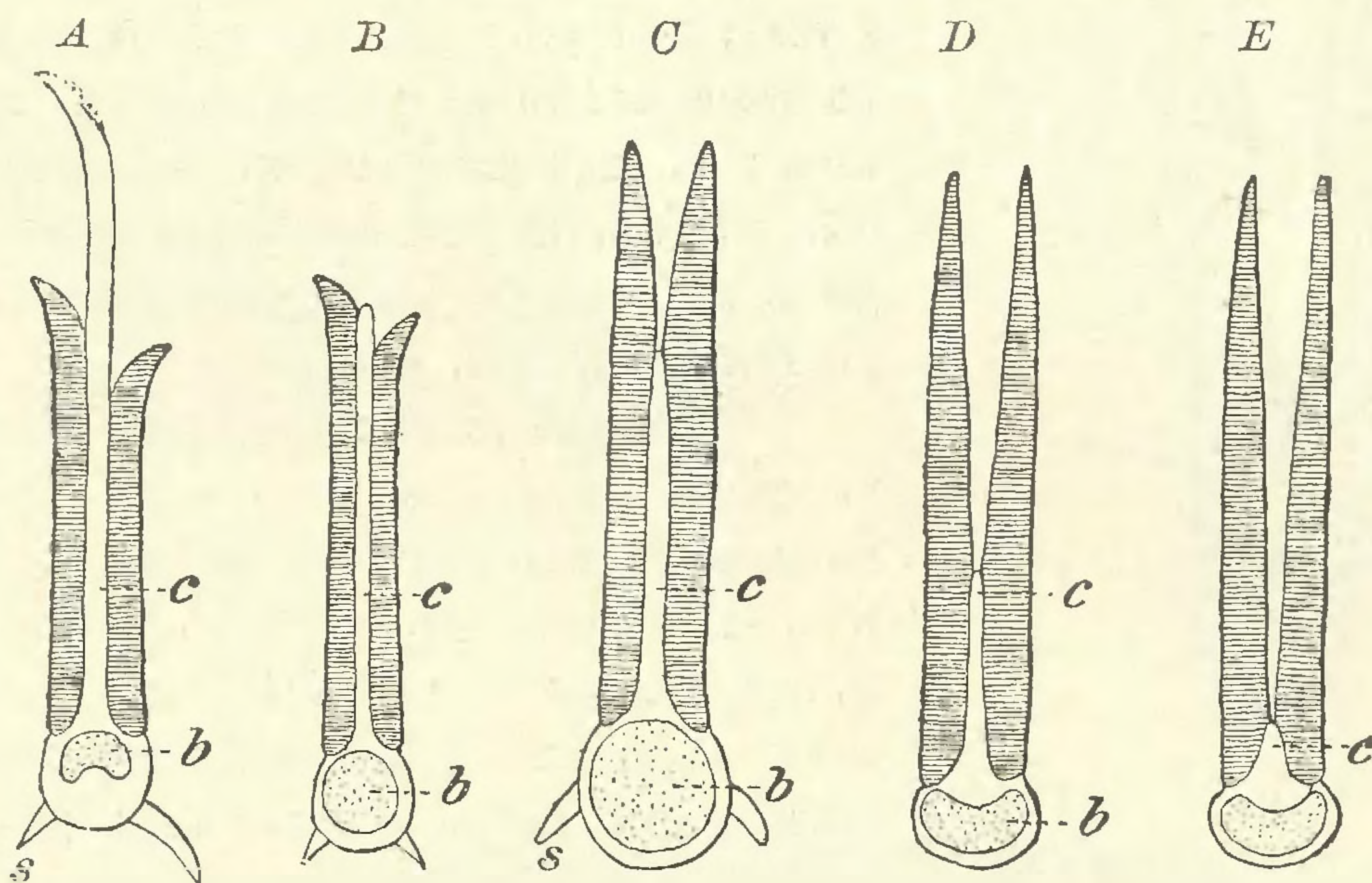


Рис. 404. Горизонтальные разрѣзы черезъ жаберныя дуги различныхъ рыбъ: *A* — акулы; *B* — химеры; *C* — осетра; *D*, *E* — костистыхъ рыбъ; схематично. *b* — жаберная дуга; *s* — ея боковые придатки, образующіе цѣдилку; *c* — перегородки между жаберными мѣшками. Изъ Боаса.

передній принадлежитъ передней жаберной щели, задній—задней жаберной щели. На внутренней поверхности оперкулярной крышки у нѣкоторыхъ ганюидовъ (*Acipenser* и *Lepidosteus*) имѣется рядъ лепестковъ, или оперкулярная жабра, соотвѣтствующая лепесткамъ передней стѣнки передняго жабернаго мѣшка селакій. У костистыхъ на ея мѣстѣ имѣется рудиментъ ложной или оперкулярной жабры. Брызгальце удерживается у нѣкоторыхъ ганюидовъ (*Acipenser*, *Polyodon*, *Polypterus*), и наружное отверстіе его лежитъ впереди оперкулярной крышки (рис. 312), а у осетровыхъ (*Acipenser*) сохраняется въ брызгальцѣ и ложная жабра. У другихъ ганюидовъ и у всѣхъ костистыхъ исчезаетъ брызгальце, но обыкновенно принимаютъ, что лежащая въ немъ ложная жабра не исчезаетъ, а только смѣщается на внутреннюю поверхность оперкулярной крышки. Дѣйствительно, у *Lepidosteus* тамъ лежатъ двѣ

группы лепестковъ: нижняя, представляющая собой оперкулярную жабру, и болѣе глубоко лежащая, можетъ быть, представляющая собой ложную жабру. У прочихъ ганоидовъ, лишенныхъ брызгальца, имѣется оперкулярная жабра, тогда какъ у костистыхъ сохраняется на обращенной внутрь поверхности *hyomandibulare* ложная жабра. Иногда (*Esox, Gadus*) она можетъ смѣщаться къ основанію черепа и даже терять характеръ жабры, превращаясь въ лопастное скопленіе богатой сосудами ткани. Однако всѣ эти соображенія нуждаются въ эмбриологической повѣркѣ. Каждый жаберный лепестокъ получаетъ отъ лежащей съ наружной стороны дужки жаберной артерій приносящую вѣтвь. Эта вѣтвь сна-

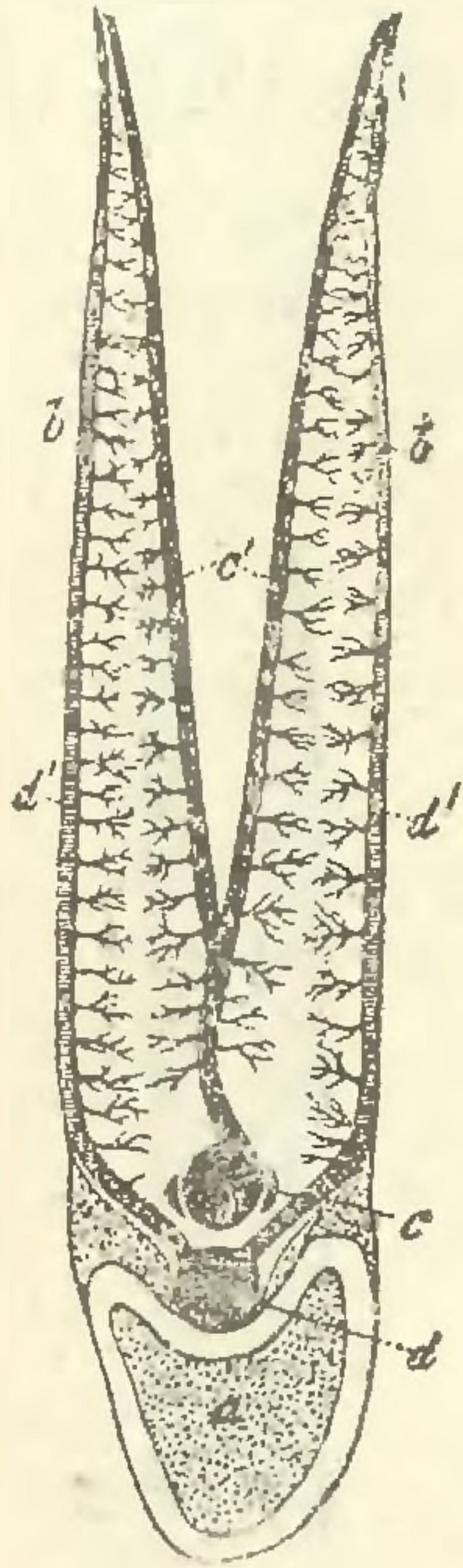


Рис. 405. Ходъ кровеносныхъ сосудовъ въ жаберныхъ лепесткахъ въ горизонтальномъ разрѣзѣ. *a*—костная дужка въ разрѣзѣ; *bb*—жаберные лепестки; *c*—жаберная артерія; *c'*—вѣтви ея въ лепесткахъ; *d*—жаберная вена; *d'd'*—вѣтви ея въ лепесткахъ. По Кювье.

чала идетъ по тому краю лепестка, который онъ обращенъ къ лепестку сосѣдняго ряда той же дужки, давая вѣточки въ толщу лепестка, а затѣмъ, обогнувъ вершину лепестка, возвращается къ его основанію по противоположному краю лепестка въ видѣ уносящаго сосуда, принимая въ себя вѣточки, несущія окисленную кровь, и впадаетъ въ лежащую съ внутренней стороны дужки жаберную вену (рис. 405).

Нѣкоторые изслѣдователи утверждаютъ, что въ толщѣ лепестковъ кровь идетъ уже не по капиллярамъ, а по межклеточнымъ пространствамъ, такъ что кровеносные сосуды въ жабрахъ оказываются незамкнутыми (*Biétrix, 1895*). Каждый жаберный лепестокъ, имѣющій форму пластинки, одѣтъ однослойнымъ эпителиемъ, и узкое пространство между базальными перепонками этого эпителия пронизано особыми столбчатыми клетками, соединяющими обѣ широкія поверхности пластинки. Между этими клетками, представляющими все таки, вѣроятно, видоизмѣненіе эндотелия капилляровъ, и циркулируетъ кровь. У пучкожаберныхъ (*Lophobranchii*) жаберные лепестки малочисленны и расположены не равномерно, а пучками (рис. 406, *A*). Число жаберныхъ щелей

у ганоидовъ и костистыхъ обыкновенно пять паръ и онѣ раздѣлены четырьмя несущими по два ряда лепестковъ дужками (рис. 400, *B*). Съ внутренней стороны по бокамъ жаберныхъ дугъ у многихъ рыбъ имѣются сосочки, или жаберныя тычинки (рис. 404), иногда поддерживаемыя костными выростами дугъ и препятствующія проникновенію пищевыхъ частицъ въ жабры. Эту-же функцію иногда несутъ и глоточные зубы (стр. 372).

Число дугъ, снабженныхъ лепестками, весьма часто редуцируется, причемъ и жаберныя щели иногда уменьшаются въ размѣрахъ или затыгиваются вовсе.

Такъ, часто задняя дуга несетъ только одинъ рядъ (*Polypterus* и многія костистыя) или даже вовсе не несетъ лепестковъ, а только три дуги снабжены ими (*Lophius*, *Diodon*, *Tetrodon* и др.). У *Malthe* остаются лепестки только на 1-й, 2-й и одинъ рядъ на 3-ей дугѣ, а у *Amphipneus suchia* лепестки имѣются лишь на второй дугѣ. Обѣ послѣднія формы принадлежать къ числу рыбъ, обладающихъ способностью дышать внѣ воды.

Malthe имѣетъ очень узкую оперкулярную щель и громадную оперкулярную полость, могущую служить для сохраненія воды при оставленіи рыбой водоемовъ. Вообще многія рыбы, имѣющія способность оставлять водоемы или

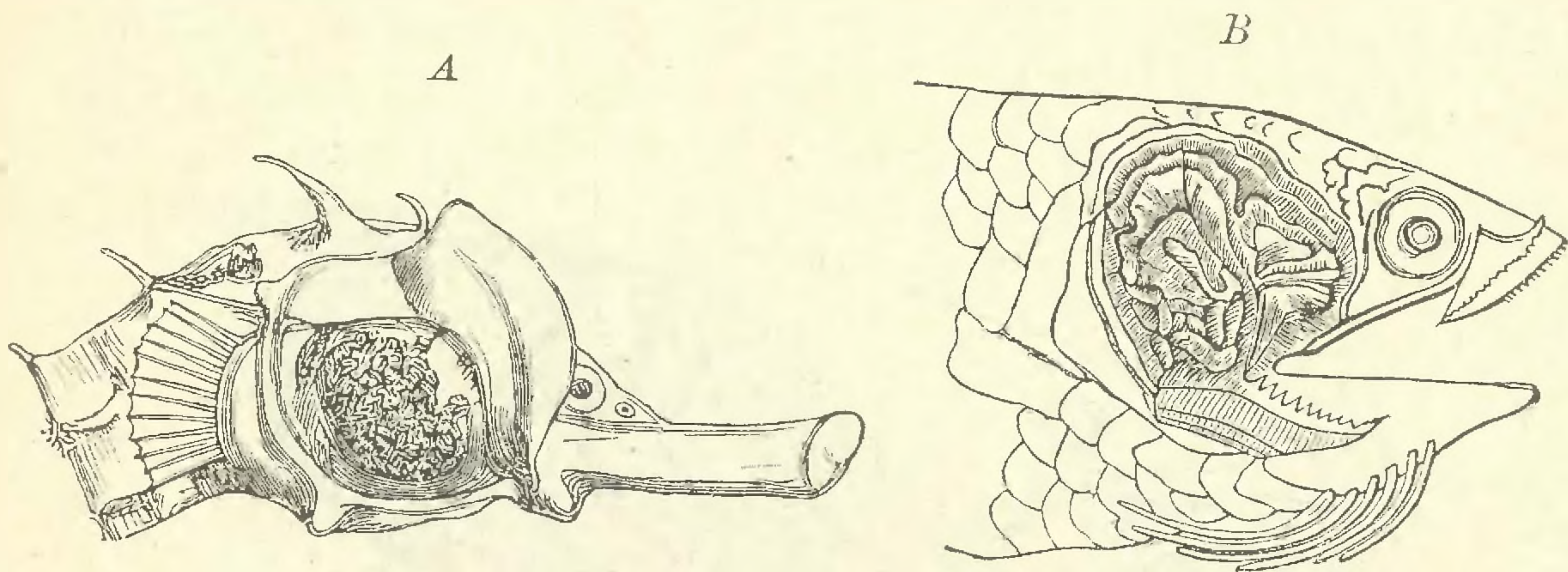


Рис. 406. А—голова морского конька (*Hippocampus abdominalis*) съ удаленной жаберной крышкой; по Гюнтеру. В—вскрытая жаберная полость *Anabas scandens*; изъ Лудвига.

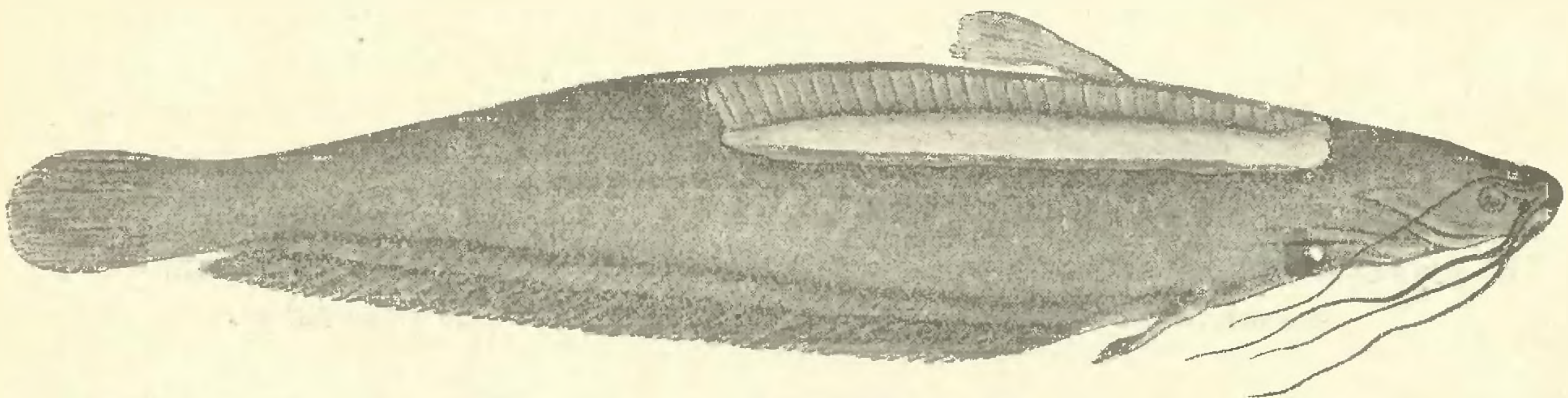


Рис. 407. *Saccobranchius singio* съ отпрепарированнымъ жабернымъ мѣшкомъ. (Ориг. рис.).

живущія въ илу, обладаютъ въ жаберномъ аппаратѣ приспособленіями для воздушнаго дыханія, причемъ весьма вѣроятно, что задерживаемая въ различно устроенныхъ аппаратахъ вода служитъ лишь для смачиванія дыхательной поверхности, а самое дыханіе совершается насчетъ кислорода воздуха.

У *Orhioserphalus* и *Periorphthalmus* впереди передней жаберной дуги имѣется съ каждой стороны по углубленію, эпителий котораго содержитъ, какъ и въ глоткѣ безлегочныхъ амфибій (стр. 362), слѣпныя развѣтвленія капилляровъ. Вообще эта форма вѣтвленія капилляровъ весьма часто встрѣчается въ придаточныхъ жаберныхъ органахъ рыбъ, (а у *Periorphthalmus* въ ротовой и жаберной полости), причемъ въ конечныхъ развѣтвленіяхъ нѣтъ эндотелія, и кровь течетъ, какъ и въ жаберныхъ лепесткахъ, по межклеточ-

нымъ лакунамъ съ характерными столбчатыми клѣтками (стр. 408) (Rauther, 1910). Этотъ придаточный органъ, функционирующий, вѣроятно, когда эти рыбы оставляютъ воду, получаетъ венозную кровь отъ жаберныхъ артерій двухъ первыхъ дугъ, а отдаетъ кровь въ венозную систему.

У нѣкоторыхъ сомовыхъ (*Siluridae*) на верхнихъ отдѣлахъ 2 и 4-ой дужекъ сидятъ вѣтвистые придатки, помѣщающіеся въ мѣшковидномъ углубленіи слизистой оболочки оперкулярной полости, входъ въ которое лежитъ между второй и третьей дугой (рис. 408), и тоже получаютъ венозную кровь отъ жаберныхъ артерій этихъ дугъ. У *Saccobranchius* удлинненный мускулистый мѣшокъ тянется отъ жаберной полости далеко назадъ надъ ребрами, заходя въ хвостъ (рис. 407). У *Amphiprionus*, при весьма малыхъ жаберныхъ щеляхъ, между подъязычной и первой жаберной дугой открывается богатый сосудами

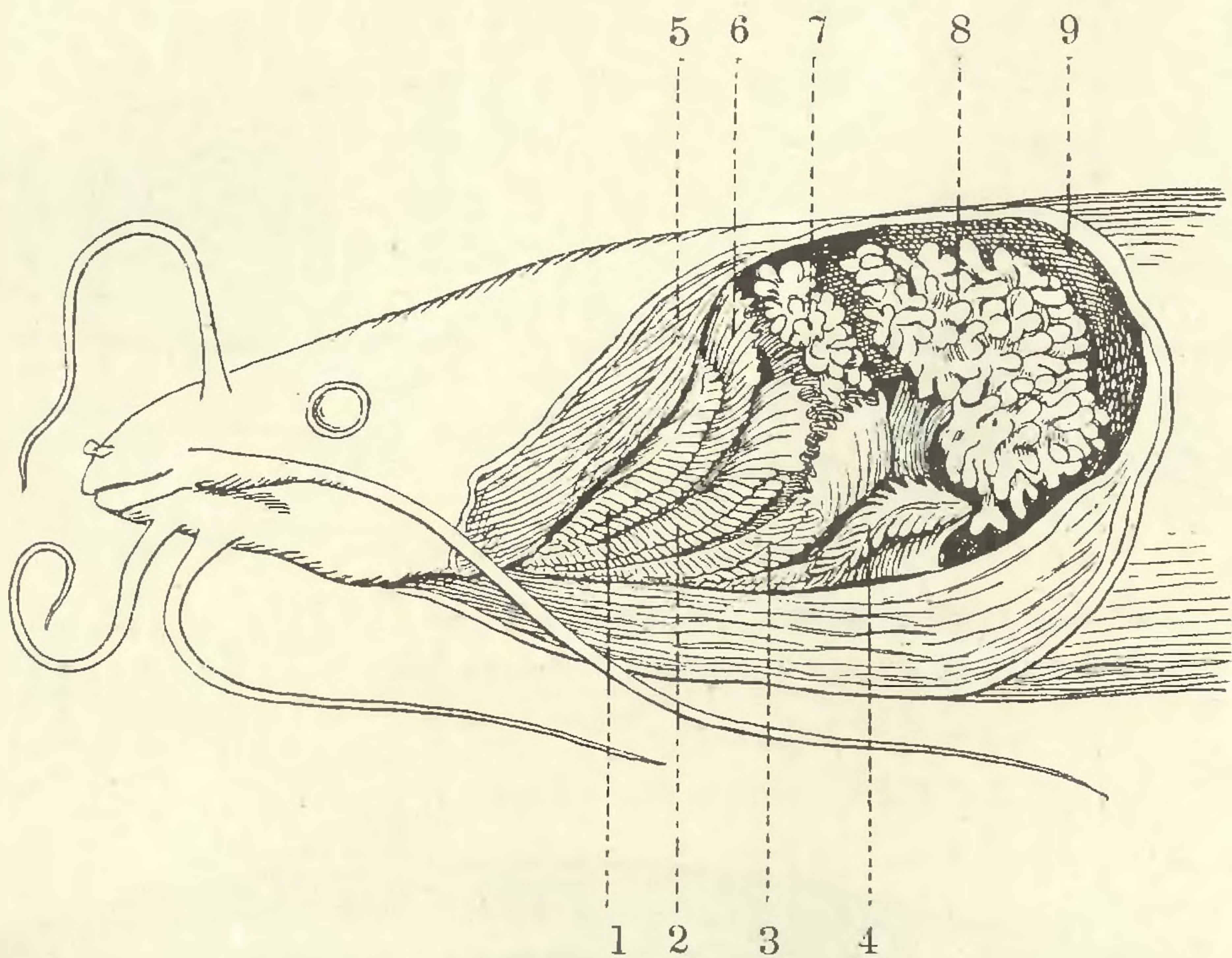


Рис. 408. Добавочные жаберные органы *Clarias*. 1—4—четыре жаберныхъ дужки; 5—отрѣзанная жаберная крышка; 6—жаберные лепестки; 7—передній придаточный органъ; 8—задній органъ; 9—расширеніе жаберной полости. По Буленджеру.

мѣшокъ, тянущійся до плечевого пояса. Мѣшокъ *Amphiprionus*, какъ и мѣшокъ *Saccobranchius*, получаетъ венозную кровь изъ жаберныхъ артерій, а отдаетъ кровь аортѣ.

У сельдевыхъ (*Clupeidae*) стѣнка кишечника на уровнѣ послѣдней жаберной щели образуетъ съ внутренней стороны жаберной дужки слѣпой выступъ, иногда спирально завитой и поддерживаемый хрящевой трубкой. Въ этотъ выступъ продолжается въ видѣ полоски слизистая оболочка внутренней стороны жаберной дужки, у *Lutodeira* несущая въ началѣ два ряда, а далѣе вглубь одинъ рядъ лепестковидныхъ придатковъ, представляющихъ, вѣроятно, видоизмѣненіе жаберныхъ лепестковъ.

У другихъ сельдевыхъ лепестковидные придатки отсутствуютъ, но все же стѣнка спирального завитка богата сосудами. Кровь въ этотъ жаберный органъ поступаетъ отъ приносящаго сосуда (жаберной артерій) четвертой дуги, а слѣдовательно, венозная.

Нѣкоторыя африканскія рыбы сем. *Characinae* (*Citharinus*) имѣютъ каналъ, открывающійся надъ послѣдней жаберной дужкой и представляющій видоизмѣненіе верхней части послѣдней жаберной щели. Каналь пронизанъ порами, ведущими въ дихотомически

вѣтвящіяся полые отростки, которые снабжены сильно развитой мускулатурой и въ стѣнкахъ которыхъ залегаютъ хрящевыя кольца (рис. 409) (Sagemehl, 1887).

У другихъ представителей (травоядныхъ) сем. *Characinidae*, а также у *Scarus*, этотъ мѣшокъ играетъ роль защечнаго. Захваченная и оторванная челюстными зубами пища задерживается въ этихъ мѣшкахъ, а потомъ перетирается глоточными зубами.

Наконецъ рыбы, прежде соединявшіяся въ одно семейство подъ общимъ именемъ лабиринтовыхъ (сем. *Labyrinthici*), на дѣлѣ же принадлежащія даже къ разнымъ подотрядамъ, имѣютъ такъ называемый лабиринтовый аппаратъ, состоящій въ своемъ развитомъ видѣ (напр. у *Anabas*, *Trichogaster*, *Osphromenus*) изъ ячеистой части, или лабиринта, лежащаго въ верхнемъ отдѣлѣ оперкулярной полости, и сумки, которая образована стѣнкой этой полости и въ которой помещается лабиринтъ (рис. 406, В). Последний имѣетъ костную опору, образованную видоизмѣненіемъ первой пары жаберныхъ дужекъ, а именно

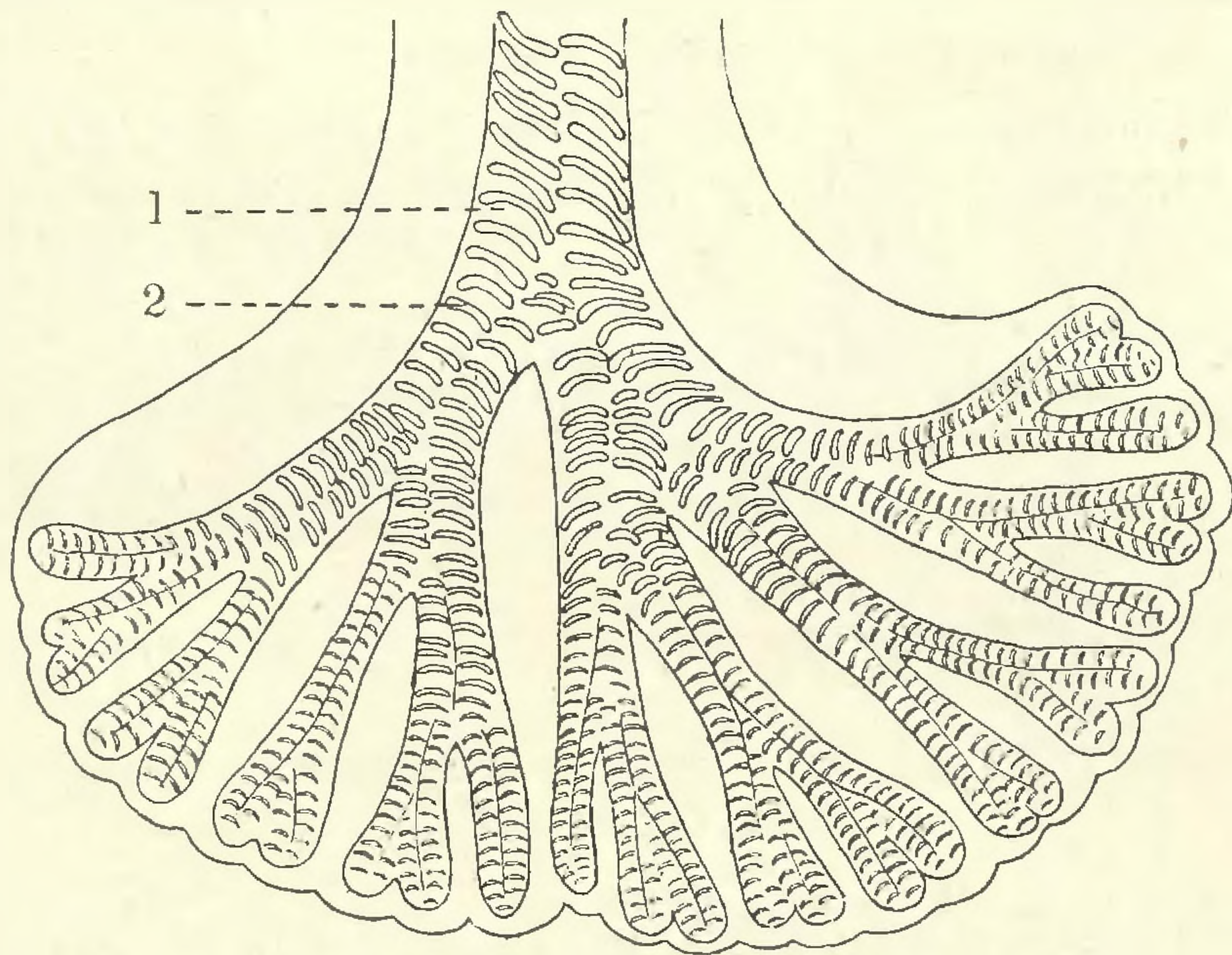


Рис. 409. Лопастъ жабернаго органа *Citharus geoffroyi* (увеличено). 1—главный каналъ; 2—хрящи, залегающіе въ стѣнкѣ его и его развѣтвленій. По Загемелю.

разрастаніемъ третьяго отъ верхняго конца членика, т.-е. ея *keratobranchialia* (по Петерсу, 1883).

Костная опора является у этихъ формъ въ видѣ ячеистой массы и покрыта слизистой оболочкой, богатой сосудами, образующими чудесныя сѣти (*rete mirabile*) и получающими венозную кровь отъ артерій первой жаберной дуги (Зографъ, 1886, хотя по другимъ указаніямъ они получаютъ кровь артеріальную отъ уносящаго сосуда этой дуги. У другихъ представителей лабиринтъ слабо развитъ, но за то разрастается сумка, иногда заходящая довольно далеко кзади, изобилующая чудесными сѣтями и даже снабженная сосочками на внутренней поверхности, какъ это имѣетъ мѣсто у макроподъ (*Polycaethus*). Въ этихъ случаяхъ воздушное дыханіе совершается, вѣроятно, при помощи сумки (Григорьянцъ, 1901). Можно считать доказаннымъ, что т. наз. лабиринтовые рыбы дышатъ кислородомъ воздуха, периодически его заглатывая, почему могутъ жить даже въ водѣ, изъ которой кислородъ удаленъ кипяченіемъ. Жаберное дыханіе у нихъ слабо развито. Въ связи съ этими особенностями замѣчаются у лабиринтовыхъ рыбъ значительныя уклоненія въ расположеніи кровеносныхъ сосудовъ жаберной области (Henninger, 1908). (Кишечное воздушное дыханіе см. стр. 427).

Наружныя жабры между ганоидами наблюдались у молодыхъ *Crossopterygii* (*Polypterus* и *Salmoichthys*), у которыхъ жаберная крышка

вытянута въ утончающійся къзади придатокъ, въ молодомъ состояніи подпертый членистымъ хрящевымъ образованіемъ, обособляющимся отъ гюидной дуги и несущій верхній и нижній рядъ нитевидныхъ съ боковыми отростками лепестковъ, такъ что въ общемъ расположеніе отдѣльныхъ частей жабры приближается къ перистому (рис. 410). Затѣмъ между костистыми *Gymnarchus* и *Heterotis* имѣютъ въ молодости нитевидныя жабры, напоминающія таковыя зародыша селахій (стр. 406).

Дыханіе высшихъ рыбъ совершается, главнымъ образомъ, благодаря движенію оперкулярныхъ крышекъ, и *radii branchiostegi* (стр. 406), причемъ играютъ роль перепонка, оторочивающая *radii* и называемая бранхіостегальной или оперкулярной перепонкой, и клапанообразная оторочка верхней и нижней челюсти, или верхне- и нижнечелюстные клапаны.

Оперкулярная крышка и бранхіостегальная перепонка при дыханіи находятся въ постоянномъ движеніи, то приближаясь къ жабернымъ дугамъ и умень-

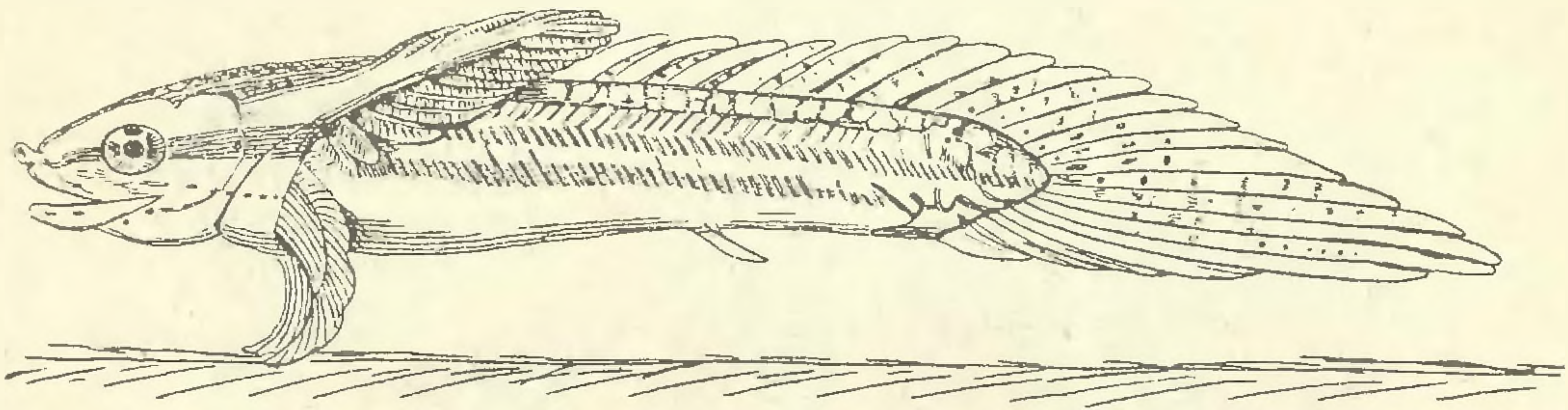


Рис. 410. Личинка *Polyrterus senegalus*, держащаяся своеобразнымъ способомъ около дна. По Budgett.

шая объемъ оперкулярной полости, то удаляясь отъ дугъ и увеличивая ее объемъ. При расширеніи этой полости, вода, устремляющаяся извнѣ подъ крышку, прижимаетъ бранхіостегальную перепонку къ поверхности тѣла и закрываетъ оперкулярную щель, а токъ, устремляющійся въ ротовую полость, наоборотъ, растворяетъ оба клапана и наполняетъ ее. Такимъ образомъ происходитъ вдыханіе воды черезъ ротъ. При уменьшеніи объема оперкулярной полости, вода, находящаяся въ ней, отстраняетъ бранхіостегальную перепонку и выходитъ черезъ раскрывшуюся оперкулярную щель наружу, а вода, находящаяся въ ротовой полости, устремляясь къ выходу изо рта, захлопываетъ оба клапана и не можетъ выйти обратно. Такимъ образомъ происходитъ актъ выдыханія воды черезъ оперкулярныя щели.

Увеличенію и уменьшенію объема жаберной полости при этомъ содѣйствуетъ также поднятіе и опусканіе дна ротовой полости (ср. дыханіе амфибій; стр. 448) (Kuiper, 1906).

Значеніе всѣхъ этихъ движеній далеко не одинаково у различныхъ рыбъ. У всѣхъ пелагическихъ видовъ и хорошихъ плавунцовъ, которые проводятъ большую часть жизни въ движеніи, во время котораго всегда возникаетъ встрѣчный токъ воды, направляющійся отъ конца морды къ жабрамъ, значеніе движеній

бранхиостегальной перепонки ничтожно. Но у рыбъ, держащихся около дна или даже ползающихъ по дну, и вообще у плоскихъ пловцовъ эти движенія получаютъ громадное значеніе, и вызываемый ими токъ воды содѣйствуетъ поступательному движенію рыбы. Наконецъ у нѣкоторыхъ своеобразныхъ представителей, какъ *Muraena*, *Syngnathus*, всѣ *Sclerodermi*, бранхиостегальный аппаратъ вовсе отсутствуетъ (Baglioni, 1908).

Жаберный аппаратъ двудышащихъ рыбъ представленъ жаберными щелями, прикрытыми оперкулярной крышкой съ небольшимъ окостенѣніемъ внутри (рис. 144) и съ рудиментарной оперкулярной жаброй на ея внутренней поверхности. Часть жаберныхъ щелей можетъ подвергаться редукціи. У *Seratodus* 5 жаберныхъ щелей, и первыя четыре дуги несутъ по два ряда лепест-

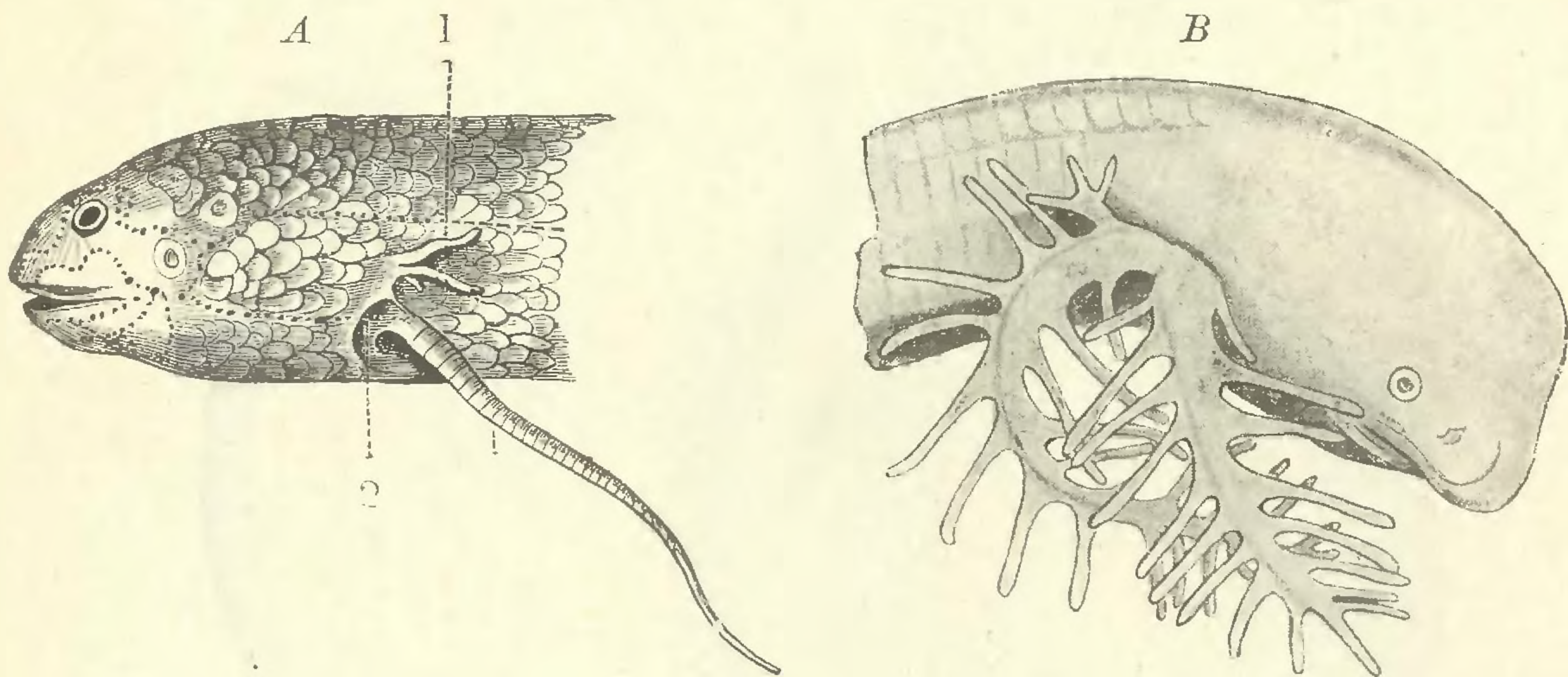


Рис. 411. А—голова *Protopterus*. 1—наружная жабра; 2—оперкулярная щель; 3—передняя конечность; изъ Видерсгейма. В—голова зародыша безногой амфибии (*Nurogeophis rostratus*); по Брауеру.

ковъ, а задняя—пятая—лишена ихъ вовсе. Лепестки большей частью своего протяженія сидятъ на имѣющейся съ наружной стороны дуги рудиментарной перегородкѣ и только немного выдаются за край ея своими свободными концами. У *Protopterus* передняя жаберная щель очень мала, а у *Lepidosiren* она облитерируется вовсе. У послѣдняго исчезаетъ также и послѣдняя (6-ая) дуга и послѣдняя жаберная щель, такъ что число жаберныхъ щелей низводится до четырехъ паръ. У *Protopterus* на 4 и 5-ой дугахъ по два ряда лепестковъ, а на 6-ой одинъ. Брызгальце наблюдается только у зародышей. У молодыхъ *Lepidosiren* (рис. 65) и *Protopterus* имѣется позади оперкулярной крышки четыре наружныя жабры въ видѣ пластинчатыхъ придатковъ съ боковыми вѣточками. У *Protopterus* изъ этихъ жабръ атрофируется только передняя, а три заднихъ остаются на всю жизнь въ видѣ ничтожныхъ придатковъ и ложатся одна надъ другой, сдвигаясь къ области плечевого пояса (рис. 411, А). У *Lepidosiren* наружныя жабры совершенно атрофируются, а у *Seratodus* онѣ не появляются вовсе.

Жаберный аппарат амфибій представляет намъ наглядное доказательство общности происхожденія наружныхъ и внутреннихъ жабръ, не всегда ясной у рыбъ. У большинства амфибій залагается пять жаберныхъ мѣшковъ и только у *Gymnophiona*—семь. Первая пара мѣшковъ, соответствующая брызгальцамъ, существуетъ въ эмбриональномъ состояннн только у нѣкоторыхъ *Gymnophiona* и еще у *Cryptobranchus* (въ рудиментарномъ видѣ), ибо обыкновенно соответствующая имъ передняя пара мѣшковъ не прорывается наружу, а или образуетъ части средняго уха (стр. 342), или облитерируется, но вообще

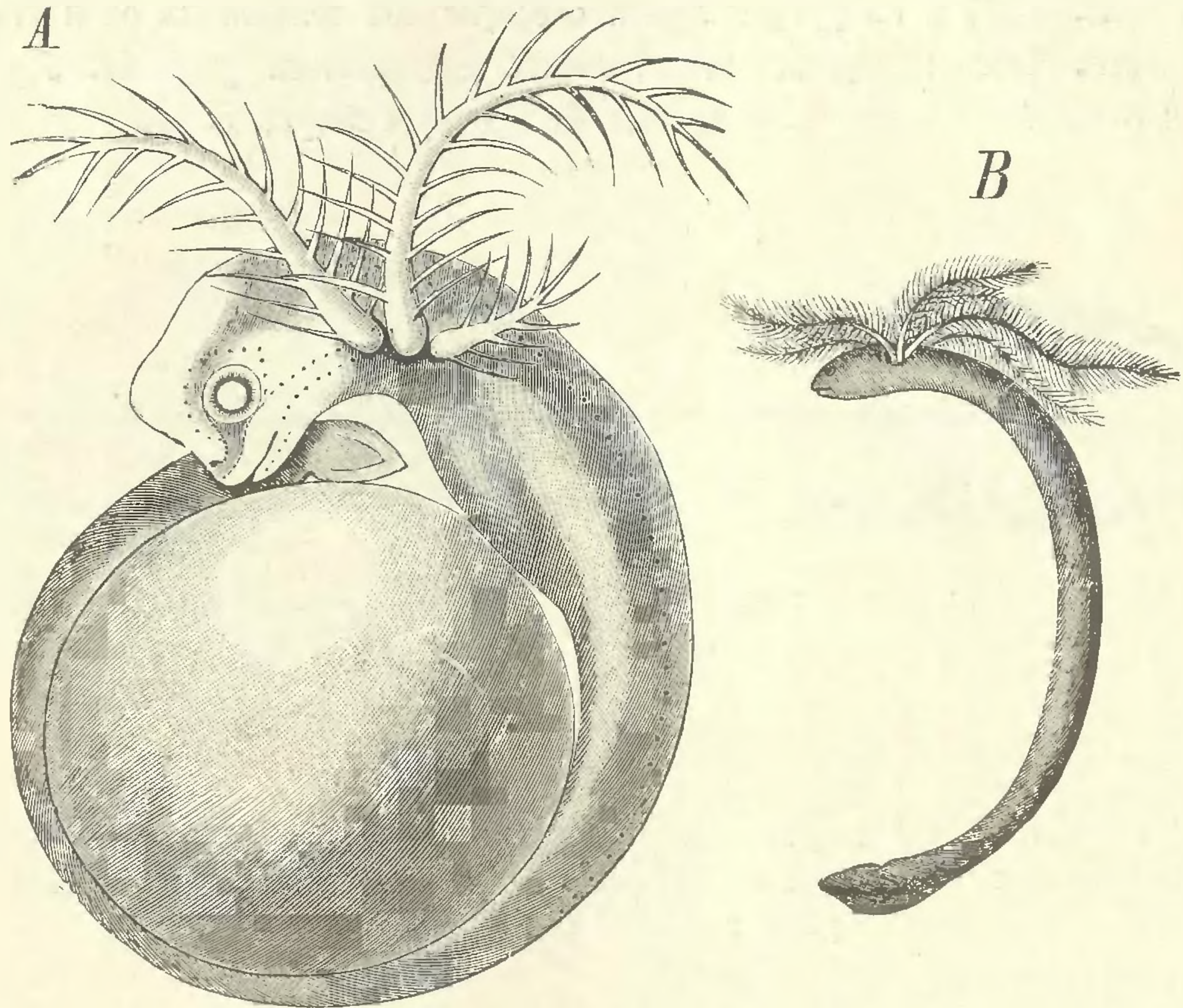


Рис. 412. Двѣ стаднн развитія *Ichthyophis glutinosus* съ наружными жабрами: *A*—увеличено въ большой пропорціи и представляетъ болѣе молодую стадію, чѣмъ *B*. Изъ Видерсгейма по бр. Саразэнъ.

какъ у взрослыхъ, такъ и у головастиковъ амфибій число щелей является редуцированнымъ. У *Perennibranchiata* и *Derotremata* щели открываются непосредственно наружу, причемъ у *Siren* имѣется три пары жаберныхъ щелей, у *Proteus* и *Menobranchus* двѣ, а у *Derotremata*— всего одна (между 3-ей и 4-ой жаберными дугами). У *Derotremata* жаберныя щели прикрыты оперкулярными складками, концы края прирастаютъ къ покровамъ, оставляя лишь небольшія круглыя оперкулярныя отверстія. У прочихъ амфибій жаберныя щели имѣются лишь въ личиночномъ состояннн, обыкновенно въ числѣ четырехъ паръ. *Perennibranchiata* въ теченнн всей жизни, а прочимъ амфибіямъ въ теченнн личиночной жизни свойственны **наружныя жабры**.

Жабры эти могутъ имѣть форму простыхъ пластинчатыхъ придатковъ, какъ у личинки *Dactyletra* (рис. 69), или гребенчатыхъ придатковъ, т.-е. съ однимъ рядомъ боковыхъ вѣтвей, какъ у большинства головастика *Ampia* (рис. 67), или перистыхъ придатковъ, т.-е. съ двумя рядами вѣтвей, какъ у личинокъ *Derotremata*, или, наконецъ, форму пластинокъ, покрытыхъ расположенными въ нѣсколько рядовъ невѣтвистыми (аксолотль, *Metobranchus*) или вѣтвистыми (*Proteus*, *Siren*) придатками. Личинки *Gymnophiona* (рис. 411, В и 412) имѣютъ тоже перистыя жабры (*Ichthyophis*), или послѣднія

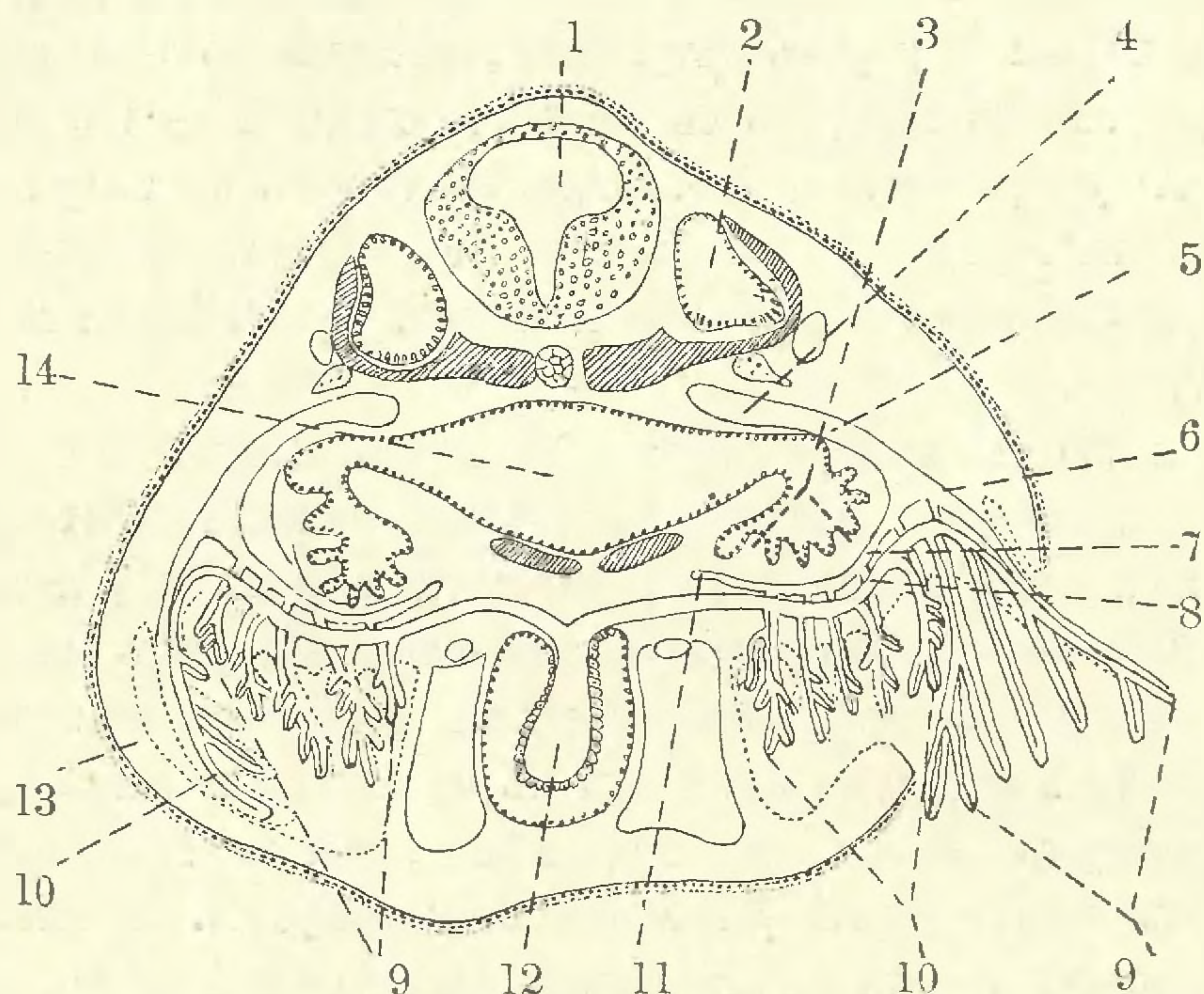


Рис. 413. Поперечный разрѣзь головастика лягушки (*Rana esculenta*); 1—нервная трубка; 2—слуховой пузырь; 3—зачатокъ цѣдилки (стр. 416); 5—корни аорты; 6—жаберная вена (общій стволъ); 7 и 8—наружныя и внутренняя ея вѣтви, идущія къ наружнымъ (9) и внутреннимъ (10) жабрамъ; 11—наружная сонная артерія; 12—сердце; 13—оперкулярная крышка; 14—просвѣтъ кишечника. По Мауреру.

принимаютъ форму двухъ громадныхъ, богатыхъ сосудами лопастей (*Coecilia*). Иногда зачаточные бугорки наружныхъ жабръ имѣются у *Gymnophiona* на мандибулярной и гюидной дугѣ (Brauer, 1897). Нѣкоторыми бугорки этихъ дугъ, наблюдаемые у *Sauropsida* и дающіе у млекопитающихъ ушную раковину (стр. 354), приравниваются рудиментамъ наружныхъ жабръ. Неправильно расположенные съ наклономъ къ вѣтвленію придатки въ углахъ рта (слѣдов. на мандибулярной дугѣ) у головастика *Xenopus* (изъ *Ampia*) едва-ли соответствуютъ морфологически наружнымъ жабрамъ, хотя, вѣроятно, и функционируютъ, какъ таковыя.

Обыкновенно-же сидятъ наружныя жабры надъ тремя передними жаберными дужками, въ числѣ трехъ паръ. У всѣхъ, кромѣ *Regenpflanzler*, онѣ атрофируются, причемъ у головастика безхвостыхъ амфибій вмѣсто на-

ружныхъ гребенчатыхъ жабрь возникаютъ на жаберныхъ дужкахъ внутреннія древовидно-вѣтвистыя жабрь, сидящія на трехъ переднихъ дужкахъ въ два чередующихся ряда, и на задней въ одинъ рядъ (рис. 413). Эти жабрь, какъ и наружныя, являются производными эктодермической части жаберныхъ мѣшковъ, но, если считать доказаннымъ эктодермическое происхожденіе жаберныхъ лепестковъ рыбъ (стр. 399), то не только наружныя жабрь, но и лепестки внутреннихъ жабрь обоихъ классовъ представляютъ образованія гомологичныя, причемъ наружныя жабрь могутъ быть разсматриваемы, какъ видоизмѣненіе внутреннихъ лепестковъ. На внутренней поверхности жаберныхъ дугъ амфибій, какъ это мы видѣли и у рыбъ (стр. 408), имѣются сосочки слизистой оболочки, которые лежатъ чередуясь съ сосочками сосѣдней дуги и образуютъ цѣдилку, препятствующую прохожденію пищевыхъ частицъ въ жабрь (рис. 413). У безхвостыхъ на внутренней поверхности дугъ сидятъ пластинки, на обѣихъ сторонахъ которыхъ имѣются вѣтвистые придатки, образующіе настоящій фильтръ (Filtrirapparat).

Одновременно съ атрофіей наружныхъ жабрь появляется складка на гюпдной дугѣ, или кожистая оперкулярная крышка, которая имѣется у личинокъ *Derotremata* и *Salamandrina* между хвостатыми и у личинокъ всѣхъ безхвостыхъ. Обѣ оперкулярныя щели могутъ оставаться раздѣленными (*Pira*), или между обѣими оперкулярными полостями устанавливается сообщеніе на брюшной сторонѣ, и обѣ щели сливаются въ одно непарное, лежащее на брюшной сторонѣ отверстіе (*Bufo*, *Combicator*), или же при такомъ же сообщеніи одна изъ щелей (правая у лягушки) облитерируется. Потомъ оперкулярныя щели зарастаютъ, и также исчезаютъ оперкулярныя полости и жаберныя щели, вслѣдствіе прирастанія оперкулярныхъ крышекъ къ покровамъ, внутреннія-же жабрь редуцируются, и животное переходитъ къ исключительно воздушному дыханію. Впрочемъ, отдѣльные участки жабернаго аппарата могутъ сохраняться въ видоизмѣненной формѣ и у взрослой особи—явленіе, которое наблюдается при частной атрофіи жабернаго аппарата у рыбъ (напр. селакій), а равно и при полной атрофіи провизорнаго жабернаго аппарата *Amniota*. Къ разсмотрѣнію этого явленія мы и перейдемъ.

Г. Производныя эпителия жаберной части кишечника.

Мы видѣли выше, что наджаберный желобокъ ланцетника можетъ быть представленъ у позвоночныхъ провизорнымъ образованіемъ—подхордальнымъ тяжемъ (*hypochorda*; стр. 161). Поджаберный желобокъ, или эндостиль, представленъ у позвоночныхъ щитовидной железой (*gl. thyreoidea*), которая въ своей окончательной формѣ представляетъ совокупность замкнутыхъ многослойныхъ эпителиальныхъ фолликулъ, внутри коихъ наблюдается выдѣленіе коллоиднаго вещества. Вещество это, представляющее собой іодистое бѣлковое соединеніе, поступаетъ непосредственно въ кровь, т. е. щитовидная железа, иначе говоря, представляетъ железу съ внутреннимъ выдѣленіемъ.

Весьма интересныя отношенія представляетъ щитовидная железа у круглоротыхъ. У *Amphosetes* щитовидная железа является въ видѣ желобко-виднаго углубленія нижней стѣнки жаберной части кишечника (рис. 414), причемъ ея эпителиальная выстилка содержитъ какъ мерцательныя, такъ и слизеотдѣлительныя клѣтки. Не только строеніе, но и отправленіе этого органа у *Amphosetes* сходно съ таковымъ у безчерепныхъ и оболочниковъ (стр. 12). Желобокъ этотъ тянется, однако, не на всемъ протяженіи жаберной части, какъ у ланцетника, а лишь на уровнѣ 2, 3 и 4-ой внутреннихъ жаберныхъ щелей.

У взрослой миноги этотъ желобокъ отдѣляется отъ кишечника и превращается въ совокупность фолликулъ, лежащихъ на томъ же протяженіи жаберной части кишечника подъ его нижней стѣнкой. Щитовидная железа у прочихъ по-

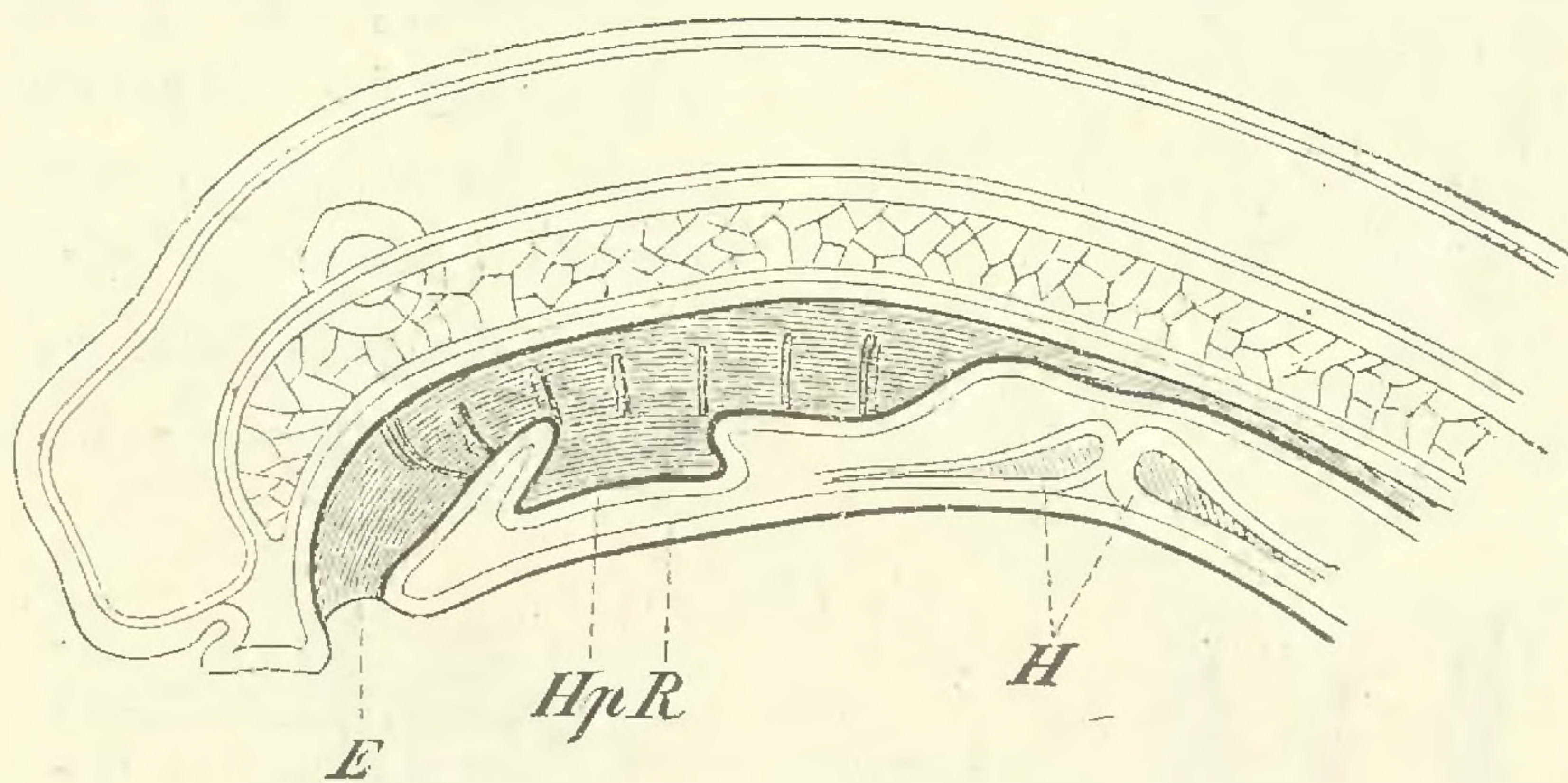


Рис. 414. Продольный разрѣзъ черезъ голову пескоройки. *E*—входъ въ ротовую полость, продырявленную семью жаберными щелями; *HrR*—поджаберная бороздка; *H*—сердце. По Калберла изъ Гегенбаура.

звоночныхъ при своемъ развитіи возникаетъ обыкновенно въ видѣ полого выступа брюшной стѣнки жаберной части кишечника между 1 и 2-ой жаберными щелями (рис. 419) и первоначально лежитъ непосредственно впереди перикардія, облекающаго сердце. Затѣмъ зачатокъ железы обособляется отъ стѣнки кишечника въ видѣ полого пузыря, который даетъ отъ себя плотные клѣточные шнуры, а эти послѣдніе распадаются на отдѣльныя фолликулы, являющіяся сначала однослойными, а потомъ многослойными. Совокупность фолликулъ обрастается соединительною тканью. Зачатокъ впоследствии смѣщается кпереди, вслѣдствіе условій роста сосѣднихъ органовъ, а равно можетъ раздѣлиться на двѣ симметричныя половины. Такимъ образомъ, есть полное основаніе предполагать, что щитовидная железа есть видоизмѣненіе поджабернаго желобка безчерепныхъ, который вмѣстѣ съ эндостилемъ оболочниковъ можетъ быть разсматриваемъ, какъ часть передней кишки, первоначально служившая для проведенія пищи ¹⁾. У кишечножаберныхъ жаберная часть кишечника подѣлена

¹⁾ У птицъ (курицы) и амфибій (*Bufo*), по Ливини (Livini, 1903), хотя и выраженъ поджаберный желобокъ на значительномъ протяженіи жаберной полости, но щитовидная железа возникаетъ въ видѣ плотнаго набуханія небольшого участка этого желобка, а слѣд., она является гомологомъ не всего поджабернаго желобка, а только его части.

въ видѣ цифры 8 на два этажа, стоящихъ между собой въ сообщеніи, причемъ верхній этажъ служитъ для проведенія воды къ жабернымъ мѣшкамъ, а нижній— для проведенія пищи въ слѣдующій отдѣлъ кишечника. Поджаберный желобокъ и эндостиль представляютъ собой нижній этажъ жаберной части кишечника

Enteropneusta, но низведенный на стень желобка и видоизмѣнившій свою функцію.

У салахій щитовидная железа остается непарной и лежитъ при основаніи раздѣленія на двѣ вѣтви артеріальнаго сосуда, несущаго кровь къ жабрамъ, или брюшной аорты. У двудышащихъ щитовидная железа вытянута въ поперечномъ направленіи и перетянута на срединной линіи такъ, что обнаруживаетъ тенденцію къ раздѣленію на двѣ части. У ко-

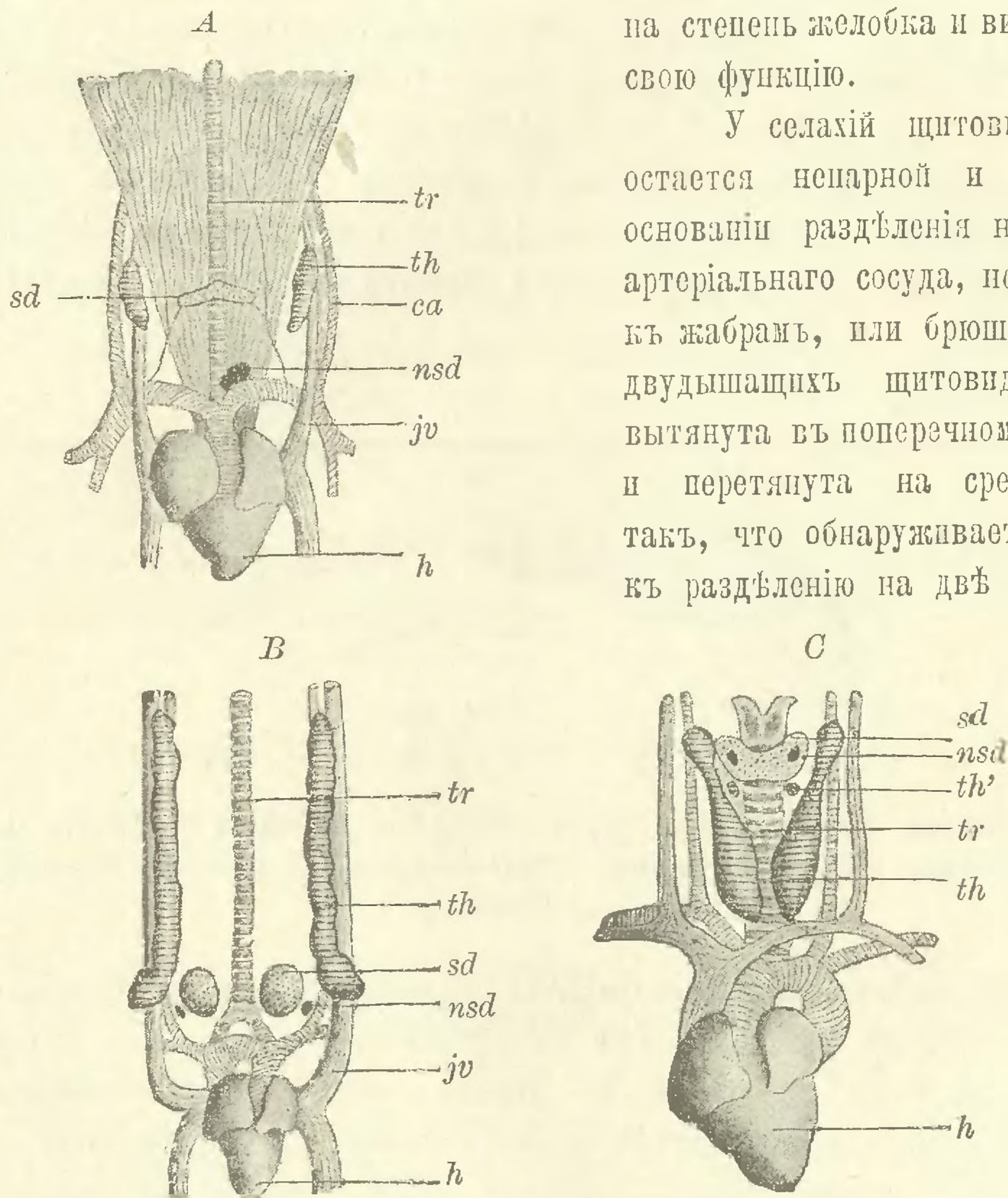


Рис. 415. Щитовидная и грудная железы съ сосѣдными органами въ ихъ окончательномъ положеніи: *A*—ящерицы, *B*—курицы и *C*—теленка. *ca*—сонная артерія; *h*—сердце; *jv*—яремная вена; *nsd*—постбрахиальныхъ тѣльца; *sd*—щитовидная железа; *th*, *th'*—зобная железа и ея придаточныя части; *tr*—трахея. Изъ Гертвига по де-Мерону.

стистыхъ рыбъ щитовидная железа уже парная и лежитъ съ каждой стороны въ области первой жаберной дуги.

Парной является щитовидная железа амфибій, лежащая у хвостатыхъ позади верхней части второй жаберной дуги, а у безхвостыхъ на нижней поверхности задней пары рожковъ (*pr. thyreoidei*) подъязычной кости (рис. 151). У рептилій щитовидная железа непарная, но часто представляетъ тенденцію къ раздѣленію (рис. 415, *A*), а у птицъ она уже вполне раздѣлена на двѣ половины (рис. 415, *B*). Обыкновенно у рептилій она округлой или овальной формы, но у желтопузика (*Pseudopus*) является удлиненной. Лежитъ она у *Saurops*

prida при основаніи большихъ сосудовъ, недалеко отъ мѣста отхожденія ихъ отъ сердца, т.-е. сохраняетъ свое первичное положеніе, но у *Hatteria* она уже смѣщена впередъ, а у ящерицъ еще болѣе отодвинута впередъ и лежитъ на срединѣ протяженія трахей (рис. 415, А). У млекопитающихъ щитовидная железа по большей части изъ двухъ лопастей, соединенныхъ перемычкой (рис. 415, С), а иногда раздѣлена на двѣ половины (яйцеродныя, сумчатые и обезьяны). У яйцеродныхъ она лежитъ довольно глубоко въ грудной полости, при раздѣленіи трахей на бронхи, а у другихъ млекопитающихъ она смѣщается впередъ и въ большинствѣ случаевъ лежитъ, какъ у приматовъ, въ области гортанныхъ хрящей (рис. 357). Около щитовидной железы описываютъ придаточныя части, получившія названіе придаточныхъ щитовидныхъ железъ (*gl. parathyreoideae*), но

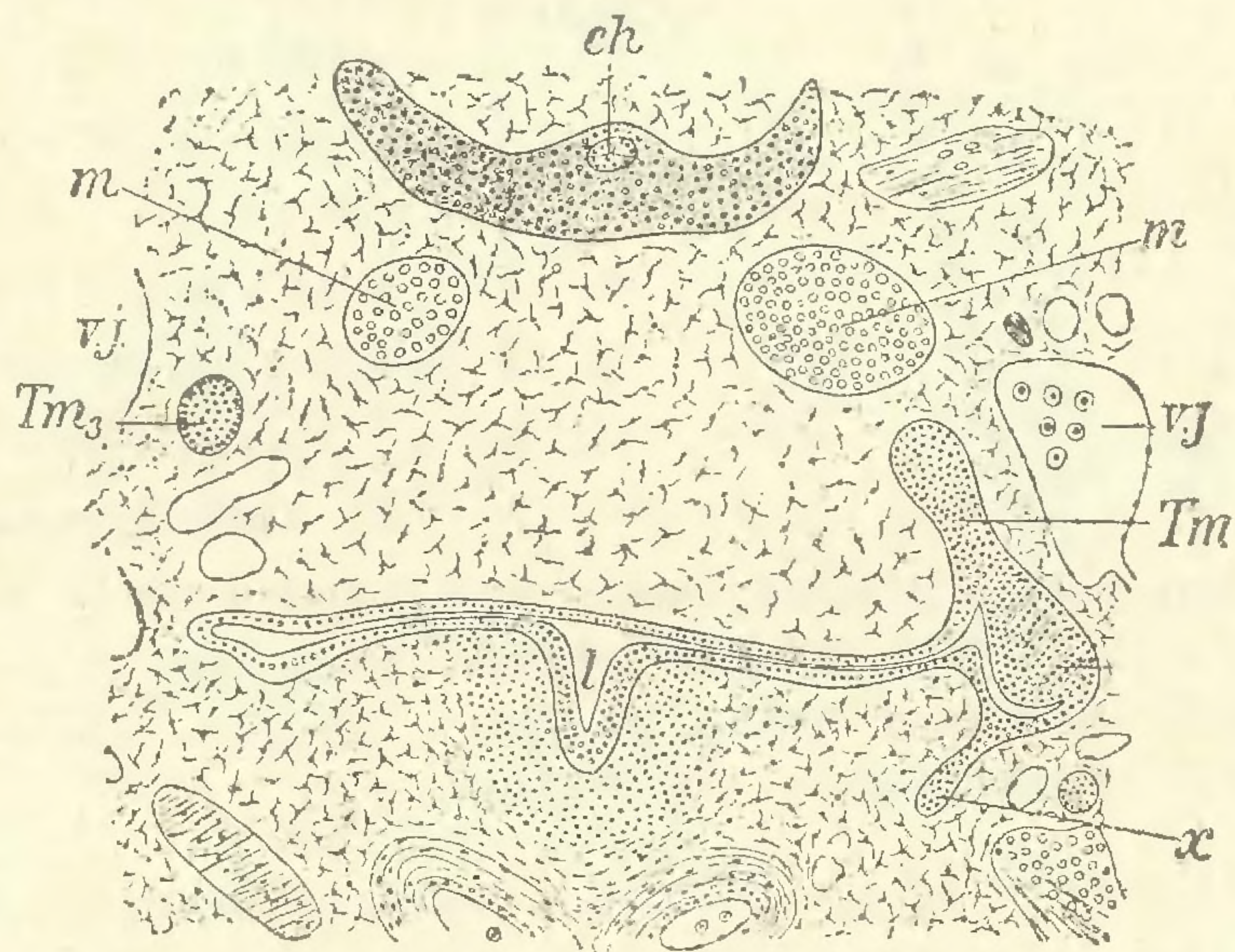


Рис. 416. Часть поперечнаго разрѣза 8-дневнаго зародыша ящерицы (*Lacerta agilis*) въ области третьей жаберной щели. *ch*—хорда; *e₃*—эпителиальное тѣлце, представляющее зачатокъ сонно-артеріальной железы; *l*—входъ въ гортань; *m*—мускуль; *Tm₃*—зачатокъ грудной железы; *vj*—яремная вена; *x*—зачатокъ эпителиальнаго тѣльца (образующій грудную железу у млекопитающихъ; ср. рис. 418). По Мауреру.

это наименованіе можетъ быть дано только тѣмъ частямъ, которыя происходятъ насчетъ парнаго зачатка железы, а придаточныя части ея, происходящія насчетъ зачатковъ жаберныхъ мѣшковъ, должны быть отнесены къ категоріи такъ-называемыхъ эпителиальныхъ и постбранхіальныхъ тѣлецъ, о которыхъ рѣчь будетъ ниже ¹⁾. Участокъ, соединяющій зачатокъ щитовидной железы съ кишечникомъ при ея развитіи, можетъ оставаться въ видѣ группы слизеотдѣлительныхъ железъ съ длинными мерцательными протоками, открывающимися на по-

¹⁾ Дознаю, что и функція придаточныхъ частей щитовидной железы не одинакова съ функціей самой железы: послѣдняя выдѣляетъ вещества, стимулирующія ростъ въ молодомъ состояніи, а у взрослога удаленіе железы вызываетъ различнаго рода заболѣванія, главнымъ образомъ разстройство трофическихъ функцій организма. При удаленіи придаточныхъ частей животное погибаетъ отъ заболѣванія, сопровождающагося судорогами и похожаго на эклампсію.

верхности языка, а иногда въ видѣ аномалии сохраняется у человѣка въ видѣ эпителиальной трубки (*ductus lingualis*).

Грудная или зобная железа (*gl. thymus*) представляетъ собой по происхожденію парный органъ, обособляющійся отъ эпителия эмбриональныхъ жаберныхъ мѣшковъ, а въ окончательной формѣ она представляетъ богатое сосудами скопленіе ретикулярной ткани, въ которомъ лишь мѣстами сохраняются эпителиальныя кѣтки, лежащія то группами, то по одиночкѣ. У зародышей многихъ животныхъ (кроме млекопитающихъ) найдены въ ткани *thymus* поперечно-полосатые мышечные элементы, происходящіе обособленіемъ отъ мускулатуры второй жаберной дуги. Физиологическое значеніе грудной железы неизвѣстно и у большинства млекопитающихъ она подвергается редукціи, причемъ ретикулярная ткань замѣщается жировою. У человѣка она сохраняется до второго года и въ исключительныхъ случаяхъ въ видѣ рудимента въ теченіи всей жизни.

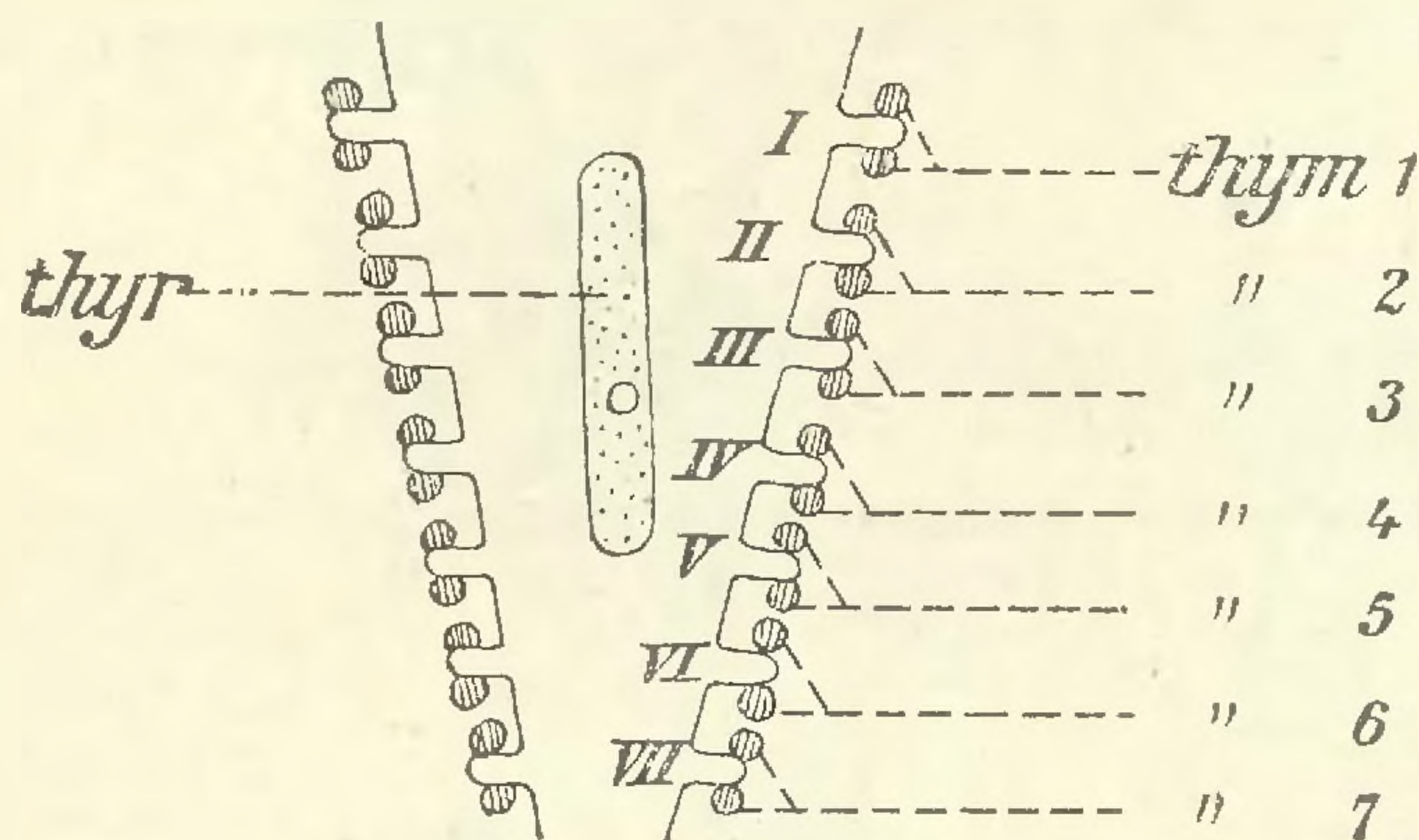


Рис. 417. Схема производныхъ жаберной части у миноги (Petromyzon). I—VII—жаберные мѣшки; *thym 1—7*—зачатки (брюшные и спинные) *gl. thymus*; *thyр*—зачатокъ щитовидной железы. По Verdun.

правленіи съ другими зачатками той же стороны, образуя въ концѣ-концовъ, вслѣдствіе обрастанія соединительной тканью, парный, часто лопастной лимфодный органъ (рис. 415). Число жаберныхъ мѣшковъ, принимающихъ участіе въ образованіи зачатка грудной железы, у различныхъ позвоночныхъ различно, но, говоря вообще, оно больше у низшихъ формъ. Такъ, у круглоротыхъ, повидимому, всѣ 7 паръ мѣшковъ принимаютъ участіе въ образованіи этой железы (рис. 417). У селажій передняя, а иногда и задняя пара мѣшковъ не принимаютъ участія въ этомъ процессѣ. Точно также у костистыхъ только задніе пять мѣшковъ образуютъ зачатки железы. У амфибій ея зачатки появляются на всѣхъ пяти парахъ (рис. 418, А), но на одной (Anura) или на двухъ (Urodela) переднихъ парахъ зачатки эти подвергаются редукціи, и только четыре или три пары мѣшковъ принимаютъ участіе въ образованіи железы. Впрочемъ, у безхвостыхъ набуханія трехъ заднихъ паръ остаются въ видѣ рудиментовъ подъ кожей шен, и железа образуется только одной второй парой мѣшковъ. У рептилій число мѣшковъ, принимающихъ участіе въ образованіи грудной железы, низводится до двухъ паръ (2-я и 3-я пара у ящерицъ и 4-я и 5-я у змѣй), хотя провизорные зачатки могутъ появляться и на первой парѣ (рис. 418, В), а у птицъ по однимъ—до двухъ (3-я и 4-я), по другимъ—до одной (3-я). У млекопитающихъ главную роль играетъ 3-я пара мѣшковъ, но также принимаетъ иногда участіе и 4-я, и даже 2-я.

Развивается грудная железа въ видѣ плотныхъ выступовъ верхней части жаберныхъ мѣшковъ (рис. 416). Выступы эти потомъ отшнуровываются и сливаются въ продольномъ на-

правленіи въ продольномъ на-

Самой замѣчательной особенностью развитія грудной железы у млекопитающихъ является то, что она отдѣляется не отъ верхней, т.-е. спинной, а отъ нижней, т.-е. брюшной, стѣнки жаберныхъ мѣшковъ (рис. 419). Морфологическое значеніе этого органа совершенно загадочно ¹⁾.

Грудная железа у круглоротыхъ лежитъ позади послѣдней жаберной щели въ видѣ небольшого тѣльца. У рыбъ она лежитъ надъ верхними спинными концами жаберныхъ дугъ въ видѣ удлиненаго, иногда лопастнаго органа. Небольшая грудная железа амфибій лежитъ позади барабанной полости. У *Guthriana* она въ теченіи всей жизни остается состоящей изъ ряда отдѣльных, брахиомерно расположенныхъ участковъ. Точно также у рептилій, у которыхъ

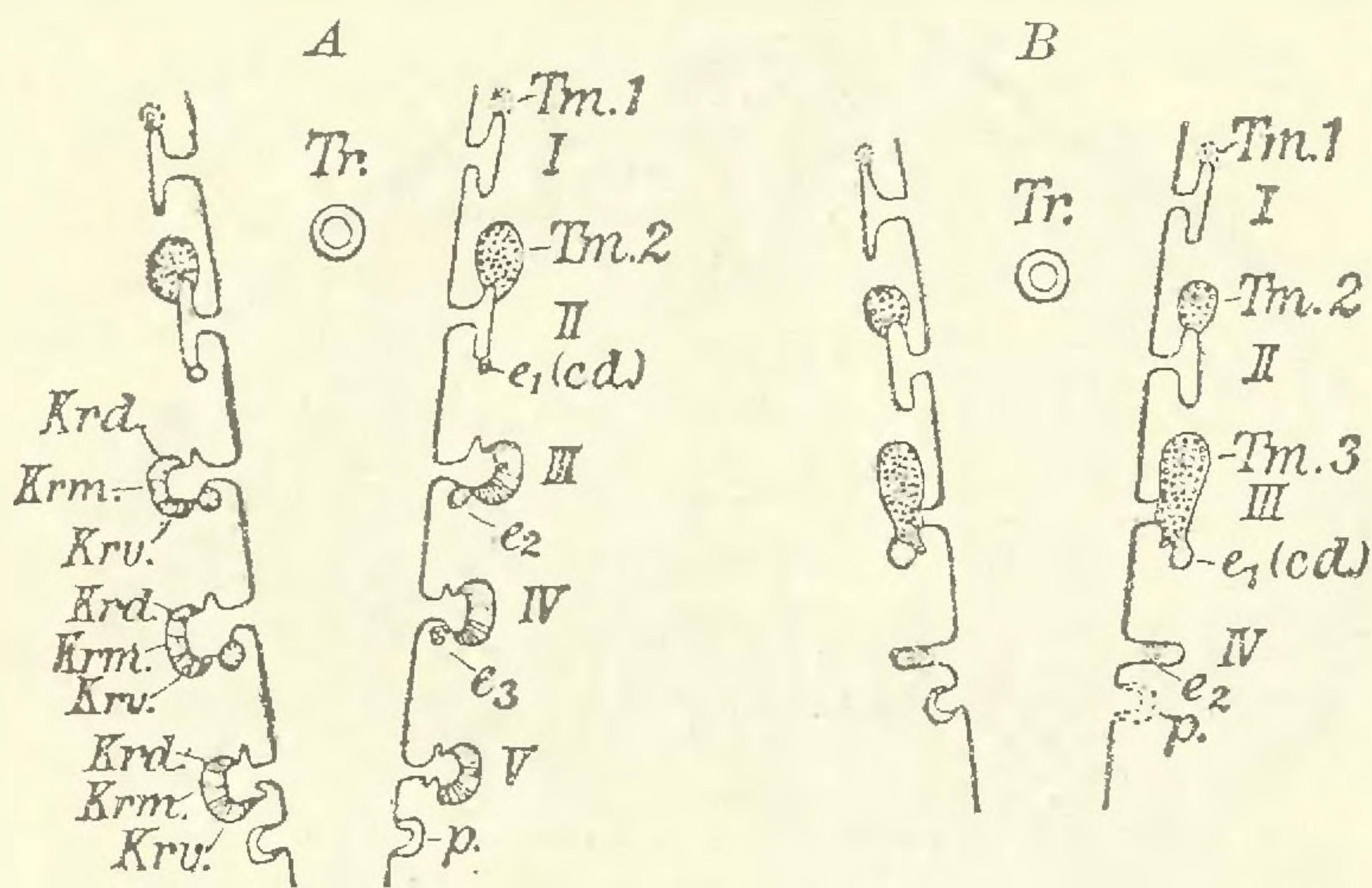


Рис. 418. Схемы развитія производныхъ жаберной части кишечника: *A* — у *Anura*; *B* — у ящерицы. e_1 — e_3 —эпителиальныя тѣльца; *cd*—зачатокъ сонно-артеріальной железы; *Krd.*, *Krm.*, *Krv.* — остатки жаберныхъ мѣшковъ; *Tm.1*—*Tm.3* — зачатки грудной железы; *Tr.*—зачатокъ щитовидной железы; *p.*—постбрахиальное тѣльце. По Мауреру.

эта железа лежитъ по бокамъ шеи (рис. 415, *A*), она иногда можетъ состоять съ каждой стороны изъ двухъ или трехъ участковъ. Крокодилы и птицы имѣютъ съ каждой стороны шеи по одной лентовидной лопастной железнѣ (рис. 415, *B*). У млекопитающихъ она помѣщается позади грудины въ грудной полости (рис. 415, *C*) и притомъ является, какъ было указано, органомъ провизорнымъ. Лишь у ластоногихъ и китообразныхъ она остается въ теченіи всей жизни,—явленіе, стоящее, вѣроятно, въ связи съ ихъ воднымъ образомъ жизни.

¹⁾ Такъ какъ жаберныя мѣшки являются энтодермическими производными, то и зачатки грудной железы, по мнѣнію большинства изслѣдователей, являются энтодермическими. Лишь немногіе допускаютъ, что въ образованіи ея участвуетъ эктодермическая часть мѣшковъ. Если бы это подтвердилось, то тогда возможно сравненіе зачатковъ грудной железы съ нефридіями кишечножаберныхъ, представляющими собой пару эктодермическихъ трубокъ, открывающихся въ первый жаберный мѣшокъ (Шимкевичъ, 1889 и 1892; Willey, 1894), а равно съ передней парой нефридіальныхъ канальцевъ ланцетника, открывающихся тоже въ первую пару жаберныхъ щелей и называемыхъ эпибранхиальными (van Wijhe, 1901). Однако, означенное участіе эктодермы, а именно *sinus cervicalis* (стр. 401), въ образованіи грудной железы съ достовѣрностью установлено только для млекопитающихъ (Schaffer и Rabl, 1910; Zotterman, 1911), и возможно, что эта особенность позднѣйшаго происхожденія.

Кромѣ зачатковъ грудной железы отъ жаберныхъ мѣшковъ отдѣляются еще эпителиальные зачатки, которые снаружи тоже обрастаются выдвигавшейся между эпителиальными клетками соединительной тканью. Эти плотные комплексы эпителиальныхъ клетокъ, называемые эпителиальными тѣльцами, нормально не выделяютъ коллоиднаго вещества и не могутъ быть сравниваемы съ фолликулами щитовидной железы, хотя часто вступаютъ съ ней, а равно и съ грудной железой, въ болѣе или менѣе тѣсную связь, прилегла къ нимъ или даже выдвигаясь въ ихъ массу. Въ то время какъ зачатки грудной железы отдѣляются отъ спинной стѣнки жаберныхъ мѣшковъ, эпителиальныя тѣльца отдѣляются отъ брюшной стѣнки (рис. 416), и только у млекопитающихъ, у которыхъ зачатки грудной железы обособляются отъ брюшной стѣнки, эпителиальныя тѣльца лежатъ по направлению къ спинной сторонѣ отъ этихъ зачатковъ (рис. 419). У рыбъ не наблюдается зачатковъ эпителиальныхъ

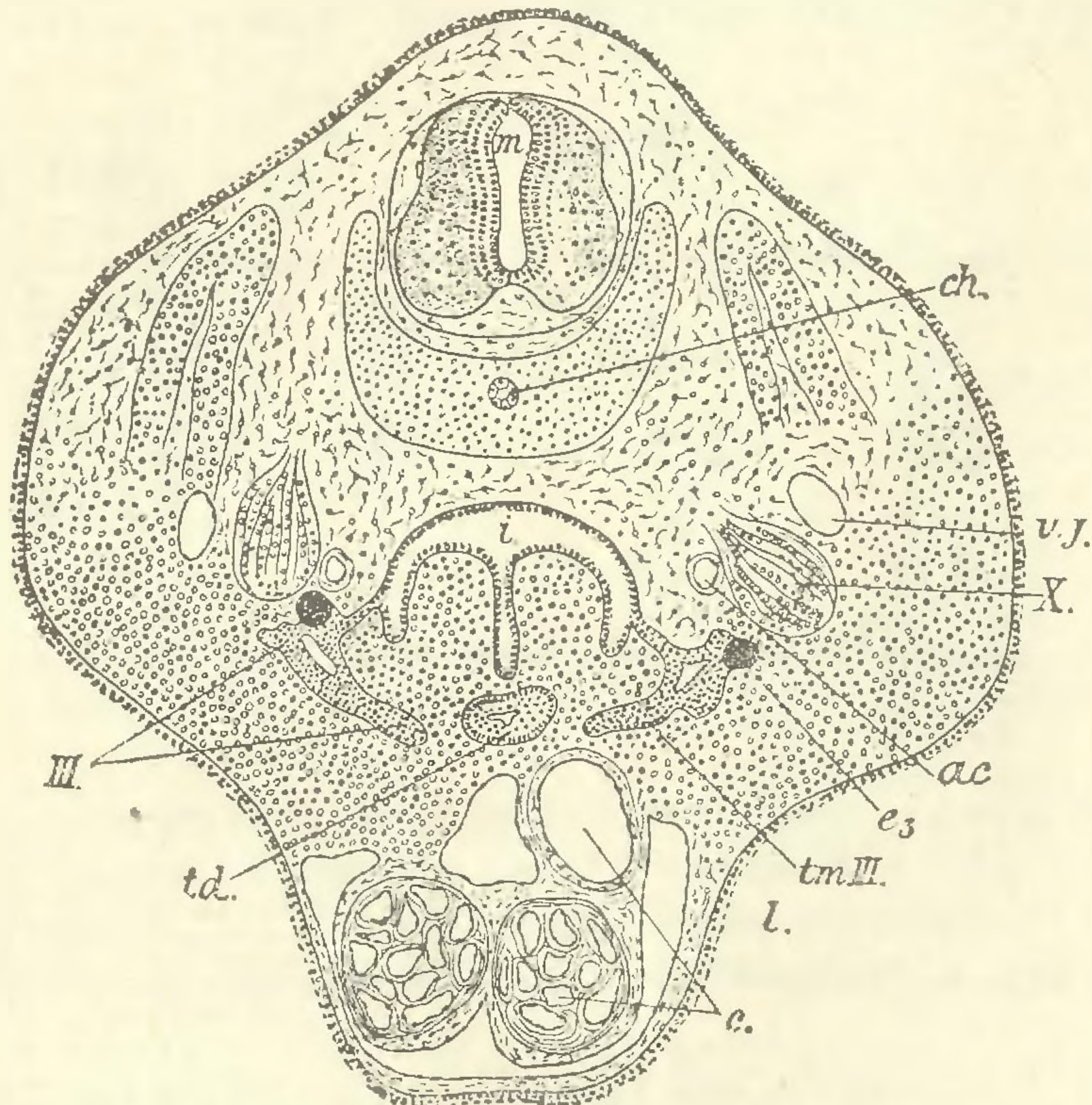


Рис. 419. Поперечный разрѣзъ черезъ голову зародыша ехидны (*Echidna hystrix*) въ области 3-ей пары жаберныхъ щелей. *ac*—сонная артерія; *c*—сердце; *ch*—хорда; *e₃*—эпителиальное тѣльце; *i*—глотка; *m*—спинной мозгъ; *td*—зачатокъ щитовидной железы; *tm.III.*—зачатокъ грудной железы; *vj*—яремная вена; *III*—третій жаберный мѣшокъ; *X*—блуждающій нервъ. По Мауреру.

тѣлець, и только у круглоротыхъ при развитіи грудной железы отъ каждаго жабернаго мѣшка отдѣляется не только спинной, но и брюшной зачатокъ (рис. 416) и возможно, что послѣдній, хотя и входитъ въ составъ грудной железы, — представляетъ собой гомологъ эпителиальныхъ тѣлецъ, наблюдаемыхъ у амфибій и *Amniota*. У амфибій имѣется съ каждой стороны отъ 2 до 3 (рис. 418, *A*), у *Amniota* вообще по два (рис. 418, *B*) эпителиальныхъ тѣлецъ, а у многихъ млекопитающихъ и въ томъ числѣ у человека лишь по одному, образуемому жабернымъ мѣшкомъ третьей пары.

У амфибій и *Amniota* въ мѣстѣ раздвоенія сонной артерій на наружную и внутреннюю (см. главу X) лежитъ особое тѣльце, пронизанное сосудистымъ сплетеніемъ и называемое сонно-артеріальной железой (*gl. carotilis*), хотя оно вовсе не имѣетъ железистаго характера.

При развитіи этого тѣльца у амфибій принимаетъ участіе эпителиальное тѣльце 2-ой пары мѣшковъ, а у рептилій — 3-ей (рис. 418). У птицъ и млекопитающихъ *gl. carotidi*,

повидимому, образуется просто набуханіемъ стѣнки сосуда безъ участія эпителиальныхъ зачатковъ. Впрочемъ и для амфибій такое участіе тоже нѣкоторыми отрицается. У взрослыхъ амфибій *gl. carotidis* теряетъ характеръ сплетенія и является въ видѣ мускулистаго утолщенія, коего стѣнки вдаются въ видѣ перегородокъ въ полость сосуда, и, быть можетъ, играетъ роль добавочнаго сердца. У *Amniota*, а именно у птицъ и млекопитающихъ, въ *gl. carotidis* имѣются многочисленныя хромофильныя клѣтки (стр. 253 и 294), сходныя съ клѣтками ганглиевъ симпатической системы (Kose, 1902). Вообще же какъ фізіологическое, такъ и морфологическое значеніе этихъ органовъ загадочно.

Затѣмъ, у селахій и, повидимому, у костистыхъ рыбъ (Giacomini, 1909), а также у амфибій и *Amniota*, позади вполнѣ развитыхъ и по большей части прорывающихся наружу жаберныхъ мѣшковъ появляется пара рудиментарныхъ никогда не прорывающихся мѣшковъ (рис. 418, *A* и *B*), которая потомъ обособляется отъ кишечника въ видѣ скопленія замкнутыхъ фолликулъ, и въ нихъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ (у млекопитающихъ, а также у саламандры) наблюдалось выдѣленіе коллоиднаго вещества. Иногда (нѣкоторые скаты, хв. статьи амфибій, ящерицы и птицы) подобный жаберный мѣшокъ имѣется только съ лѣвой стороны и образованіе такого органа происходитъ лишь съ одной лѣвой стороны (рис. 415, *A*). Органы эти носятъ названіе **зажаберныхъ или постбранхіальныхъ, иначе ультимобранхіальныхъ** (Greil, 1905) **тѣлецъ**, а фізіологическое значеніе ихъ также неизвѣстно. У селахій они отодвинуты кзади и прилежатъ къ верхней стѣнкѣ перикардіа, почему имъ было дано сначала названіе **надперикардіальныхъ**. Если эти органы ложатся рядомъ съ щитовидной железой, какъ это имѣетъ мѣсто у млекопитающихъ (рис. 415, *C*) (въ томъ числѣ и у человека; Grosser, 1910), у которыхъ они развиваются насчетъ пятаго (рудиментарнаго) жабернаго мѣшка (Schaffer и Rabl, 1900), то все-таки они отличимы по своей структурѣ и не являются составной частью послѣдней.

У хвостатыхъ амфибій при редукціи внутреннихъ жабръ во время превращенія образуются также эпителиальные рудименты, которые обрастаются соединительной тканью, но которые никогда не образуютъ фолликулъ.

Н. Воздухоносные придатки кишечника.

(Плавательный пузырь и легкія).

Большинство рыбъ обладаетъ полымъ выступомъ эктодермической части кишечнаго канала, то остающимся въ сообщеніи съ послѣднимъ обыкновенно посредствомъ узкаго прохода (*ductus pneumaticus*) (рис. 420), то являющимся совершенно замкнутымъ, но во всякомъ случаѣ наполненнымъ газомъ. Этотъ органъ и представляетъ собой **плавательный пузырь**. Рыбы съ *ductus pneumaticus* получили названіе *Physostomi*, т. е. открытопузырныхъ, а съ замкнутымъ пузыремъ—*Physoclisti*, т. е. закрытопузырныхъ, но при этомъ всѣ закрытопузырныя въ эмбриональномъ состояніи являются открытопузырными, ибо плавательный пузырь возникаетъ въ видѣ полого выступа кишечника или въ видѣ складки кишечной стѣнки. Плавательный пузырь лежитъ обыкновенно на спинной сторонѣ животнаго, непосредственно подъ почками и позвоночникомъ, нерѣдко прирастая къ ребрамъ и позвонкамъ. Иногда позади онъ даетъ одинъ или чаще пару отростковъ въ хвостовую часть (постцеломические отростки) и иногда пару или одинъ, но раздѣляющійся на двѣ вѣтви, впередъ (предцеломические отростки), и эти послѣдніе служатъ для связи пузыря съ слуховымъ аппаратомъ (стр. 345) (Beau-

fort, 1909). Снизу пузырь прикрытъ слоем перитонеальной выстилки полости тѣла. Стѣнка плавательнаго пузыря состоитъ изъ внутренняго эпителиальнаго слоя (у громаднаго большинства изъ плоскихъ клѣтокъ, у *Esox* изъ цилиндрическихъ, а у *Acipenser* и *Polypterus* съ мерцательными рѣсничками) и слоя соединительной ткани, часто съ значительнымъ количествомъ эластическихъ волоконъ, а иногда съ хрящевыми образованиями (*Clupeidae*) и даже съ рѣшетчатыми окостенѣніями (*Cobitis* и др.). Въ соединительно-тканномъ слое у большинства имѣются гладкія мышечныя волокна, а у нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ (*Trigla*, *Dactylopterus*, *Zeus*) развитъ еще и поверхностный слой поперечнополосатой мускулатуры.

Иннервируется плавательный пузырь вѣтвями блуждающаго нерва.

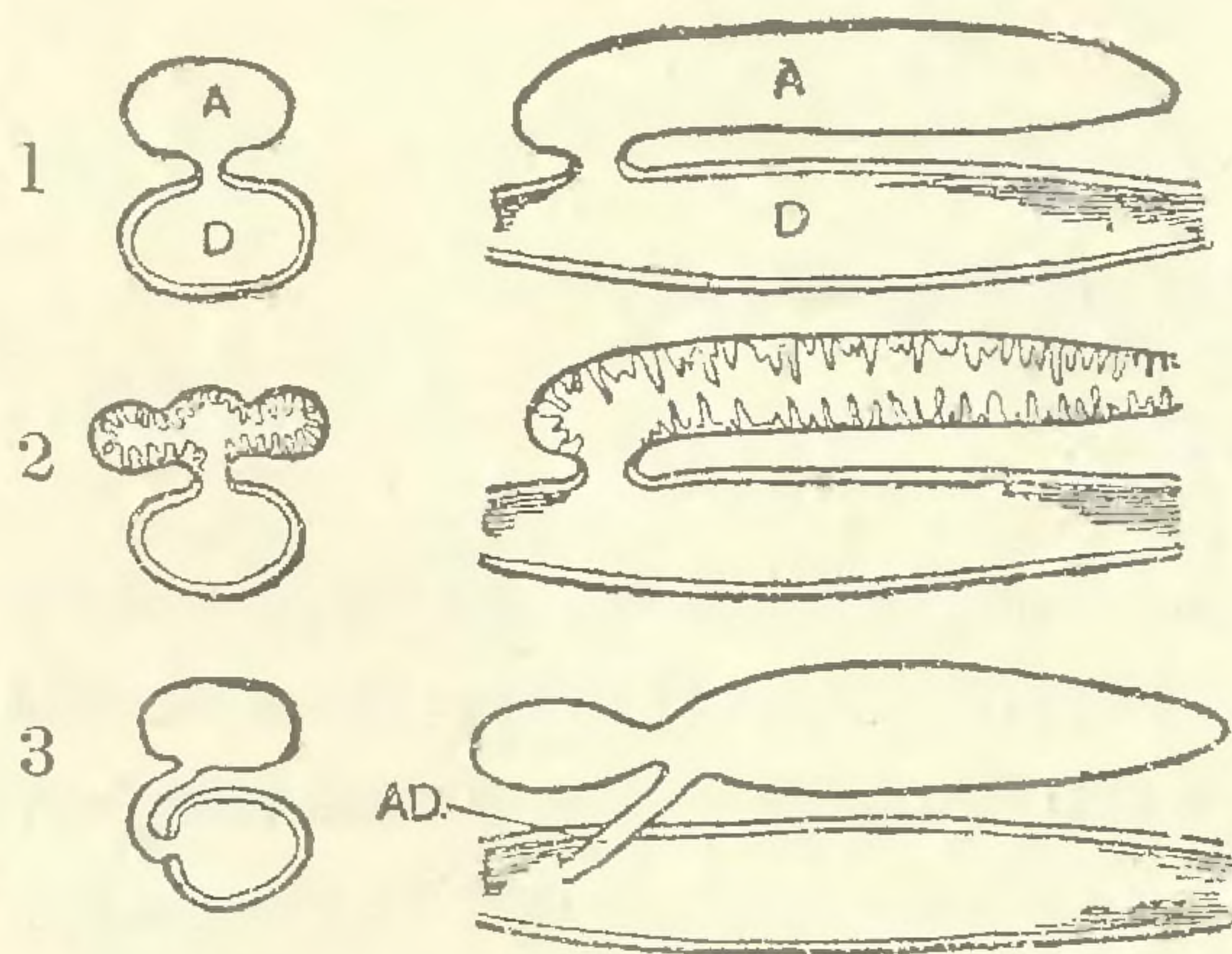


Рис. 420. Схема отношенія плавательнаго пузыря къ кишечнику. Слева—въ поперечномъ разрѣзѣ, справа—въ профиль. 1—у осетровыхъ и *Physostomi*; 2—у *Lepidosteus* и *Amia*; 3—у *Erythrinus*. А—плавательный пузырь; D—кишечникъ; AD—*ductus pneumaticus*.

По Dean.

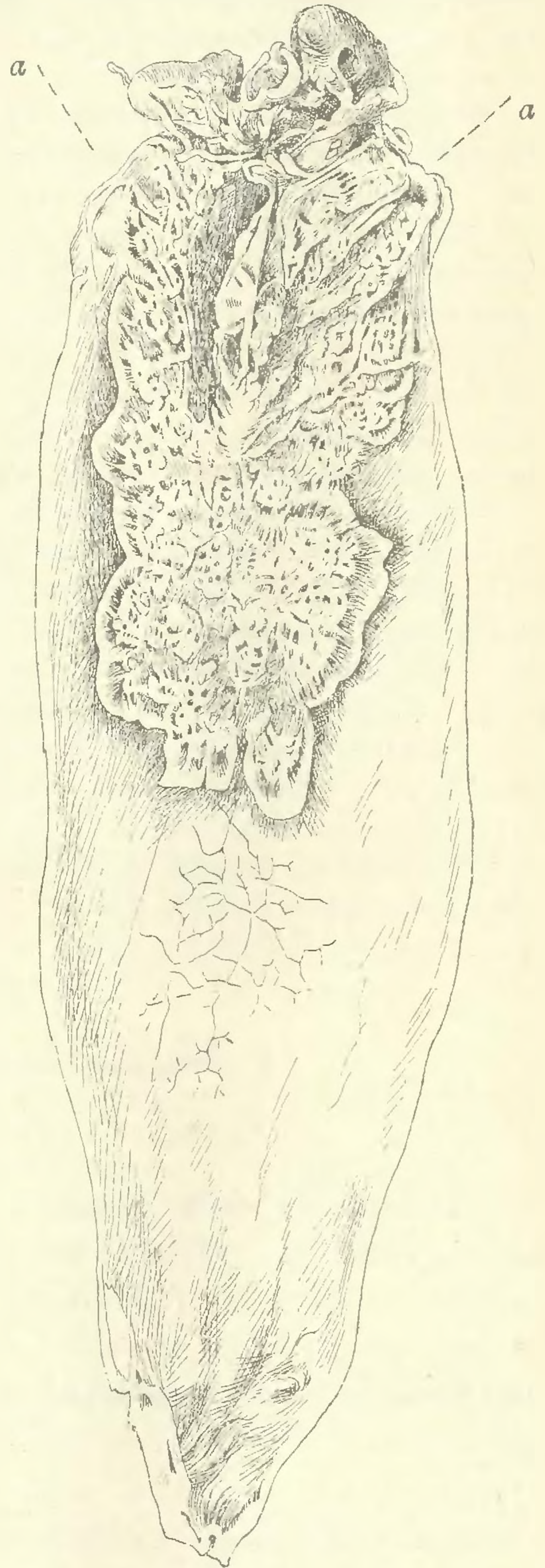


Рис. 421. Вскрытый плавательный пузырь судака (*Lucioperca sandra*), внутри видно красное тѣло; а—два переднихъ выступа. По Iegeru.

Строеніе внутренняго эпителиальнаго покрова плавательнаго пузыря представляетъ значительныя особенности. У многихъ рыбъ имѣются на внутренней поверхности пузыря такъ наз. красныя тѣла (рис. 421). Это комплексы особыхъ клѣтокъ,

окруженные сложной чудесной сосудистой сѣтью (*rete mirabile*) и представляющие собой газовыдѣлительныя железы. Они лежатъ то по всей, преимущественно брюшной, поверхности пузыря, то собраны группами, то сконцентрированы въ одномъ участкѣ. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ наблюдалось разрушеніе красныхъ кровяныхъ клѣтокъ въ капиллярахъ этихъ железъ, вѣроятно, подъ вліяніемъ специфическаго, выдѣляемаго клѣтками железы, яда. При разрушеніи красныхъ клѣтокъ ихъ кислородъ диффундируетъ въ полость пузыря. Чаще эти газовыя железы лежатъ у поверхности пузыря, а въ другихъ случаяхъ онѣ могутъ быть погружены въ толщу стѣнки пузыря и отъ нихъ идутъ протоки, иногда даже соединяющіеся по нѣсколько вмѣстѣ, и открывающіеся на внутренней поверхности пузыря (*Sciæna*). Наконецъ газовыхъ железъ можетъ и не быть, какъ напр. у представителей карповыхъ — типичныхъ жителей прѣсныхъ водъ, но тѣмъ не менѣе въ эпителии плавательнаго пузыря имѣются, повидимому, особыя клѣтки, выдѣляющія, какъ и газовыя железы, кислородъ (*Corning*, 1888; *Jäger*, 1903). Если у *Physostomi* выкачивать газъ изъ пузыря, то его содержимое будетъ постепенно дѣлаться богаче и богаче кислородомъ, что объясняется, естественно, дѣятельностью газовыхъ железъ, существующихъ, впрочемъ, лишь у немногихъ *Physostomi*, а главнымъ образомъ дѣятельностью функционально ихъ замѣщающихъ эпителиальныхъ клѣтокъ. Удаляется газъ изъ пузыря у *Physostomi* черезъ *ductus pneumaticus*, а у *Physoclisti* поглощается, вѣроятно, при помощи сосудовъ пузыря, а именно особымъ участкомъ его спинной поверхности, гдѣ стѣнка пузыря утончена. Этотъ участокъ получилъ за свою форму названіе овала. Въ области овала сильно развитое сосудистое сплетеніе лежитъ непосредственно подъ эпителиемъ¹⁾. Поглощается при этомъ тоже главнымъ образомъ кислородъ (*Reis u. Nusbaum*, 1906). Отсюда ясно, что $\frac{0}{0}$ отношеніе содержащихся въ пузырьѣ газовъ при различныхъ условіяхъ можетъ быть весьма различно.

По Бѣлецкому (1883) количество кислорода можетъ достигать въ различныхъ случаяхъ до 97 $\frac{0}{0}$, а угольной кислоты до 8 $\frac{0}{0}$.

Большое значеніе имѣетъ, повидимому, глубина, на которой взята рыба. У рыбъ, пойманныхъ на поверхности, содержаніе азота достигаетъ 80 $\frac{0}{0}$ и даже 83 $\frac{0}{0}$, угольной кислоты — 2 $\frac{0}{0}$, хотя часто бываетъ и болѣе, остальные 15—18 $\frac{0}{0}$ приходятся на долю кислорода. У глубоководныхъ формъ количество кислорода возрастаетъ до 75—85 $\frac{0}{0}$ и даже и 87 $\frac{0}{0}$, а угольная кислота встрѣчается въ количествѣ 1—6 $\frac{0}{0}$ (*Hüfner*, 1892; *Richard u. Schloesing*, 1897; *Tower*, 1903). Разница эта, можетъ быть, объясняется тѣмъ обстоятельствомъ, что при внезапномъ поднятіи глубоководныхъ рыбъ на поверхность происходитъ диссоціація гемоглобина крови съ освобожденіемъ кислорода. Но процентное отношеніе аргона у глубоководныхъ рыбъ то-же, что и въ атмосферѣ. При введеніи въ воду водорода, онъ проникаетъ въ

¹⁾ По Нусбауму (1906, 1907), по периферіи овала, въ толщѣ стѣнки пузыря подъ его эпителиемъ, проходитъ сильный сфинктеръ, при сжиманіи котораго эпителий овала теряетъ непосредственное соприкосновеніе съ лежащей подъ нимъ капиллярной сѣтью. Наоборотъ при сокращеніи мышцъ, тоже залегающихъ въ стѣнкѣ пузыря и расходящихся по радіусамъ отъ периферіи овала, и ослабленіи сфинктера, эпителий тѣсно прилегаетъ къ капиллярной сѣти, что и дѣлаетъ возможной диффузію газовъ.

пузырь, какъ у *Physostomi*, такъ и у *Physoclisti*, поступающая сначала, очевидно, въ кровь, а потомъ уже изъ крови въ пузырь.

Сжатіе пузыря посредствомъ сокращенія мышцъ тѣла, въ виду отсутствія у него собственной поперечнополосатой мускулатуры у большинства рыбъ, естественно, можетъ повлечь за собой уменьшеніе объема и увеличеніе относительнаго вѣса рыбы, а слѣд. ея погруженіе, тогда какъ расширеніе, при наполненіи пузыря газомъ, влечетъ увеличеніе объема и уменьшеніе вѣса, а слѣд. поднятіе рыбы.

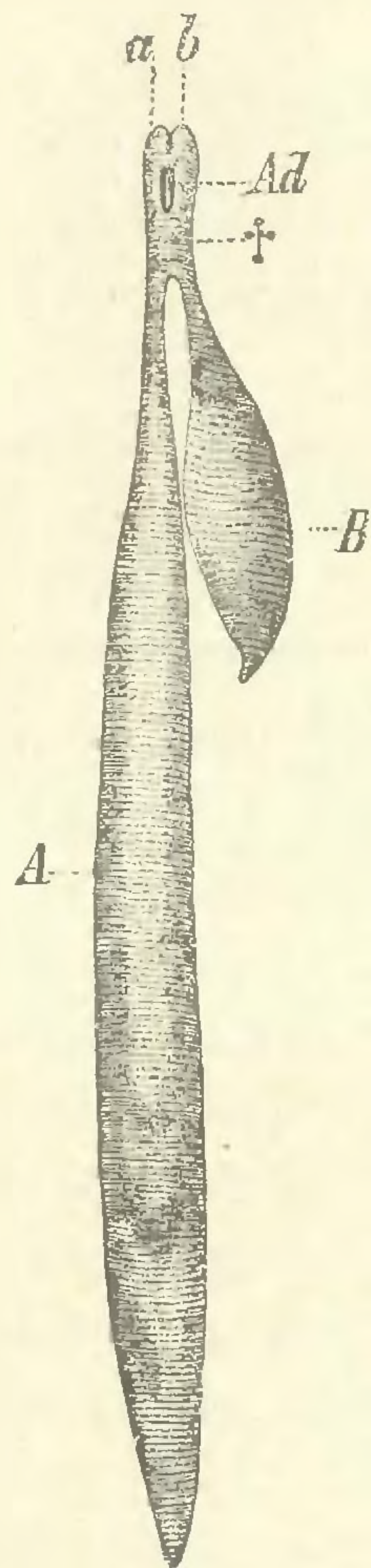


Рис. 422. Плавательный пузырь *Polypterus* съ брюшной стороны. *Ad*—отверстіе, ведущее въ непарный отдѣлъ его—†, вытянутый впереди въ два придатка—*a* и *b*; *A*—правая, *B*—лѣвая половины пузыря.

Изъ Видерстейма.

Однако, уже давно возникло сомнѣніе касательно возможности такой функціи плавательнаго пузыря и именно въ виду отсутствія у него собственной мускулатуры. Первый Моро (Moreau, 1876) показалъ, что сжатіе и расширеніе пузыря происходитъ пассивно подъ вліяніемъ измѣненія давленія окружающей среды. Можно считать установленнымъ, что самое измѣненіе объема происходитъ не вслѣдствіе дѣятельности мускулатуры, а болѣе медленнымъ способомъ вслѣдствіе выдѣленія въ полость пузыря газовъ, главнымъ образомъ кислорода, изъ крови рыбы и вслѣдствіе всасыванія газовъ обратно въ кровь. Вѣсъ рыбы при этомъ,

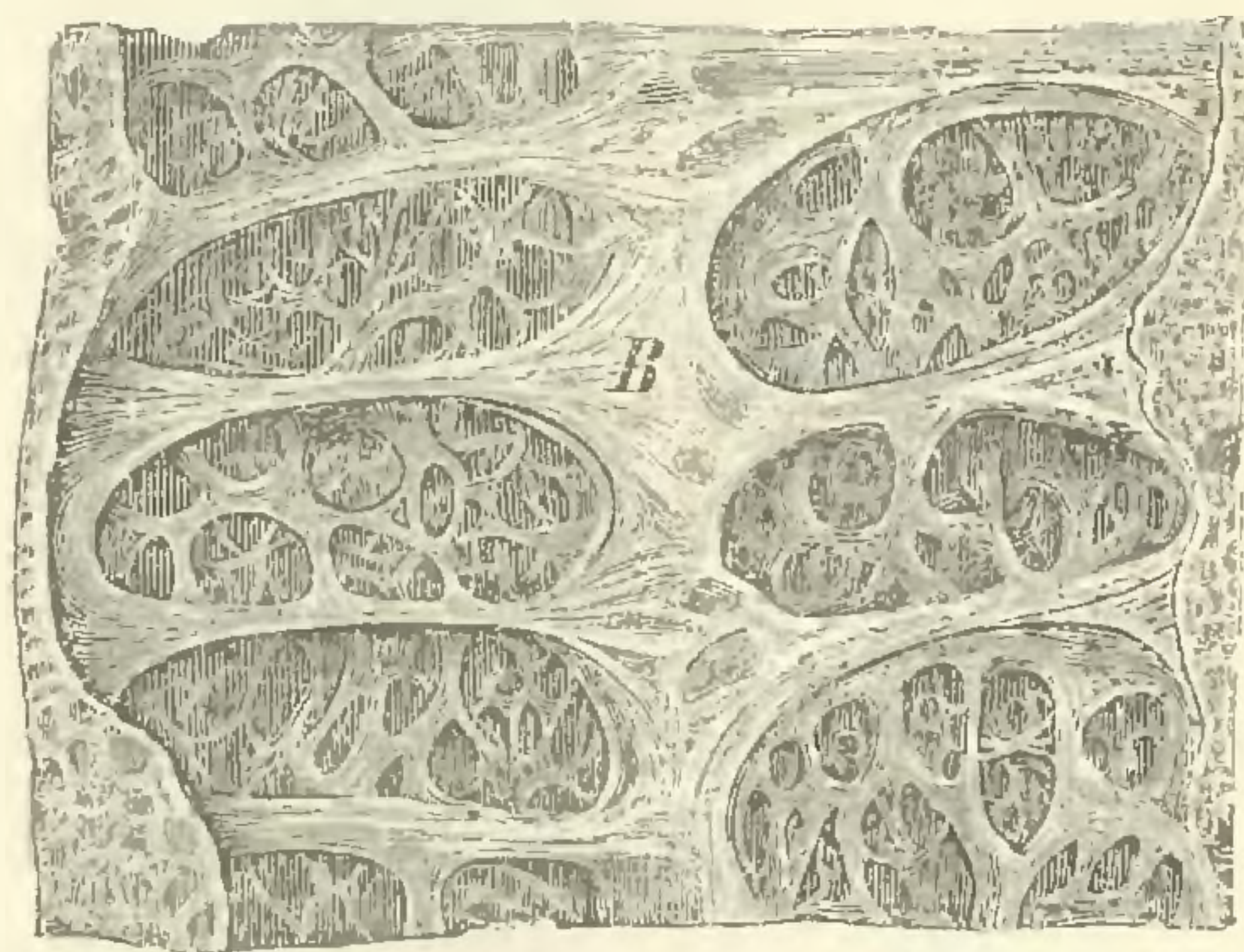


Рис. 423. Внутренняя поверхность плавательнаго пузыря *Lepidosteus*. *B*—трабекула, раздѣляющая правый рядъ ячеекъ отъ лѣваго. Изъ Видерстейма.

конечно, измѣняется и при погруженіи въ глубину, сопровождающемся увеличеніемъ давленія и уменьшеніемъ объема рыбы, рыба дѣлается тяжелѣе, а при противоположныхъ условіяхъ—легче. Благодаря этому удѣльный вѣсъ рыбъ на всякой глубинѣ приблизительно равенъ единицѣ, и она держится на любой глубинѣ съ наименьшей затратой силы (Moreau, 1876; Jaeger, 1903). Кромѣ того доказано, что при искусственномъ наполненіи и опораживаніи пузыря, а равно и при искусственномъ измѣненіи вѣшнато давленія, рыба отвѣчаетъ цѣлесообразнымъ рефлекторнымъ движеніемъ внизъ или вверхъ, т.-е. въ сторону, противоположную дѣйствию искусственнаго вліянія (Baglioni, 1908). Вѣроятно, въ естественныхъ условіяхъ, при чересмѣрномъ измѣненіи глубины погруженія, рыба проявляетъ тѣ же движенія. Такимъ об-

разомъ, плавательный пузырь представляетъ еще гидростатическій органъ, который позволяетъ рыбѣ воспринимать степень испытываемаго ею давленія. Въ связи съ этимъ стоитъ то обстоятельство, что рыбы, живущія у дна, какъ напр. сростножаберныя (*Symbanchii*), камбаловыя (*Pleuronectidae*) и др., лишены плавательнаго пузыря, а камбаловыя имѣютъ его только въ молодости, покуда ведутъ пелагическій образъ жизни.

Во всякомъ случаѣ, такіе превосходные пловцы, какъ селакіи, не имѣютъ плавательнаго пузыря, а слѣд. онъ не составляетъ необходимаго для плаванія органа.

Уже у *Lepidosteus* и *Amia* между ганоидами, а равно и нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ, плавательный пузырь является ячеистымъ (рис. 423), но лежитъ на спинной сторонѣ и открывается въ пищеводъ со спинной стороны, а у *Crossopterygii*, т.-е. у *Polypterus* и *Salmoichtys*, онъ является, хотя и гладкостѣннымъ, но двойнымъ (рис. 422) и открывается отверстиемъ на брюшной сторонѣ пищевода, причемъ самъ пузырь задней своей частью сдвинутъ къ спинной сторонѣ. Наконецъ у двудышащихъ рыбъ вмѣсто плавательнаго пузыря имѣются настоящія парныя или непарныя легкія, хотя лежащія тоже иногда еще ближе къ спинной сторонѣ, но открывающіяся на брюшной и притомъ имѣющія ячеистыя стѣнки. Въ то время какъ плавательный пузырь получаетъ кровь отъ аорты, или *a. coeliaca mesenterica*, или отъ задней пары жаберныхъ венъ, несущихъ окисленную кровь изъ послѣдней пары жабръ въ аорту, т.-е. во всякомъ случаѣ получаетъ кровь артеріальную, а отдаетъ венозную, легкія двудышащихъ получаютъ венозную кровь отъ послѣдней пары жаберныхъ артерій, несущихъ венозную кровь сердца къ послѣдней парѣ жабръ, а отдаютъ артеріальную. Равно и легочныя артеріи вышестоящихъ формъ представляютъ собой видоизмѣненіе эмбриональной артеріальной дуги, несущей кровь въ послѣднюю жаберную дугу (см. главу X). Отверстіе плавательнаго пузыря нѣкоторыхъ ганондовъ (*Polypterus*, *Lepidosteus* и *Amia*) снабжено мышцами, служащими для его расширенія (*m. dilatatores*), а равно для сжатія (*m. constrictores*), но хрящи отсутствуютъ (Wiedersheim, 1904). Сходныя, хотя не тождественныя, отношенія представляетъ намъ и легочное отверстие двудышащихъ рыбъ, причемъ и у нихъ до образованія хрящей дѣло не доходитъ (Göppert, 1904). Означенный замыкательный аппаратъ, несмотря на отсутствіе хрящей, все-таки можетъ быть названъ гортанью (*larynx*).

Переходъ отъ воднаго дыханія къ воздушному является вполне понятнымъ съ физиологической стороны, но переходъ плавательнаго пузыря въ легкія съ морфологической стороны представляетъ нѣкоторыя затрудненія для пониманія.

Многія рыбы обладаютъ способностью къ воздушному дыханію при помощи кишечнаго канала. Такъ вьюновыя (*Cobitidae*)¹⁾, а равно нѣкоторыя сомовыя (*Siluridae*), обладающія способностью жить вне воды (*Callichthys*, *Hypostomus*, *Doras*), заглатываютъ воздухъ черезъ ротъ, и кислородъ поступаетъ въ кровь черезъ стѣнки кишечнаго

¹⁾ Опыты надъ вьюновыми, посаженными въ воду, лишенную кислорода, но имѣвшими возможность заглатывать чистый кислородъ, показали, что даже и при этихъ условіяхъ кишечное дыханіе у *Cobitis* и *Nemachilus* очень слабо и не можетъ замѣнить жаберное, но кишечное дыханіе значительно болѣе совершенно у третьяго представителя этого семейства—р. *Misgurnus* (Babak, 1907).

канала, причемъ у *Sorbitidae* развѣтвленія капилляровъ залегаютъ между клѣтками эпителия и носящаго характеръ плоскаго (Calugareanu, 1907), а у нѣкоторыхъ видовъ *Callichtys* имѣются на внутренней поверхности кишечника нитевидные придатки съ сосулами внутри. Наружу воздухъ выводится или черезъ ротъ, или иногда черезъ задній проходъ (*Nypostomus*). Нѣкоторые виды р. *Erythrinus* обладаютъ ячеистымъ плавательнымъ пузыремъ и, по Жюберу (Jobert, 1878), регулярно обновляютъ воздухъ въ плавательномъ пузырьѣ, утилизируя его для газоваго обмѣна. Одинъ видъ (*E. trachina*) этого рода, имѣющій гладкостѣнный пузырь, не имѣетъ способности жить внѣ воды, какъ это свойственно видамъ, имѣющимъ пузырь ячеистый. Возможно, что этой способностью обладаютъ и другія костистыя рыбы, имѣющія ячеистый плавательный пузырь (*Gymnarchus*, *Chirocentrus*). Точно также имѣются указанія, что *Lepidosteus*, *Polypterus* и угри (*Anguilla*) могутъ потреблять находящійся въ пузырьѣ кислородъ при затрудненномъ жаберномъ дыханіи, но выдѣленія угольной кислоты въ пузырь у нихъ не происходитъ (Wilder, 1876; Mark, 1890; Jacob, 1898). Если нельзя обобщать этого явленія, то все же возможно, что нѣкоторыя открытопузырныя рыбы заглатываютъ воздухъ и вводятъ его въ полость пузыря (Thilo, 1903). Такимъ образомъ, переходъ отъ жабернаго дыханія къ кишечному и въ частности къ дыханію при помощи плавательнаго пузыря вполне наглядно иллюстрируется этими формами.

Иначе обстоитъ дѣло съ морфологической стороной. Типичный плавательный пузырь не только лежитъ на спинной сторонѣ, но и открывается въ кишечникѣ со спинной стороны (рис. 420, 1), тогда какъ легкія лежатъ на брюшной сторонѣ и открываются съ брюшной стороны. Только переходныя формы, какъ соответственные органы *Crossopterygii* и двудышащихъ, хотя лежатъ частью на спинной сторонѣ, но открываются все-таки съ брюшной стороны. Ходъ и причины этого смѣщенія неясны. Боасъ предполагалъ, что спинной непарный плавательный пузырь раздвоился, а отверстія обѣихъ половинокъ его перемѣщались постепенно со спинной стороны на брюшную и тамъ снова соединились въ одно непарное отверстие. Альбрехтъ (1886) для устранения сказаннаго затрудненія даже принималъ, что легкія гомологъ не плавательнаго пузыря, а особаго тоже наполняемаго воздухомъ пузыря, имѣющагося на брюшной сторонѣ желудка у нѣкоторыхъ изъ *Plethognathi*. Но этотъ послѣдній пузырь является, повидимому, совершенно своеобразнымъ органомъ, свойственнымъ лишь небольшой группѣ рыбъ (см. стр. 437).

Видерсгеймъ (1903) указываетъ, что мышечный и хрящевой аппаратъ, окружающій входъ въ плавательный пузырь *Polypterus* и въ легкое двудышащихъ и служащій для открыванія и закрыванія этого входа, находится на брюшной сторонѣ пищевода и по своимъ анатомическимъ отношеніямъ и по иннерваціи не можетъ быть сравниваемъ съ такимъ же аппаратомъ, окружающимъ входъ въ плавательный пузырь другихъ ганоидовъ (*Lepidosteus* и *Amia*) и лежащимъ на спинной сторонѣ пищевода. Видерсгеймъ заключаетъ, что оба эти аппарата, очевидно, возникли совершенно независимо одинъ отъ другого. Однако, еще Загемель (Sagemehl, 1885) высказалъ предположеніе, что первоначальное положеніе зачатка пузыря было брюшное, каковое положеніе и занимаетъ *larynx* у *Crossopterygii* и *Dipnoi*, а положеніе пузыря и *ductus pneumaticus* на спинной сторонѣ, свойственное большинству рыбъ, есть результатъ позднѣйшаго перемѣщенія зачатка. Дѣйствительно, имѣются указанія на смѣщеніе пузыря, какъ въ данныхъ сравнительной анатоміи, такъ и въ эмбриологическихъ. Такъ у *Erythrinus* *ductus pneumaticus* открывается и со спинной, а съ лѣвой стороны — сбоку (рис. 42), 3), а у двудышащихъ *ductus pneumaticus* отгибаетъ кишечникъ съ правой стороны. Означенное смѣщеніе происходитъ, какъ показала Гопке-Мозеръ (Fanny Moser, 1909), вслѣдствіе поворачиванія кишечника кругомъ своей оси. Поворачиваніе это у большинства костистыхъ рыбъ совершается на лѣвую сторону (Moser, 1904; Weber, 1906), но у карповыхъ (*Cyprinidae*) (Thilo, 1908), а также у *Amia* между ганоидами (Piper, 1902) поворотъ происходитъ на правую. Затѣмъ, на основаніи кривости плавательнаго пузыря у *Crossopterygii*, можно думать, что плаватель-

*J. Schimper
и Масловъ*

ный пузырь по происхождению — органъ парный (Sagemehl, 1885) и что непарность его есть результатъ недоразвитія зачатка одной стороны (праваго въ однихъ случаяхъ, лѣваго—въ другихъ). Брюшной зачатокъ легкаго двудышащихъ залегаетъ не совсѣмъ на срединной линіи, а нѣсколько ближе къ правой сторонѣ (Neumaier, 1904). Поэтому, Шпенгелемъ и Гётте уже давно было высказано предположеніе, что легкія и плавательный пузырь представляютъ собой видоизмѣненіе задней пары жаберныхъ щелей (Spengel, 1904; Götte, 1905), и слѣдовательно, первичный парный зачатокъ этихъ органовъ помѣщался, вѣроятно, на боковыхъ сторонахъ кишечника, а смѣщеніе его на брюшную (для образованія легкиихъ) или спинную (для образованія пузыря) сторону, явленіе позднѣйшее. Что касается до вопроса, которой парѣ

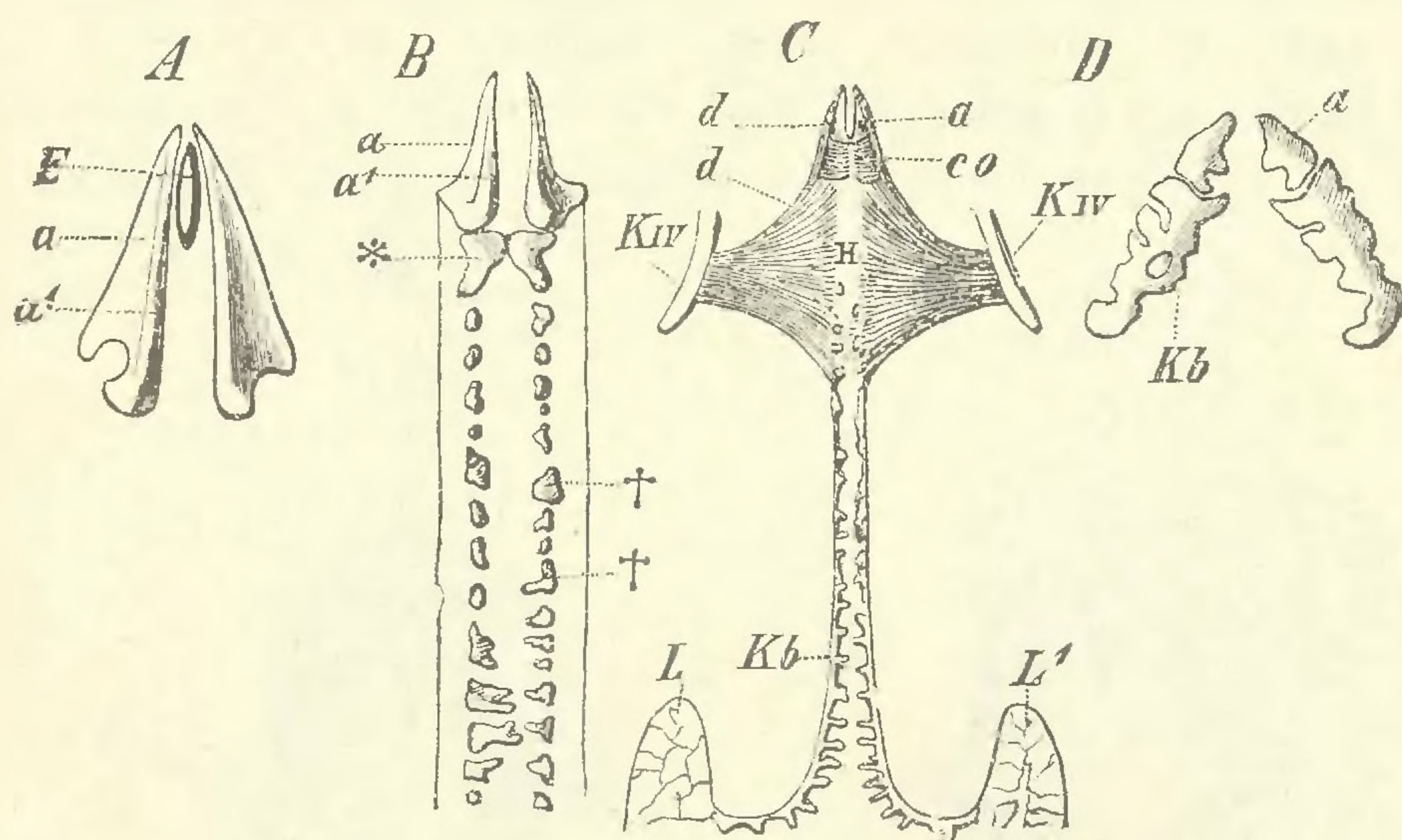


Рис. 424. Гортань и трахеальный скелетъ хвостатыхъ амфибій: *A* — *Menobranchius*; *B*—*Siren*; *C*—*Amphiuma*; *D*—*Salamandra*. *L, L'*—легкія; *E*—глоточная щель; *a* — боковые хрящи (*cartilaginee laterales*) при *A*, а на прочихъ рисункахъ черпаловидные хрящи (*c. arytaenoideae*); при *a'*—къ нимъ прикрепляются мускулы; *—хрящи, соответствующіе кольцевидному (*c. cricoidea*) хрящу высшихъ формъ; † — отдѣльные трахеальные хрящики у *Siren*, а у *Amphiuma* сливающиміеся другъ съ другомъ въ хрящевую пластинку—*Kb*; *Kb* при *D* (у саламандры) обозначаетъ остатокъ боковыхъ хрящей послѣ отдѣленія отъ нихъ черпаловидныхъ (*a*); *KIV*—четвертая жаберная дужка, отъ которой отходитъ мускулъ—*d*, расширяющій трахею; его переднія волокна прикрепляются къ черпаловиднымъ хрящамъ и являются какъ *dilatatores laryngis*; *co*—*constrictor laryngis*. Изъ Видерсгейма.

жаберныхъ щелей соответствують легкія амфибій, то, такъ какъ у тритоновъ позади пятой пары жаберныхъ щелей найдена шестая (рудиментарная), возможно, что легкія соответствують седьмой парѣ жаберныхъ мѣшковъ (Макушкѣ, 1911), если только впереди ихъ не исчезла одна или нѣсколько паръ мѣшковъ совершенно безслѣдно (рис. 427; ср. стр. 159).

Легкія въ ихъ простѣйшей формѣ, напр. у нѣкоторыхъ сохраняющихъ жабры амфибій (*Perennibranchiata*), очень мало отличаются отъ плавательнаго пузыря *Crossopterygii*, въ частности *Polyperterus*, и являются въ видѣ двойнаго гладкостѣннаго пузыря, открывающагося съ брюшной стороны (рис. 426). Отсутствіе всякой ячеистости вызвало предположеніе, что легкія эти, можетъ быть, даже не служатъ для окисленія крови, а играютъ роль гидростатическаго аппарата.

Обратимся сначала къ частямъ, проводящимъ воздухъ въ легкія, или легочнымъ путямъ.

По бокамъ легочнаго отверстія у амфибій въ простѣйшемъ случаѣ залегаютъ два боковыхъ хряща (*cartilaginee laterales*), къ которымъ и прикрѣпляются отходящія отъ висцеральнаго аппарата мускулы расширители (рис. 424, *A*). Мускуль сжиматель, у низшихъ амфибій состоящій изъ брюшнаго и спиннаго мускула, у высшихъ—получаетъ характеръ кольцевой мышцы, или сфинктера, въ какомъ видѣ онъ свойственъ и *Amniota*. Боковые хрящи, какъ мы видѣли (стр. 159), по ихъ положенію и отношенію къ жабернымъ дугамъ, Гегенбауръ приравниваетъ пятой, а другіе—шестой парѣ жаберныхъ дугъ. При дальнѣйшемъ осложненіи легочныхъ путей у амфибій можно различить только ихъ непарную часть, или трахею (*trachea*), въ которую и открываются легкія, а ближайшая къ отверстию часть трахеи обособляется въ видѣ гортани (*larynx*)

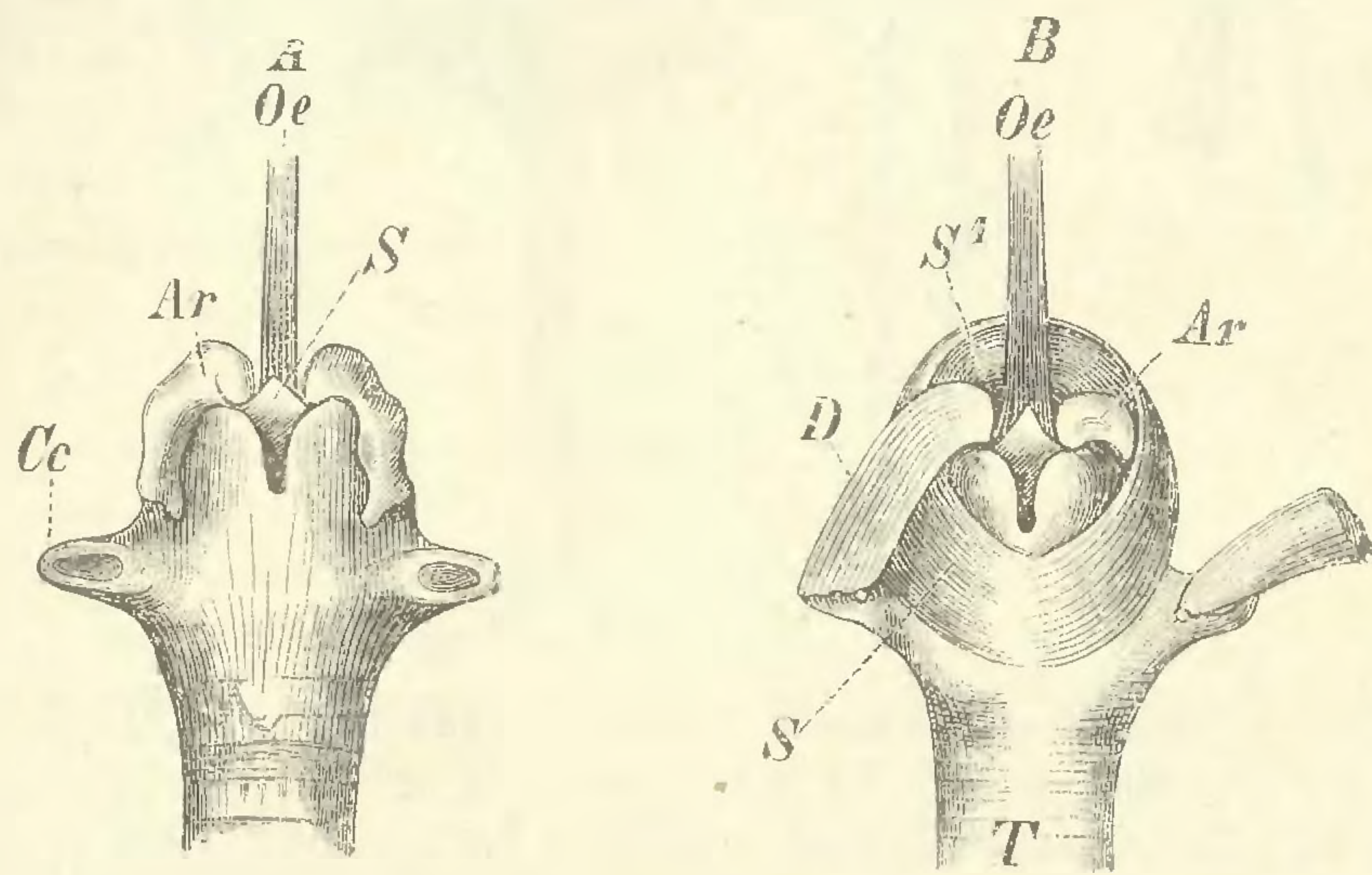


Рис. 425. Гортань геккона (*Phyllodactylus euroraеus*): *A*—скелетъ гортани; *B*—ея мускулатура. *Ar*—черпаловидный хрящъ; *Cc*—кольцевидный хрящъ; *D*—мускулы расширители; *S*, *S*¹—мускуль сжиматель въ видѣ сфинктера; *T*—трахея; *Oe*—подъязычная кость. Изъ Видерсгейма.

(рис. 424, *B* и *C*). При еще большемъ осложненіи (начиная главнымъ образомъ съ рептилій) трахея назадъ обыкновенно раздѣляется на двѣ вѣтви—бронхи (*bronchi*) (рис. 426, *B*), принимающія на своемъ заднемъ концѣ легкія, имѣющія первоначально форму ячеистыхъ мѣшковъ. Послѣдующее осложненіе органовъ дыханія сопровождается съ одной стороны обособленіемъ частей, проводящихъ воздухъ, отъ частей—собственно дыхательныхъ, а съ другой—увеличеніемъ поверхности послѣднихъ, что весьма важно для окислительныхъ процессовъ, происходящихъ въ стѣнкахъ легкиихъ. Въ наиболѣе сложной своей формѣ у птицъ и млекопитающихъ легочные пути состоятъ не только изъ гортани, трахеи и пары бронховъ, а еще и послѣдовательныхъ развѣтвленій этихъ послѣднихъ. Конечныя развѣтвленія у млекопитающихъ заканчиваются расширеніями, усаженными небольшими выступами, или альвеолами, содержащими въ своихъ стѣнкахъ капиллярную сеть сосудовъ, въ которыхъ и происходитъ окисленіе. Въ общемъ легкое представляетъ совокупность альвеоль и вѣдренныхъ въ нихъ

массу выводящихъ путей. Между первой и второй формой легкихъ имѣется довольно послѣдовательный рядъ переходовъ, съ которыми мы познакомимся при изученіи легкихъ рептилій. Вся совокупность этихъ частей облечена соединительной тканью. Снаружи легкія одѣты еще перитонеальной выстилкой, образующей кругомъ легкаго плевру (стр. 434). Эпителій дыхательныхъ частей легкаго однослойный плоскій, а эпителій легочныхъ путей мерцательный. Кромѣ того въ стѣнкѣ легочныхъ путей, за исключеніемъ конечныхъ развѣтвленій, залегаютъ опорные хрящи, предохраняющіе легочные пути отъ спаденія, а равно развиты и гладкія мышцы.

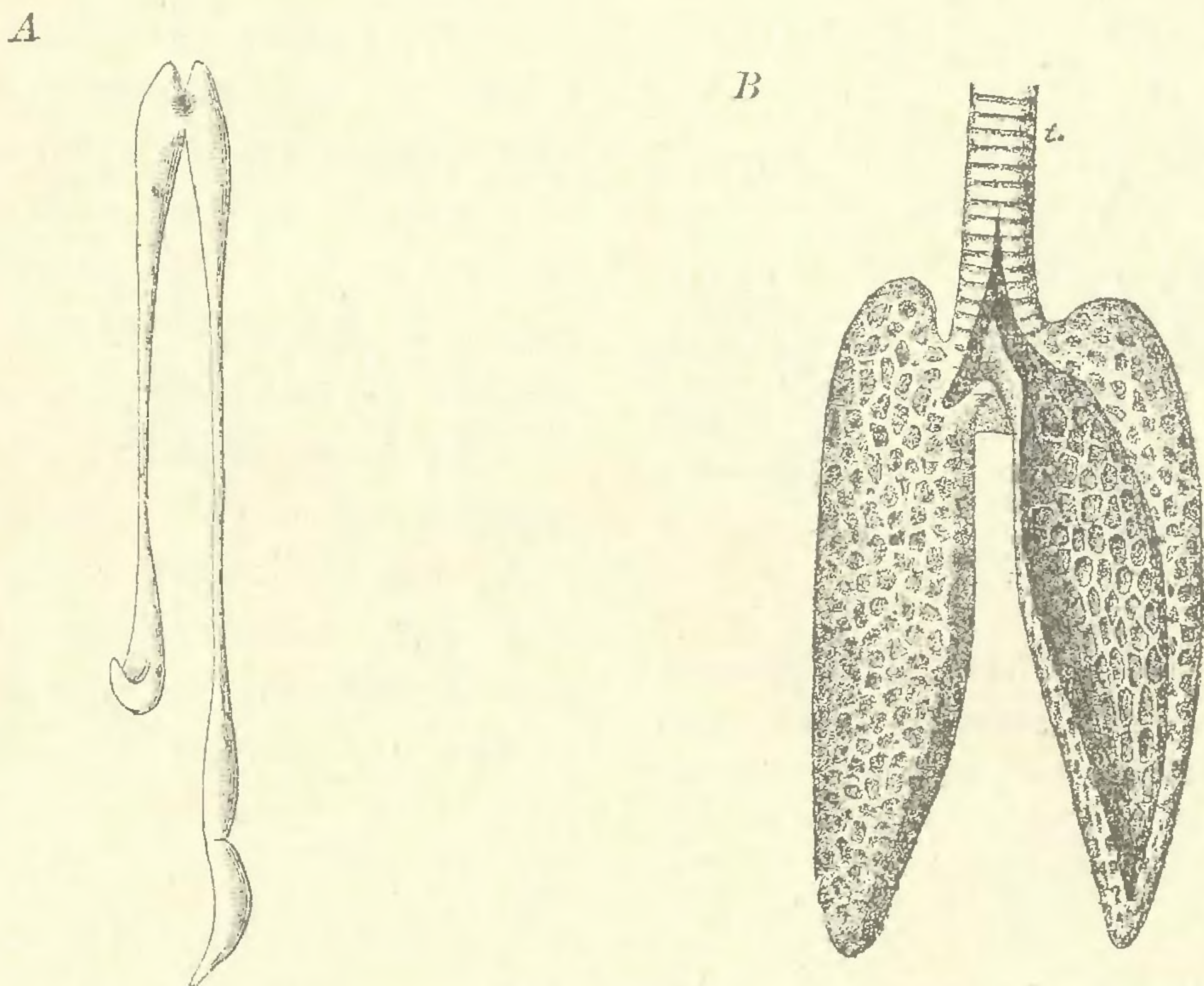


Рис. 426. А—легкія протея (*Proteus anguineus*); изъ Видерсгейма. В—легкія и легочные пути *Hatteria*. *tr*—трахея; по Гегенбауру.

Упомянутые хрящи легочныхъ путей являются результатомъ расчлененія боковыхъ хрящей (*c. laterales*) низшихъ амфибій. Уже у тѣхъ же амфибій начинается обособленіе гортанныхъ хрящей, а именно *c. laterales* подраздѣляются на два хряща каждый; передній ближайшій къ отверстию или черпаловидный (*c. arytaenoidea*) и задній (рис. 424, А и D), распадающійся иногда у тѣхъ же амфибій на цѣлый рядъ хрящей, залегающихъ въ стѣнкѣ трахеи (рис. 424, В). Изъ этихъ послѣднихъ передняя пара, прилежащая къ черпаловидному, образуетъ у безхвостыхъ амфибій одинъ кольцевидный или перстневидный хрящъ (*c. cricoidea*). Черпаловидные и кольцевидный хрящи являются гортанными хрящами, тогда какъ прочіе хрящи, тоже образующіе у рептилій охватывающія легочные пути кольца, даютъ трахеальные и бронхиальные хрящи (рис. 425). Впрочемъ, передніе изъ трахеальныхъ хрящей у *Amniota* входятъ въ составъ кольцевиднаго хряща. Такимъ образомъ, всѣ хрящи легочныхъ путей,

которые являются, повидимому, производными *c. laterales*, и соответствуют пятой (или шестой) жаберной дугѣ рыбъ (ср. таблицу стр. 160). У млекопитающихъ къ этимъ хрящамъ присоединяется еще щитовидный хрящъ (*c. thyreoidea*), ограничивающій входъ въ гортань спереди и несущій на своемъ переднемъ краѣ подвижный, подпертый тоже хрящемъ, придатокъ—надгортанникъ (*epiglottis*), прикрывающій входъ въ гортань при прохожденіи надъ ней пищевого комка и возникающій въ видѣ парнаго зачатка въ области четвертой дуги (у крота по Soulié et Bonne, 1908, и у человѣка по Soulié et Bordier, 1906) (рис. 440). Щитовидный хрящъ яйцеродныхъ млекопитающихъ обнаруживаетъ явственный составъ изъ трехъ парныхъ хрящей, соответствующихъ 1, 2 и 3-ей

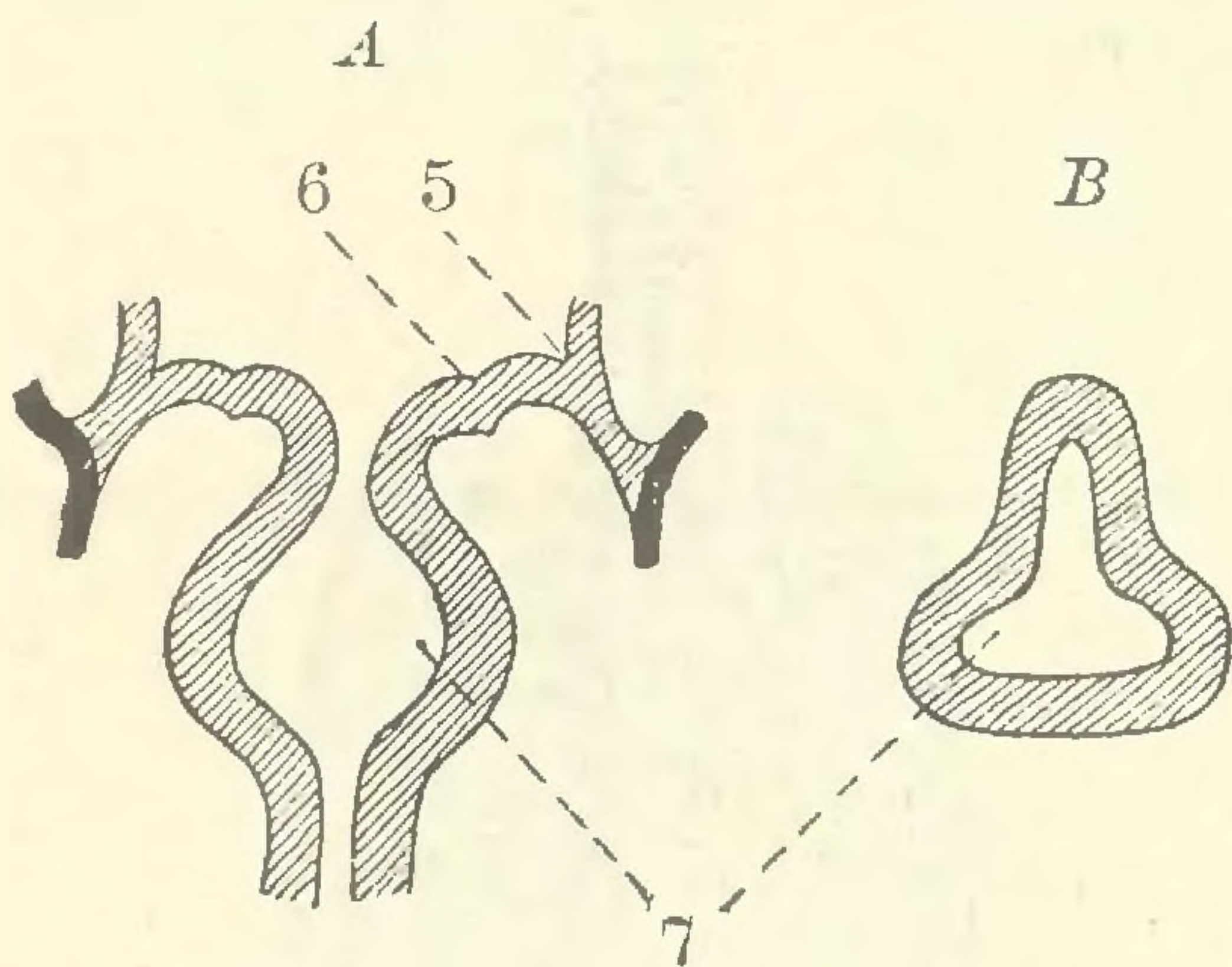


Рис. 427. Схема развитія легкихъ амфибій: А — въ горизонтальномъ, В — въ поперечномъ разрѣзѣ. 5 и 6—пятая и шестая пара жаберныхъ мѣшковъ; 7—зачатокъ легкихъ. По Грейлю.

жабернымъ дугамъ, и составляетъ одно цѣлое съ подъязычнымъ аппаратомъ (рис. 169), тогда какъ у прочихъ млекопитающихъ въ составъ этого хряща входятъ лишь 2 и 3-я жаберныя дуги, первая-же дуга образуетъ вторую пару рожковъ подъязычнаго аппарата, связь котораго съ щитовиднымъ хрящемъ выражается только въ приращеніи къ нему этой пары рожковъ посредствомъ связокъ (рис. 170). Надгортанникъ въ видѣ простой складки слизистой оболочки имѣется и у рептилій, а у млекопитающихъ онъ содержитъ внутри хрящъ. Этотъ хрящъ Гегенбауръ считаетъ за результатъ сліянія четвертой пары жаберныхъ дугъ, а по другимъ онъ представляетъ новообразование (стр. 159). Между хрящами гортани у большинства легочныхъ позвоночныхъ образуется съ каждой стороны по складкѣ слизистой оболочки, вдающейся въ полость органа. Складки эти носятъ названіе **голосовыхъ связокъ** (*lig. vocalia*) и ограничиваютъ своими свободными краями голосовую щель (*glottis*) (рис. 440). У птицъ въ каждомъ бронхѣ, въ мѣстѣ перехода его въ трахею, имѣются снаружи и со-внутри по голосовой перепонкѣ (*membrana tympaniformis*). Сближаемая и раздвигаемая дѣйствіемъ особой мускулатуры эти перепонки являются голосо-выми органами. Въ отличіе отъ гортани (*larynx*) прочихъ позвоночныхъ голосо-вой аппаратъ птицъ получилъ названіе нижней гортани (*syrinx*) (рис. 437). Ея сложная мускулатура является видоизмѣненіемъ туловищной, т.-е. паріеталь-ной мускулатуры, тогда какъ осложняющаяся по мѣрѣ осложненія органа муску-латура верхней гортани является производной мускулатуры глоточной, т.-е. висцеральной (стр. 103).

Развитіе легкихъ въ начальныхъ стадіяхъ наиболѣе обстоятельно изучено у амфибій, у которыхъ они возникаютъ въ видѣ пары боковыхъ желобковид-

ныхъ выступовъ кишечника, лежащихъ въ той части, которая слѣдуетъ за жаберной и позади шестой (рудиментарной) пары жаберныхъ мѣшковъ (рис. 427, А). Затѣмъ, оба зачатка соединяются поперечнымъ желобкомъ, имѣющимъ форму развилки (рис. 427, В) и лишь впоследствии перемѣщаются къзади (Greil, 1905; Макушокъ, 1911). Развитие легкихъ у Amniota можетъ начинаться или тоже въ видѣ пары выступовъ на брюшной сторонѣ глоточной части кишечника, или въ видѣ непарнаго желобка, какъ это имѣетъ мѣсто у млекопитающихъ, а иногда и у рептилій (рис. 428). Въ послѣднемъ случаѣ края желобка сходятся и отдѣляютъ зачатокъ отъ кишечной полости, кромѣ того мѣста, гдѣ образуется по-

у рептилий
и млекопитающихъ, кзади
(1908)

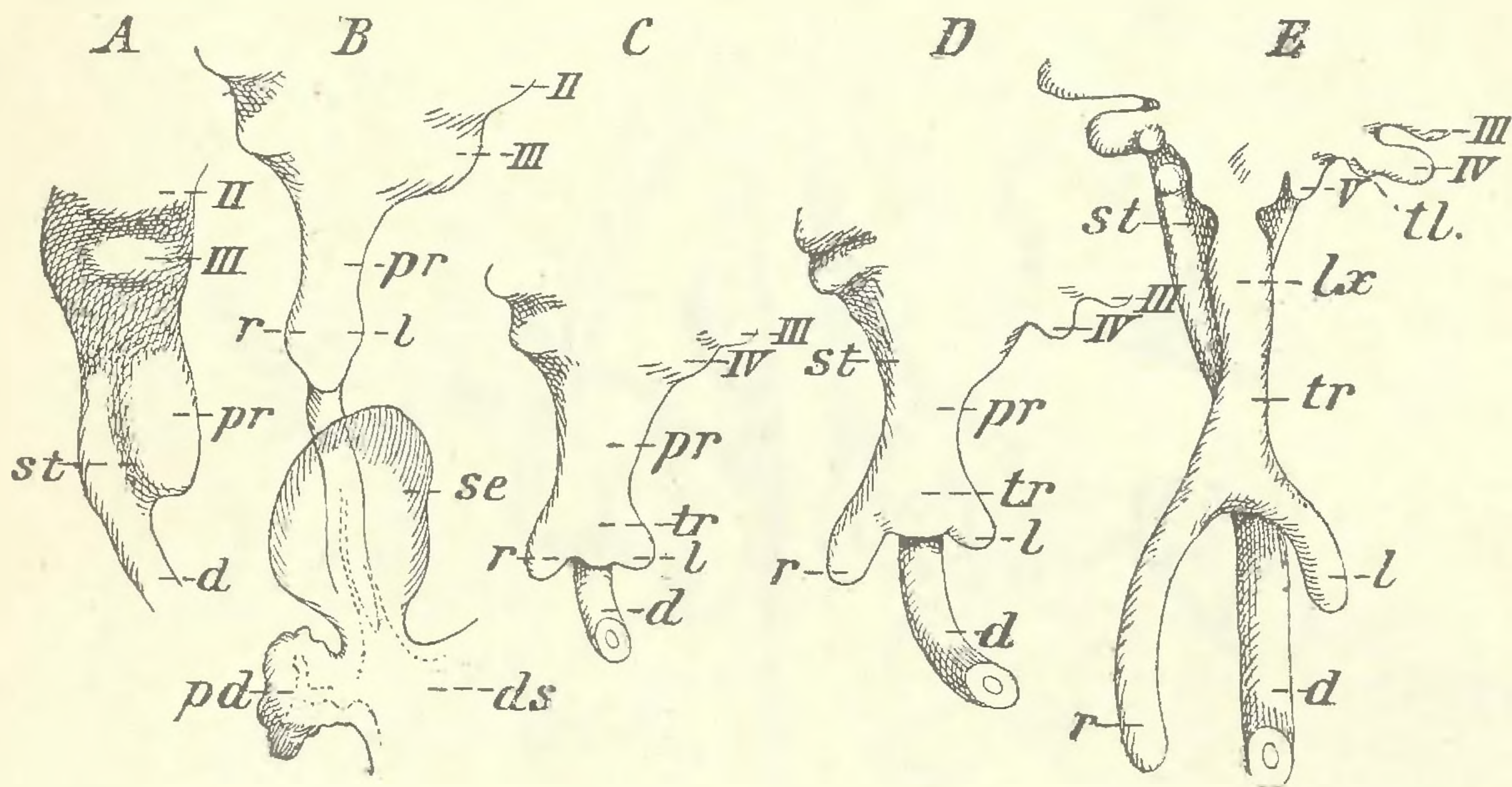


Рис. 428. Развитие легкихъ у ужа (*Tropidonotus natrix*). II—IV—соответствующія пары жаберныхъ мѣшковъ; V—задняя пара, образующая постбранхіальныя тѣльца; d—кишечникъ; ds—желточный мѣшокъ; l—лѣвое легкое; lx—гортань; ps—спинной зачатокъ поджелудочной железы; pr—зачатокъ легкихъ въ видѣ непарнаго желобка; r—правое легкое; se—зачатокъ печени; st—желобки, отдѣляющіе зачатокъ легкаго (pr) отъ кишечника; tl—зачатокъ thymus; tr—трахея. По Шмальгаузену.

томъ гортанная щель ¹⁾. На заднемъ концѣ выступъ подраздѣляется на два слѣпыхъ отростка.

Такимъ образомъ, въ зачаткѣ легкихъ можно вскорѣ отличить выводную непарную часть—трахею и двѣ боковыя—первичныя бронхи, заканчивающіеся мѣшковиднымъ расширеніемъ—зачаткомъ собственно легкаго. У высшихъ позвоночныхъ, путемъ образованія стѣнкой зачатка новыхъ выступовъ и ихъ дѣленія, образуются бронхи слѣдующихъ порядковъ съ ихъ конечными дыхательными придатками (рис. 429).

¹⁾ Замѣчательно, что въ видѣ аномаліи у ягненка и теленка наблюдался случай, когда трахея, содержащая характерные хрящи, на значительномъ протяженіи остается также необособленной отъ пищевода, а на заднемъ концѣ эта общая трубка сообщается, какъ съ желудкомъ, такъ и съ легкими (Lesbre, 1901; Тарвани, 1912).

Плавательный пузырь и его ближайшее видоизмѣненіе — легкія двудышащихъ — лежатъ на спинной сторонѣ подъ перитонеальной выстилкой полости тѣла и одѣты послѣдней лишь съ брюшной стороны, но легкія прочихъ позвоночныхъ уже вдаются въ полость тѣла и могутъ быть облечены почти кругомъ перитонеальнымъ листкомъ, образующимъ серозную обкладку легкихъ, или плевру. У высшихъ позвоночныхъ та часть полости тѣла, въ которой помѣщается каждое легкое, обособляется отъ прочей полости и получаетъ названіе плевральной, а

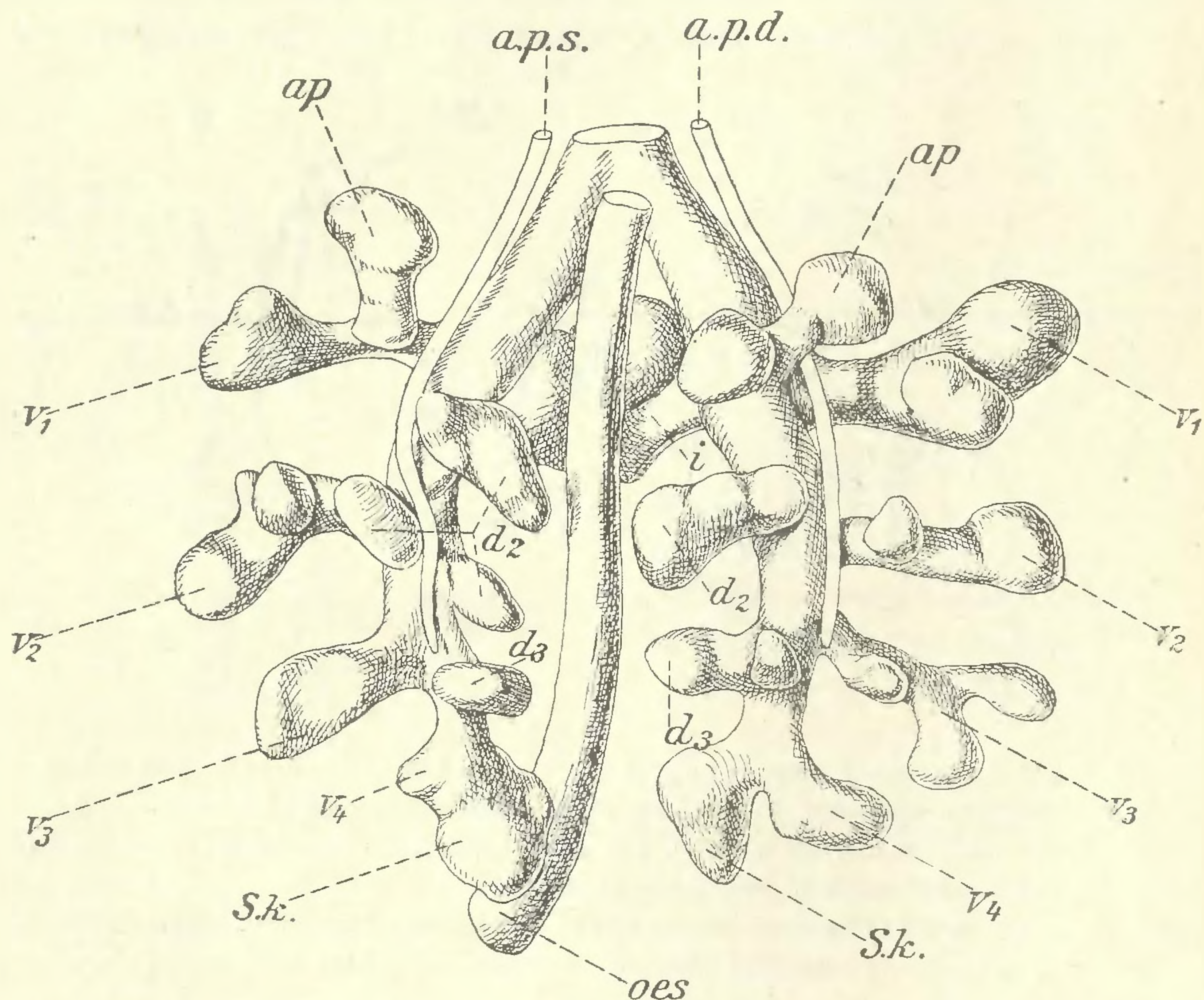


Рис. 429. Развѣтвленія бронховъ (вторичные бронхи) зародыша ехидны (*Echidna histrix*) со спинной стороны. *ap* — верхушечный бронхъ; *a.p.d.* и *a.p.s.* — правая и лѣвая легочная артерія; *d₂* и *d₃* — второй и третій спинной бронхи; *i* — подсердечный бронхъ; *oes* — пищеводъ; *sk* — конечное вздутіе главнаго бронха; *v₁*—*v₄* — четыре брюшныхъ бронха. По Narath.

плеврой называется вся перитонеальная выстилка этой полости. Своей внутренней или висцеральной пластинкой плевра одѣваетъ легкое, а наружной или паріетальной выстикаетъ внутреннюю поверхность грудной клѣтки. Плевральныя полости являются вполнѣ замкнутыми только у млекопитающихъ, у которыхъ на границѣ между брюшной и грудной полостью развивается мышечная перегородка, или діафрагма. Послѣдняя развивается изъ двухъ зачатковъ: изъ поперечной перегородки, возникающей на брюшной стѣнкѣ общей полости (*septum transversum*), и изъ перитонеальной складки, отходящей со спинной стороны. Сра-

станіемъ этихъ двухъ зачатковъ, сопровождающимся развитіемъ въ нихъ мышцъ, возникаетъ діафрагма, разобщающая грудную и брюшную полости (рис. 486).

Круглоротыя совершенно лишены плавательнаго пузыря, какъ и селахи. Впрочемъ, у нѣкоторыхъ акулъ (*Galeus*) описанъ непарный выступъ слизистой оболочки спинной стѣнки пищевода, считаемый нѣкоторыми за зачатокъ плавательнаго пузыря (Миклуха-Маклай, 1866), но по другимъ (P. Mayer, 1894) этотъ выступъ представляетъ простое углубленіе слизистой оболочки, и мышечный слой пищевода никакого участія въ его образованіи не принимаетъ. У *Mustelus* два такихъ выступа на брюшной сторонѣ пищевода. Во всякомъ случаѣ значеніе непарнаго спиннаго выступа, какъ рудимента плавательнаго пузыря, является сомнительнымъ. У гансидовъ плавательный пузырь имѣетъ различную форму. У осетровыхъ онъ является гладкостѣннымъ и непарнымъ и соединенъ съ заднимъ концомъ пищевода посредствомъ *ductus pneumaticus* (рис. 420, 1); у *Lepidosteus* и *Amia* (рис. 420, 2) плавательный пузырь является тоже непарнымъ, но ячеистымъ. Стѣнки его образуютъ два продольныхъ ряда углубленій или камеръ, на днѣ которыхъ имѣется сѣть трабекулъ, образующая на днѣ камеръ многочисленныя ячеи различныхъ порядковъ (рис. 423). Открывается такой пузырь узкой щелью на верхней стѣнкѣ пищевода. У *Polypterus* и *Salamoichthys* плавательный пузырь гладкостѣнный, но двойной и, хотя лежитъ задней частью ближе къ спинной сторонѣ, но открывается онъ щелевиднымъ отверстіемъ на брюшной стѣнкѣ пищевода (рис. 422). Правая половина пузыря *Polypterus* гораздо длиннѣе лѣвой. У *Polypterus*, *Amia* и *Lepidosteus* изъ сосѣдней висцеральной мускулатуры (частью изъ поперечно-полосатой мускулатуры пузыря и глотки) обособляется нѣсколько мускуловъ, которые могутъ быть названы глоточными. Между ними наиболѣе постоянными являются мускулы, расширяющіе отверстіе пузыря (*dilatatores*), а равно мускулы, сжимающіе охватываемую ими выводную часть пузыря (*constrictores*), но мускулатура брюшнаго замыкательнаго аппарата (у *Polypterus*) и спиннаго (у *Amia* и *Lepidosteus*) имѣетъ различное происхожденіе и морфологическое значеніе (Wiedersheim, 1903).

Плавательный пузырь костистыхъ рыбъ построенъ по типу осетровыхъ, т.-е., если соединяется съ кишечникомъ, чаще всего съ пищеводомъ, то посредствомъ *ductus pneumaticus*, и является непарнымъ (рис. 420, 1). Открытый плавательный пузырь наблюдается у всѣхъ *Physostomi* (кромѣ сем. *Symbanchii*, у которыхъ онъ отсутствуетъ), а у всѣхъ прочихъ костистыхъ рыбъ, его имѣющихъ, онъ является замкнутымъ (*Physoclisti s. Aphysostomi*).

У *Physostomi* *ductus pneumaticus* то широкій и короткій, то длинный и узкій, рѣдко составляетъ непосредственное продолженіе пузыря (*Gupnarchus*), а обыкновенно беретъ начало то отъ передней, то отъ средней, то отъ задней части пузыря, обыкновенно съ его брюшной стороны (у *Notopterus* съ лѣвой стороны), и впадаетъ обыкновенно въ пищеводъ со спины или рѣдко асимметрично съ лѣвой стороны пищевода, какъ это бываетъ

у нѣкоторыхъ видовъ *Erythrinus* (рис. 420, 3), а иногда онъ впадаетъ въ слѣпой выступъ желудка, какъ это имѣетъ мѣсто у нѣкоторыхъ сельдевыхъ (*Clupea*, *Alosa*). Иногда отверстие *ductus pneumaticus* бываетъ снабжено сфинктеромъ. У камбаловыхъ, имѣющихъ пузырь только въ молодости (*Solea*, *Rhombus*), онъ открывается въ заднюю кишку посредствомъ длиннаго *ductus pneumaticus* (Thilo, 1907). Наконецъ, у нѣкоторыхъ сельдевыхъ задній конецъ пузыря открывается непосредственно наружу позади задняго прохода (Beaufort, 1909), а у *Saiga* ихъ передній конецъ — въ правую оперкулярную полость (Moreau, 1876). Самый пузырь

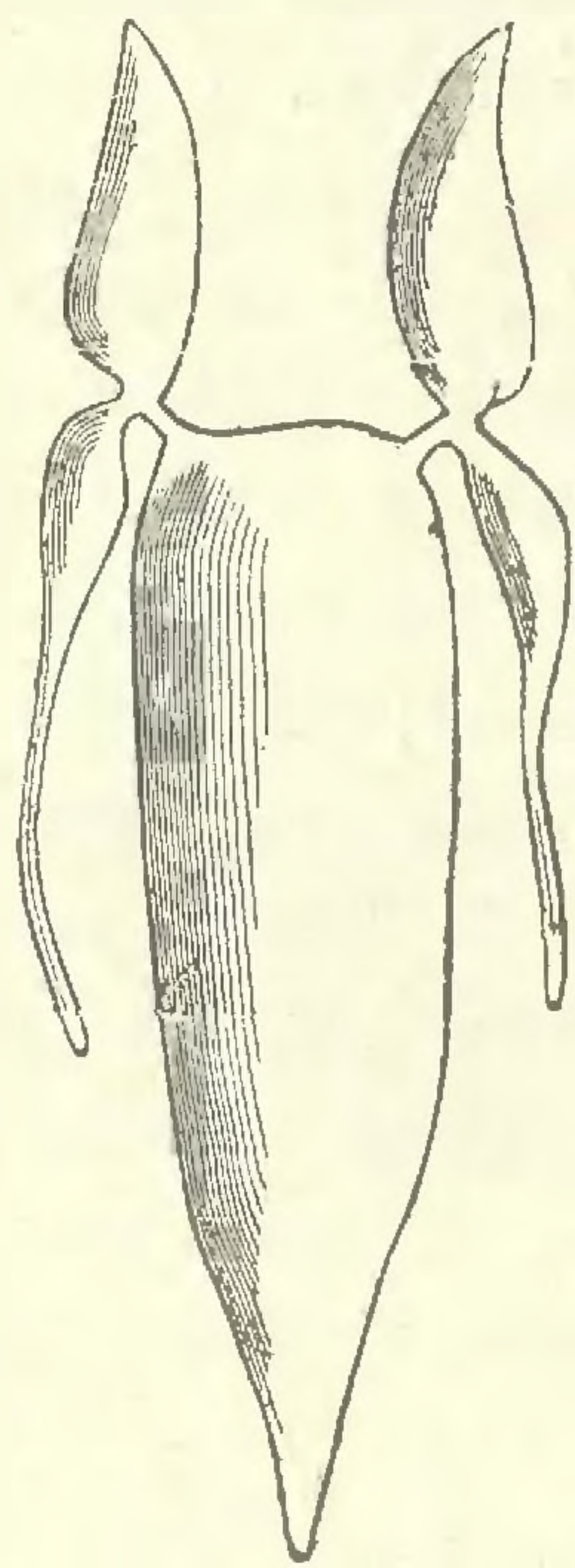


Рис. 430. Плавательный пузырь *Otolithus*. Изъ Гюнтера.

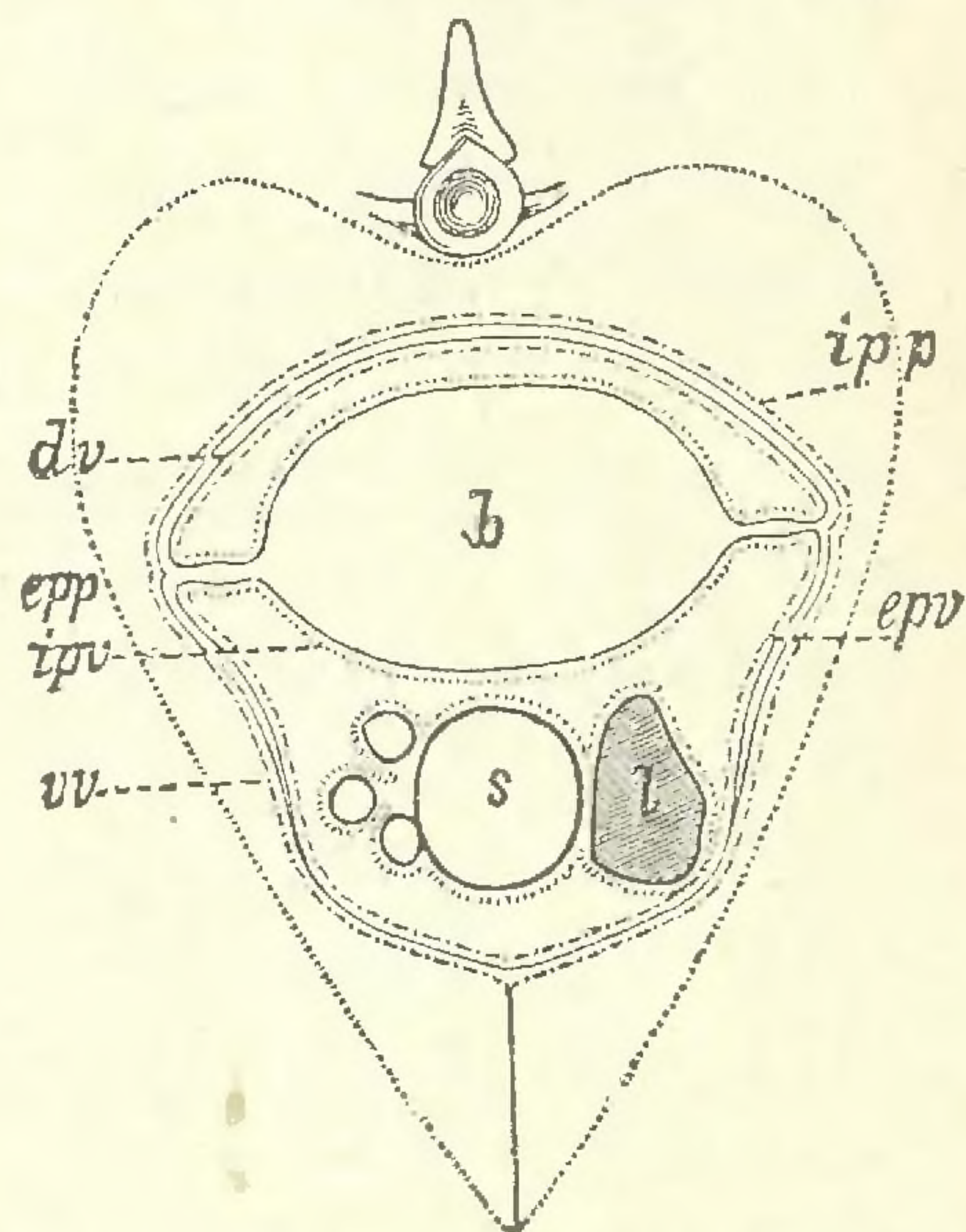


Рис. 431. Вертикальный разрѣзь черезъ брюшную область *Collichthys lucida*. *b* — плавательный пузырь; *l* — печень; *s* — желудокъ; *err*, *erv* и *irr*, *irv* — наружный и внутренній листки перитонеальной выстилки полости тѣла; *dv*, *vv* — спинные и брюшные отростки плавательнаго пузыря. Изъ Гюнтера.

нерѣдко бываетъ снабженъ двумя отростками спереди, лежащими уже внѣ полости тѣла (прецеломические отростки) и однимъ или двумя задними, лежащими тоже за границей этой полости (постцеломические отростки), и часто бываетъ подѣленъ перетяжкой на двѣ части: переднюю и заднюю (карповыя и др.), иногда даже между собой не сообщающіяся, а иногда на три (*Bagrus*)¹⁾. У нѣкоторыхъ сомовыхъ (*Siluridae*) внутренняя полость пузыря подѣлена продольной срединной перегородкой вдоль, а равно не сполна раздѣляется отходящими отъ нея поперечными перегородками на вторичные отдѣлы.

Иногда стѣнка пузыря является ячеистой (*Erythrinus*, *Gymnarchus*, *Chirocentrus* и др.). У нѣкоторыхъ представителей сем. *Sciaenidae* и

¹⁾ Въ нѣкоторыхъ случаяхъ задняя камера замкнутаго пузыря представляетъ собой расширившійся *ductus pneumaticus*, въ молодомъ состояннн сообщавшійся съ заднимъ концомъ пузыря (Tracy, 1911).

Polynemidae между *Physoclisti* плавательный пузырь снабженъ боковыми, иногда развѣтвленными придатками (рис. 430). У *Collichthys* (не надо смѣшивать съ *Callichthys* изъ сомовыхъ) отъ пузыря отходятъ съ каждой стороны до 25-ти вилкообразно вѣтвящихся придатковъ, а иногда спинныя и брюшныя вѣтви этихъ придатковъ сходятся и сливаются на спинѣ и на брюхѣ (подъ кишечникомъ) съ вѣтвями противоположной стороны, образуя рядъ спинныхъ и рядъ брюшныхъ анастомозъ (рис. 431). Впрочемъ, позднѣйшее изслѣдованіе (Cohn, 1908) показало, что эти придатки хотя и сближаются съ придатками противоположной стороны, но не анастомозируютъ, какъ думалъ Гюнтеръ.

Около передняго конца плавательнаго пузыря у сомовыхъ (*Siluridae*) и у р. *Ophidiu*m имѣется костный аппаратъ, служащій для сжиманія передней части пузыря. У сельдевыхъ имѣются хрящи около передняго двураздѣльнаго конца. Связь прецеломическихъ отростковъ плавательнаго пузыря съ внутреннимъ ухомъ описана въ главѣ объ органахъ чувствъ (стр. 345).

Между костистыми рыбами нѣкоторыя семейства, какъ камбаловыя (*Pleuronectidae*), всегда держащіяся около дна, а также и другія рыбы, ведущія сходный образъ жизни (всѣ *Symbranchii*, *Zoarcetes*, *Cottus*, *Cyclopterus* и др.), лишены плавательнаго пузыря, а иногда, въ зависимости отъ разницы въ образѣ жизни, въ одномъ и томъ же семействѣ (*Blenniidae*, *Scomberidae*) есть формы, лишенныя пузыря и обладающія имъ. Не имѣютъ плавательнаго пузыря и нѣкоторыя глубоководныя рыбы, какъ *Stomias*.

Что касается до воздухоноснаго брюшнаго пузыря нѣкоторыхъ *Plestopathii*, то онъ представляетъ собой обособившуюся часть желудка. Нѣкоторыя изъ нихъ (*Mopacanthus*, *Triacanthus*) не имѣютъ пузыря, но наполняютъ воздухомъ желудокъ, тогда какъ другія (*Tetrodon*, *Diodon*, *Ostracion*) имѣютъ обособленный пузырь (рис. 432). Наполняется онъ воздухомъ иногда периодически—у *Tetrodon*, напр., черезъ 40 минутъ,—частію вслѣдствіе того, что воздухъ вгоняется туда дѣйствіемъ жабернаго аппарата, а частію вслѣдствіе того, что полость тѣла расширяется благодаря движенію особыхъ накладныхъ костей, принадлежащихъ къ элементамъ вторичнаго плечевого пояса (Thilo, 1899). Въ связи съ развитіемъ способности раздуваться у этихъ рыбъ ребра являются редуцированными, а форма тѣла этихъ рыбъ представляетъ различныя степени приближенія къ шарообразной. Наполнивъ пузырь воздухомъ, рыба плаваетъ вверхъ брюхомъ. Но самый пузырь выработался повидимому въ зависимости отъ привычки нѣкоторыхъ изъ этихъ рыбъ жить въ расщелинахъ скалъ, гдѣ при отливѣ запасъ воздуха являлся необходимымъ для дыханія, но въ то же

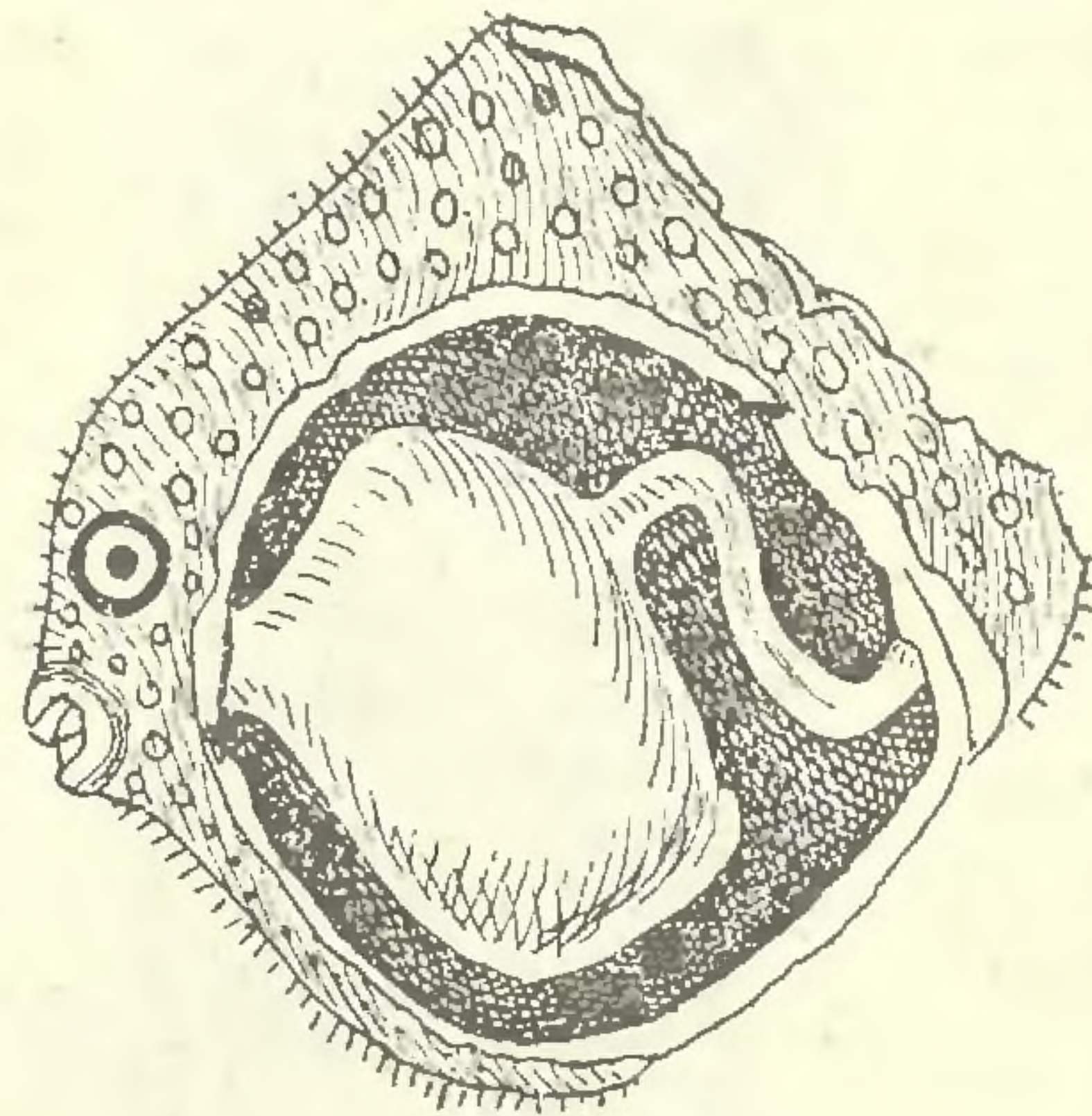


Рис. 432. *Tetrodon rubripes* со вскрытой стѣнкой тѣла для показанія кишечника съ брюшнымъ пузыремъ. По Тило.

время, съ развитіемъ шарообразной формы, эта привычка стала невозможной, и прежде, вѣроятно, обладавшіе ею роды, какъ *Tetodon* и др., перешли къ жизни въ открытомъ морѣ.

Между двудышащими легкое *Ceratodus* построено по типу плавательнаго пузыря *Lepidosteus* и также представляетъ два ряда камеръ съ ячеистыми стѣнками (рис. 433). Оно лежитъ на спинной сторонѣ, но *ductus pneumaticus* огибаетъ пищеводъ справа и открывается въ него съ брюшной стороны. Легкое *Protopterus* и *Lepidosiren* раздѣлено вдоль на двѣ неравной величины лопасти и тоже лежитъ на спинной сторонѣ, а его

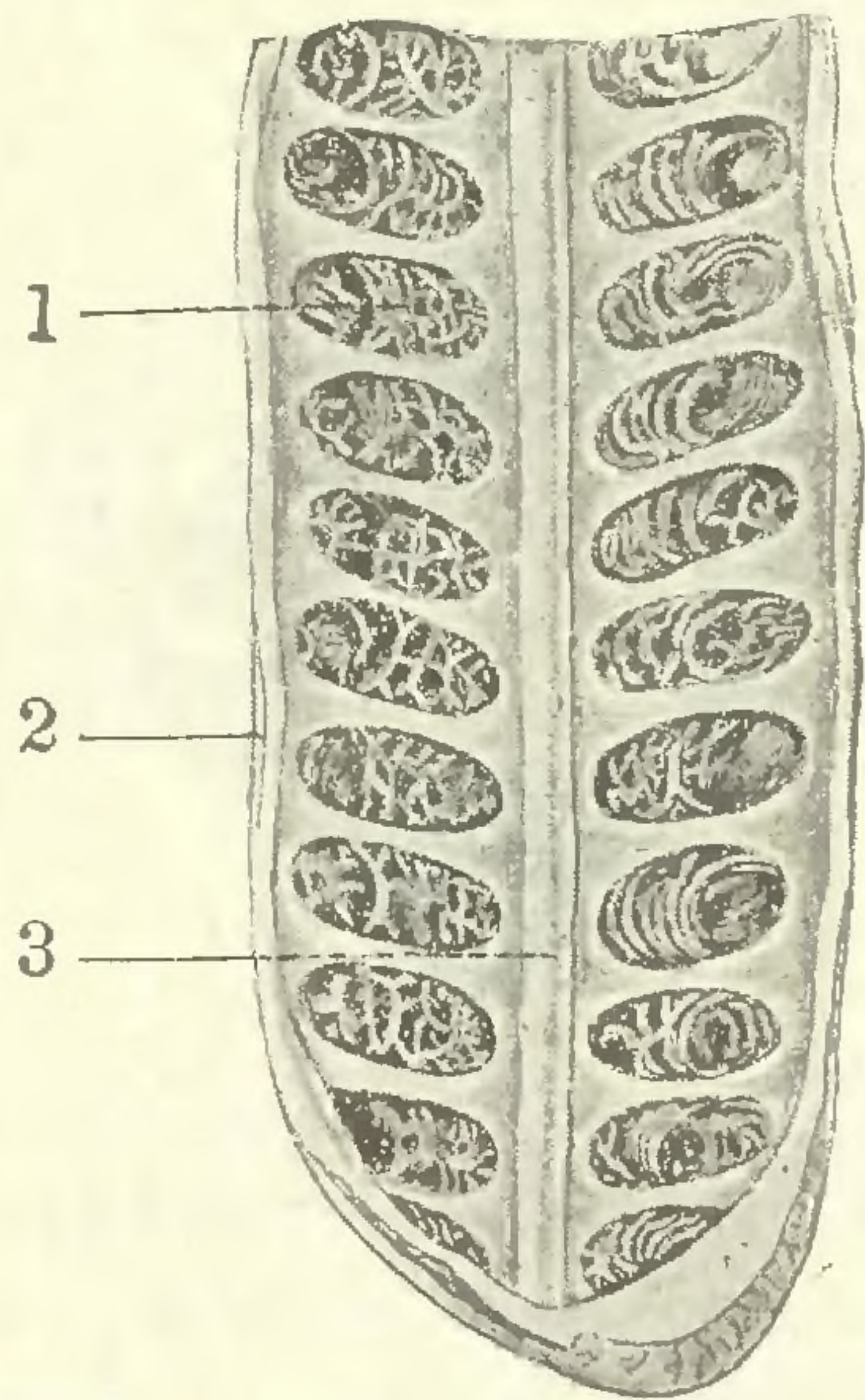


Рис. 433. Вскрытое легкое *Ceratodus forsteri*. 1—ячей; 2 и 3 — продольныя трабекулы.

По Буленджеру изъ Гюатера.

ductus pneumaticus такъ же, какъ и *Ceratodus*, огибаетъ пищеводъ справа и открывается съ брюшной стороны снизу. Стѣнка легкаго не представляетъ раздѣленія на камеры, а является неправильно ячеистой. Возникаетъ парное легкое *Lepidosiren* и *Protopterus* все-таки въ видѣ непарнаго брюшнаго выроста, который потомъ загибается по правой сторонѣ пищевода на спинную сторону и тамъ раздѣляется на двѣ лопасти, изъ которыхъ правая меньшей величины, а потомъ происходитъ поворачиваніе зачатка на 180° , вслѣдствіе чего обѣ лопасти и мѣняются мѣстами и меньшей лопастью оказывается лѣвая (Kerr, 1911). Входное отверстіе снабжено у двудышащихъ, какъ и отверстіе плавательнаго пузыря нѣкоторыхъ ганноидовъ, мышцами, расширяющими его (*dilatatores laryngis*), а равно мышцею сжимающей (*constrictor laryngis*).

Эти мышцы представляютъ модификацію мускулатуры жабернаго аппарата, а изъ гладкой мускулатуры самаго пузыря, т.-е. легкаго, развивается кольцевой сфинктеръ, сжимающій отверстіе. Впереди отверстія имѣется для прикрѣпленія мышцъ пластинка изъ плотной соединительной ткани, принимавшаяся за зачатокъ гортанныхъ хрящей. Но на дѣлѣ у двудышащихъ рыбъ хрящей въ гортани нѣтъ (Göppert, 1904).

Далѣе мы будемъ разсматривать строеніе легочныхъ путей независимо отъ строенія самихъ легкихъ.

Въ легочныхъ путяхъ хвостатыхъ амфибій мы различаемъ иногда довольно длинную трахею (*trachea*), принимающую на своемъ заднемъ концѣ легкія и въ передней части обособляющую гортань (*larynx*), тогда какъ у безхвостыхъ трахея настолько укорочена, что легкія открываются непосредственно въ гортань, причемъ у *Aglossa* выводныя части легкихъ удлиняются въ два канала, уже напоминающіе бронхи (*bronchi*). Въ гортани залегаютъ гортанные хрящи, которые въ ихъ простѣйшей формѣ представлены только двумя

cartilaginee laterales (Menobranchus, Proteus). Однако и въ этихъ хрящахъ можно отличить два участка въ каждомъ: передній и задній (рис. 423, A). У саламандровыхъ этотъ передній участокъ обособляется въ видѣ пары самостоятельныхъ черпаловидныхъ хрящей (*c. arytaenoideae*) (рис. 423, D). У другихъ хвостатыхъ (Siren, Amphiuma) и у Gymnophiona въ стѣнкѣ удлиненной трахеи находимъ отдѣльные трахеальные хрящики, причемъ мѣстами они срастаются въ продольномъ направленіи (Amphiuma) (рис. 423, B и C). Передняя пара хрящиковъ, прилежащая къ черпаловиднымъ, обособляется отъ прочихъ и представляетъ собой парный гомологъ кольцевиднаго хряща (*c. cricoidea*), сформированнаго вполне у безхвостыхъ, гдѣ онъ имѣетъ форму настоящаго кольца, надъ которымъ

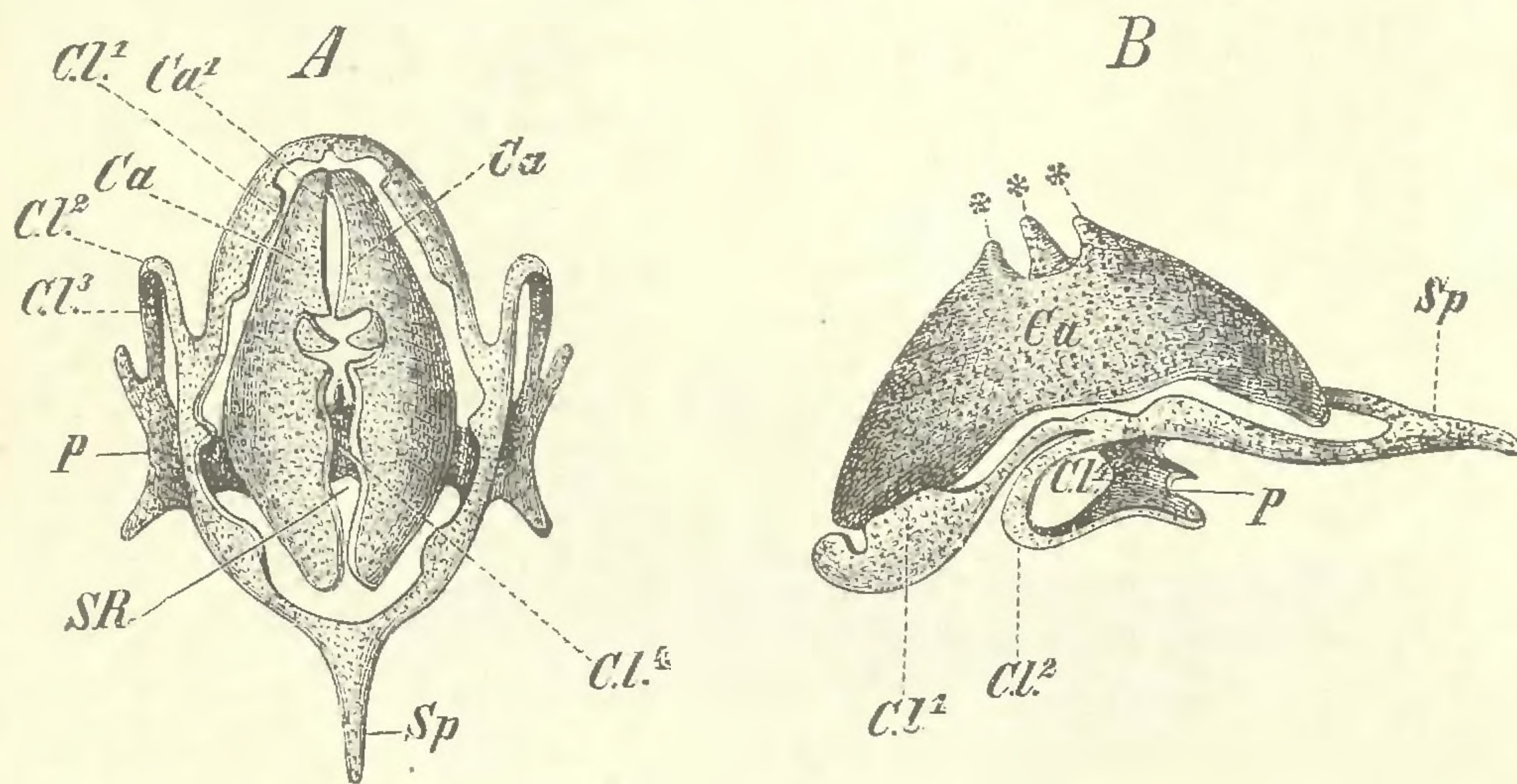


Рис. 434. Хрящевой скелетъ гортани лягушки: A—сверху, B—сбоку. Ca—черпаловидный хрящъ; Cl¹, Cl², Cl³, P, Sp—отдѣлы кольцевиднаго хряща; ***—три зубовидныхъ отростка черпаловиднаго хряща. Изъ Видерсгейма.

лежать два полулунныхъ черпаловидныхъ хряща, ограничивающихъ глоточную щель (рис. 434). Вся гортань вдается слегка въ ротовую полость и лежитъ между вѣтвями подъязычнаго аппарата. Въ связи съ недоразвитіемъ трахеи, нѣтъ и трахеальныхъ хрящей. У безхвостыхъ на черпаловидныхъ хрящахъ на внутренней поверхности гортани имѣются двѣ боковыя складки слизистой оболочки, или голосовыя связки (*lig. vocalia*). Кромѣ боковыхъ мускуловъ расширителей (*dilatatores laryngis*) имѣются мускулы замыкатели (*constrictores laryngis*), которые представляютъ значительное разнообразіе по своему устройству. У низшихъ амфибій они являются въ видѣ брюшной и спинной мышцы, а потомъ соединяются въ кольцевую, охватывающую гортань, мышцу (*sphincter laryngis*). Мышцы эти обособляются отъ мускулатуры гортани (*pharynx*). Во всякомъ случаѣ мышечный аппаратъ гортани амфибій не можетъ быть выведенъ изъ таковаго Dірної, и возникли эти аппараты самостоятельно (Göppert, 1904).

Переходимъ къ легочнымъ путямъ рептилій (рис. 424).

Гортань у нихъ вдается въ ротовую полость въ видѣ выступа и, за исключеніемъ змѣй, стоитъ въ тѣсной связи съ подъязычнымъ аппаратомъ, обыкновенно-

венно вдаваясь въ толщу *basihyale*. Вообще гортань рептилій, вслѣдствіе редукии подъязычнаго аппарата, сильно сдвигается впереди и приближается къ задне-носовымъ отверстіямъ.

Она содержитъ тѣ же хрящи, какъ и гортань амфибій, причемъ у змѣй черпаловидные хрящи являются по большей части отростками кольцевиднаго, который у нихъ тоже не рѣзко обособленъ отъ трахеальныхъ хрящей, имѣющихъ

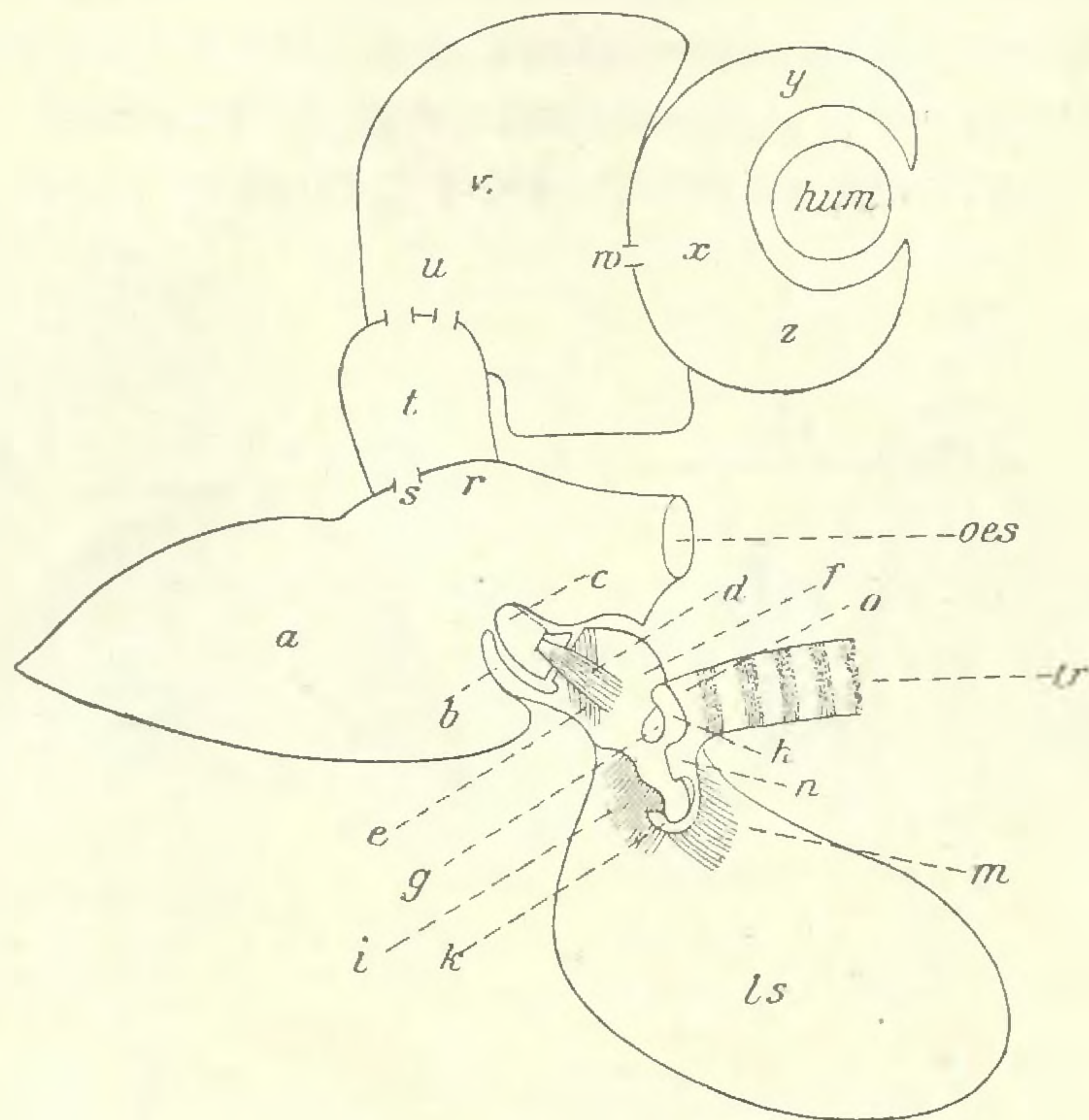


Рис. 435. Схематическое изображеніе придаточныхъ мѣшковъ хамелеона (*Chamaeleo gracilis*) въ профиль. *a*—ротовая полость; *b*—боковые клапаны, *c*—брюшной клапанъ гортанной щели; *d*—*dilatator*, *e*—*constrictor laryngis*; *f*—кольцевидный хрящъ съ отростками—*h* и закрытыми фонтанелью отверстіями—*g*; *hum*—*humerus* въ поперечномъ разрѣзѣ; *i* и *m*—соединительно-тканые пучки, прикрѣпляющіеся къ прикрывающимъ отверстию трахеальнаго мѣшка клапанамъ (губамъ), — *k* и *n*, изъ конхъ *k*—образованъ отросткомъ кольцевиднаго хряща, а *n*—отросткомъ трахеальнаго хряща; *ls*—трахеальный мѣшокъ; *oes*—пищеводъ; *r*—стѣнка глотки; *s*—отверстіе Евстахіевой трубы; *tr*—трахея; *t*—отдѣлъ бокового или глоточнаго мѣшка, соответствующаго среднему уху; *u, u*—отверстія изъ него въ головной мѣшокъ—*v*; *w*—отверстіе послѣдняго въ подмышечный мѣшокъ—*x* съ его охватывающими плечевую кость отростками—*y* и *z*. По Торньеру.

форму полныхъ или неполныхъ колець, и тоже иногда позади остается незамкнутымъ. Кольцевидный хрящъ змѣй, а также и ящериць, обнаруживаетъ часто слѣдъ слиянія изъ нѣсколькихъ трахеальныхъ хрящей. На переднемъ краѣ глоточной щели у ящериць имѣется небольшая складка слизистой оболочки, наблюдаемая у змѣй и черепахъ въ видѣ нефункционирующаго зачатка. Эта складка представляетъ собой надгортанникъ (*epiglottis*). Голосовыя связки имѣются при основаніи черпаловидныхъ хрящей у нѣкоторыхъ ящериць (гекконы, хамелеоны). У хамелеоновъ существуетъ въ мѣстѣ перехода гортани въ трахею на передней

стѣнкѣ пузырявидный выступъ, или трахеальный мѣшокъ, котораго щелевидное отверстіе можетъ прикрываться двумя (верхнимъ и нижнимъ) сидящими на его краяхъ языковидными створками, или губами (рис. 435). Кромѣ того при помощи Евстахіевой трубы въ глотку открывается съ каждой стороны по боковому или глоточному мѣшку, состоящему изъ трехъ отдѣловъ: одного—соотвѣтствующаго среднему уху, второго—распространяющагося по бокамъ головы и третьяго—распространяющагося въ мышечной области. Пузыри эти, вѣроятно, представляютъ собой результатъ разрастанія средняго уха. Наполненіе всѣхъ этихъ пузырей воздухомъ, какъ и легочныхъ придатковъ хамелеона (стр. 450), сопро-

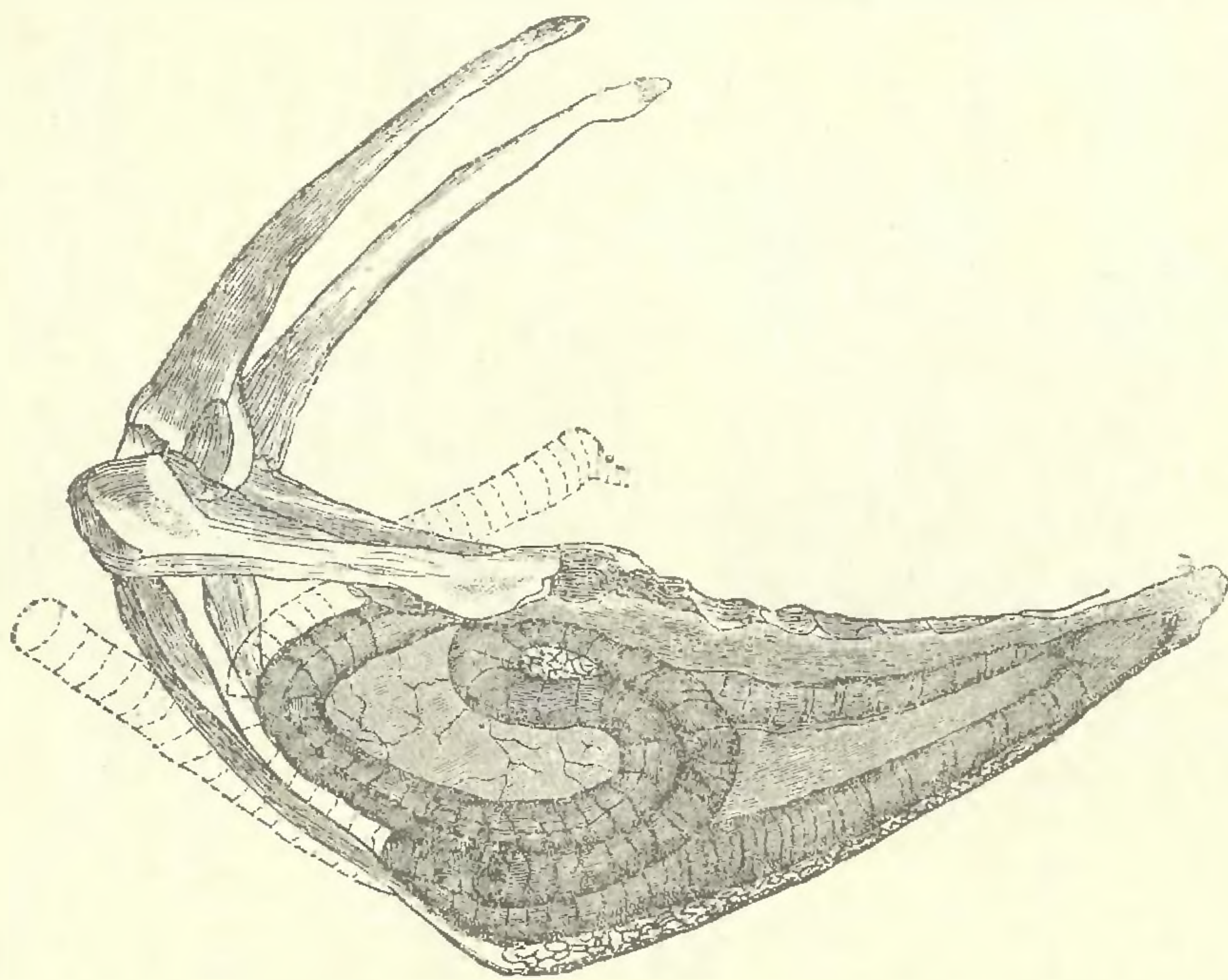


Рис. 436. Грудина съ коракондными костями и съ петлей трахеи внутри вскрытаго гребня американскаго журавля (*Grus americanus*). Изъ E. Coues.

вождается раздуваніемъ тѣла хамелеона, вѣроятно, имѣющимъ значеніе устрашенія врага. Такое же значеніе имѣетъ выпусканіе со свистомъ воздуха изъ трахеальнаго пузыря, совершающагося автоматически при раскрываніи рта (Gornier, 1904).

Между черепахами трахея *Cinixys homeana* и нѣкоторыхъ видовъ *Testudo* образуетъ сложный изгибъ, причѣмъ у *Cinixys* въ мѣстѣ раздвоенія трахеи на бронхи имѣется расширеніе, напоминающее о нижней гортани птицъ. Изгибаніе трахеи стоитъ въ связи съ удлиненіемъ шеи у черепахъ. У *Sphargis* трахея въ задней части раздѣлена вдоль продольной перегородкой. У *Hatteria* бронхи настолько коротки, что трахея почти непосредственно принимаетъ легкія (рис. 426, B), но у прочихъ рептилій она сначала явственно дѣлится на два содержащіе кольцевые хрящи бронха, тоже образующіе у черепахъ изгибы.

Мышечатура гортани по сравненію съ амфибіями представляетъ нѣкоторыя осложненія.

Болѣе значительныя особенности представляютъ легочныя пути птицъ.

Гортань птицъ лежитъ позади удлинненной непарной части гноиднаго аппарата и непосредственно позади хоанъ и состоитъ изъ двухъ черпаловидныхъ и одного кольцевиднаго хрящей, причемъ послѣдній обнаруживаетъ обыкновенно свой составъ изъ нѣсколькихъ трахеальныхъ хрящей. Голосовыя связки отсут-

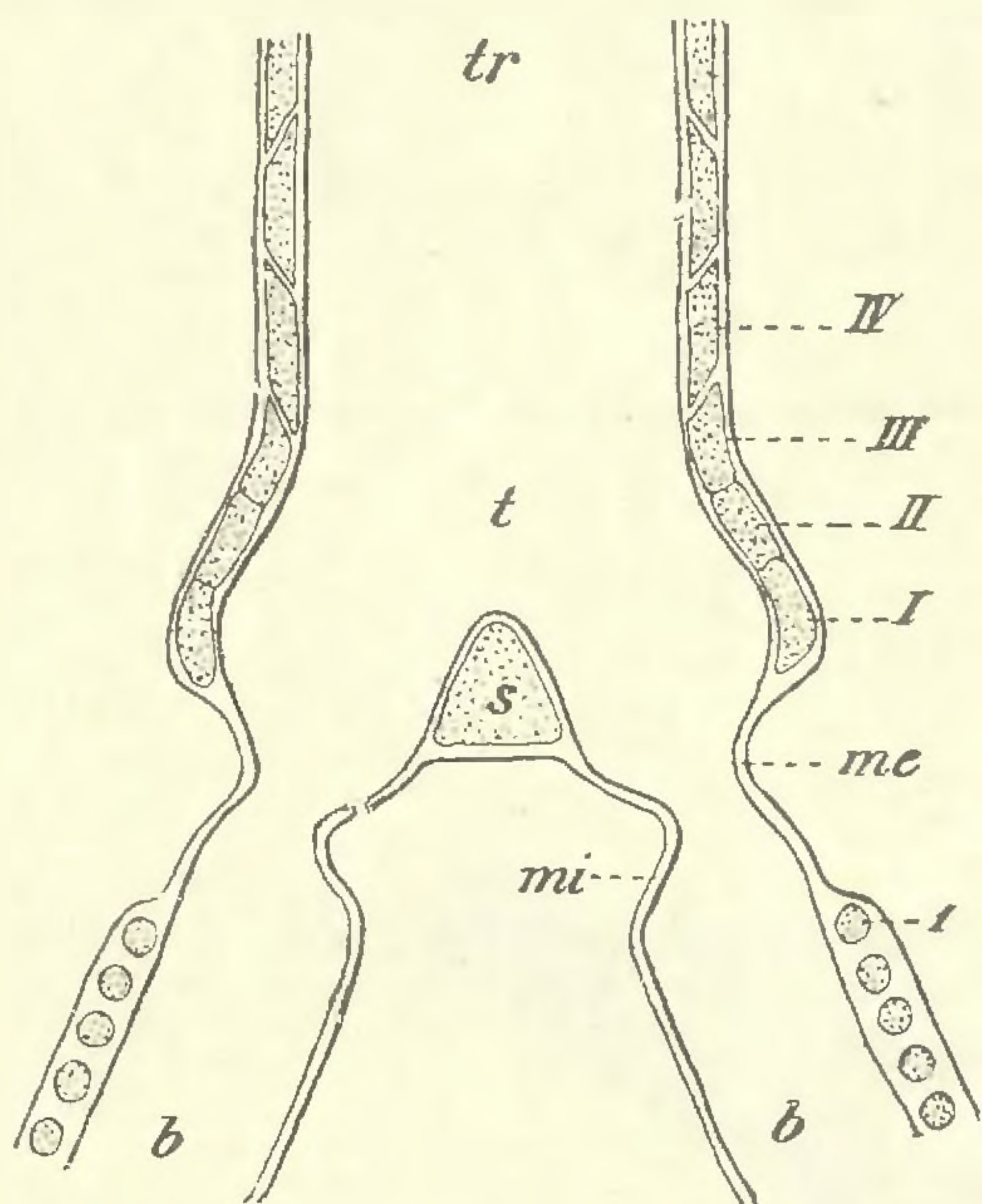


Рис. 437. Продольный (горизонтальный) разрѣзь черезъ нижній отдѣлъ трахеи (*tr*) и верхніе участки бронховъ (*b*) птицы; схема. *me* — наружная, *mi* — внутренняя голосовая перепонка; *s* — козелокъ; *t* — барабанъ; *I—IV* — четыре нижнія кольца трахеи; *1* — верхнее полукольцо бронха. Изъ Бюсса.

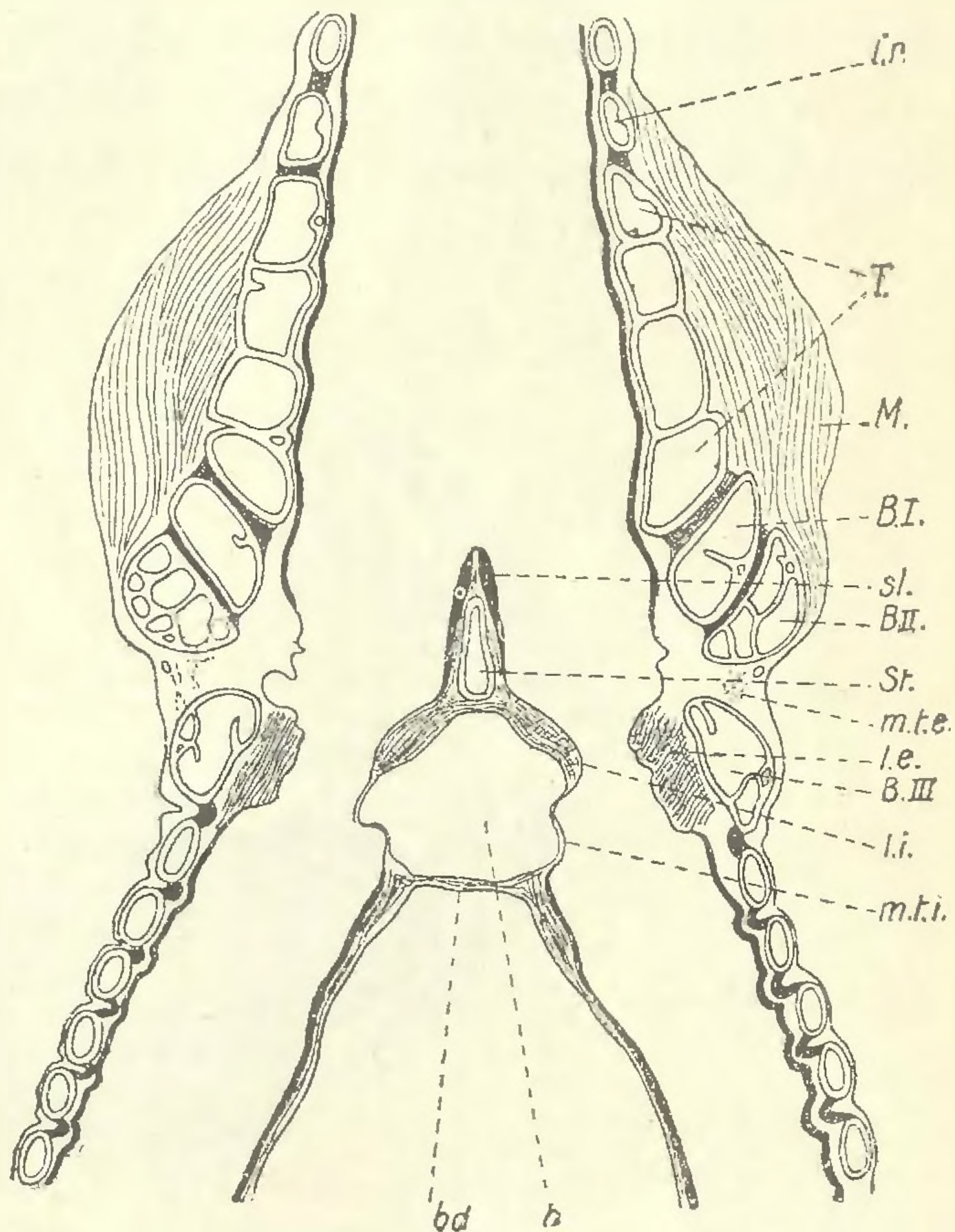


Рис. 438. Продольный (горизонтальный) разрѣзь нижней гортани чернаго дрозда (*Turdus merula*). *Tr* — трахеальные кольца; *T* — барабанъ; *M* — мускулатура; *B.I, B.II* и *B.III* — три первыхъ бронхіальныхъ кольца; *sl* — полулунная перепонка; *st* — козелокъ; *m.te* и *m.ti* — наружная и внутренняя голосовая перепонка; *li* и *le* — губа внутренняя и наружная; *h* — полость передняго торакальнаго легочнаго мѣшка; *bd* — эластическая связка, соединяющая бронхи. По Геккеру изъ Видерсгейма.

ствуютъ. Поддерживаемая хрящевыми кольцами трахея птицъ нерѣдко, какъ напр. у лебедей (*Cygnus*), журавлей (*Grus*) и цапель (*Ardea*), образуетъ сложный загибъ, который помещается въ полости грудиннаго гребня (стр. 186). Трахея входитъ въ полость гребня спереди, образуетъ изогнутую петлю и опять выходитъ спереди, затѣмъ идетъ вверхъ, огибаетъ передній край грудины и ложится надъ этой послѣдней, гдѣ и дѣлится на бронхи (рис. 436). У нѣкоторыхъ птицъ сем. скворцовыхъ (*Sturnidae*), какъ напр. у южно-азіатской

Baryta keraudreni, очень длинная трахея образует петлю, завитую въ спираль въ видѣ выпуклаго спереди щита, лежащаго подъ кожей впереди грудины. Всѣ эти приспособленія имѣютъ значеніе резонаторовъ для усиленія голосовыхъ звуковъ. По своей формѣ и положенію они соотвѣтствуютъ не столько изгибамъ трахей черепахъ, сколько петлеобразному загибу трахей, наблюдаемому у одного крокодила (*Crocodylus acutus*). У нѣкоторыхъ птицъ трахея посрединѣ своего протяженія образуетъ расширение. У буревѣстниковъ (*Puffinus* и др.) ея задняя часть подѣлена вдоль перегородкой внутри на двѣ половины, а у нѣкоторыхъ пингвиновъ (*Antipodites*) это раздѣленіе, имѣющее мѣсто иногда почти на всемъ протяженіи трахей, выражено и снаружи

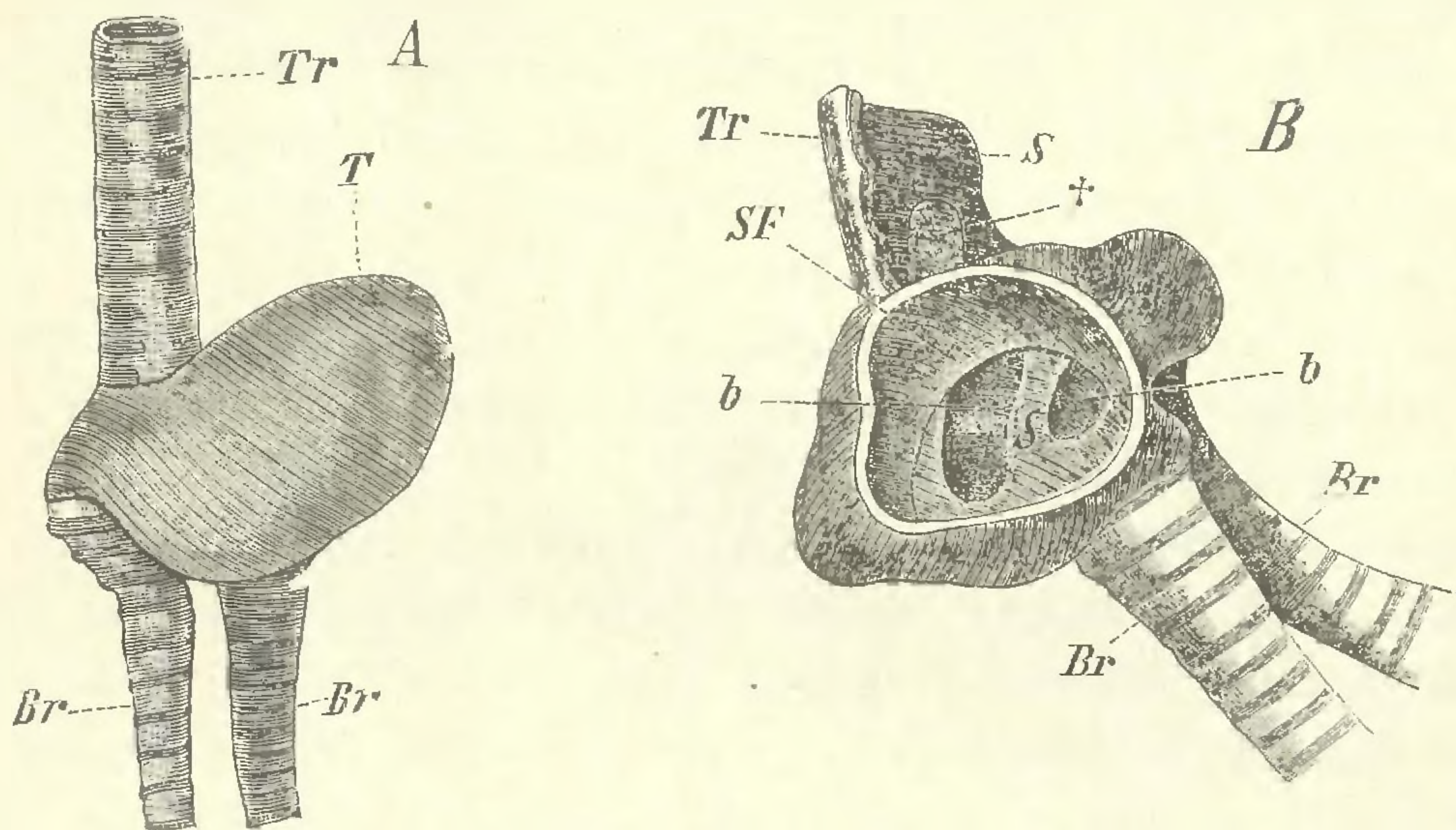


Рис. 439. Нижняя гортань селезня (*Anas boschas*). *A*—съ брюшной стороны; *B*—сбоку; барабанъ вскрытъ. *Tr* — трахея; *Br* — бронхи; *T* — барабанъ; *S* — козелокъ, боковой отростокъ котораго (*S* между *b* и *b*) вдается въ полость барабана, раздѣляя сообщающее его съ трахеей отверстіе на два; *SF*—кольцевая складка слизистой оболочки на уровнѣ того же отверстія; †—утонченный участокъ козелка. Изъ Видерсгейма

(ср. *Sphargis* между черепахами; стр. 441). Бронхи не отличаются по строенію отъ трахей, но самой значительной особенностью дыхательныхъ путей птицъ является нижняя гортань (*syrinx*), лежащая на границѣ между трахеей и бронхами. Она обыкновенно образована какъ нижними кольцами трахей, такъ и верхними кольцами бронховъ и только у весьма немногихъ птицъ исключительно кольцами бронховъ или только кольцами трахей. Въ нижней гортани можно отличить слѣдующія части (рис. 437). Нижняя часть трахей образуетъ такъ называемый барабанъ. Ея кольца являются сближенными, а иногда срастаются вмѣстѣ, измѣняясь нерѣдко въ асимметрично устроенный костный пузырь, какъ это имѣетъ мѣсто у утиныхъ и нѣкоторыхъ голубиныхъ, причемъ у самцовъ этотъ пузырь обыкновенно сильнѣе развитъ, чѣмъ у самокъ (рис. 439).

Въ мѣстѣ схожденія внутреннихъ стѣнокъ бронховъ у большинства птицъ поднимается въ полость барабана чаще костный, рѣже хрящевой выступъ—козелокъ (*pessulus*), отороченный на своемъ свободномъ краѣ у пѣвчихъ птицъ

складкой слизистой оболочки—полулунной перепонкой (*membrana semilunaris*). Верхнія кольца бронховъ являются неполными и не сходятся концами, оставляя на внутренней поверхности бронховъ перепончатое эластичное пространство—внутреннюю голосовую перепонку (*membrana tympaniformis interna*), причемъ часто оба бронха въ области перепонокъ соединяются другъ съ другомъ эластической связкой (рис. 438).

На наружной сторонѣ нижней гортани, въ большинствѣ случаевъ между двумя раздвинутыми сосѣдними бронхиальными кольцами, образуется другая голосовая перепонка—наружная (*membrana tympaniformis externa*). Какъ внутренняя, такъ и ей соотвѣтствующая наружная перепонка, при сближеніи колець нижней гортани подъ вліяніемъ особой мускулатуры, вдаются въ полость гортани навстрѣчу другъ другу и ограничиваютъ своими краями голосовую щель соотвѣтствующаго бронха, причемъ, вдающіяся въ полость гортани, утолщенные богатыя эластическими волокнами части перепонокъ получаютъ названіе наружной и внутренней губы (*labium externum et internum*).

Что касается до мускулатуры нижней гортани, принадлежащей, какъ мы видѣли, къ паріетальной мускулатурѣ, то у различныхъ птицъ она представляетъ различныя степени осложненія.

Иногда вся дѣятельность аппарата регулируется только мускулатурой дыхательныхъ путей, и нижняя гортань не имѣетъ своей мускулатуры (страусъ, пластинчатоклювыя, куриныя, голубиныя и др.), тогда какъ у другихъ имѣется еще одна пара бронхо-трахеальныхъ мускуловъ, прикрѣпляющихся верхнимъ концомъ къ трахей, а нижнимъ къ бронхамъ и служащихъ при сокращеніи для сближенія отдѣльныхъ колець гортани, а слѣдовательно и для сближенія голосовыхъ перепонокъ (чайки, цапли, ржанки, хищныя, кукушки, дятлы). Наконецъ, у пѣвчихъ и кричащихъ птицъ (*Passeres*) имѣется отъ 3 до 7 паръ мускуловъ нижней гортани. У самцовъ мускулатура, какъ и вообще весь голосовой аппаратъ, лучше развиты.

Разсмотримъ дыхательные пути млекопитающихъ (рис. 440).

Гортань млекопитающихъ характеризуется появленіемъ щитовиднаго хряща (*s. thyreoidea*), образующагося, какъ мы видѣли (стр. 432), черезъ сліяніе 1, 2, 3-ей (у яйцеродныхъ) или только 2 и 3-ей (у живородныхъ) жаберныхъ дугъ, развитіемъ надгортанника (*epiglottis*), появленіемъ надгортаннаго хряща, считаемаго гомологомъ 4-ой пары жаберныхъ дугъ, а также и осложненіемъ мускулатуры гортани. У яйцеродныхъ млекопитающихъ подъязычный аппаратъ и щитовидный хрящъ составляютъ одно цѣлое (рис. 169), и 1-я жаберная дуга, соотвѣтствующая заднимъ рожкамъ подъязычнаго аппарата живородныхъ, какъ-бы образуетъ верхнія боковыя части щитовиднаго хряща; непарная-же часть гонидной дуги тѣсно прилежитъ къ средней части верхняго края того-же хряща, образованной непарными частями (*basibranchialia*) слѣдующихъ дугъ. Въ щитовидномъ хрящѣ яйцеродныхъ поэтому съ ясностью можно отличить три пары боковыхъ частей (1, 2 и 3-я жаберныя дуги) и

одну среднюю непзрную. У живородящихъ млекопитающихъ щитовидный хрящъ, образованный только 2 и 3-ей жаберными дужками, составляетъ одно самостоятельное цѣлое и съ подъязычнымъ аппаратомъ соединенъ только связками, а именно съ его задними рожками (рис. 170), соответствующими первой дугѣ. Впрочемъ, у сумчатыхъ задніе рожки могутъ прилежать къ щитовидному хрящу непосредственно, а потомъ въ связкѣ, соединяющей ихъ съ этимъ хрящемъ, у многихъ млекопитающихъ имѣются небольшіе хрящики, какъ остатокъ прежде непрерывной хрящевой связи. Кольцевидный хрящъ представляетъ собой, повидимому, результатъ сліянiя нѣсколькихъ кольцевыхъ хрящей, судя по имѣющимся на немъ перетяжкамъ. Кольцевидный хрящъ яйцеродныхъ млекопитающихъ остается сзади незамкнутымъ, какъ это наблюдается у нѣкоторыхъ рептилій, и дополняется вставочными хрящиками (*c. procricoidea*) — переднимъ

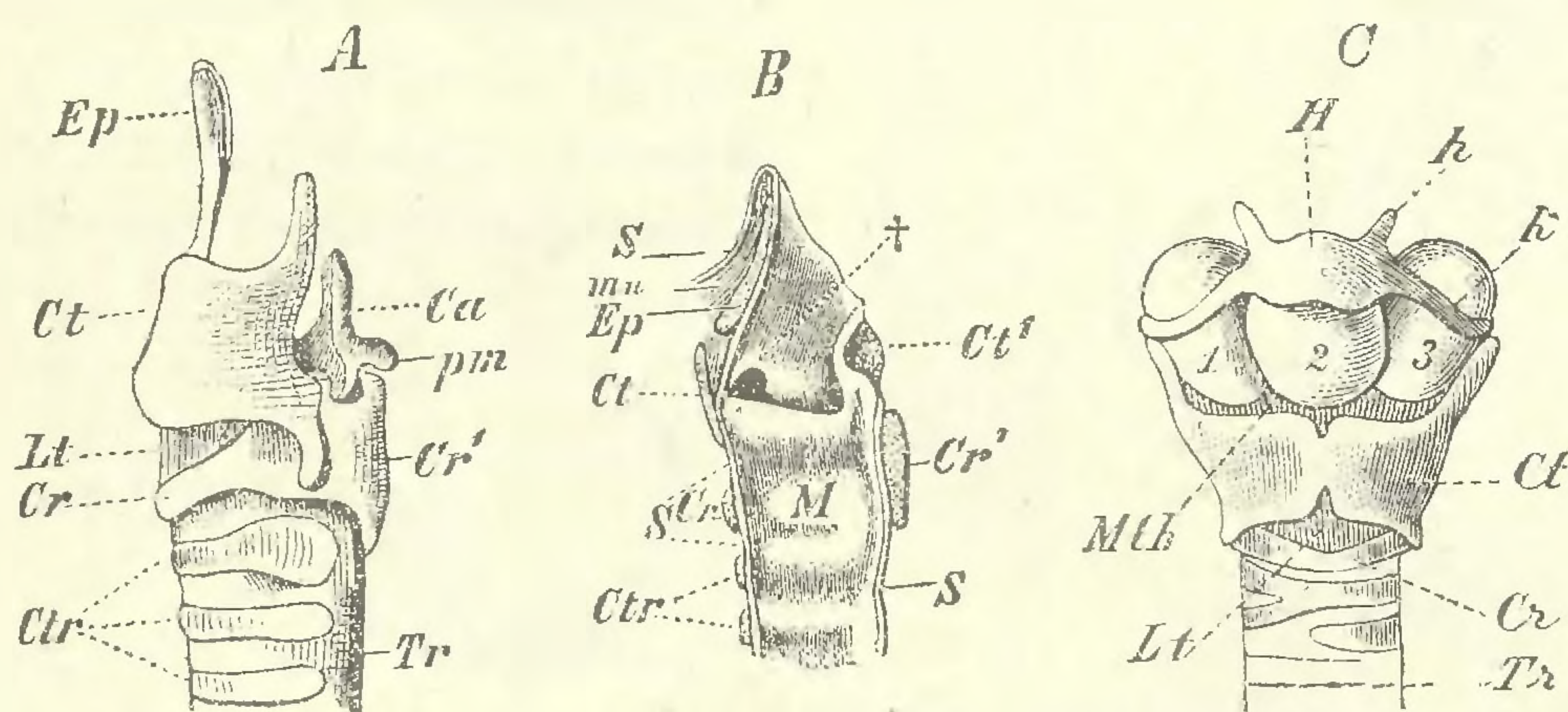


Рис. 440 Гортань различныхъ млекопитающихъ: А—козули (*Cervus capreolus*) съ лѣвой стороны; В—продольный разрѣзъ черезъ гортань лисицы (*Canis vulpes*); С—гортань шимпанзе (*Anthroporhithescus niger*) съ брюшной стороны. Ca—черпаловидный хрящъ; Cr и Cr' — передній и задній отдѣлы кольцевиднаго, Ct и Ct'—щитовиднаго хряща; Ctr—хрящевыя кольца трахей; Ep—надгортанный хрящъ; H—тѣло подъязычной кости; h, h—ея передніе и задніе рожки; Lt—*ligamentum crico-thyreoideum*; M—Морганьевъ желудочекъ; Mth—*lig. thyreo-hyoideum*; mi—мускулы; pm—отростокъ черпаловиднаго хряща; S—слизистая оболочка трахей; Tr—трахея; 1, 2, 3 — гортанные мѣшки у шимпанзе. Изъ Видерсгейма.

и заднимъ. Черпаловидные хрящи снабжены на верхнемъ краѣ отростками, иногда обособляющимися въ видѣ самостоятельныхъ Санторинныхъ хрящей (*c. Santorini*). Надгортанникъ у ехидны между яйцеродными сохраняетъ слѣдъ двойственнаго происхожденiя, ибо его основаніе имѣетъ выемку, а такъ какъ свободный конецъ его приостренъ, то онъ напоминаетъ по формѣ карточное сердце. Иногда на надгортанномъ хрящѣ обособляются спереди средняя часть и двѣ боковыхъ (*pr. cuneiformes*), отдѣленныхъ отъ средней выемкой. Эти боковыя части могутъ обособляться въ видѣ самостоятельныхъ Врисбергговыхъ хрящей (*c. Wrisbergi s. cuneiformes*), особенно развитыхъ у хищниковъ и ластоногихъ. Внутри гортани между щитовидными и черпаловидными хрящами имѣются голосовыя связки, ограничивающія голосовую щель и представляющія собой

складки слизистой оболочки съ развитой эластической тканью внутри (рис. 440, B); надъ ними нерѣдко замѣчается вторая, слабѣе развитая, пара ложныхъ голосовыхъ связокъ. У китообразныхъ голосовыя связки, хотя эти животныя и обладаютъ способностью издавать гортанью звуки, отсутствуютъ. Даже у столь близкихъ къ человѣку формъ, какъ обезьяны, голосовыя связки часто отсутствуютъ, и тогда на ихъ мѣстѣ при крикѣ появляются лишенные своей мускулатуры складки, которыя не соотвѣтствуютъ, повидимому, настоящимъ связкамъ и представляютъ собой лишь функционально замѣщающія ихъ складки слизистой оболочки гортани (Kohlbrugge, 1896). Очевидно, что воспроизведение звуковъ можетъ достигаться и безъ участія голосовыхъ связокъ. Между верхними и нижними голосо-

выми связками находится съ каждой стороны по ямкѣ, богатой железами и называемой Морганьевымъ желудочкомъ (*ventriculus Morgagni*). Ямки эти нерѣдко (преимущественно у обезьянъ) достигаютъ значительныхъ

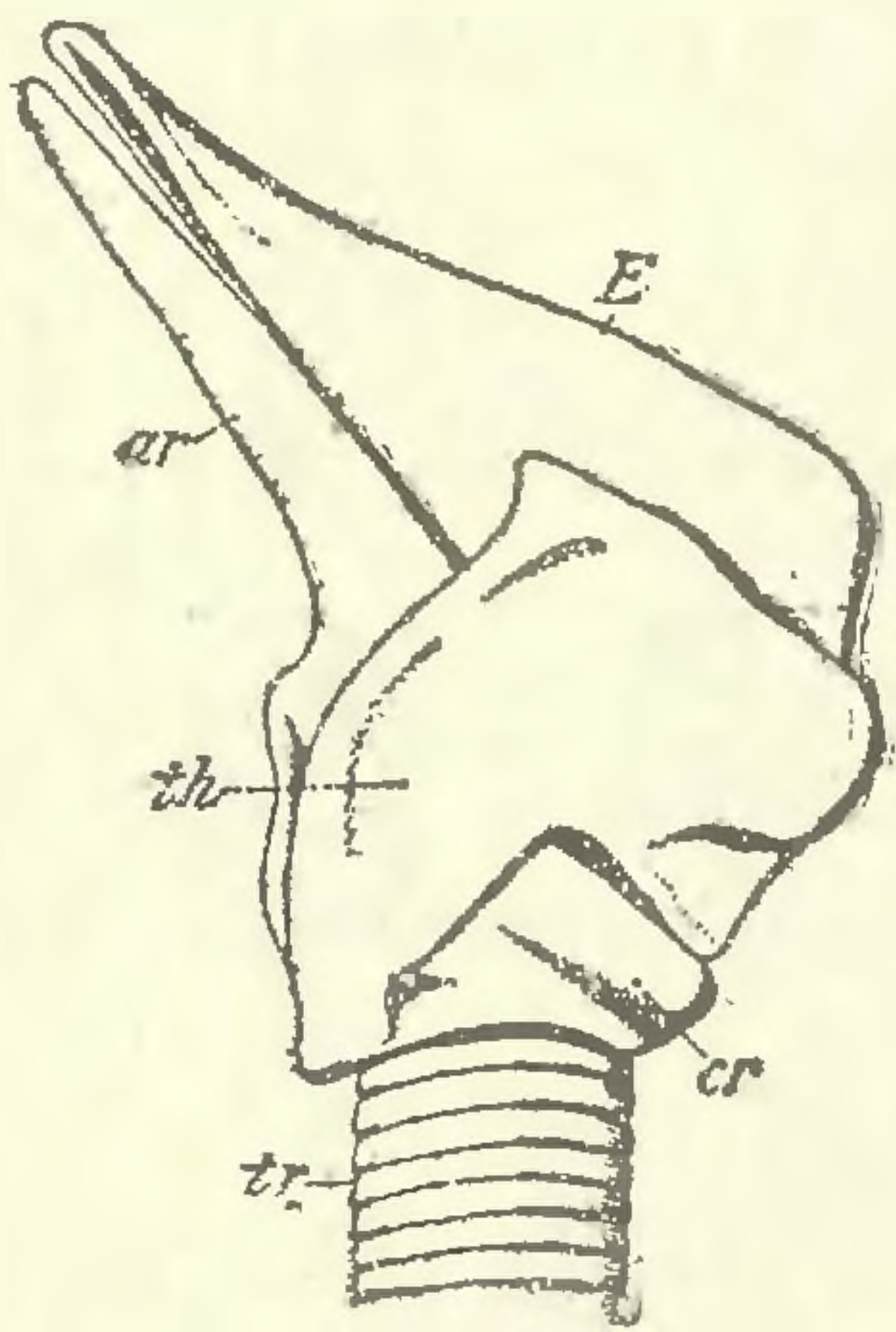


Рис. 441. Гортань китообразнаго (*Ziphius cavirostris*) сбоку. *E*—надгортанникъ; *ar*—черпаловидный хрящъ; *cr*—кольцевидный хрящъ; *th*—щитовидный хрящъ; *tr*—трахея. Изъ Гегенбаура.

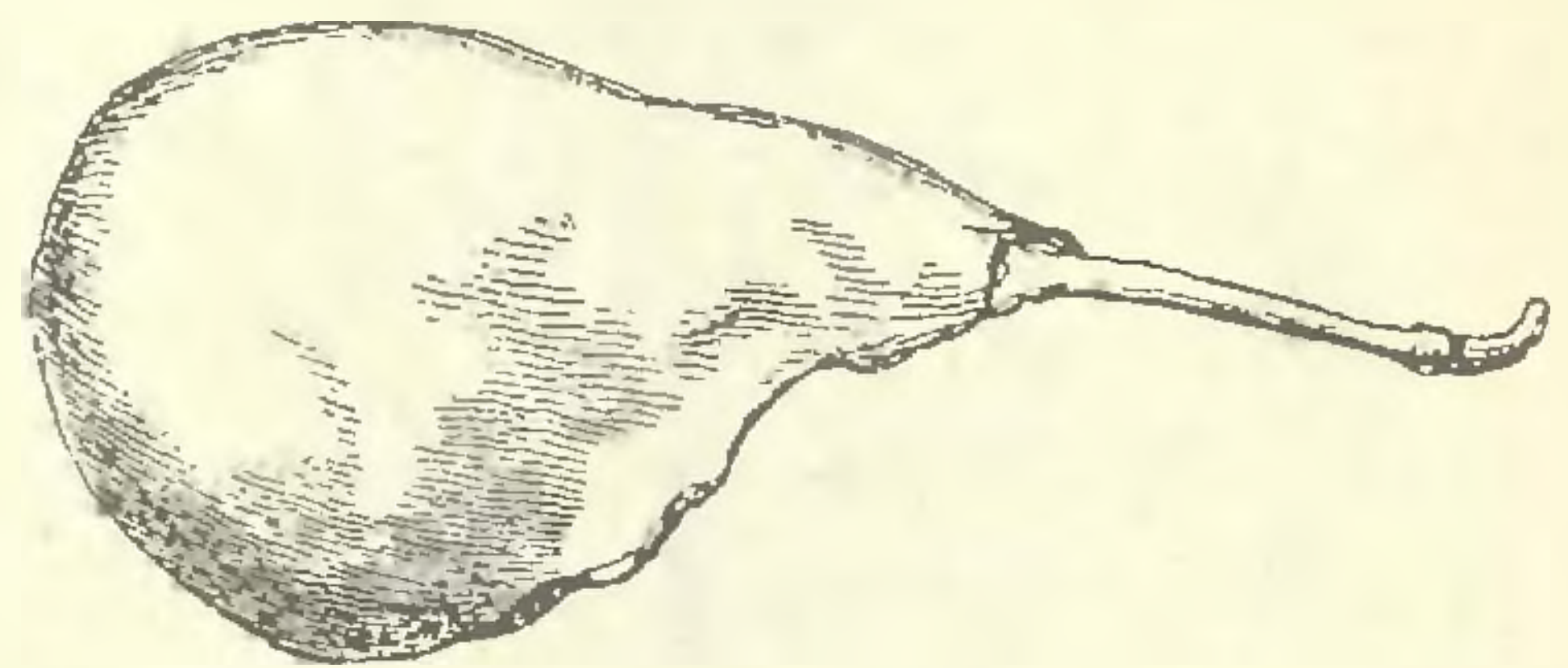


Рис. 442. Подъязычная кость ревуна (*Mussetes*), видимая сбоку.

размѣровъ, выпячиваются изъ гортани между щитовиднымъ и кольцевиднымъ хрящемъ и получаютъ названіе **гортанныхъ мѣшковъ**. У оранга и гориллы эти мѣшки тянутся до области плечевого пояса и заходятъ въ подмышечную область. У шимпанзе (рис. 440, C) мы замѣчаемъ три такихъ выступа, причемъ срединный происходитъ на счетъ лѣваго парнаго выступа. Какъ аномалія, подобные гортанные мѣшки встрѣчаются и у человѣка. Кромѣ этихъ парныхъ выступовъ стѣнки гортани, встрѣчаются и непарные выступы. Такой непарный мѣшковидный гортанный мѣшокъ между щитовиднымъ и кольцевиднымъ хрящами наблюдается у нѣкоторыхъ китообразныхъ (а именно у *Mystacoceti*, тогда какъ *Odontoceti* обладаютъ небольшими парными мѣшками), хищниковъ (*Mustela furo*), обезьянъ изъ игрунковъ (*Parale rosalia*), а между щитовиднымъ и надгортаннымъ хрящемъ—у многихъ парнонослыхъ, какъ сѣверный олень (*Rangifer tarandus*) и газель (*Antilope dorcas*), отчасти у непарнонослыхъ, а также у узконослыхъ обезьянъ (*Catarrhini*). У послѣднихъ онъ можетъ достигать столь же значительнаго развитія, какъ и парные мѣшки антропоморфныхъ. У ревуна

(Musetes), кромѣ боковыхъ гортанныхъ мѣшковъ, имѣется непарный мѣшокъ, коего передній отдѣлъ лежитъ внутри тѣла подъязычной кости, принявшаго видъ полого отверстия сзади резервуара (рис. 442). Всѣ эти аппараты служатъ какъ резонаторы для усиленія звука голоса. У китообразныхъ встрѣчается другое приспособленіе, позволяющее имъ дышать въ то время, когда совершается актъ глотанія. Ихъ надгортанникъ вытягивается въ видѣ желобка, обращеннаго вогнутостью къзади, а сзади гортани вытягиваются вверхъ черпаловидные хрящи и придаютъ заднему краю гортани видъ желобка, обращеннаго вогнутостью впередъ (рис. 441). Оба эти желобка представляютъ вмѣстѣ трубку, которая вдается позади мягкаго неба въ хоаны, соединенныя въ одно отверстіе съ общимъ сфинктеромъ (*m. palatopharyngeus*) (стр. 315), а спереди охватывается мягкимъ небомъ. Такимъ образомъ устанавливается непрерывный воздухоносный путь отъ переднихъ носовыхъ отверстій до легкихъ. Сходное приспособленіе существуетъ у новорожденных сумчатыхъ и оно позволяетъ имъ дышать въ то время, когда молоко впрыскивается въ ротъ дѣйствіемъ мускулатуры матери (стр. 87).

Трахея, которая у трехпалаго лягушечника (*Bradypus tridactylus*), спускается до діафрагмы, образуетъ тамъ загибъ и снова возвращается вверхъ, содержитъ неполныя хрящевыя кольца и дѣлится на два бронха, хотя иногда одинъ изъ вторичныхъ бронховъ праваго легкаго (у китообразныхъ и парнопадныхъ) перемѣщается на трахею и получается какъ-бы третій бронхъ (стр. 460). Трахеальные хрящи обыкновенно не замкнуты на спинной сторонѣ, рѣже полные, а еще рѣже (у Cetacea) не замкнуты на брюшной.

Легкія амфибій представляютъ собой два гладкостѣнныхъ или чаще ячеистыхъ мѣшка. У низшихъ хвостатыхъ амфибій (*Proteus* и *Menobranchus*) они удлинены, гладкостѣнны и лѣвый мѣшокъ длиннѣе праваго (рис. 426, А), что замѣчается иногда и у другихъ хвостатыхъ амфибій. Но у другихъ хвостатыхъ амфибій, въ зависимости отъ довольно правильно распределяющейся въ ихъ стѣнкахъ сѣти сосудовъ, уже появляется на внутренней поверхности сѣти содержащихъ гладкія мышцы трабекулъ, и легкое дѣлается ячеистымъ (*Derotret-*

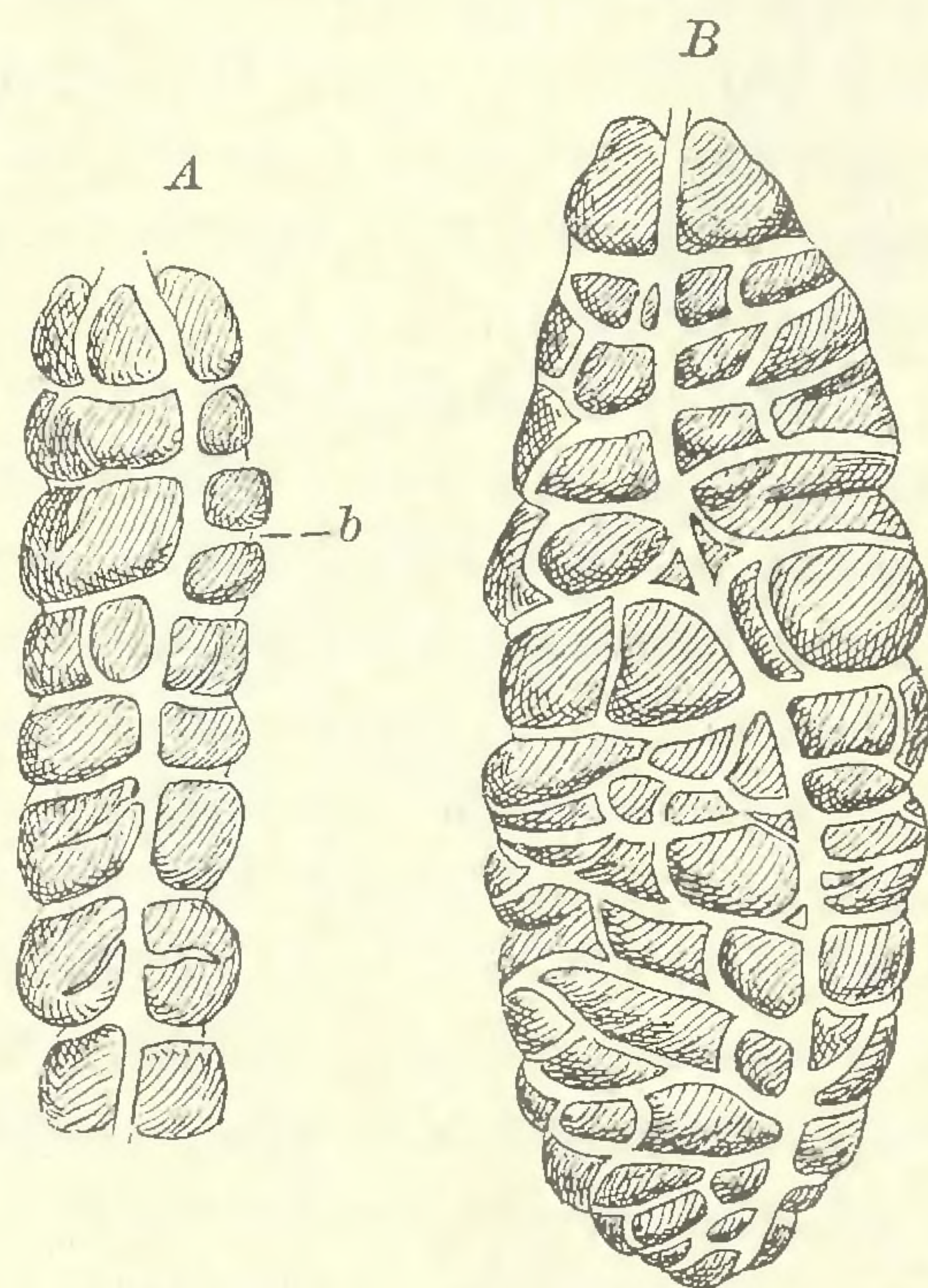


Рис. 443. Легкія амфибій. А—саламандры (*Salamandra maculosa*); В—лягушки (*Rana temporaria*). Легкія саламандры съ довольно правильно расположенными перегородками, въ которыхъ проходятъ боковыя вѣтви (b) главнаго сосуда. Легкія лягушки съ неправильно расположенными выступами и сосудами. По Гоппе Мозеръ.

mata), или же стѣнка легкаго образуетъ рядъ перетяжекъ съ выступами между ними (*Salamandrina*) (рис. 443, *A*). Впрочемъ, даже у тритоновъ между саламандровыми легкія совершенно гладкостѣнны. У змѣевидныхъ *Guthrieophiona* легкія удлинены, но вполне развито лишь правое, а лѣвое рудиментарно. Хорошо развитыя ячеи представляетъ внутренняя поверхность имѣющихъ форму эллиптическихъ и равномерно развитыхъ пузырей легкихъ безхвостыхъ амфибій (рис. 443, *B*). Легкія амфибій лежатъ свободно въ полости тѣла и облечены плеврой, которая въ мѣстѣ своего перехода въ перитонеальную выстилку спинной стѣнки полости тѣла образуетъ подобіе мезентерія, на которомъ подвѣшены легкія.

Между саламандровыми имѣется рядъ формъ, у которыхъ легкія и легочные пути во взросломъ состояніи совершенно редуцированы, такъ что дыханіе у этихъ формъ является частью кожнымъ, частью же совершается при помощи богатой капиллярами слизистой оболочки ротовой полости и зѣва (*Salamandrina perspicillata*, *Amblystoma*, *Desmognathus*, *Spelerpes*, *Plethodon*). При этомъ густая сѣть подкожныхъ капилляровъ даетъ гроздевидные отростки, заходящіе между клѣтками эпителия этихъ частей (Mauger, 1897) (ср. стр. 362). У *Desmognathus* дыхательная функція свойственна и стѣнкамъ пищевада. Вообще, легкія водныхъ амфибій скорѣе играютъ роль гидростатическаго аппарата, помогающаго поднятію (при наполненіи воздухомъ) и погруженію (при опоражниваніи), нежели дыхательнаго органа.

Что касается до механизма дыханія амфибій, то онъ является совершенно своеобразнымъ. При отсутствіи діафрагмы (стр. 434) и реберъ, активное расширеніе грудной полости является невозможнымъ и это расширеніе, влекущее за собой у высшихъ позвоночныхъ наполненіе легкихъ воздухомъ, замѣняется нагнетаніемъ или накачиваніемъ его. Ротъ при дыханіи плотно замкнутъ, чему содѣйствуетъ присутствіе гладкой мускулатуры въ губахъ амфибій, и воздухъ накачивается въ ротовую полость черезъ носовыя отверстія, причемъ самое накачиваніе происходитъ вслѣдствіе того, что нижняя стѣнка ротовой полости совершаетъ ритмическія движенія, вызывающія то увеличеніе, то уменьшеніе объема ротовой полости. Во время увеличенія объема ротовой полости, при открытыхъ носовыхъ отверстіяхъ и закрытой гортанной щели, воздухъ входитъ въ ротовую полость (аспирація). Затѣмъ, сокращеніемъ мускулатуры тѣла, главнымъ образомъ брюшныхъ мускуловъ, при открытой гортанной щели, воздухъ изъ легкихъ тоже выгоняется въ ротовую полость (экспирація). Наконецъ, смѣшанный воздухъ ротовой полости, вслѣдствіе уменьшенія ея, но при закрытыхъ носовыхъ отверстіяхъ, накачивается въ легкія (инспирація).

Между рептиліями легкія ящериць и змѣй отчасти напоминаютъ легкія амфибій, а еще ближе къ послѣднимъ стоятъ легкія *Rhynchoserpalia* (рис. 426, *B*). У *Natteria* пузыревидныя съ ячеистыми стѣнками легкія впадаютъ въ чрезвычайно короткіе и не вполне обособленные бронхи, но бронхъ подходитъ не къ переднему концу легкаго, иначе его верхушкѣ, а съ внутренней

стороны пузыря, нѣсколько отступя отъ передняго конца, такъ что верхушка легкаго выступаетъ впереди въ видѣ слѣзнаго придатка. Такое же отношеніе легкихъ къ бронхамъ, притомъ иногда довольно удлинненнымъ, наблюдается у

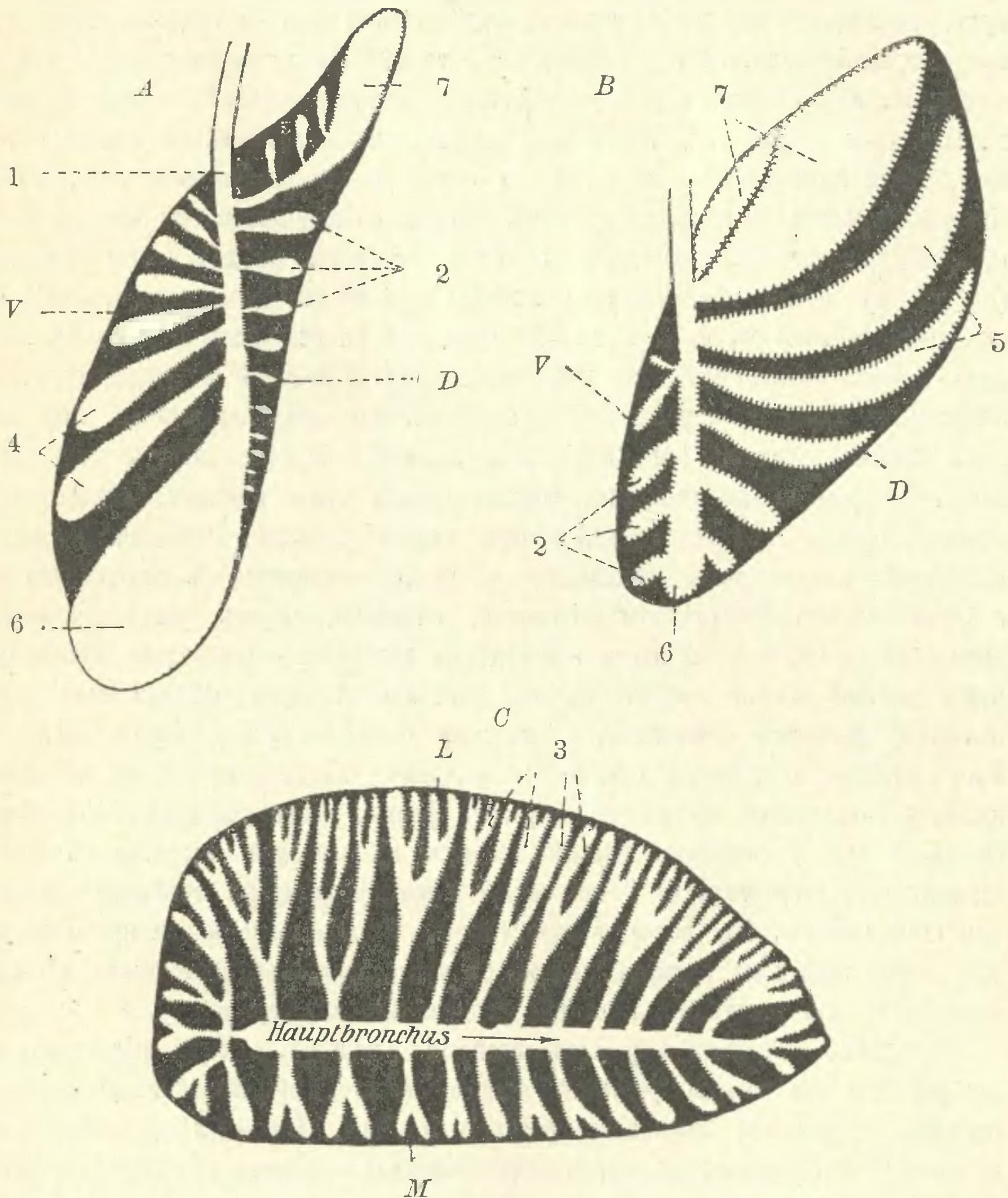


Рис. 444. Схемы строения легкихъ: *A*—*Varanus varius*; *B*—*Alligator mississippiensis*; *C*—*Thalassochelys caretta*. *V*—брюшная, *D*—спинная, *M*—средняя, *L*—боковая поверхности легкаго; *1*—главный бронхъ (на рис. *C*—*Hauptbronchus*); *2*—полости съ ячеистыми стѣнками, или побочные ходы; *3*—побочные ходы слѣдующихъ порядковъ; *4*—брюшные побочные ходы; *5*—спинные побочные ходы; *6*—конечное расширение главнаго бронха; *7*—расширеніе, занимающее верхушечную часть легкаго. По Милани изъ Вилдерстейма.

всѣхъ рептилій. Впрочемъ, самое обособленіе бронховъ у *Natteria* выражено только извнѣ, и полости праваго и лѣваго бронха не раздѣлены, такъ что

легкія, какъ у амфибій, въ сущности открываются въ расширенный конецъ трахеи. Осложненіе ячеистыхъ легкихъ у ящериць выражается въ томъ, что на ихъ спинной и брюшной поверхности появляются перегородки, которыя тянутся въ поперечномъ направленіи и раздѣляютъ легкое на отдѣлы. Чаще такое раздѣленіе является неполнымъ, т.-е. эти отдѣлы остаются между собой въ сообщеніи. У хамелеоновъ двѣ продольныя перегородки дѣлятъ переднюю часть легкаго на три отдѣла, и поперечная перегородка отдѣляетъ верхушечную камеру, тогда какъ задняя часть легкаго остается не раздѣленной (рис. 445). Иногда подобныя перегородки дѣлятъ легкое сполна вплоть до бронхиальнаго отверстія, какъ напр. подраздѣляется легкое *Iguana*, на двѣ части: переднюю (въ то же время наружную) и заднюю (въ то же время внутреннюю). Съ осложненіемъ легкаго, бронхъ какъ-бы вращается въ его массу, и тогда въ каждомъ бронхѣ можно отличить двѣ части: внутрилегочную и виѣлегочную. У нѣкоторыхъ крупныхъ ящериць (*Varanus*) легкія приближаются къ типу легкихъ высшихъ рептилій (рис. 444, А), а именно передняя верхушечная часть легкаго получаетъ отъ соответствующаго бронха свою вѣтвь и слѣдовательно каждый бронхъ дѣлится на два бронха второго порядка. Каждый изъ этихъ послѣднихъ посредствомъ нѣсколькихъ отверстій сообщается съ отдѣльными полостями легкаго. Полости эти произошли, очевидно, черезъ раздѣленіе первоначальной общей полости легкаго вслѣдствіе вращанія перегородокъ отъ брюшной и спинной стѣнки легкаго къ его центральной части. Стѣнки отдѣльныхъ полостей являются ячеистыми. Семейства *Gessoniidae*, *Iguanidae* и *Varanidae*, а особенно хамелеоны, обладаютъ на поверхности легкаго длинными, у хамелеоновъ весьма разнообразной формы, выступами (рис. 445). Ячеистость стѣнки у ящериць сильнѣе развита въ передней части, а въ задней иногда вовсе отсутствуетъ. Точно также и вышеупомянутые легочные придатки или слабоячеисты, или вовсе гладкостѣнны. У хамелеоновъ эти придатки при наполненіи воздухомъ служатъ вмѣстѣ съ трахеальнымъ и глоточнымъ мѣшками (стр. 441) для раздуванія тѣла при раздраженіи животнаго.

Подобно безногимъ амфибіямъ безногія ящерицы и змѣи представляютъ недоразвитіе или полную редукацію одного легкаго, обыкновенно лѣваго, хотя изрѣдка (*Scincus*) замѣчается редукація праваго. Иногда лѣвое легкое лишь немного короче праваго (*Boa*), иногда значительно короче (*Trigonoserpheus*, *Tropidonotus*), а иногда имѣется только одно легкое (*Vipera*, *Hudrophis*). Въ послѣднемъ случаѣ единственный бронхъ, составляющій непосредственное продолженіе трахеи, тянется по внутренней поверхности легкаго и сообщается съ нимъ нѣсколькими отверстіями. Легкое мѣшковидно и его передній или верхушечный отдѣлъ съ хорошо развитыми ячеями, тогда какъ въ заднемъ—ячей являются весьма широкими, а трабекулы низкими, или же эта часть съ совершенно гладкими стѣнками. У черепахъ процессы раздѣленія полости легкаго перегородками и вращаніе въ его массу бронховъ—процессы, коихъ начало мы видѣли уже и у ящериць,—достигаютъ бѣльшаго выраженія.

Легкія черепахъ могутъ тянуться до тазовой области (рис. 465). Длинный внѣ-легочный бронхъ переходитъ во внутрилегочный, на которомъ хрящевыя кольца замѣняются неправильными охрящевѣніями, а далѣе къзади бронхъ продолжается по длинной оси легкаго въ видѣ срединнаго уже не имѣющаго хрящевой опоры канала (рис. 444, С).

Бронхъ входитъ въ соответствующее легкое съ брюшной стороны, а не съ внутренней, и на всемъ своемъ протяженіи имѣетъ расположенныя въ три ряда (спинной, брюшной и боковой) отверстія, которыя ведутъ въ побочные ходы, дѣлящіеся на ходы второго порядка, третьяго и далѣе. Всѣ они имѣютъ на своей внутренней поверхности ячен. Такимъ образомъ полость легкаго дѣлится на три параллельныхъ ряда камеръ (спинной, брюшной и боковой). Можно себѣ представить возникновеніе легкаго черепахъ изъ мѣшковиднаго легкаго ящерицъ черезъ раздѣленіе этого послѣдняго на камеры, вслѣдствіе вращенія въ полость легкаго трехъ продольныхъ перегородокъ отъ его наружной и внутренней стѣнки по направленію къ центральному частямъ легкаго и вслѣдствіе одновременнаго вращенія нѣсколькихъ поперечныхъ пе-

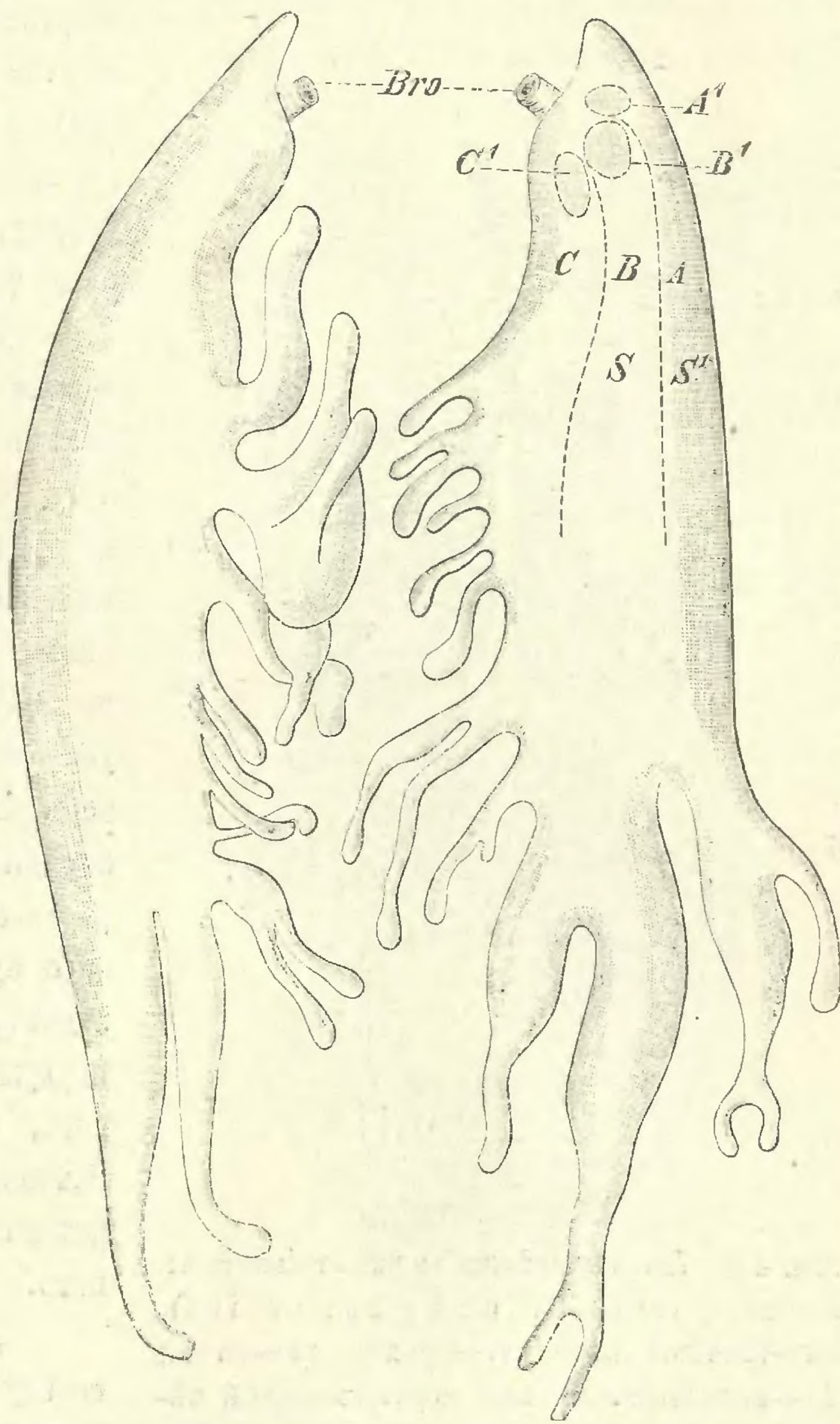


Рис. 445. Легкія хамелеона (*Chamaeleo vulgaris*). *Bro*—бронхи; *A*, *B*, *C*—внутрилегочныя участки, отдѣленные другъ отъ друга перегородками *S* и *S'*; *A'*, *B'*, *C'*—мѣсто сообщенія этихъ участковъ съ заднимъ концомъ бронха. По Видерсгейму.

регородокъ, т.-е. перпендикулярныхъ къ этимъ продольнымъ. Результатомъ этого вращенія и явилось раздѣленіе легкаго на три ряда камеръ.

У ящерицъ, если и наблюдаются продольныя перегородки, то онѣ вращаются съ брюшной и спинной стороны, а у черепахъ съ наружной и внутренней. Надо думать, что у черепахъ произошло поворачиваніе легкаго, вслѣдствіе

чего первоначально брюшная сторона легкого стала наружной, а спинная внутренней. На это указывает и мѣсто вхожденія бронховъ у черепахъ съ брюшной стороны, а не съ внутренней, какъ въ другихъ случаяхъ. Это псворачиваніе, начало котораго уже наблюдается въ задней части легкого нѣкоторыхъ ящерицъ, стоитъ,

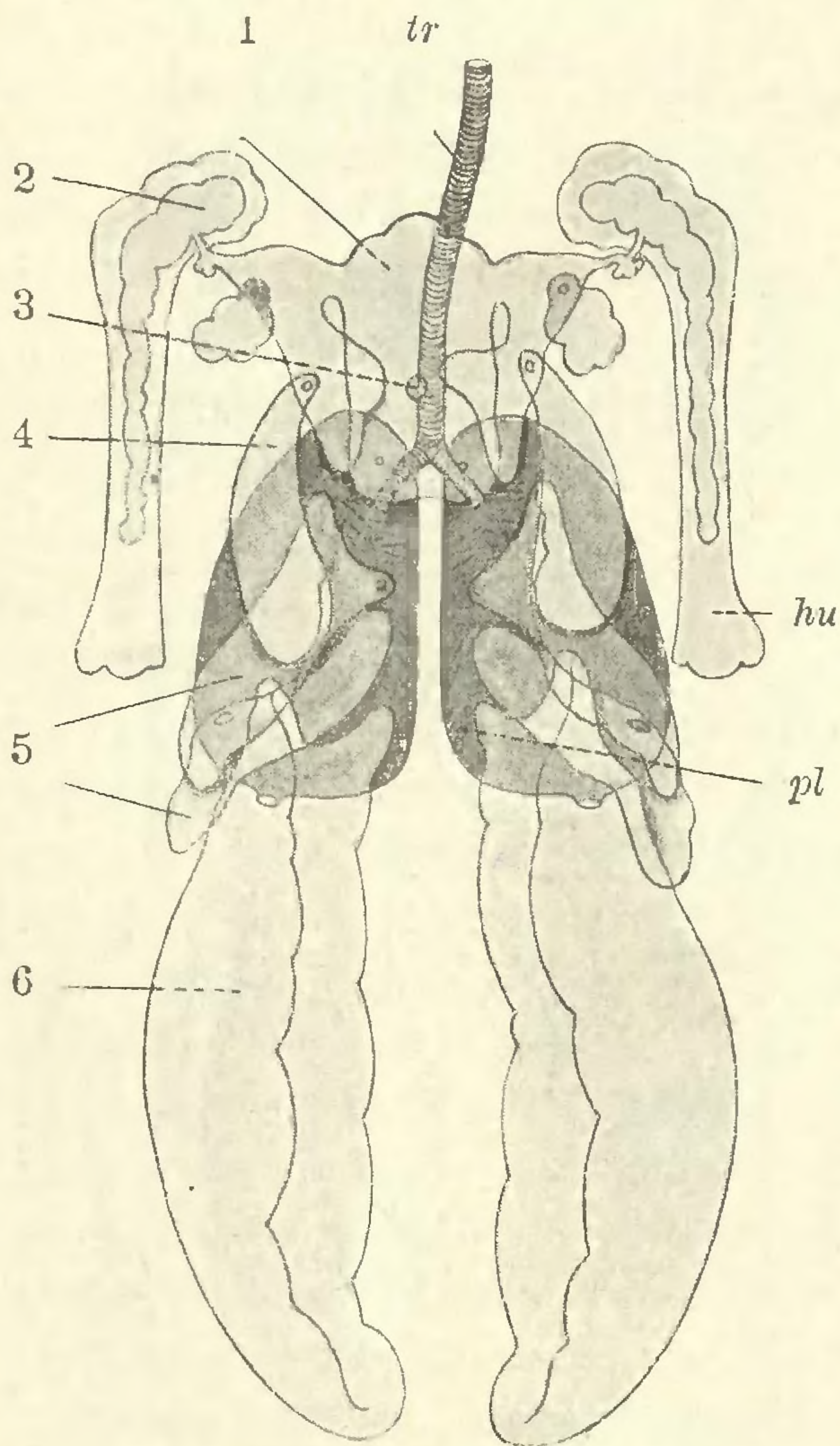


Рис. 446. Легочные мѣшки въ ихъ отношеніи къ легкимъ у голубя (*Columba domestica*). *hu*—плечевая кость; *tr*—трахея; *pl*—легкія; 1 — межключичный или перитрахеальный мѣшокъ съ отростками—2, заходящими въ плечевыя кости; 3—мѣсто сообщенія передняго и задняго отдѣловъ подключного мѣшка; 4—шейные мѣшки; 5 — діафрагматическіе или торакальные мѣшки; 6—абдоминальные мѣшки.

Схема изъ Клауса по Гейдеру.

главнымъ образомъ одной большой камерой, весьма значительныхъ размѣровъ. Хрящи замѣчаются въ стѣнкѣ внутрилегочнаго бронха только въ его передней части, но иногда (*Crocodylus americanus*) хрящевой скелетъ замѣчается и на побочныхъ ходахъ передней части легкого. Побочные ходы расположены тоже рядами, могутъ вѣтвиться и стѣнки ихъ ячеисты. Наблюдается еще одна

вѣроятно, въ связи съ своеобразной формой тѣла черепахъ. Задній конецъ легкого можетъ продолжаться въ гладкостѣнные или малоячеистые придатки, какъ у нѣкоторыхъ ящерицъ (стр. 450).

Другой важный шагъ въ осложненіи легкого у черепахъ заключается въ томъ, что хрящевой скелетъ внутрилегочнаго бронха развитъ не только въ его передней части, но начинаетъ распространяться у морскихъ черепахъ (*Cheloniidae*) и на побочные ходы, т.-е. эти ходы уже начинаютъ пріобрѣтать характеръ бронхиальныхъ вѣтвей второго порядка. Тѣмъ-же явленіемъ, т.-е. распространеніемъ хрящей съ главнаго бронха на одинъ изъ подобныхъ ходовъ, объясняется и происхожденіе верхушечной вѣтви бронха у *Vagapuis*, описанной выше (стр. 450). Различныя черепахи представляютъ различныя степени осложненія легкого.

Легкое крокодила близко по своему строенію къ таковому черепахъ (рис. 444, *B*). Бронхъ входитъ въ легкое съ брюшной стороны ближе къ его заднему концу, чѣмъ къ переднему, такъ что верхушечный отдѣлъ, лежащій впереди мѣста вхожденія бронха въ легкое и занятый

особенность, съ которой мы встрѣтимся у птицъ, а именно побочные ходы того или другого порядка сообщаются не только съ бронхіальнымъ стволомъ, но иногда и между собой.

У нѣкоторыхъ ящерицъ (*Monitor, Varanus*) легкія прилежатъ къ спинной стѣнкѣ тѣла и только снизу одѣты перитонеальной выстилкой, тогда

какъ у прочихъ ящерицъ и другихъ рептилій они вдаются въ полость тѣла и облечены кругомъ плеврой, причѣмъ у крокодиловъ уже есть тенденція къ обособленію плевральной полости отъ прочей полости тѣла.

Механизмъ дыханія у рептилій мало изученъ. Какимъ путемъ совершается вдыханіе — неизвѣстно, а выдыханіе совершается, повидимому, вслѣдствіе сокращенія мышечнаго слоя

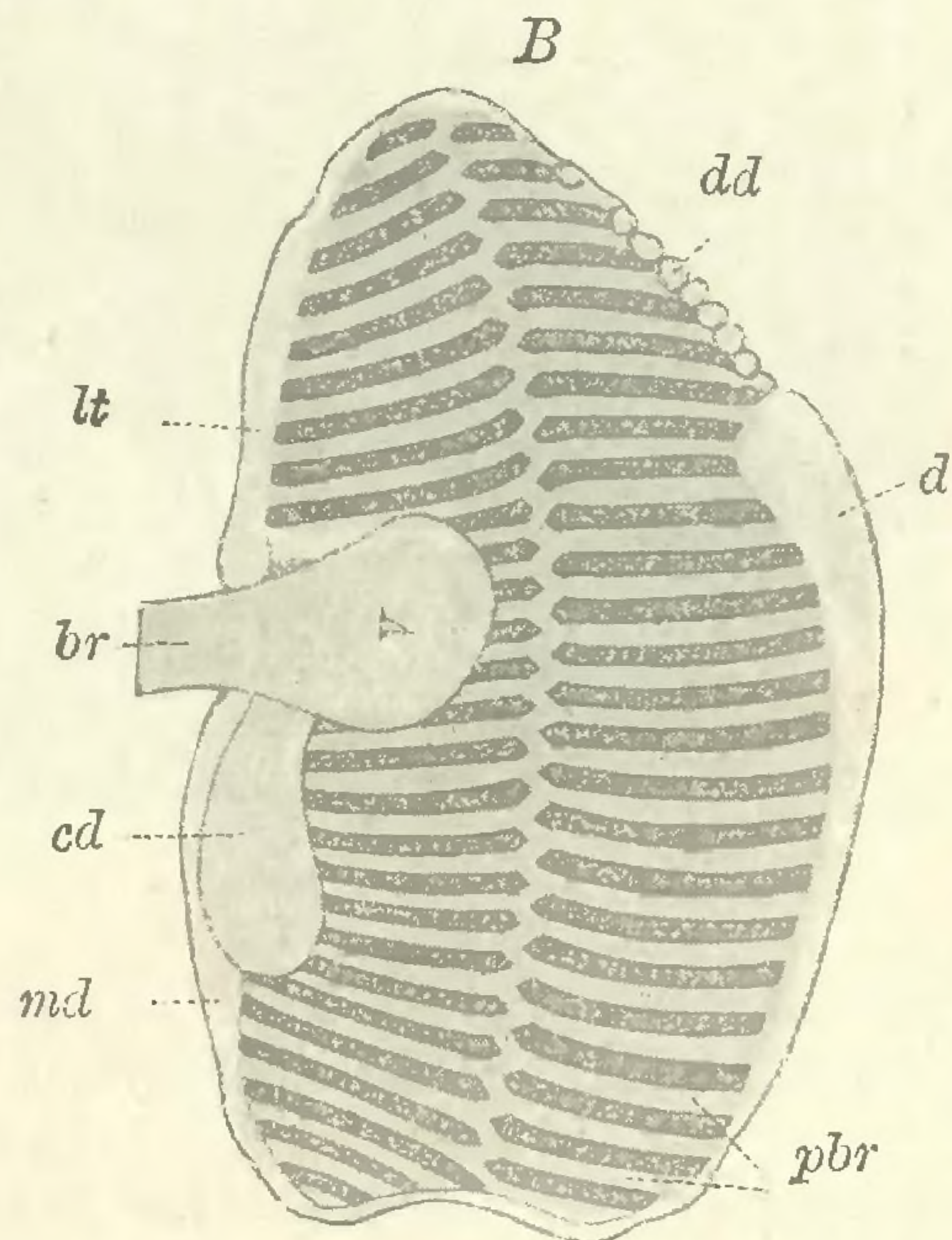
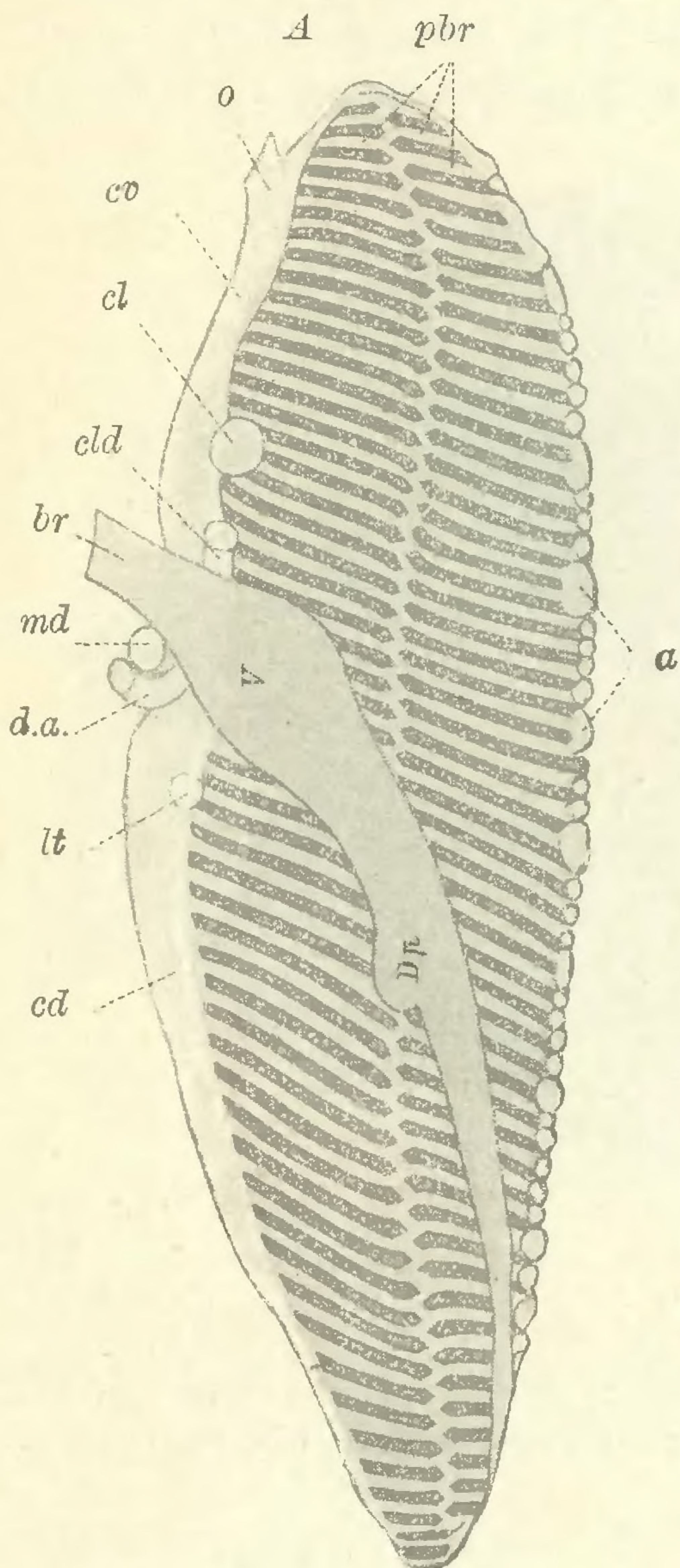


Рис. 447. Схема птичьяго легкаго: *A*—въ продольномъ, *B*—въ поперечномъ разрѣзѣ. *br*—главный бронхъ; *cd*—бронхъ, идущій въ хвостовую часть (*caudalis*); *cl*—подключичный бронхъ (*clavicularis*); *cld*—подключично-спинной бронхъ (*claviculo-dorsalis*); *d*—спинные бронхи (*dorsales*); *dd*—ихъ развѣтвленія; *d.a.*—диафрагматическій передній бронхъ (*diaphragmaticus anterior*); *Dp*—начало задняго диафрагматическаго бронха (*diaphragmaticus posterior*); *lt*—боковой бронхъ (*lateralis*); *md*—срединный бронхъ (*medialis*); *o*—отверстіе легочнаго мѣшка; *pbr*—легочныя дудочки (*parabronchia*); *V*—расширеніе главнаго бронха (*vestibulum*). По Фишеру.

висцеральнаго листка плевры, облекающаго легкія, и вслѣдствіе сокращенія брюшныхъ мышцъ (*m. transversus abdominis*).

Легкія птицъ не висятъ въ полости тѣла, какъ легкія рептилій, а занимаютъ спинную область грудной полости, будучи тѣсно прижаты къ стѣнкѣ.

Бронхи входятъ въ легкое съ брюшной стороны. Съ брюшной стороны каждое легкое покрыто висцеральнымъ листкомъ плевры, а ея паріетальный листокъ на бокахъ заворачивается на внутреннюю поверхность грудной кости, выстилаетъ эту поверхность, затѣмъ подходитъ ближе къ срединной линіи, заворачивается къ спинной сторонѣ и идетъ по сторонамъ сердца къ позвоночнику, гдѣ снова переходитъ въ висцеральный листокъ. Такимъ образомъ каждое легкое окружено плевральной полостью. Съ брюшной стороны легкія прикрыты лежащей

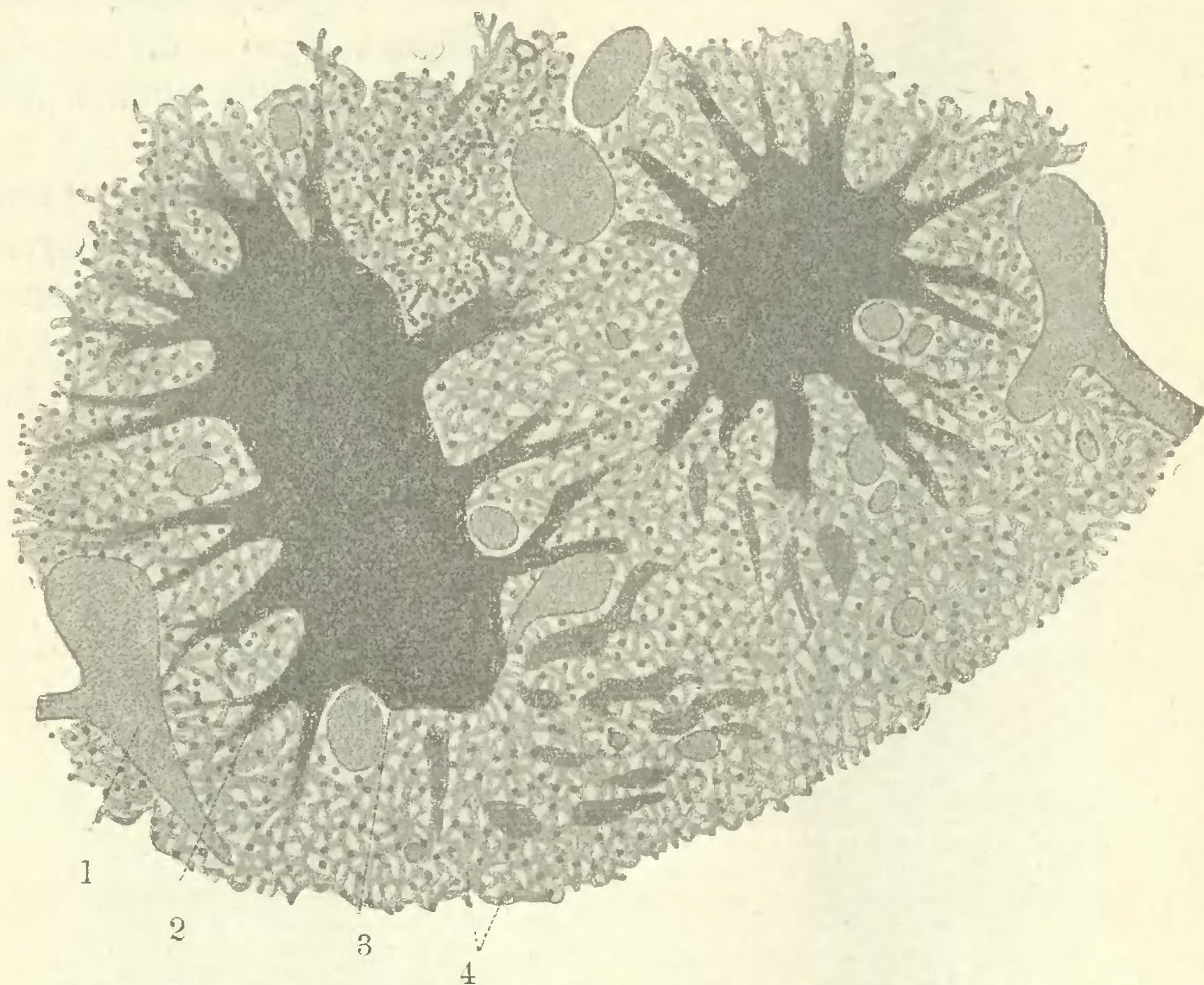


Рис. 448. Легочныя дудочки *Nargoruga costanotis* въ разрѣзѣ. 1—кровеносные сосуды; 2—бронхіолы; 3—легочныя дудочки; 4—воздушные капилляры, образующіе сѣть.
По Фишеру.

подъ плеврой соединительно-тканной пластинкой, или фасціей, которая соединяется съ ребрами частью связками (сзади), частью поперечно-полосатыми (спереди) мышцами. Въ этой пластинкѣ можно видѣть гомологъ діафрагмы млекопитающихъ, но діафрагма эта не имѣетъ, слѣдовательно, характера непрерывно тянущейся перегородки и представляется въ видѣ срединной пластинки съ отходящими отъ нея отдѣльными пучками (стр. 457; ср. рис. 456).

Самое строеніе легкихъ птицъ весьма своеобразно. Бронхъ постепенно теряетъ свои хрящи и переходитъ въ главный внутрилегочный бронхъ, который тянется до задняго края легкаго и даетъ по пути отъ себя вторичные бронхи (рис. 447). Часть вторичныхъ бронховъ (въ числѣ 8 болѣе крупныхъ) отходитъ съ внутренней стороны главнаго бронха отъ его передней части, а другая часть

(обыкновенно въ числѣ 6—10 меньшаго калибра)—съ наружной стороны главнаго отъ его задней части. Передняя группа направляется къ брюшной, а задняя—къ спинной поверхности легкаго. Но и брюшные бронхи даютъ вѣтви, загибающіяся на спинную сторону, гдѣ онѣ анастомозируютъ съ вѣтвями спинныхъ бронховъ (рис. 447). Сами брюшные бронхи достигаютъ до поверхности легкаго и, подобно главному бронху, продолжаютъся въ гладкостѣнные выстуны легочной стѣнки—легочные, иначе воздушные, мѣшки (*cellulae aëreae*). Отъ вторичныхъ брон-

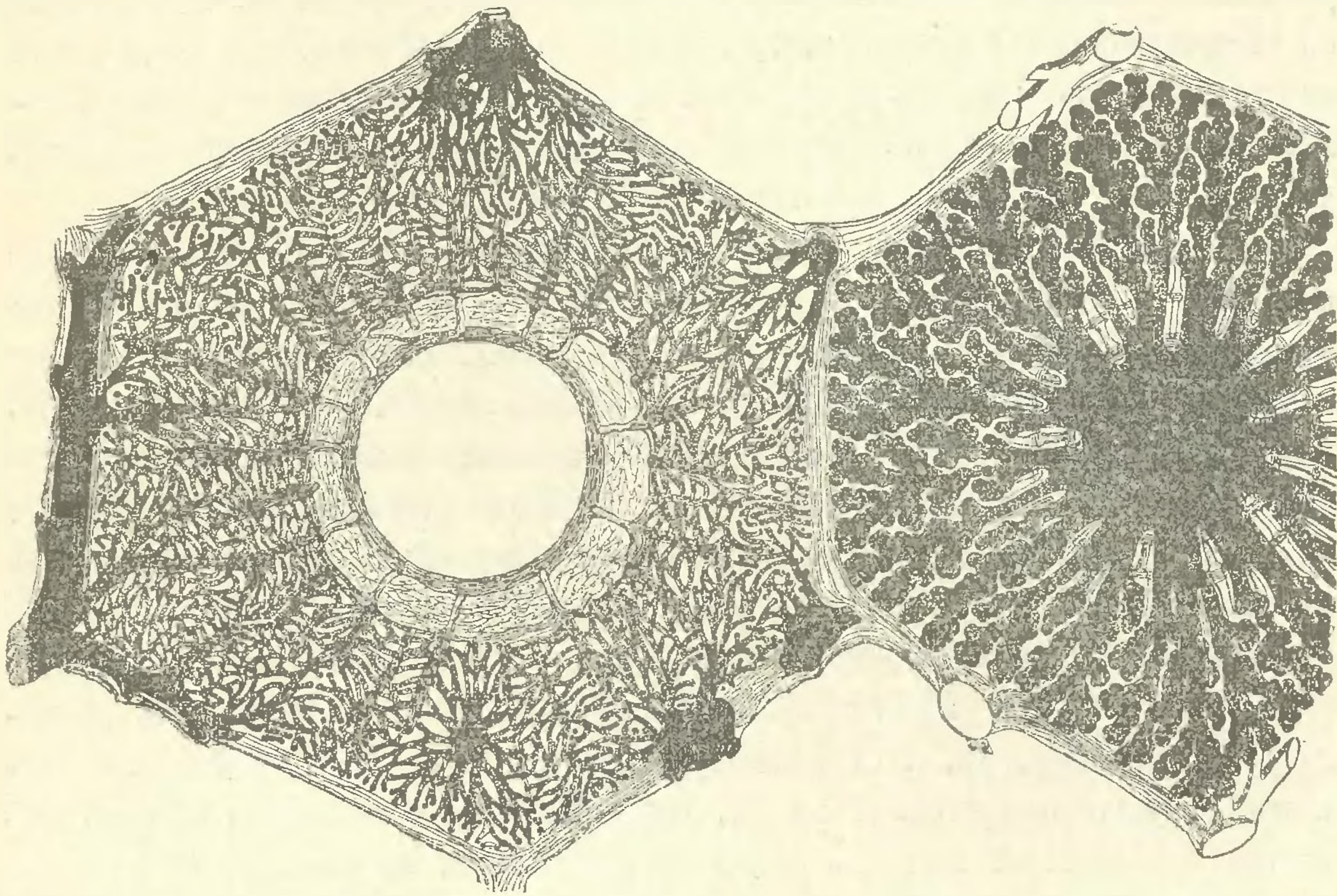


Рис. 449. Легочныя дудочки гуся (*Anser cinereus*) съ соединительно-тканной обкладкой въ поперечномъ разрѣзѣ. На лѣвомъ разрѣзѣ наипъецированы вѣтви легочной артеріи, а на правомъ—воздухоносныя полости; наипъецированныя части изображены темнѣе. По Ф. Э. Шульце изъ Гегенбаура.

ховъ, за исключеніемъ той стороны, которой они обращены къ поверхности легкаго, отходятъ такъ называемыя легочныя дудочки (*parabronchia*), образующія ряды параллельныхъ трубокъ, тянущихся приблизительно подъ прямымъ угломъ къ брюшной и спинной поверхностямъ легкаго. Каждая дудочка представляетъ собой центральный каналъ съ отходящими отъ него по радіусамъ развѣтвленіями, или бронхіолами (*bronchioli*) (рис. 448). Бронхіолы въ свою очередь вѣтвятся дихотомически, а въ концѣ концовъ распадаются на тонкостѣнные, опутанные сосудами, воздушные капилляры. Подобно развѣтвленіямъ бронховъ, какъ легочныя дудочки, такъ и воздушные капилляры анастомозируютъ съ сосѣдними путями соотвѣтственнаго порядка. Вообще слѣпныя окончанія и альвеолы отсутствуютъ въ легкомъ птицъ, которое такимъ образомъ представляетъ собой, повидному, сквозную сѣть воздушныхъ путей различнаго калибра (Fischer, 1905).

У плохихъ летуновъ каждая легочная дудочка вмѣстѣ съ ея системою развѣтлений окружена, хотя не совсѣмъ кругомъ, соединительно-тканной обкладкой (съ примѣсю эластическихъ волоконъ), образующей полигональную капсулу (рис. 449), но у хорошихъ летуновъ эта обкладка отсутствуетъ и у нихъ легочные капилляры богаче развѣтвленіями, а потому и самая сѣть ихъ меньшаго калибра и гораздо богаче, чѣмъ у плохихъ летуновъ (рис. 448).

Присутствіе легочныхъ мѣшковъ, конхъ гомологи мы уже видѣли у рептилій въ видѣ гладкостѣнныхъ придатковъ легкаго, стоитъ въ тѣсной связи съ пневматичностью костей птицъ, выражающейся въ томъ, что кости птицъ вмѣсто того, чтобы быть наполненными костнымъ мозгомъ, часто бываютъ полыми и содержатъ въ себѣ отростки легочныхъ мѣшковъ, входящіе въ кость черезъ особыя отверстія и наполняющіеся воздухомъ.

Мы видѣли, что кости многихъ позвоночныхъ, лежащія по сосѣдству съ носовой (стр. 307 и 314) и барабанной (стр. 351) полостями, бываютъ полыми и содержатъ воздухоносные выступы этихъ полостей. Такое же явленіе пневматичности представляютъ многія кости большинства птицъ. У ископаемыхъ летавшихъ рептилій (*Ornithosauria*) были пневматичныя кости, а равно, по видимому, онѣ были свойственны и нѣкоторымъ *Dinosauria*, которыя, однако, не обладали способностью къ полету. Между птицами пневматичность костей свойственна большинству *Carinatae*, кромѣ однако чаекъ (*Larus*) и крачекъ (*Sterna*), летающихъ хорошо, а равно она сохранилась въ слабой степени и у *Ratitae* (кромѣ *Apteryx*), потерявшихъ совершенно способность къ полету. Такимъ образомъ, хотя существуетъ извѣстное отношеніе между полетомъ и пневматичностью костей, отношеніе, обуславливаемое, естественно, большей легкостью пневматичной кости по сравненію съ плотной, но тѣмъ не менѣ самая пневматичность возникла ранѣе, чѣмъ предки птицъ приобрѣли способность къ полету, и только съ приобретениемъ этой способности пневматичность получила болѣе полное развитіе; затѣмъ, пневматичность сохранилась у птицъ, утратившихъ способность летать; наконецъ, она вовсе не составляетъ необходимаго условія для развитія летательной способности, ибо какъ нѣкоторыя хорошо летающія птицы, такъ и летучія мыши лишены ея.

Обыкновенно пневматичными являются плечевыя кости, коракоиды, грудина, а равно отдѣльныя части позвоночника, реберь и задняго пояса. Рѣже пневматичны и другія кости, какъ то: кости передняго пояса и бедро.

Иногда пневматичны лишь немногія кости, но иногда пневматичными являются даже фаланги пальцевъ, какъ это имѣетъ мѣсто у пеликановъ (*Pelicanus*) и носороговъ (*Buceros*) и др. Точно также отростки легочныхъ мѣшковъ могутъ проникать между отдѣльными волокнами мускула, между сосѣдними мускулами, между мускулами и кожей и между внутренними органами.

Расположеніе легочныхъ мѣшковъ, отходящихъ всегда отъ брюшной стороны легкихъ, представляется, напр. у голубиныхъ, слѣдующимъ (рис. 446). Отъ передней части легкихъ отходитъ непарный межключичный или перитрахеальный

мѣшокъ, отъ котораго беретъ начало пара шейныхъ мѣшковъ, распространяющихся въ мышечной области, подъ грудными мускулами, а равно отъ него отходятъ и отростки, заходящіе въ плечевыя кости. Отъ той части легкаго, которая лежитъ позади мѣста вхожденія въ нее бронха, отходятъ сначала двѣ пары (передняя и задняя) небольшихъ торакальных или діафрагматическихкихъ мѣшковъ, называемыхъ такъ потому, что они отходятъ отъ той части поверхности легкихъ, которая прикрыта діафрагмой. Отъ задней части легкихъ отходитъ пара большихъ абдоминальныхъ мѣшковъ, распространяющихся въ области таза. Кромѣ того, наблюдается у птицъ еще нѣсколько паръ менѣе постоянныхъ торакальныхъ мѣшковъ.

Что касается до функціи легочныхъ мѣшковъ, то она вѣроятно является сложной, но во всякомъ случаѣ она не является дыхательной, ибо въ стѣнкѣ мѣшковъ нѣтъ капиллярной сѣти, характерной для органовъ дыханія. Однако, легочные мѣшки могутъ играть роль при испареніи, столь важномъ для регулированія внутренней температуры тѣла, гораздо болѣе высокой у птицъ, чѣмъ у млекопитающихъ. Отсутствие потовыхъ железъ у птицъ и присутствіе перьевъ дѣлаетъ то, что кожное испареніе, играющее весьма важную роль въ этомъ отношеніи у млекопитающихъ, у птицъ чрезвычайно слабо.

Затѣмъ, воздухоносныя прослойки между мускулами могутъ ослаблять треніе между сосѣдними мышцами и облегчать ихъ работу. Далѣе, присутствіе легочныхъ мѣшковъ въ связи съ пневматичностью костей допускаетъ увеличеніе поверхности кости безъ чрезмѣрнаго увеличенія вѣса птицы, а увеличеніе поверхности костей имѣетъ большое значеніе при сильномъ развитіи мускуловъ, прикрѣпляющихся къ этой поверхности, ибо чѣмъ сильнѣе развита мышца, тѣмъ больше ея поверхность прикрѣпленія.

Но кромѣ всего этого мѣшки имѣютъ еще одно наиболѣе важное значеніе, а именно ихъ сжатіе и растяженіе, подъ вліяніемъ дѣятельности мышцъ при полетѣ, является единственнымъ источникомъ **дыхательныхъ движеній** у летающей птицы. Когда птица не летаетъ, то вдыханіе и выдыханіе совершается въ зависимости отъ увеличенія и уменьшенія грудной полости, происходящаго вслѣдствіе того, что уголь, образуемый верхними и нижними частями вполне окостенѣвающихся реберъ, увеличивается, и тогда грудина удаляется отъ позвоночника (рис. 450). Эти движенія обусловливаются дѣятельностью мускулатуры,

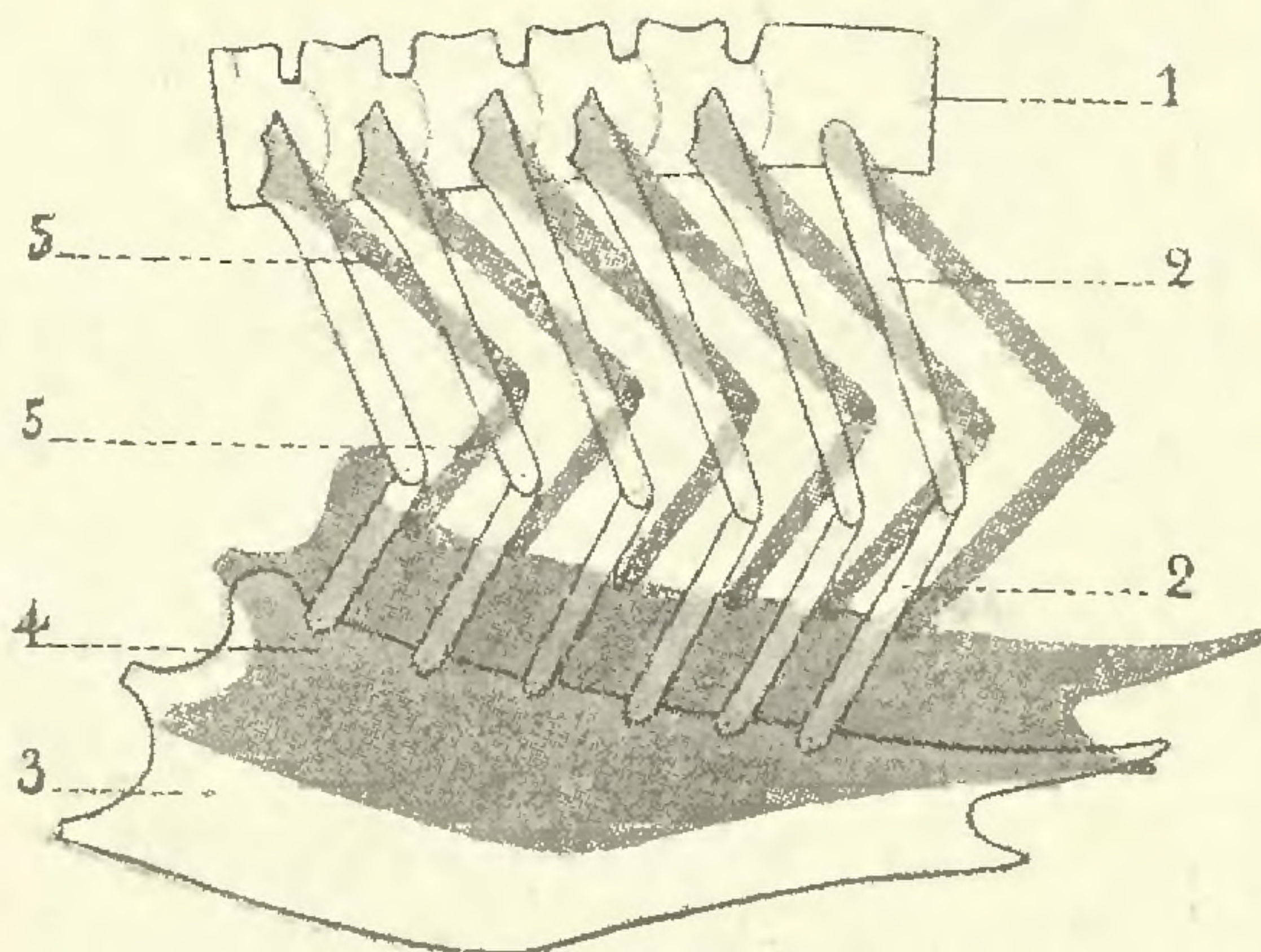


Рис. 450. Схема, изображающая положеніе реберъ и грудины у птицъ при вдыханіи (оставлено свѣтлымъ) и выдыханіи (нарисовано темнымъ), если смотрѣть сбоку. 1—позвоночникъ; 2—ребра при вдыханіи; 3—грудина при вдыханіи; 4—грудина при выдыханіи; 5—ребра при выдыханіи. (Ориг. рис.).

которая при полетѣ находится въ состояніи сильнаго напряженія, необходимаго для приданія стойкости и неподвижности переднему поясу и ребрамъ, являющимся опорой крыльевъ. Такимъ образомъ, при полетѣ дыхательныя движенія реберъ прерываются, но они замѣняются продуваніемъ, или вентилированіемъ, легкаго вслѣдствіе вхожденія и выхожденія воздуха изъ переднихъ мѣшковъ подъ давленіемъ сокращающихся мышцъ, работающих при полетѣ. Такъ какъ птица дѣлаетъ отъ 2 до 13 ударовъ крыла въ секунду, то настолько же частыми могутъ быть и вентилирующія сокращенія переднихъ мѣшковъ. Поэтому, чѣмъ быстрѣе летитъ птица, тѣмъ чаще эти сокращенія и тѣмъ энергичнѣе смѣна воздуха въ легкихъ. Этимъ объясняется, почему птица при самомъ быстромъ полетѣ не представляетъ явленія одышки, вызываемой у млекопитающихъ тѣмъ обстоятельствомъ, что дыхательныя движенія не успѣваютъ возрасти въ числѣ вслѣдъ за двигательными, а равно птица можетъ подниматься на высоту 12,000 ф., не испытывая при этомъ горной болѣзни, вызываемой у млекопитающихъ тѣмъ, что дыхательныя движенія не успѣваютъ компенсировать ослабленія дыхательнаго процесса вслѣдствіе разреженія воздуха на высотѣ. Чѣмъ разреженнѣе атмосфера, тѣмъ чаще дѣлаются летательныя движенія птицы и тѣмъ чаще вентиляціонныя сокращенія ея легочныхъ мѣшковъ, такъ что перемѣщеніе въ разреженную атмосферу вызываетъ у птицы въ то же время и усиленную смѣну воздуха въ легкихъ. Когда птица не летаетъ, расширеніе и сокращеніе грудной полости, не отдѣленной отъ брюшной, является одновременнымъ съ расширеніемъ и сокращеніемъ этой послѣдней, а это обстоятельство должно вліять на измѣненіе объема діафрагматическихъ и абдоминальных мѣшковъ, которые тоже, слѣдовательно, вентилируютъ легкое, но только въ то время, когда птица не летаетъ. На эту функцію легочныхъ мѣшковъ указали еще Салпей и Кампана, но позднѣе она была выяснена Беромъ (Baer, 1896).

Легкія млекопитающихъ одѣты кругомъ висцеральнымъ листкомъ плевры, которая на обращенной внутрь къ срединной линіи сторонѣ легкаго, гдѣ входитъ въ него бронхъ, переходитъ въ паріетальный листокъ плевры, выстилающій внутреннюю поверхность грудной области. Каждый плевральный мѣшокъ является вполне замкнутымъ и отдѣленъ совершенно отъ брюшной полости, причемъ на границѣ между брюшной и грудной полостью имѣется діафрагма, или мускулистая вдающаяся въ грудную полость перегородка, центральная часть которой является обыкновенно сухожильной, а периферическая, прикрѣпляющаяся по краямъ къ ребрамъ и другимъ скелетнымъ частямъ—мышечной. У китообразныхъ діафрагма лежитъ не поперечно къ продольной оси тѣла, а подъ угломъ и идетъ слѣдовательно косо, легкія-же тянутся далеко назадъ, представляя собой не только дыхательный, но въ то же время гидростатическій аппаратъ, удерживающій тѣло кита въ горизонтальномъ положеніи на водѣ. У слоновъ плевральныя полости вслѣдствіе разрастанія соединительной ткани исчезаютъ вовсе (Boas, 1906; Schmaltz, 1906).

Самое легкое можетъ быть подѣлено на лопасти. У китообразныхъ, сиреновыхъ, большинства непарнопалыхъ, слоновъ и дамановъ нѣтъ этого дѣленія. У яйцеродныхъ подѣлено на лопасти только правое легкое, и вообще число лопастей праваго легкаго часто больше числа лопастей лѣваго. Число это въ лѣвомъ легкомъ варьируетъ отъ 2-хъ до 5-ти, а въ правомъ до 6-ти (дикобразъ). Главный бронхъ, входя въ легкое съ внутренней стороны, нѣсколько отступа

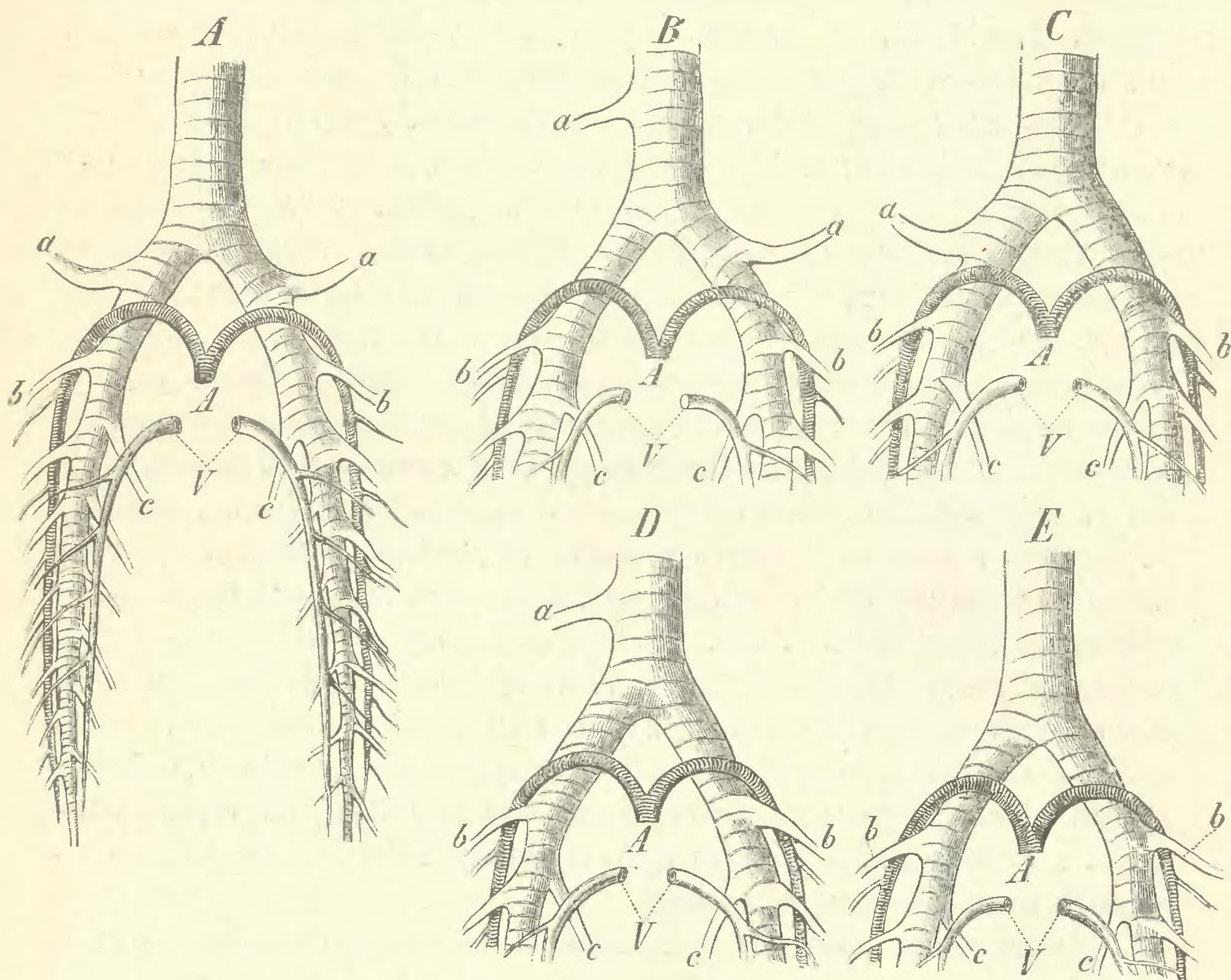


Рис. 451. Схема развѣтвленія бронховъ у различныхъ млекопитающихъ: *A*—съ обѣихъ сторонъ по одной преартеріальной вѣтви отъ соответственнаго бронха; *B*—справа вѣтвь отъ трахеи, слѣва отъ бронха; *C*—только справа вѣтвь отъ бронха; *D*—только справа вѣтвь отъ трахеи; *E*—нѣтъ вовсе преартеріальныхъ вѣтвей; *a* — преартеріальныя вѣтви; *b*—рядъ заартеріальныхъ брюшныхъ вѣтвей; *c*—такія же спинныя вѣтви; *A* и *V*—легочная артерія и вена. По Эби изъ Видерсгейма.

отъ передняго конца легкаго, тянется къ заднему концу легкаго, давая отъ себя брюшныя и сравнительно немногія спинныя вторичныя бронхи. Первый тотчасъ послѣ бифуркаціи трахеи отходящій бронхъ спиннаго ряда, называемый верхушечнымъ или аликальнымъ, можетъ перемѣщаться значительно впередъ, являясь въ видѣ т. наз. преартеріальнаго бронха, т. - е. лежащаго впереди огибающей съ брюшной стороны главный бронхъ легочной артеріи (рис. 451).

Въ рѣдкихъ случаяхъ имѣется справа и слѣва по одной предартеріальной вѣтви (лѣвивцы, верблюды и ламы, лошадь, слонъ, тюлень), причемъ правая вѣтвь можетъ перемѣщаться еще выше, являясь такимъ образомъ боковымъ придаткомъ трахеи (парнопалые, кромѣ верблюдовъ и ламъ, нѣкоторыя китообразныя какъ *Balaenoptera*, *Hyperodon* и др.). Въ громадномъ же большинствѣ случаевъ лѣвая вѣтвь исчезаетъ вовсе, а имѣется лишь правая, или же предартеріальные бронхи отсутствуютъ вполне (дикобразъ *Hystrix*, китъ *Balaena*, хищникъ *Taxidea*). Во всякомъ случаѣ предартеріальные бронхи не болѣе, какъ смѣстившіеся впередъ апикальные и придавать имъ исключительное значеніе (какъ это дѣлалъ Асбу, 1881) нѣтъ основанія. У одного китообразнаго (*Pontoporia blainvillei*) бифуркація трахеи и отхожденіе сидящаго на самой трахей бронха происходитъ на одномъ уровнѣ, такъ что кажется, будто трахея дѣлится на три бронха. Стѣнки обоихъ главныхъ бронховъ имѣютъ такой же, какъ и трахея, поддерживающій скелетъ, причемъ послѣдній продолжается и дальше на отходящія отъ нихъ вѣтви и отсутствуетъ только въ конечныхъ развѣтвленіяхъ бронховъ (*bronchioli*). Впрочемъ степень развитія хрящевого скелета во вторичныхъ вѣтвяхъ можетъ быть различна. Всего сильнѣе развитъ онъ у китообразныхъ, у которыхъ легкія и легочныя пути во всѣхъ ихъ частяхъ отличаются толщиной стѣнокъ, слабо развиты у сумчатыхъ, грызуновъ, полуобезьянъ и вовсе отсутствуютъ у ревуна (*Mycetes*). Вѣтвятся бронхи у млекопитающихъ (въ отличіе отъ птицъ) дихотомически. Каждый бронхиоль заканчивается посредствомъ т. наз. альвеолярнаго деревца (*arbor alveolaris*), состоящаго изъ продолженія бронхиола (*bronchiolus respiratorius*), отъ котораго отходятъ развѣтвленныя альвеолярныя ходы (*ductuli alveolares*), заканчивающіеся каждый небольшимъ альвеолярнымъ мѣшечкомъ (*sacculus alveolaris*). *Ductuli alveolares* усажены кругомъ альвеолами (*alveolae*), въ стѣнкахъ которыхъ капиллярная сѣть особенно густа (Schultze, 1906). У человѣка насчитываютъ до 405 милліоновъ альвеолей.

Дыхательныя движенія у млекопитающихъ обусловливаются съ одной стороны дѣятельностью межреберныхъ мышцъ, которыя, измѣняя положеніе реберъ, увеличиваютъ объемъ грудной полости, а съ другой стороны—діафрагма, вслѣдствіе сокращенія ея мышечной части, дѣлается менѣе выпуклой, что тоже ведетъ къ увеличенію объема грудной полости. Означенное увеличеніе влечетъ за собой вдыханіе, а выдыханіе обусловливается ослабленіемъ реберныхъ мышцъ и діафрагмы, причемъ послѣдняя принимаетъ болѣе выпуклую форму подъ вліяніемъ надавливанія со стороны внутренностей, помѣщаемыхъ въ брюшной полости.

І. Кишечный каналъ.

Простѣйшей формой кишечнаго канала позвоночныхъ является такая, при которой передняя кишка безъ рѣзкой границы переходитъ въ среднюю, а желудокъ, представляющій конечное расширеніе передней кишки, отсутствуетъ,

какъ это наблюдается у многихъ рыбъ. Древнѣйшей формой эпителия кишечнаго пути надо считать мерцательный эпителий, который и сохранился въ передней и средней кишкѣ нѣкоторыхъ рыбъ. У *Amphicoetes* и *Protopterus* онъ наблюдается по всему кишечнику, у многихъ же и нѣкоторыхъ другихъ рыбъ, а равно и у нѣкоторыхъ амфибій, сохраняется лишь въ опредѣленныхъ частяхъ его. Весь кишечникъ безчерепныхъ, какъ мы видѣли (стр. 12), а также и кишечно-жаберныхъ, тоже выстланъ мерцательнымъ эпителиемъ.

Въ передней кишкѣ, кромѣ нами рассмотрѣнныхъ выше отдѣловъ, мы различаемъ пищеводъ (*oesophagus*) и желудокъ (*stomachus* s. *ventriculus*) (рис. 357). Послѣдній отличается отъ пищевода тѣмъ, что его внутренняя поверхность выстлана однослойнымъ цилиндрическимъ эпителиемъ, тогда какъ пищеводъ—многослойнымъ плоскимъ, часто ороговѣвающимъ, а затѣмъ въ стѣнкѣ желудка залегаютъ особыя железы, тогда какъ въ пищеводѣ, если имѣются железы, то отличныя отъ желудочныхъ. Иногда внутренняя стѣнка пищевода можетъ нести роговыя образования, каковыя, впрочемъ, могутъ встрѣчаться и въ самомъ желудкѣ (напр. у *Manis javanica* по Веберу, 1891). Если пищеводъ образуетъ на своемъ протяженіи расширение, то оно получаетъ названіе зоба (*ingluvies*), и стѣнки его могутъ содержать особыя железы.

Мы видѣли, что иногда, напр. у нѣкоторыхъ рыбъ, желудокъ можетъ быть вовсе не выраженъ, а иногда имѣется на мѣстѣ желудка расширение, но выстланное такимъ же плоскимъ эпителиемъ, какъ и пищеводъ, и не имѣющее характерныхъ признаковъ желудка, какъ это имѣетъ мѣсто у яйцеродныхъ млекопитающихъ. Въ этихъ случаяхъ важнѣйшіе процессы пищеваренія происходятъ въ кишкахъ. Говоря вообще, форма желудка стоитъ въ тѣсной связи съ формой тѣла животнаго: онъ вытянутъ по продольной оси тѣла животнаго у имѣющихъ удлиненное тѣло, тогда какъ у имѣющихъ расширенное тѣло ложится своей длинной осью поперекъ тѣла животнаго, и стѣнки его образуютъ изгибы: передняя—малую кривизну (*curvatura minor*), а задняя—большую кривизну (*curvatura major*), такъ что задній конецъ пищевода и передній конецъ средней кишки сближаются. Часть желудка, ближайшая къ пищеводу, называется кардиальной (*cardium*), а ближайшая къ средней кишкѣ—пилорической (*pylorus*).

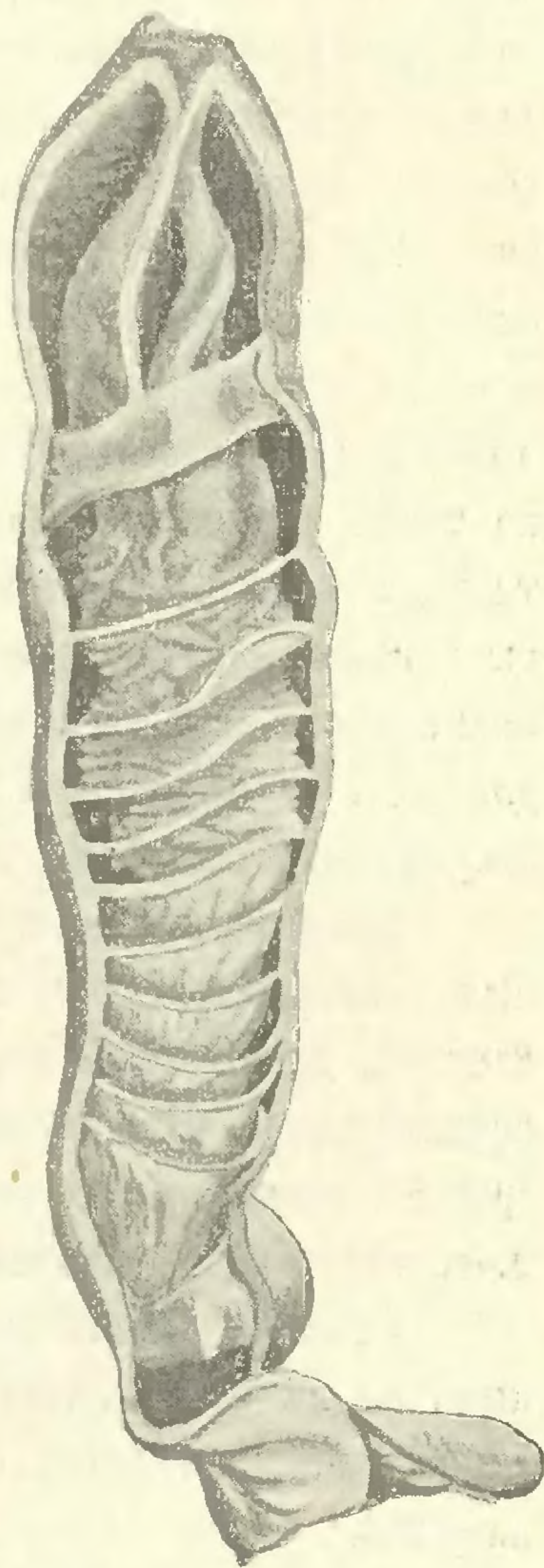


Рис. 452. Вскрытая часть кишки акулы со спиральнымъ клапаномъ. По препарату Фрича. (Ориг. рис.).

У птицъ и многихъ млекопитающихъ желудокъ подраздѣляется на отдѣлы, имѣющіе различное физиологическое значеніе. У круглоротыхъ и двудышащихъ рыбъ нѣтъ многоклеточныхъ железъ въ стѣнкѣ кишечника вообще и каждая клетка эпителия представляетъ собой одноклеточную железу, но у прочихъ формъ имѣются трубчатая желудочная железа. У селажій и большинства прочихъ рыбъ всѣ клетки ихъ являются однородными. У большинства-же позвоночныхъ (кроме млекопитающихъ) въ нихъ можно отличить основныя или железистыя клетки, выстилающія глубокую часть железы, и клетки шейки, выстилающія выводную часть трубки. У млекопитающихъ трубки железъ имѣютъ на всемъ протяженіи одинаковую эпителиальную выстилку, но при этомъ можно отличить въ ней двоякаго рода клетки: главныя клетки, выдѣляющія пепсинъ, и обкладочныя, выдѣляющія соляную кислоту. По положенію и по нѣкоторымъ особенностямъ составныхъ элементовъ, въ желудкѣ не только млекопитающихъ, но также нѣкоторыхъ рыбъ, а именно селажій и ганойдовъ, и нѣкоторыхъ рептилій, а именно черепахъ, отличаются пилорическія железы и собственно железы желудка, или лучше донныя железы, т.-е. железы его дна, а у многихъ млекопитающихъ наблюдаются еще кардіальныя железы, нѣсколько отличныя отъ донныхъ. У формъ, не имѣющихъ обособленнаго желудка, естественно, отсутствуютъ и желудочныя железы.

Средняя кишка (рис. 357) характеризуется цилиндрическимъ однослойнымъ эпителиемъ, коего клетки снабжены на внутренней сторонѣ кутікулярной каемкой, пронизанной порами и указывающей происхожденіе этого эпителия изъ мерцательнаго. Иногда наблюдалось (у селажій и амфибій) выпусканіе клетками средней кишки псевдоподій и захватываніе пищевыхъ частицъ внутрь клетки, т.-е. внутриклеточное пищевареніе.

Степень длины и извилистости средней кишки различна и у травоядныхъ формъ она значительно больше, чѣмъ у плотоядныхъ. Даже у травояднаго головастика кишечникъ относительно значительно длиннѣе, чѣмъ у плотоядной лягушки.

У низшихъ рыбъ стѣнка средней кишки образуетъ идущую по спиралѣ складку, причемъ оба листка складки срастаются и она образуетъ вдающуюся въ полость кишки пластинку, или спиральный клапанъ (рис. 452), отсутствующій уже у костистыхъ рыбъ. Рѣдко стѣнка этой части кишечника бываетъ гладкая, и характерной особенностью этой части кишечника является образованіе складокъ и сосочковъ на внутренней стѣнкѣ ради увеличенія поверхности, что весьма важно для происходящаго въ этой части кишечника процесса всасыванія. Кишечныя складки идутъ чаще продольно, рѣже поперечно, или же, пересѣкаясь, образуютъ сѣть трабекулъ между углубленными частями кишечной стѣнки, или криптами, прежде ошибочно считавшимися за первообразъ кишечныхъ железъ. Уже начиная съ рыбъ появляются на внутренней стѣнкѣ кишки сосочки. У рыбъ эти сосочки могутъ сидѣть какъ на краяхъ складокъ, такъ и непосредственно на гладкой стѣнкѣ кишки (Eggeling, 1908). Эти сосочки у птицъ и млекопи-

тающихъ достигаютъ наиболѣе полнаго развитія, вытѣсняя кишечныя складки, и получаютъ наименованіе кишечныхъ ворсинокъ, причемъ самая форма ихъ стоитъ въ тѣсной связи съ характеромъ пищи животнаго и можетъ быть измѣняема экспериментально (Vujard, 1908). Средняя кишка можетъ содержать кромѣ слизистыхъ бокаловидныхъ железъ еще трубчатыя кишечныя или Либберкюновы железы. У птицъ и млекопитающихъ, особенно въ части, ближайшей къ желудку, обособляющейся подъ именемъ двѣнадцатиперстной кишки (*duodenum*), наблюдаются Бруннеровы железы, близкія по строенію къ пилорическимъ железамъ желудка.

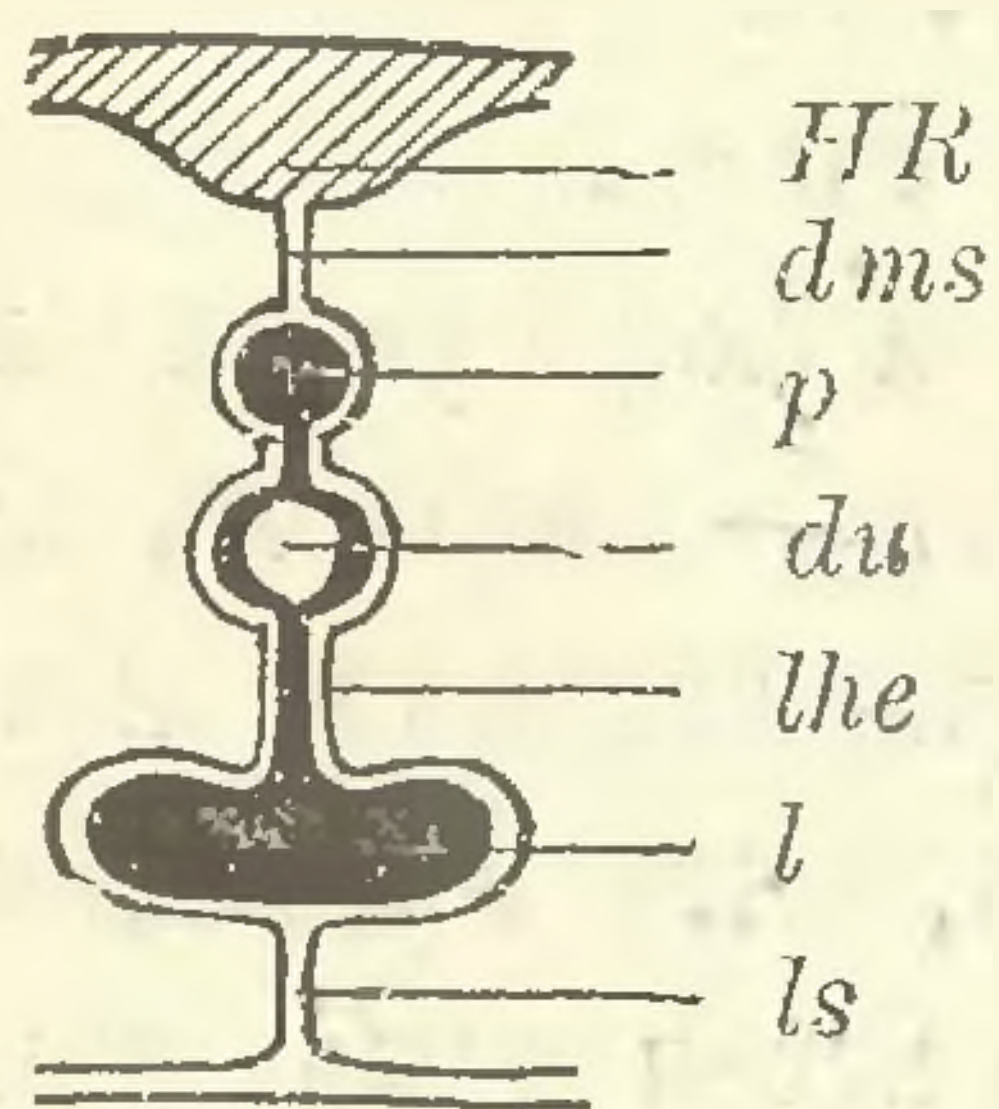


Рис. 453. Двѣнадцатиперстная кишка (*du*) съ зачатками поджелудочной железы (*p*) и печени (*l*) въ поперечномъ разрѣзѣ; *HR* — задняя стѣнка туловища, *dms* — спиной мезентерій; *lhe*—*ligamentum hepato-entericum*; *ls*—*ligamentum suspensorium hepatis*. Схема по Гертвигу.

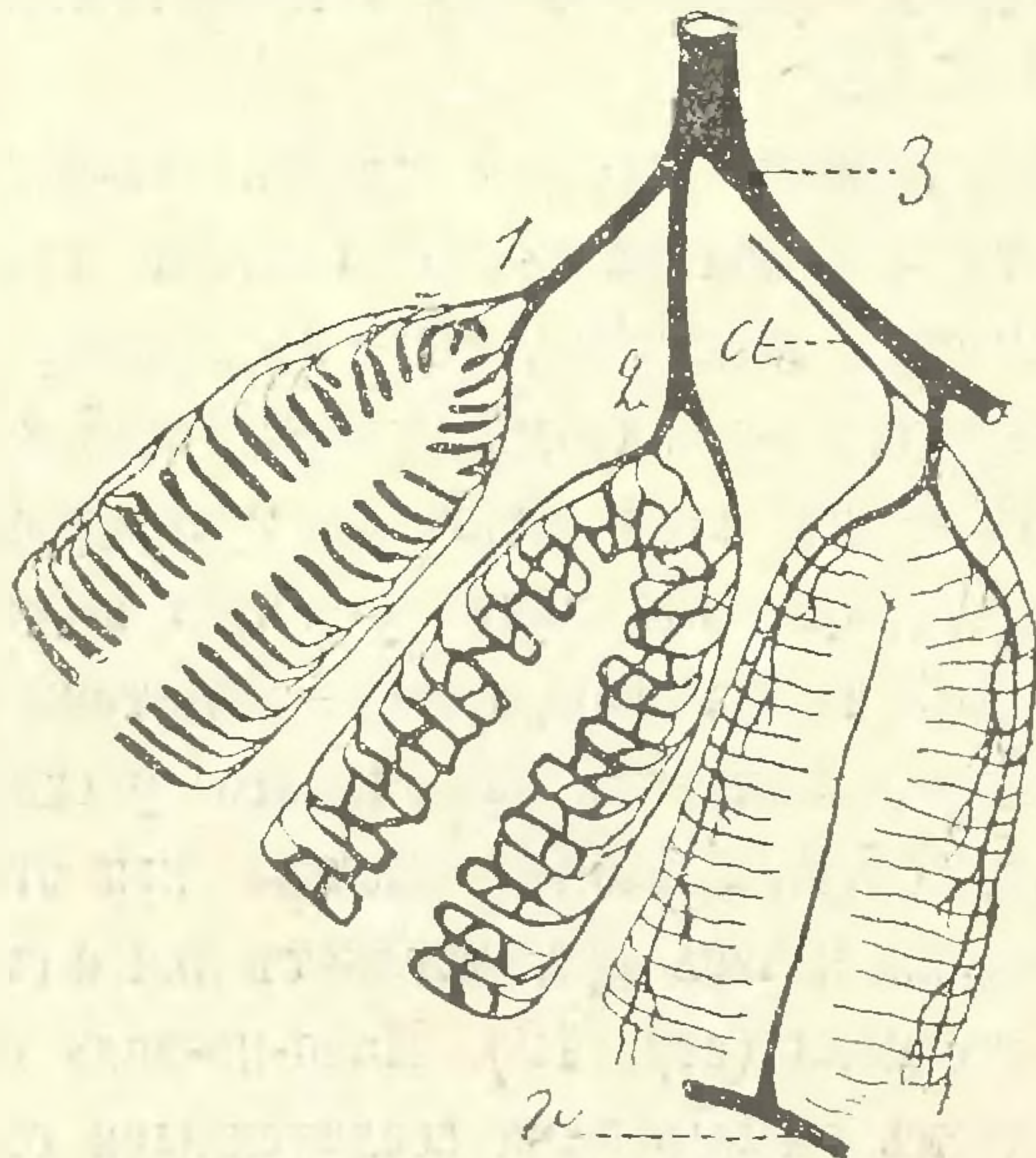


Рис. 454. Схема строенія печени. Въ долькѣ, обозначенной цифрой 1, изображены лишь главныя части печеночныхъ ходовъ, и схема соотвѣтствуетъ стадіи древовиднаго вѣтвленія печени; въ долькѣ съ цифрой 2 изображены ихъ анастомозы, и эта схема соотвѣтствуетъ сѣтчатой стадіи; а въ долькѣ съ цифрой 3—изображены только выводящія протоки и сосуды; *a*—артерія; *v*—вена. По Штеру.

Кромѣ того въ стѣнкѣ кишекъ, начиная съ рептилій, наблюдаются многочисленныя скопленія лимфатическихъ фолликулъ, или Пейеровыхъ бляшекъ. Большая часть въ нихъ образующихся лейкоцитовъ проникаетъ черезъ стѣнки кишечника въ его полость.

Задняя кишка у позвоночныхъ въ видѣ короткаго обыкновенно гладкостѣннаго выстланнаго чаще однослойнымъ цилиндрическимъ эпителиемъ отдѣла. Она принимаетъ часто одну или рѣже двѣ слѣпыхъ кишки (*coecum*), представляющихъ собой обособившіяся части задней кишки. Впрочемъ у салахій и двудышащихъ задняя кишка выстлана плоскимъ эпителиемъ. Въ томъ случаѣ, если въ заднюю кишку впадаютъ протоки мочеполовой системы, она получаетъ, какъ было указано (стр. 360), названіе клоаки (*cloaca*).

У млекопитающихъ весьма длинная задняя кишка явственно раздѣляется

на два отдѣла: прямую кишку (*rectum*), сохраняющую характеръ задней кишки низшихъ формъ, а у яйцеродныхъ исполняющую роль клоаки, и толстую кишку (*colon*), болѣе длинную, приближающуюся по характеру своихъ стѣнокъ къ тонкой кишкѣ (рис. 357). Эта послѣдняя часть кишечника обособлена только у млекопитающихъ и принимаетъ въ свой передній отдѣлъ слѣзную кишку, сходную съ толстой по строенію.

Въ двѣнадцатиперстную кишку или въ соотвѣтствующій ей по положенію участокъ впадаютъ двѣ большія железы: печень и поджелудочная железа, а у рыбъ еще различное число придатковъ, называемыхъ пилорическими (*appendices pylorici*).

Печень (*hepar*) представляетъ двулопастной (правая и лѣвая лопасть) или многолопастной массивный богатый кровью органъ, коего секретъ (желчь) или выносится непосредственно въ кишку, или чаще сначала собирается въ особомъ резервуарѣ—желчномъ пузырьѣ (*vesica s. cystis fellea*). Возникаетъ печень въ видѣ полого продольнаго выступа брюшной стѣнки кишечника, помѣщающагося между двумя стѣнками брюшного мезентерія (рис. 453) и скоро раздѣляющагося на двѣ части: переднюю — зачатокъ печени и заднюю — зачатокъ желчнаго пузыря. Зачатокъ послѣдняго у ехидны является двулопастнымъ, почти парнымъ (Keibel, 1909). Нельзя при этомъ не замѣтить, что въ стадіи полого выступа печень представляетъ явное сходство съ полымъ печеночнымъ отросткомъ ланцетника (стр. 12). Мало-по-малу оба зачатка обособляются отъ кишечника, причѣмъ оказываются соединенными съ кишечникомъ узкими протоками. Передній зачатокъ на самыхъ начальныхъ стадіяхъ можетъ раздѣлиться на двѣ лопасти, соотвѣтствующія лопастямъ печени. Зачатокъ печени путемъ послѣдовательнаго вѣтвленія превращается въ массивную первоначально древовидно-развѣтвленную железу (рис. 454, 1). Железа эта распадается на дольки, окруженныя соединительной тканью и сосудами. Желчный протокъ, подходя къ соотвѣтствующей долкѣ печени, разбивается на мелкіе ходы, лежащіе по периферіи дольки, и отъ нихъ по направленію къ центральной части дольки вдаются еще болѣе тонкіе ходы, желчные капилляры, окруженные выдѣляющими желчь печеночными клѣтками. Но ходы эти заканчиваются слѣпо, какъ въ обычныхъ вѣтвистыхъ трубчатыхъ железахъ, только у круглоротыхъ рыбъ, а у всѣхъ прочихъ позвоночныхъ они образуютъ между собой цѣлую сѣть перемычекъ (рис. 454, 2). Такимъ образомъ печень является не трубчатой, а сѣтчатой железой. У *Ammocoetes* клѣтки ея желчныхъ ходовъ сохраняютъ мерцательныя рѣснички и, подобно клѣткамъ печеночнаго отростка ланцетника, выдѣляютъ, какъ амміачный карминъ, такъ и индигокарминъ (Шнейдеръ, 1899). Какъ между долками, такъ и внутри ихъ находится сложная сѣть кровеносныхъ капилляровъ. Хотя печень получаетъ для питанія и артеріальную кровь (отъ *arteria hepatica*), но главную часть крови для выработки желчи она получаетъ отъ особой воротной вены (*vena portarum*), которой капилляры потомъ постепенно соединяются въ уносящую изъ печени кровь печеночную вену (*v. hepatica*). Весь комплексъ

приносящихъ и уносящихъ венозныхъ сосудовъ печени съ сѣтью капилляровъ носить названіе воротной системы печени, намекъ на которую имѣется и у ланцетника въ видѣ сѣти капилляровъ, оплетающей печеночный отростокъ (стр. 15). Всѣ сосуды входятъ въ печень и выходятъ изъ нея въ области отхожденія ея протоковъ (*hilus*). Въ расположеніи выводящихъ протоковъ печени и пузыря наблюдается большое разнообразіе (рис. 455). Протокъ, отходящій отъ печени, называется *ductus hepaticus*, а отходящій отъ пузыря *d. cysticus*. По своему соединеніи они образуютъ впадающій въ кишку *d. choledochus*. Но кромѣ того печень можетъ соединяться съ кишкой посредствомъ *d. hepato-entericus*, а равно и съ пузыремъ посредствомъ *d. hepato-cysticus*.

Печень подвѣшена на нѣсколькихъ связкахъ. Такъ какъ зачатокъ печени ложится между двумя листками брюшного мезентерія, то по своему обособленіи

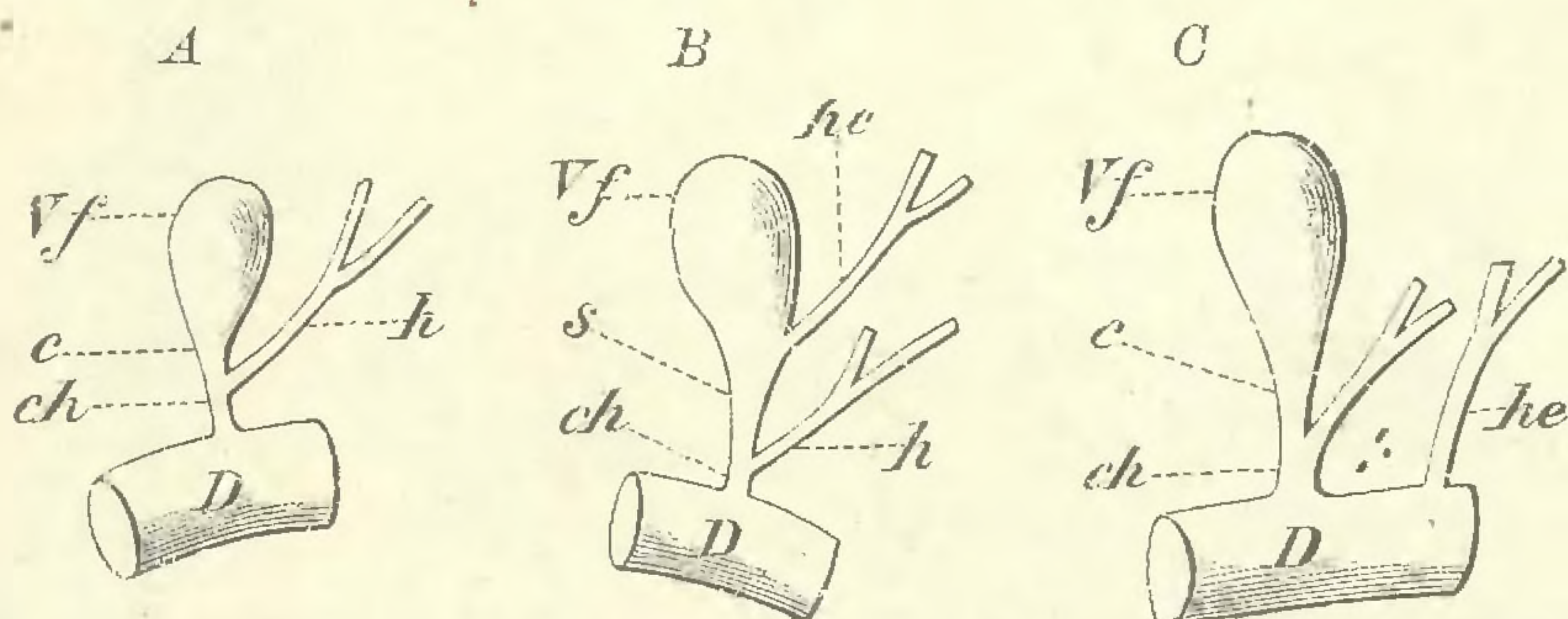


Рис. 455. А, В, С—схемы различныхъ видоизмѣненій желчнаго протока. D—двѣнадцатиперстная кишка; Vf—желчный пузырь; с и s—*ductus cysticus*; ch—*d. choledochus*; h—*d. hepaticus*; hc—*d. hepato-cysticus*; he—*d. hepato-entericus*. Изъ Видерсгейма.

онъ оказывается подвѣшеннымъ на этомъ мезентеріи, какъ къ брюшной стѣнкѣ тѣла, такъ и къ кишечнику (рис. 453), а такъ какъ мезентерій продолжается впередъ до задняго конца сердца, то печень у зародыша подвѣшена и къ сердцу. Отдѣльныя части этого мезентерія остаются въ видѣ связокъ, на которыхъ подвѣшена печень. Изъ той части мезентерія, которая связываетъ печень съ кишечникомъ, образуется связка, подвѣшивающая ее къ кишечнику — *lig. hepato-entericum*, а изъ той части, которая соединяетъ печень съ брюшной стѣнкой—связка, подвѣшивающая ее къ этой стѣнкѣ—*lig. suspensorium hepatis*. Съ образованіемъ діафрагмы (стр. 434) *lig. suspensorium* подвѣшиваетъ печень къ діафрагмѣ. Такимъ образомъ печень одѣта кругомъ перитонеальнымъ слоемъ и виситъ въ полости тѣла. Кромѣ того отъ праваго и лѣваго края печени отходитъ по одной перитонеальной складкѣ, которая направляется къ спинному мезентерію и къ нему прирастаетъ (рис. 456). Этимъ путемъ формируются еще два подвѣска, изъ которыхъ правый развитъ гораздо болѣе лѣваго, что стоитъ въ связи съ смѣщеніемъ печени въ правую сторону. Такъ какъ у легочныхъ формъ эти связки стоятъ въ связи съ облекающей легкое плеврой, то связка лѣвой стороны получаетъ названіе *lig. hepato-pulmonale*, а такъ какъ въ основаніи связки правой стороны залегаетъ еще нижняя полая вена (*v. cava inferior*), то правая связка получаетъ названіе *lig. hepato-cavo-*

pulmonale. Между печенью и этой послѣдней связкой съ одной стороны и желудкомъ съ его мезентеріемъ и *lig. hepato-entericum* съ другой—образуется участокъ полости тѣла (*bursa hepato-enterica*), спереди оканчивающійся слѣпо, а сзади — стоящій въ сообщеніи съ общей полостью тѣла. Съ образованіемъ діафрагмы *lig. hepato-cavo-pulmonale* превращается въ связку, которая подвѣшиваетъ печень со спинной стороны къ діафрагмѣ подъ именемъ *lig. coronarium*.

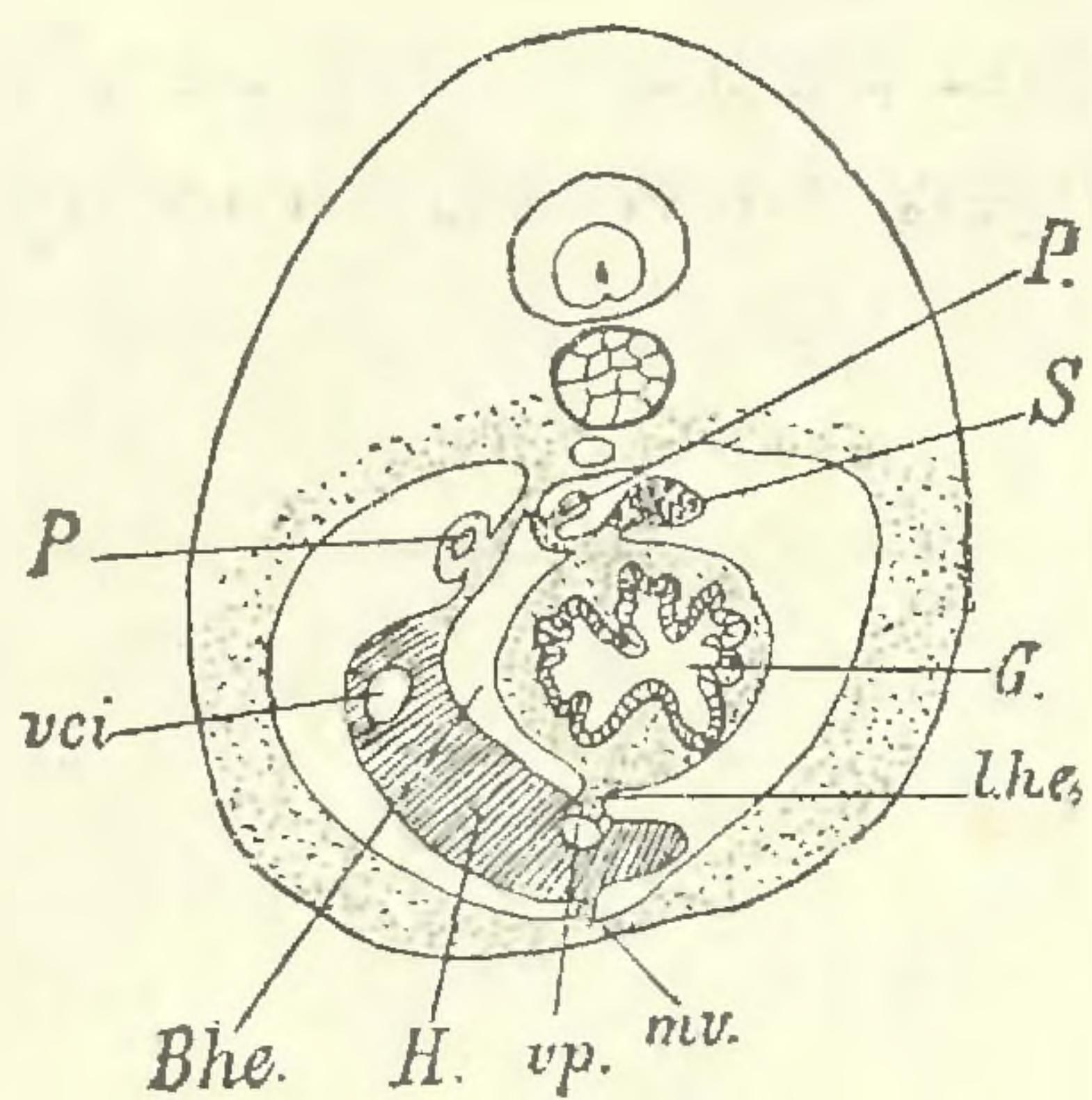


Рис. 456. Поперечный разрѣзъ зародыша саламандры въ области печени. *Bhe*—*bursa hepato-enterica*; *G*—желудокъ; *H*—печень; *P* (на рисункѣ справа)—поджелудочная железа; *P* (слѣва)—зачатокъ легкаго; *S*—селезенка; *l.he*—*lig. hepato-entericum*; *mv*—брюшной мезентерій; *vci*—нижняя полая вена; *vr*—воротная вена. По Мауреру.

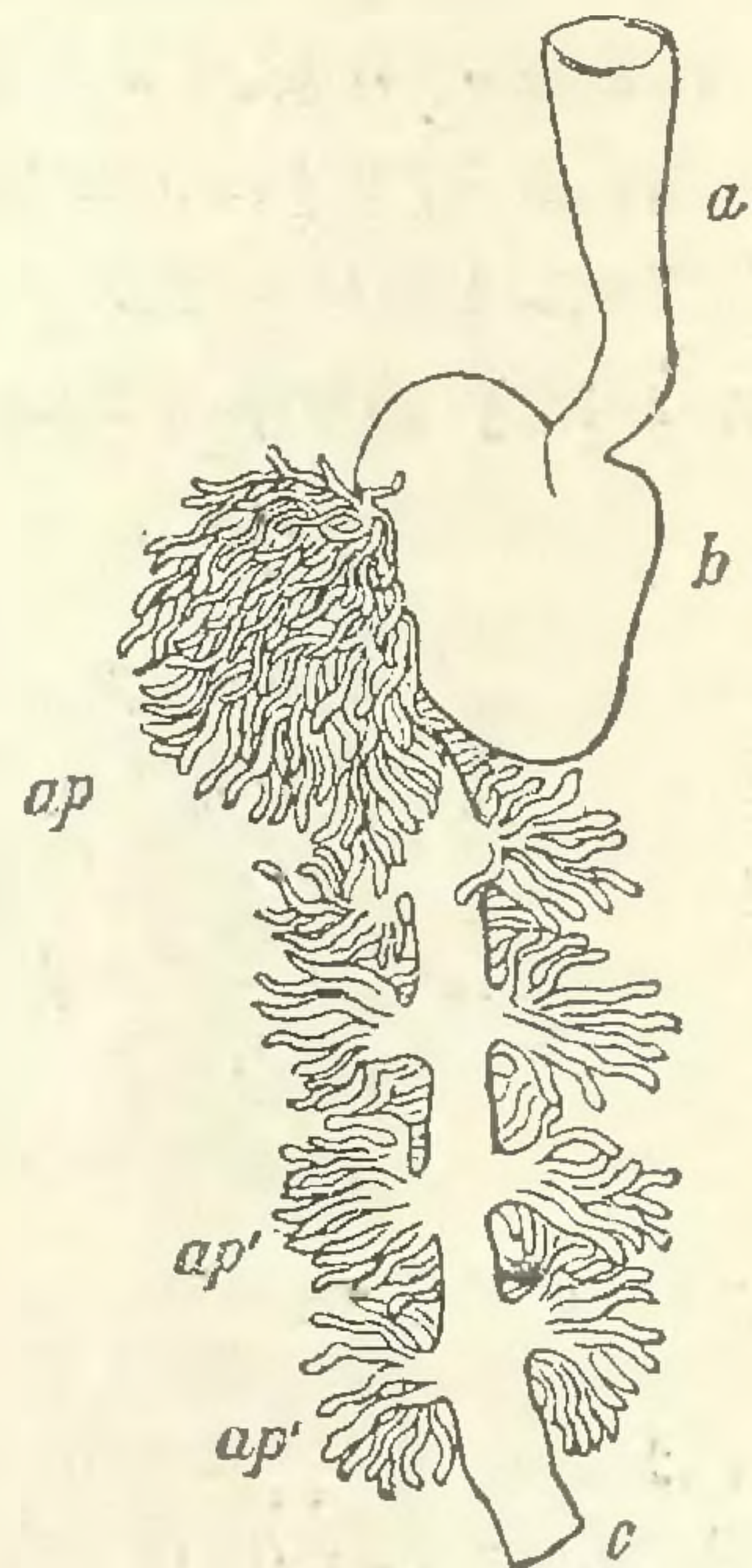


Рис. 457. Кишечникъ *Chaetoesus* (изъ сельдевыхъ). *a*—пищеволь; *ap*, *ap'*—пилорическіе придатки; *b*—мускульный желудокъ; *c*—*pylorus*. По Гиртлю изъ Гегенбаура.

Поджелудочная железа (*pancreas*) представляетъ то болѣе или менѣе компактный, то состоящій изъ отдѣльныхъ долекъ органъ, выводящіе протоки (*ductus pancreatici*) котораго или впадаютъ отдѣльно отъ печеночныхъ, или вмѣстѣ съ послѣдними. Она представляетъ собой трубчатую железу, обнаруживающую въ строеніи большое сходство съ слюнными железами. Развѣтленіе поджелудочной железы показываетъ, что она по большей части образуется изъ трехъ отдѣльныхъ зачатковъ, представляющихъ собой полые выступы стѣнки эмбриональнаго кишечника. Изъ этихъ выступовъ одинъ непарный спинной (рис. 453) и два образующихъ пару брюшныхъ. Всѣ три они ложатся потомъ въ спинномъ мезентеріи и образуютъ одну железу, но изъ трехъ первичныхъ протоковъ, которыми зачатокъ железы такимъ образомъ сообщается у зародыша съ кишечникомъ, у однѣхъ формъ могутъ удерживаться одни, у другихъ—другіе, вслѣдствіе чего отношенія эти даже у близкихъ формъ могутъ представляться различными. У осетровыхъ рыбъ позади этихъ трехъ зачатковъ описывался еще четвертый спинной зачатокъ.

токъ, хотя позднѣйшіе изслѣдователи его не находятъ (Nicolas, 1904), а у круглоротыхъ и селахій, представляющихъ собой наиболѣе низшія формы позвоночныхъ, имѣется повидимому одинъ только спинной. Это обстоятельство заставляетъ думать, что тройной зачатокъ поджелудочной железы представляетъ собой вторичное явленіе и возникъ черезъ раздѣленіе первоначальнаго простого зачатка. Тѣсное отношеніе, существующее у нѣкоторыхъ формъ между протоками, а равно и зачатками печени и поджелудочной железы, заставляетъ думать, что послѣдняя могла возникнуть обособленіемъ отъ общаго печеночнаго зачатка. Дѣйствительно, у безчерепныхъ хотя мы видѣли уже зачатокъ печени въ видѣ слѣпого отростка кишечника, но у нихъ нѣтъ и слѣда поджелудочной железы ¹⁾).

Кишечникъ круглоротыхъ рыбъ тянется отъ передняго конца до задняго въ видѣ почти прямой, образующей лишь незначительные изгибы трубки, и, слѣдовательно, желудокъ не обособленъ. Средняя кишка отличается лишь нѣсколько большимъ калибромъ отъ передней. Стѣнка средней кишки образуетъ складку, которая, начинаясь на спинной сторонѣ, переходитъ на брюшную, т.-е. обнаруживаетъ слабый спиральный изгибъ. Эта складка, внутри коей залегаетъ кровеносный сосудъ (*v. subintestinalis*; см. главу X), представляетъ собой зачаточный спиральный клапанъ. Эпителій кишечника представляетъ железистый характеръ и мѣстами сохраняетъ рѣснички. Многоклеточныхъ железъ стѣнка кишечника не содержитъ.

Сохраняющая характеръ вѣтвистой трубчатой железы печень у *Muxinidae* представляетъ два отдѣла: передній и задній, изъ которыхъ каждый имѣетъ свой *ductus hepaticus*. Оба соединяются вмѣстѣ и принимаютъ *d. cysticus* лежащаго на границѣ передняго и задняго отдѣловъ желчнаго пузыря. *Amthoetes* имѣетъ хорошо развитую функционирующую печень съ желчнымъ пузыремъ, лежащую на протяженіи передней кишки, но у взрослой многи желчный протокъ облитерируется, а желчный пузырь и желчные ходы атрофируются и печень превращается въ скопленіе наполненныхъ жиромъ клетокъ и сосудовъ, охватывающее переднюю кишку. У *Muxinidae* въ желчный протокъ впадаютъ отдѣльныя дольки железы, считаемой за спинную поджелудочную железу. Отдѣльныя дольки имѣются въ спиральной складкѣ и въ спинной части печени многи, но протоковъ этихъ долекъ не обнаружено. Задній проходъ у круглоротыхъ лежитъ впереди мочеполового отверстія, но оба они вмѣстѣ сбоковъ оторочены съ каждой стороны небольшими складочками кожи.

Переходимъ къ кишечнику прочихъ рыбъ. Точно такъ-же, какъ у круглор-

¹⁾ Рядомъ съ этимъ высказывался и иной взглядъ, а именно, что печень, три зачатка поджелудочной железы, а равно и пилорическіе придатки рыбъ—представляютъ собой специализировавшіеся слѣпые отростки, окружавшіе, вѣроятно, въ большемъ числѣ эту часть кишечника у предковъ позвоночныхъ (Weber, 1903). Подобные отростки имѣются у кишечножаберныхъ червей (*Enteropneusta*).

ротыхъ, не обособленъ желудокъ у *Holoserrhali*, двудышащихъ и нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ, какъ напр. у карповыхъ (*Cyprinidae*), бычковыхъ (*Gobiidae*), нѣкоторыхъ морскихъ иглъ (*Syngnathus*), вьюна (*Cobitis fossilis*) и др. У другихъ рыбъ часто продольно-складчатый пищеводъ постепенно и безъ рѣзкой границы расширяется въ желудокъ, имѣющій форму петли, состоящей изъ двухъ согнутыхъ подъ острымъ угломъ вѣтвей: нисходящей — кардіальной и восходящей — пилорической

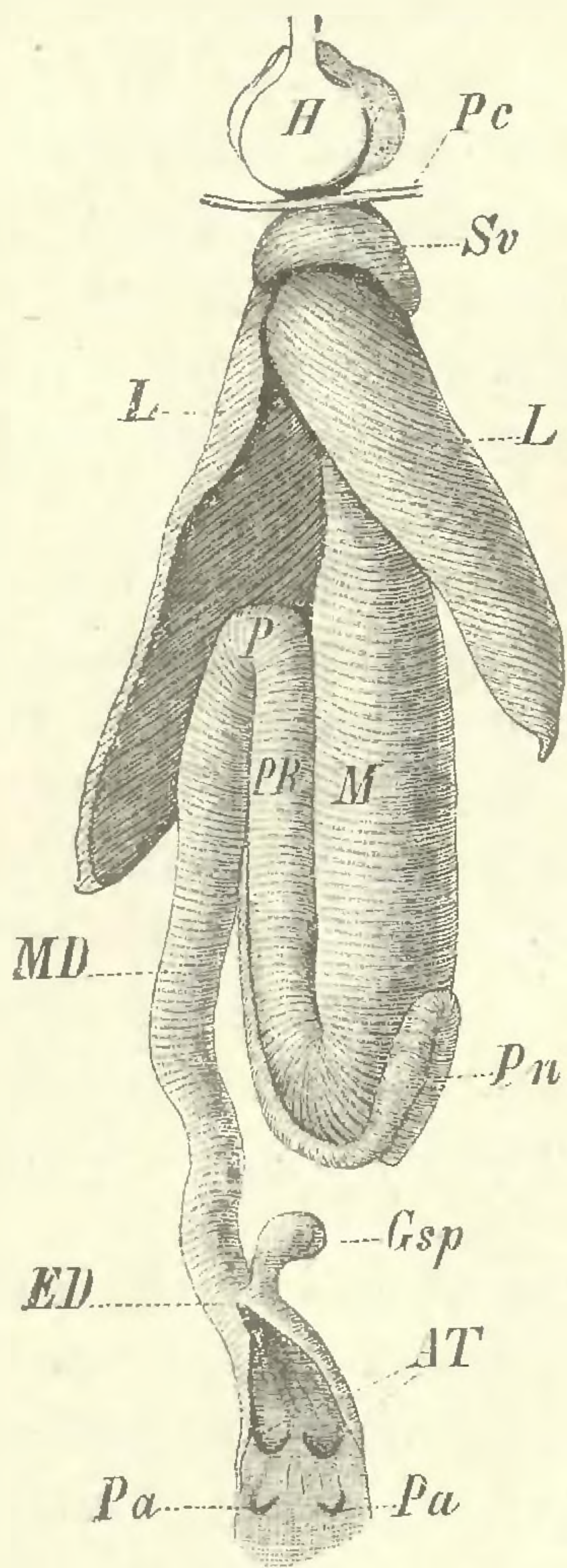


Рис. 458. Кишечникъ акулы. *H*—сердце; *Pc*—перерѣзающая стѣнка перикардія; *Sv*—венозный синусъ; *L, L*—лопасти печени; *M*—кардіальная часть желудка; *PR*—пилорическая часть его; *P*—граница желудка и средней кишки—*MD*; *ED* и *AT*—части задней кишки; *Pn*—поджелудочная железа; *Gsp*—пальцевидный отростокъ; *Pa*—абдоминальные поры. Изъ Видерсгейма.

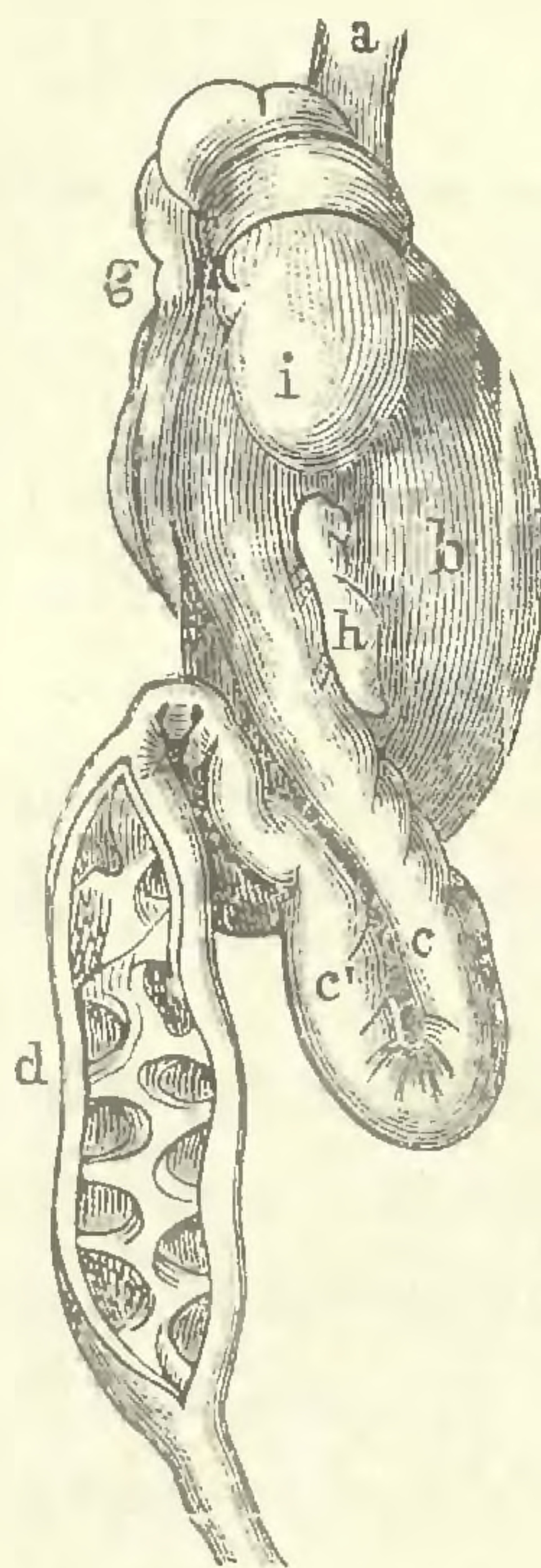


Рис. 459. Кишечникъ осетра. *a*—пищеводъ; *b*—желудокъ; *c*—передній, *d*—задній отдѣлы средней кишки; послѣдній вскрытъ, чтобы показать спиральный клапанъ; *g*—печень; *h*—селезенка; *i*—поджелудочная железа. Изъ Лудвига.

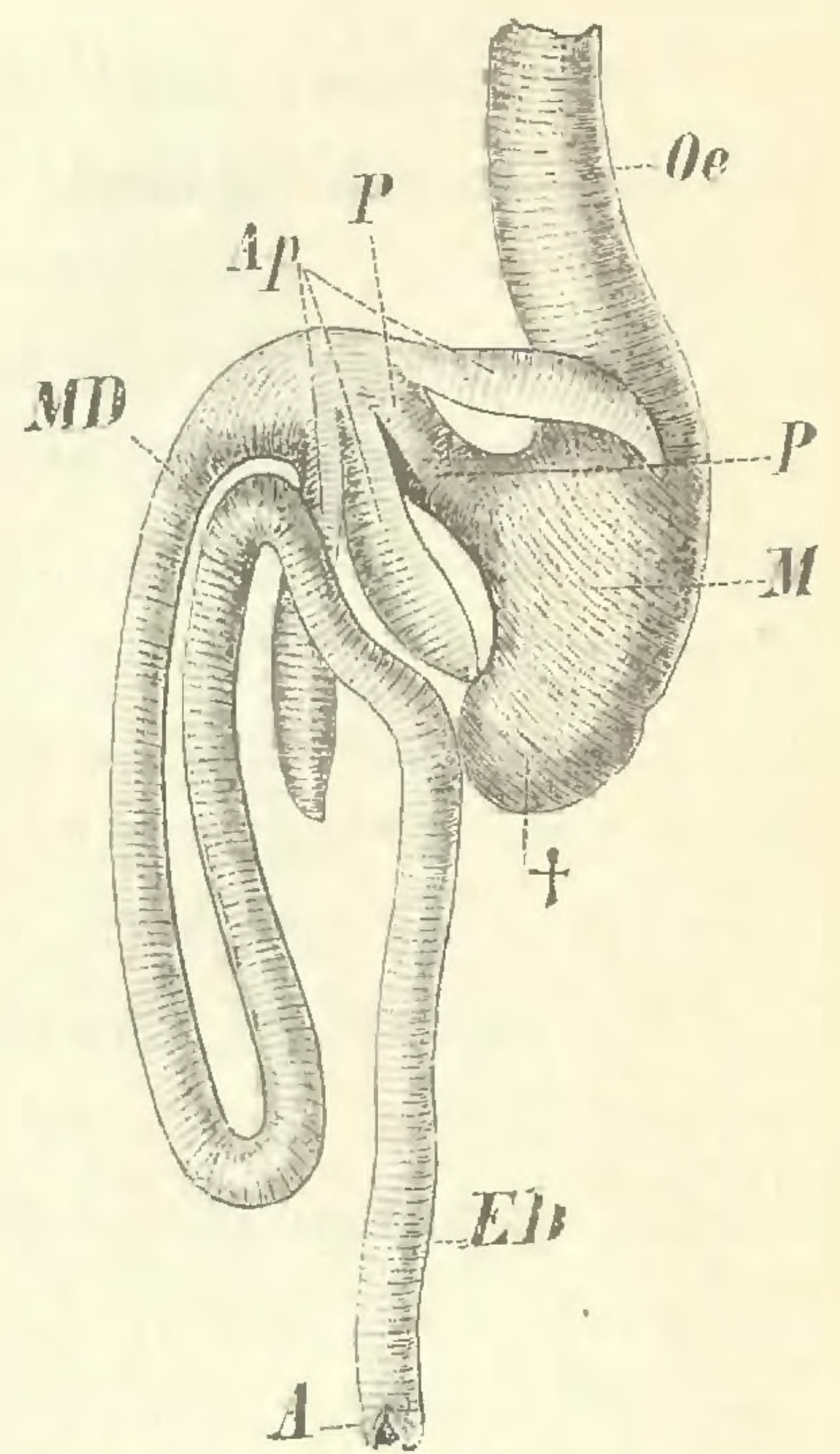


Рис. 460. Кишечникъ окуна. *Oe*—пищеводъ; *M*—желудокъ; †—его слѣпой мѣшокъ; *P*—*pylorus*; *Ap*—пилорическіе придатки; *MD*, *ED*—средняя и задняя кишки; *A*—анальное отверстие. Изъ Видерсгейма.

(рис. 358). Въ мѣстѣ перехода одной вѣтви въ другую въ большинствѣ случаевъ образуется слѣпой, направленный назадъ, выступъ (рис. 460). У скатовъ, въ связи съ расширенной формой ихъ тѣла, желудокъ является болѣе объемистымъ и вытянутъ

по поперечной оси животного. У ганойдовъ и костистыхъ встрѣчаются рядомъ обѣ формы желудка: со слѣвымъ отросткомъ (у *Polypterus* изъ ганойдовъ, а также у лососевыхъ, окуневыхъ и др.) и безъ него (у *Lepidosteus* и *Acipenser* изъ ганойдовъ, а также у камбаловыхъ и др.) (рис. 459). Часто отъ средней кишки желудокъ ограниченъ клапанообразной складкой. У тѣхъ изъ *Plectognathi*, у которыхъ желудокъ или его брюшной выступъ наполняется воздухомъ, желудокъ является рѣзко отграниченнымъ отъ пищевода и сильно расширеннымъ, такъ что занимаетъ большую часть полости тѣла (рис. 432). У нѣкоторыхъ рыбъ (*Mugil*, *Mormyrus* и др.) пилорическій отдѣлъ желудка имѣетъ чрезвычайно толстыя мускулистыя стѣнки и узкій просвѣтъ, такъ что обособляется нѣчто въ родѣ мускульнаго желудка (рис. 461). У другихъ рыбъ, напр. у выюна (*Cobitis fossilis*), линя (*Tinca vulgaris*) и др., желудокъ и средняя кишка, поверхъ обычнаго мышечнаго слоя, состоящаго изъ гладкихъ мышцъ, имѣютъ еще поверхностный слой продольныхъ и подъ нимъ кольцевыхъ поперечно-полосатыхъ мускуловъ. У большинства рыбъ въ стѣнкахъ желудка залегаютъ трубчатая железы, причемъ иногда (селахий, ганойды) железы нисходящей и восходящей части имѣютъ различный характеръ, такъ что можно отличить донныя и пилорическія железы. У немногихъ формъ, какъ у *Astia*, щуки (*Esox*), скуня (*Perca*) и др., сохраняется въ желудкѣ мѣстами мерцательный эпителий. Средняя кишка то почти прямая, то извилистая, у селахий (рис. 452), ганойдовъ (рис. 459) и двудышащихъ (рис. 462) имѣетъ на внутренней поверхности спиральный клапанъ, особенно сильно развитой у селахий, у которыхъ онъ сильно вдается въ просвѣтъ средней кишки и образуетъ много-

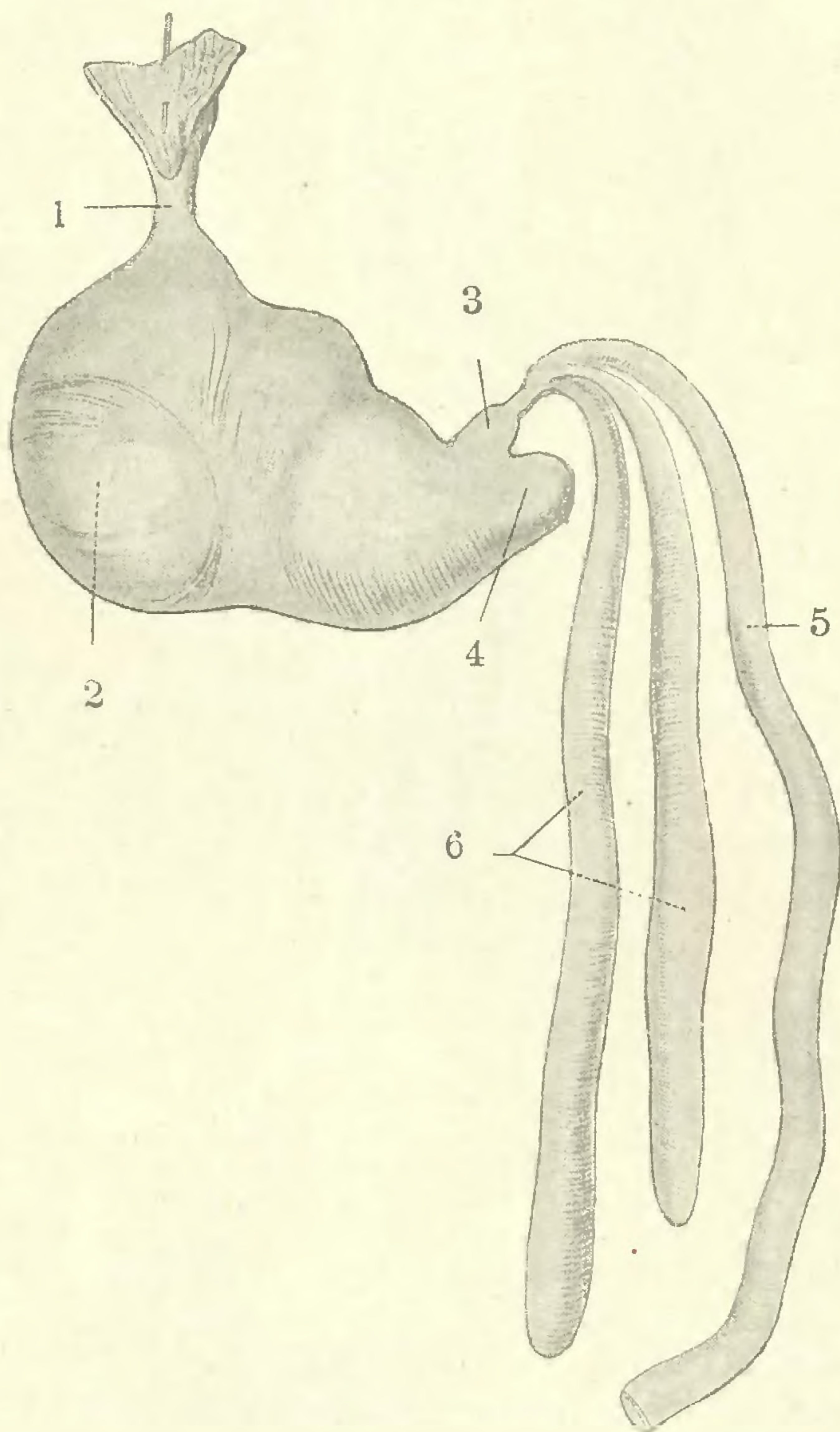


Рис. 461. Кишечникъ *Mormyrus oxymurinus*. 1—пищеводъ; 2—обособленная кардіальная часть желудка; 3—пилорическая часть его; 4—слѣпой выступъ желудка; 5—кишка; 6—пилорическіе придатки. По Гиртлю.

донныя и пилорическія железы. У немногихъ формъ, какъ у *Astia*, щуки (*Esox*), скуня (*Perca*) и др., сохраняется въ желудкѣ мѣстами мерцательный эпителий. Средняя кишка то почти прямая, то извилистая, у селахий (рис. 452), ганойдовъ (рис. 459) и двудышащихъ (рис. 462) имѣетъ на внутренней поверхности спиральный клапанъ, особенно сильно развитой у селахий, у которыхъ онъ сильно вдается въ просвѣтъ средней кишки и образуетъ много-

численные обороты. У ганоидовъ онъ слабѣе развитъ и его обороты малочи-
сленнѣе, но съ одной стороны у *Lepidosteus*, а съ другой—у нѣкоторыхъ

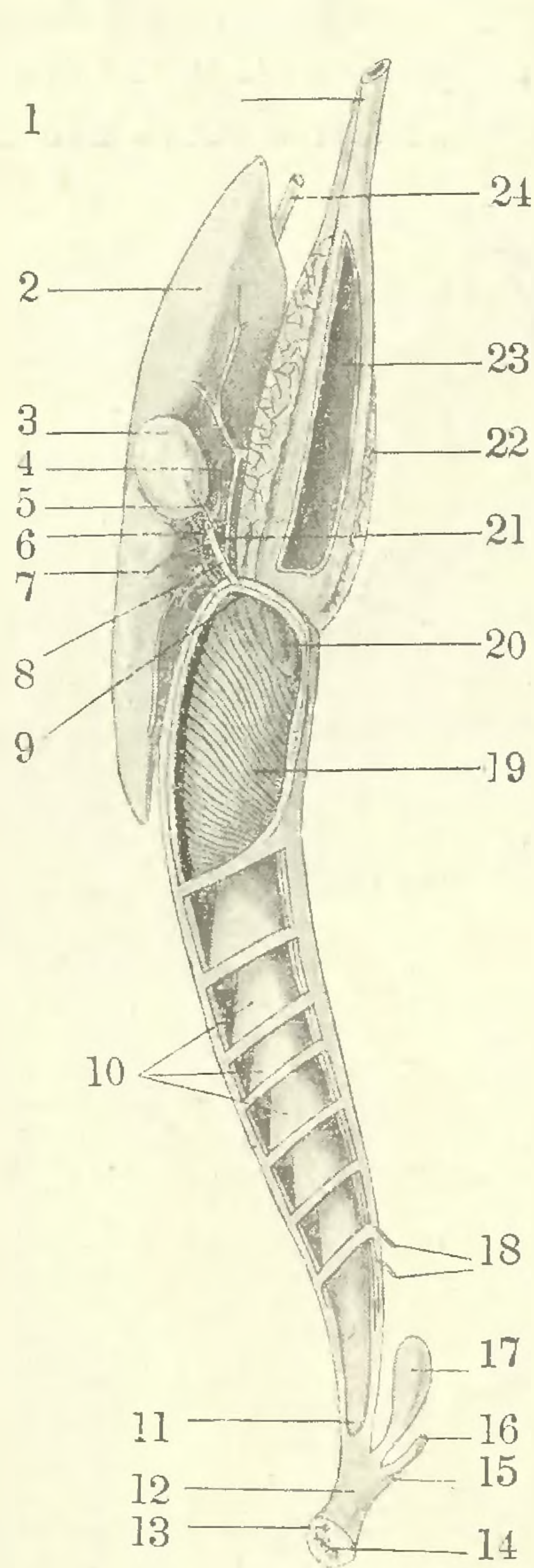


Рис. 462. Кишечникъ *Protopterus*. Желудокъ и кишка вскрыты. 1—пищеводъ; 2—печень; 3—желчный пузырь; 4—*ductus hepaticus*; 5—*d. cysticus*; 6—*arteria coeliaco-mesenterica*; 7—*d. hepaticus*; 8—*d. choledochus*; 9—его отверстие въ кишку; 10—спиральный клапанъ; 11—задняя кишка; 12—клоака; 13—абдоминальная пора; 14—задній проходъ; 15—мочеточникъ; 16—яйцеводъ; 17—мочевой пузырь; 18—*arteria mesenterica*; 19—*bursa Entiana*; 20—*pylorus*; 21—*vena portarum*; 22—селезенка; 23—желудокъ; 24—*vena cava inferior*. По Булленджеру изъ Паркера.

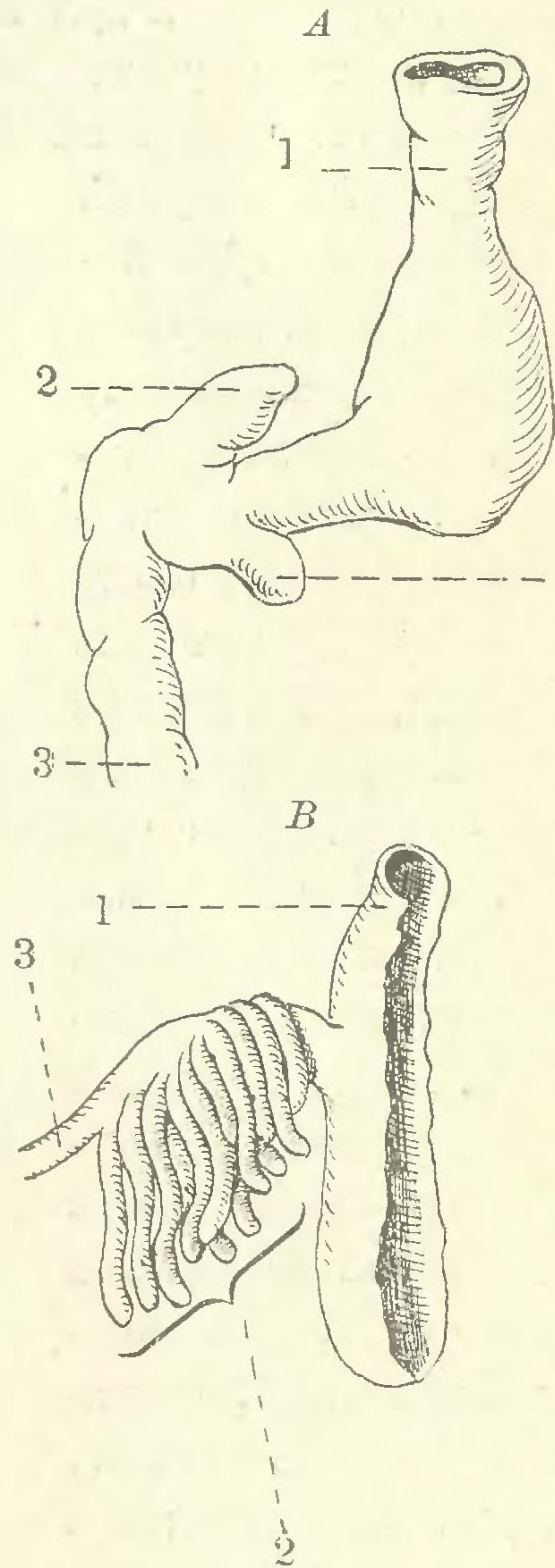


Рис. 463. Кишечникъ рыбъ (сбоку): А—*Blennius viviparus*; В—*Uranoscopus*. 1—пищеводъ; 2—пилорическіе придатки; 3—кишка. По Карусу и Отто.

костистыхъ (изъ сельдевыхъ *Chirocentrus*), имѣется лишь рудиментъ его. Спиральный клапанъ можетъ начинаться непосредственно отъ пилорической части (многія селахія, *Polypterus*) или нѣсколько отступя отъ нея, такъ

что передній участокъ средней кишки обособляется въ видѣ лишенной клапана пилорической сумки (*bursa pylorica s. Entiana*), а прочая часть— въ видѣ снабженнаго клапаномъ отдѣла, или спиральной кишки (рис. 462). У ганойдовъ иногда клапанъ развитъ только въ задней части средней кишки.

Кромѣ того, на внутренней стѣнкѣ средней кишки рыбъ наблюдаются различно расположенныя складки, ограничивающія крипты (стр. 462), а равно иногда и сосочки, сидящія то на краяхъ складокъ, то непосредственно на стѣнкѣ кишки.

Въ началѣ средней кишки въ нее впадаютъ у рыбъ особые слѣпыя придатки, называемые пилорическими (*appendices pylorici*) (рис. 460). У нѣкоторыхъ ганойдовъ на мѣстѣ ихъ имѣется лишь небольшое выпяченіе (*Polypterus*), а у другихъ имѣются многочисленныя, пучкомъ сидящія пилорическія придатки, впадающія то въ одинъ лопастью выступъ (*Polyodon*), то непосредственно въ кишку или тремя отверстиями (*Acipenser*), или, наконецъ, каждый своимъ отверстиемъ (*Lepidosteus*). Вообще же число пилорическихъ придатковъ можетъ весьма варьировать: то одинъ (*Lophius*, *Ammodytes*, нѣкоторыя селахій), то два (*Laemargus* изъ акулъ, *Blennius*, *Zoarcetes*, *Rhombus*, *Gasterosteus* изъ костистыхъ), то три (окуневья), то четыре (*Sargus*, *Cottus*, *Box*), то пять (*Pleuronectes*), то ихъ очень много (до 191 у *Scomber*) (рис. 461 и 463). Они могутъ сидѣть то пучкомъ при началѣ средней кишки, то въ одинъ рядъ на нѣкоторомъ протяженіи послѣдней (напр. у лососевыхъ). У нѣкоторыхъ сельдевыхъ они сидятъ пучками на всемъ протяженіи средней кишки (рис. 457). Иногда нѣсколько придатковъ имѣютъ общее отверстие. У многихъ рыбъ, напр. у большинства селахій и двудышащихъ, у *Amia* изъ ганойдовъ, а также у многихъ костистыхъ, а именно у карповыхъ (*Cyprinidae*), сомовыхъ (*Siluridae*), сростно-челюстныхъ (*Plectognathi*), пучкожаберныхъ (*Lophobranchii*) и щукъ (*Esocidae*), пилорическія придатки отсутствуютъ вовсе. Иногда пилорическія придатки являются исключительно слизоотдѣлительными, а иногда выдѣляютъ пищеварительные соки. У двудышащихъ, какъ и у круглоротыхъ, кишечныя железы отсутствуютъ, но у другихъ рыбъ онѣ имѣются. Иногда сохраняется и мерцательный эпителий.

Печень рыбъ, какъ и всѣхъ вышестоящихъ формъ, представляетъ железу сѣтчатого типа. У двудышащихъ, какъ и у круглоротыхъ, она двулопастная, причемъ одна лопасть обыкновенно направляется впереди вдоль передней кишки, а другая къзади вдоль средней кишки. Отъ каждой лопасти идетъ свой *ductus hepaticus*. Оба *ductus hepatici*, по соединеніи съ *d. cysticus*, открываются въ видѣ общаго протока—*d. choledochus*—въ начальную часть средней кишки около пилорическихъ придатковъ. У акулъ обѣ лопасти печени вытянуты къзади (рис. 458), а у скатовъ, въ зависимости отъ ихъ формы тѣла, лопасти сильно развиты въ поперечномъ направленіи. Какъ у ганойдовъ, такъ и у костистыхъ число лопастей печени можетъ быть болѣе двухъ, причемъ, однако, число не-

чечныхъ протоковъ отнюдь не соответствуетъ числу допастей печени, или же, наоборотъ, печень можетъ вовсе не представлять дѣленія на лопасти.

Поджелудочная железа у рыбъ небольшихъ размѣровъ. Всегда развитъ спинной ея зачатокъ, а брюшные зачатки имѣются лишь у ганноидовъ и костистыхъ рыбъ. Железа можетъ открываться нѣсколькими протоками и притомъ иногда въ пилорическіе придатки. У двудышащихъ дольки поджелудочной же-

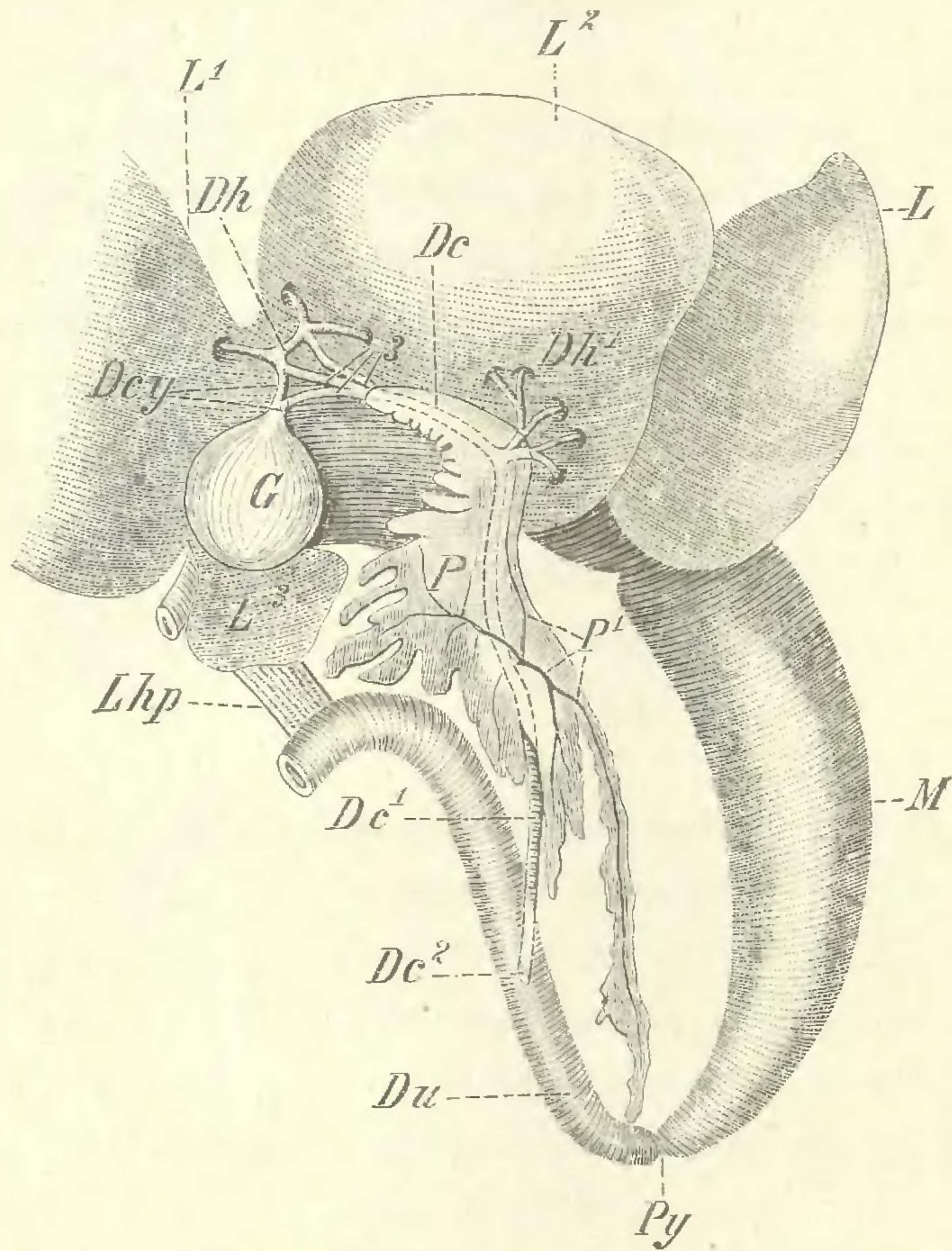


Рис. 464. Поджелудочная железа, печень и желчный пузырь лягушки (*Rana esculenta*). *L—L³*—лопасти печени; *G*—желчный пузырь; *P*—поджелудочная железа; *Dcy*—*ductus cystici*, образующіе вмѣстѣ съ *d. hepatici* съѣтъ, три выводящихъ канала которой (3) соединяются въ одинъ общій *d. choledochus—Dc*. Последний прободаетъ поджелудочную железу, принимая въ себя при *Dh¹* протоки другихъ допастей печени и при *P¹* протоки поджелудочной железы. При *Dc¹* протокъ выходитъ изъ поджелудочной железы наружу и при *Dc²* сообщается съ двѣнадцатиперстной кишкой. Къ послѣдней печень прикреплена посредствомъ *ligamentum hepato-entericum (Lhp)*; *M*—желудокъ; *Py*—его пилорическій отдѣлъ.

Изъ Видерстейма.

лезы вѣдрены въ стѣнку кишечника, а у костистыхъ залезаютъ въ спинномъ мезентеріи или вѣдрены въ ткань печени.

У акуль, скатовъ и двудышащихъ короткая задняя кишка играетъ роль клоаки и выстлана плоскимъ эпителиемъ. У прочихъ рыбъ она имѣетъ эпителий цилиндрической. У формъ, имѣющихъ спиральный клапанъ въ средней кишкѣ, его все-таки нѣтъ въ задней. У акуль и скатовъ въ клоаку впадетъ слѣпой пальцевидный отростокъ железистаго характера (рис. 458). Между костистыми

только немногія (*Box*) имѣютъ слѣпой выступъ на задней кишкѣ, но у двудышащихъ имѣется настоящая слѣпая кишка (рис. 462), которую прежде неправильно приравнивали мочевому пузырю амфибій. Въ то время какъ послѣдній лежитъ на брюшной сторонѣ клоаки, слѣпой выступъ двудышащихъ лежитъ на спинной сторонѣ и, слѣдовательно, скорѣе долженъ быть уподобленъ слѣпой кишкѣ.

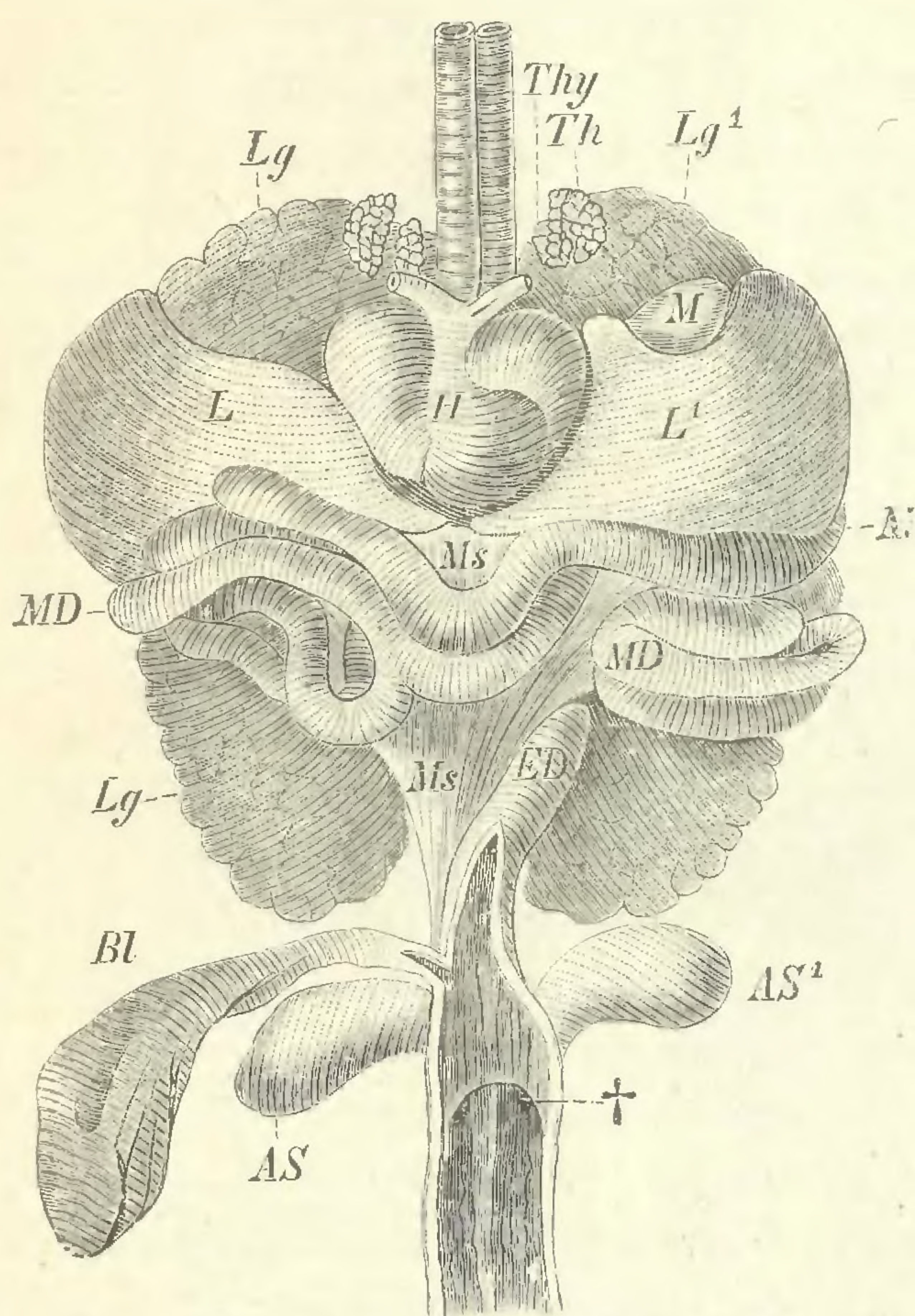


Рис. 465. Органы пищеваренія черепахи. *Th* и *Thy*—щитовидная и грудная железа; *Lg*, *Lg*¹—легкія; *H*—сердце; *L*, *L*¹—печень; *M*—желудокъ; *MD*—средняя кишка; *Ms*—брызжейка; *ED*—задняя кишка (взрѣзана съ брюшной стороны); *Bl*—мочевой пузырь; †—входъ въ анальные мѣшки—*AS*, *AS*¹. Изъ Видерсгейма.

Иногда задняя кишка отдѣлена отъ средней клапанообразной складкой. У формъ, не имѣющихъ клоаки, заднепроходное отверстіе является обособленнымъ и лежитъ впереди мочеполювого или полового, если послѣднее обособлено отъ мочевого, какъ это бываетъ у костистыхъ рыбъ (см. главу XIII).

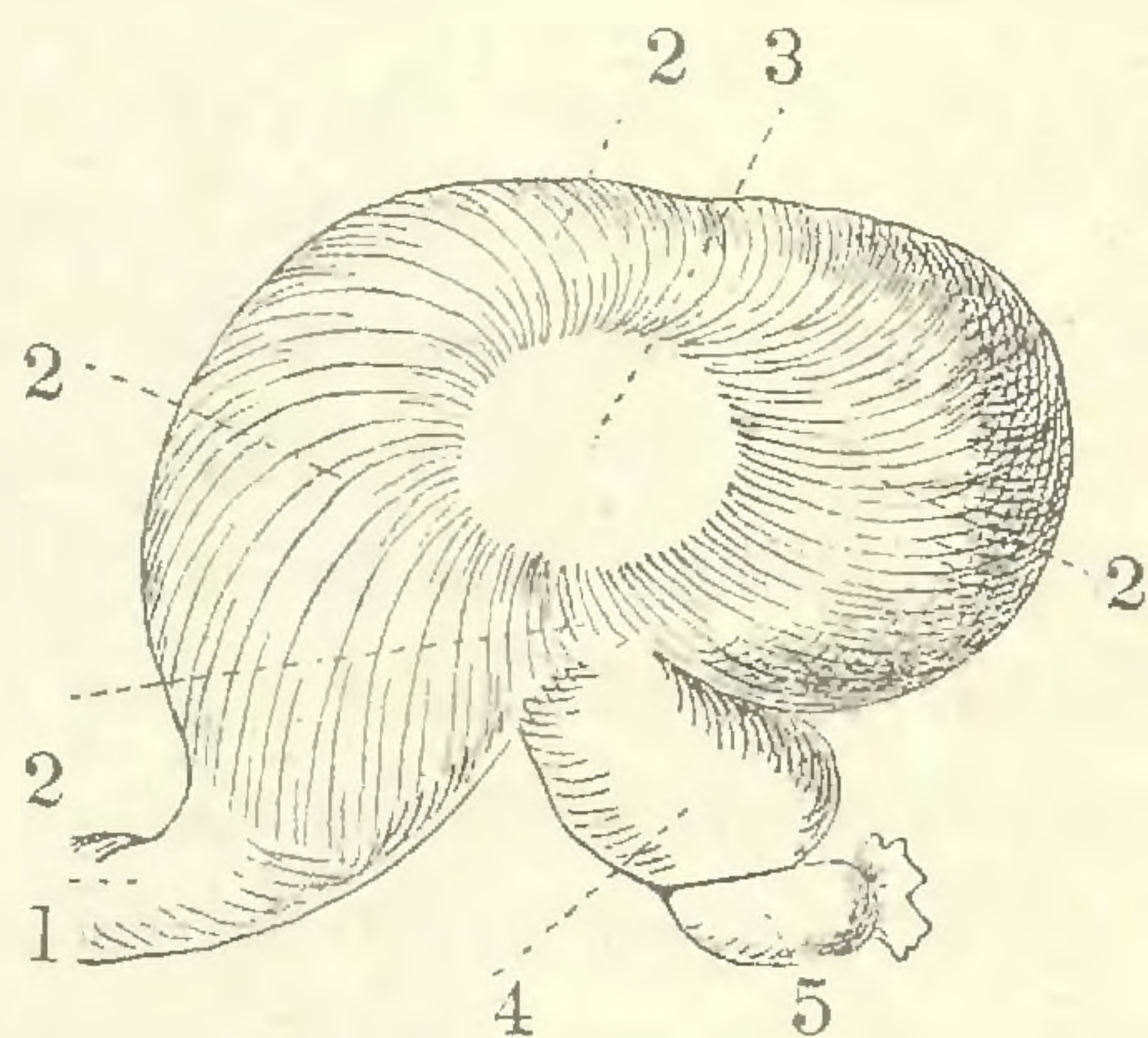


Рис. 466. Желудокъ аллигатора (*Alligator sclerops*). 1—пищеводъ; 2—мышцы желудка; 3—его сухожильная пластинка; 4—пилорическая часть; 5—начало кишки. По Карусу и Отто.

Переходимъ къ кишечнику амфибій. Пищеводъ, то содержащій желёзы, то не содержащій ихъ, незамѣтно переходитъ въ расширенный слегка желудокъ, который у амфибій съ вытянутой формой тѣла, какъ большинство хвостатыхъ и змѣевидная *Gymnophiona*, лежитъ по продольной оси животнаго, а у имѣющихъ широкое тѣло, какъ безхвостыя, — по поперечной оси и представляется изогнутымъ—съ вогнутостью впереди и вынуклостью кзади (рис. 464). Средняя кишка у *Gymnophiona* идетъ прямо, а у прочихъ образуетъ уже изгибы, достигающіе наибольшей сложности у безхвостыхъ амфибій. Раздѣленіе средней кишки на отдѣлы не выражено. На внутренней ея поверхности имѣются складки, а у безхвостыхъ и сосочки, предшественники ворсинокъ млекопитаю-

щихъ. Печень у амфибій то вытянута вдоль (*Proteus*, *Gymnophiona*), то округлая (прочія *Urodela*), то вытянута поперекъ (*Anura*). У *Gymnophiona* она часто подѣлена на мелкія другъ за другомъ лежащія лопасти; у хвостатыхъ обыкновенно безъ раздѣленія на лопасти, а у безхвостыхъ—двулопастная или рѣже трехлопастная. Поджелудочная железа образуется изъ трехъ зачатковъ: спинного и пары брюшныхъ, составляющихъ сначала одно цѣлое съ зачаткомъ печени и только потомъ отъ него обособляющихся (Goerpert, 1891). Впадаетъ поджелудочная железа у взрослой формы или въ *d. choledochus*, или самостоятельно, а у хвостатыхъ удерживаются оба сообщенія съ кишкой, т.-е. черезъ *d. choledochus* и непосредственное. Задняя кишка амфибій короткая, расширенная и играетъ роль клоаки. Слѣпая кишка не выражена, если не считать небольшого выступа на переднемъ концѣ клоаки, наблюдаемаго у нѣкоторыхъ амфибій.

Кишечникъ рептилій построенъ по тому же типу, какъ и кишечникъ амфибій. Пищеводъ рептилій, въ зависимости отъ удлиненія шеи, тоже удлиняется. Стѣнка его перѣдко включаетъ въ себѣ железы, а у черепахъ иногда (*Chelone*, *Sphargis*) несетъ на внутренней поверхности направленные назадъ сосочки, часто съ роговымъ покровомъ. Не рѣзко отграниченный желудокъ у рептилій съ удлинненнымъ тѣломъ (змѣи, змѣевидныя ящерицы) веретеновиденъ и выгнутъ по продольной оси животнаго. У прочихъ желудокъ ложится поперечно, какъ у безхвостыхъ амфибій, а у черепахъ, у которыхъ уже можно отличить донныя железы отъ пилорическихъ, эта особенность наиболее рѣзко выражена (рис. 465). У крокодиловъ въ пилорической части мышечный слой утолщается и пріобрѣтаетъ своеобразное расположеніе, а именно: на боковыхъ стѣнкахъ желудка имѣется по сухожильной (апоневротической) пластинкѣ, отъ которой радіально расходятся мышечныя волокна (рис. 466), а иногда обособляется пилорическая часть отъ кардіальной въ видѣ особаго отдѣла. Богатый мышцами желудокъ крокодиловъ служитъ между прочимъ для перетиранія пищи, на что указываютъ часто находимые въ немъ кварцевыя камешки—гастролиты, находимые также иногда въ желудкѣ змѣй и ящерицъ. Точно также заглатывали, повидному, камни нѣкоторые *Dinosauria* и *Sauropterygia*, но особенно это характерно для птицъ (стр. 476) (Wieland, 1906, 1907). Средняя кишка, иногда отдѣленная отъ желудка кольцевой складкой, почти прямая у *Amphisbaenidae*, тогда какъ у другихъ образуетъ различное число извилинъ, возрастающее у ящерицъ, крокодиловъ и особенно у черепахъ. Внутренняя поверхность средней кишки складчатая. Печень обыкновенно двулопастная, причемъ одна лопасть лежитъ съ лѣвой, другая съ правой стороны. У змѣй печень въ видѣ удлиненнаго органа, тянущагося отъ сердца до пилорической части желудка и безъ раздѣленія на лопасти. Поджелудочная железа мало отличается по своимъ отношеніямъ отъ таковой амфибій. Задняя кишка, играющая роль клоаки, имѣетъ обыкновенно слѣпой, асимметрично лежащій небольшой выступъ (*coecum*), отсутствующій у крокодиловъ и у нѣкоторыхъ черепахъ (*Chelonia*). У *Iguana*

онъ превышаетъ размѣрами желудокъ. У черепахъ иногда встрѣчается пара слѣпыхъ придатковъ задней кишки, или анальныхъ мѣшковъ (рис. 465). Мѣшки

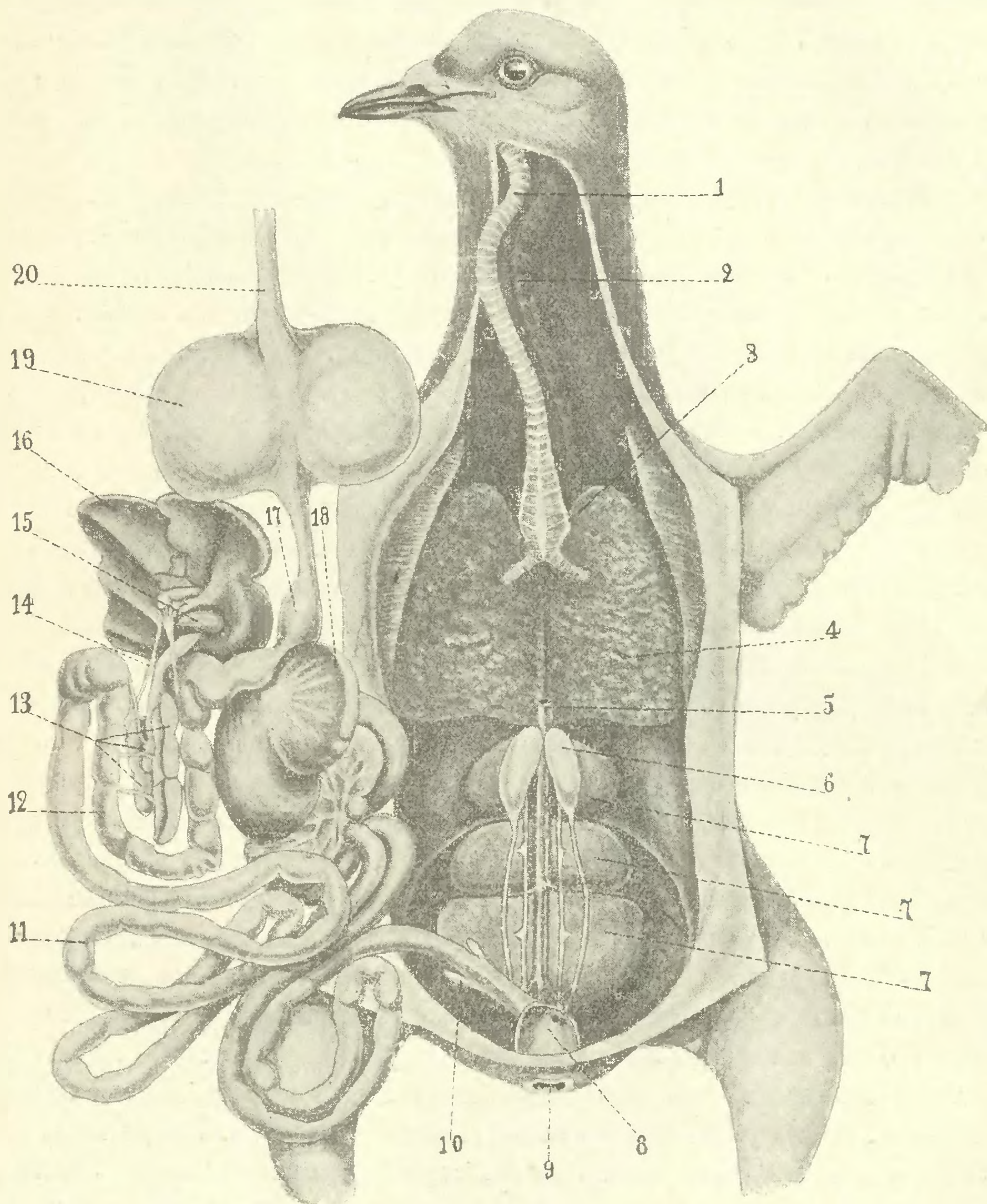


Рис. 467. Голубь (*Columba livia*), вскрытый съ брюшной стороны, пищеводъ перерѣзанъ и кишечникъ отвороченъ въ сторону. 1—трахея; 2—позвоночникъ; 3—нижняя гортань; 4—легкія; 5—перерѣзанная зорта; 6—сѣменники; 7—лопасти почекъ; 8—клоака, въ которой видны отверстія мочеточниковъ и сѣмяпроводовъ; 9—задній проходъ; 10—двѣ слѣпыя кишки; 11—тонкая кишка; 12—двѣнадцатиперстная кишка; 13—поджелудочная железа; 14—печеночные протоки; 15—селезенка; 16—печень; 17—железистый желудокъ; 18—мускульный желудокъ; 19—зобъ; 20—пищеводъ. (Ориг. рис.).

эти, достигающіе иногда своимъ переднимъ концомъ до легкаго, встрѣчаются у формъ, ведущихъ полуназемный — полуводный образъ жизни (Pickel, 1899).

Значеніе ихъ не совсѣмъ понятно. Во всякомъ случаѣ они наполняются жидкимъ содержимымъ, а не воздухомъ, какъ думали раньше. Судя по окаменѣвшимъ испражненіямъ (копролитамъ) ихтиозавровъ, ихъ задняя кишка имѣла спиральную складку, но эта складка врядъ-ли соотвѣтствуетъ таковой рыбъ, ибо у послѣднихъ какъ разъ въ задней кишкѣ эта складка неразвита. Задній проходъ змѣй и ящерицъ имѣетъ форму поперечной щели, почему онѣ и получили общее названіе поперечнопроходныхъ (*Plagiostremata*).

Кишечникъ птицъ имѣетъ нѣкоторыя своеобразныя черты (рис. 467). Пищеводъ птицъ, снабженный на внутренней сторонѣ обыкновенно железами, а у пугачевъ, подобно таковому черепахъ, роговыми сосочками, образуетъ въ большинствѣ случаевъ зобъ (*ingluvies*), имѣющій форму или простого расширения, или же выступа брюшной стѣнки пищевода. Зобъ этотъ или является резервуаромъ для пищи, или же снабженъ особыми железами, имѣющими характеръ пищеварительныхъ. У многихъ птицъ зобъ отсутствуетъ. У голубей во время насиживания эпителий зоба, имѣющаго форму парнаго большого мѣшка, чрезвычайно утолщается и вдается въ соединительно-тканый слой, но не въ видѣ отдѣльныхъ плотныхъ отпрысковъ или набуханій, какъ это описывалось, а утолщеніе происходитъ по всей поверхности зоба равномерно, вслѣдствіе усиленнаго размноженія нижнихъ слоевъ кѣтокъ (Arcangeli, 1904). Кѣтки эпителия зоба частью претерпѣваютъ жировое перерожденіе, и образуется выдѣленіе, содержащее переродившіяся кѣтки и напоминающее молозиво (*colostrum*) млекопитающихъ (стр. 88). Оно служитъ для кормленія птенцовъ. Кромѣ того въ стѣнкѣ зоба у голубей имѣются и настоящія железы, которыя тоже, вѣроятно, отчасти участвуютъ въ образованіи этого выдѣленія. Желудокъ птицъ представляетъ собой дальнѣйшее развитіе особенностей, замѣченныхъ у крокодилевъ: кардіальная часть обособляется въ видѣ небольшого расширения, извиѣ не рѣзко отграниченнаго отъ пищевода и богатаго железами, или железистаго желудка (*proventriculus*); тогда какъ пилорическая часть, отдѣленная отъ первой кольцевой перетяжкой, представляетъ резервуаръ съ чрезвычайно развитымъ мышечнымъ слоемъ, или мускульный желудокъ (*ventriculus*) (рис. 468). Средняя кишка беретъ начало изъ него около мѣста соединенія его съ железистымъ желудкомъ. По присутствію на боковыхъ стѣнкахъ сухожильныхъ пластинокъ, отъ которыхъ расходятся мышечныя волокна, эту часть можно сравнить съ пилорическимъ отдѣломъ желудка крокодиловъ. Внутренняя стѣнка мускульнаго желудка богата железами, выдѣляющими твердую оболочку, выстилающую внутреннюю поверхность желудка и, повидимому, періодически сбрасываемую. Эта оболочка вмѣстѣ съ заглоченными птицей кварцевыми камешками, или гастролитами, служитъ у зерноядныхъ птицъ для перетиранія пищи. У плотоядныхъ мышечный слой развитъ слабѣе, и значительная часть боковой стѣнки желудка является сухожильной. Первоначальное мнѣніе, что толщина мышечнаго слоя мускульнаго желудка можетъ весьма сильно измѣняться при измѣненіи пищи птицы, не подтвердилось, и строеніе мускульнаго желудка представляетъ собой

нѣчто довольно стойкое и опредѣленное (Brandes, 1896), хотя нѣкоторой приспособляемостью къ условіямъ питанія желудокъ птицы (не только мышечный, но и железистый) несомнѣнно обладаетъ (Babcock, 1906).

Средняя кишка у птицъ гораздо длиннѣе, чѣмъ у рептилій, и образуетъ сложные различнымъ образомъ расположенные изгибы и завитки, а ближайшій къ желудку отдѣлъ обособляется въ видѣ двѣнадцатиперстной кишки (*duodenum*). Внутренняя поверхность средней кишки, кромѣ разнообразныхъ складокъ, имѣетъ хорошо развитыя ворсинки. Печень обыкновенно состоитъ изъ двухъ боковыхъ

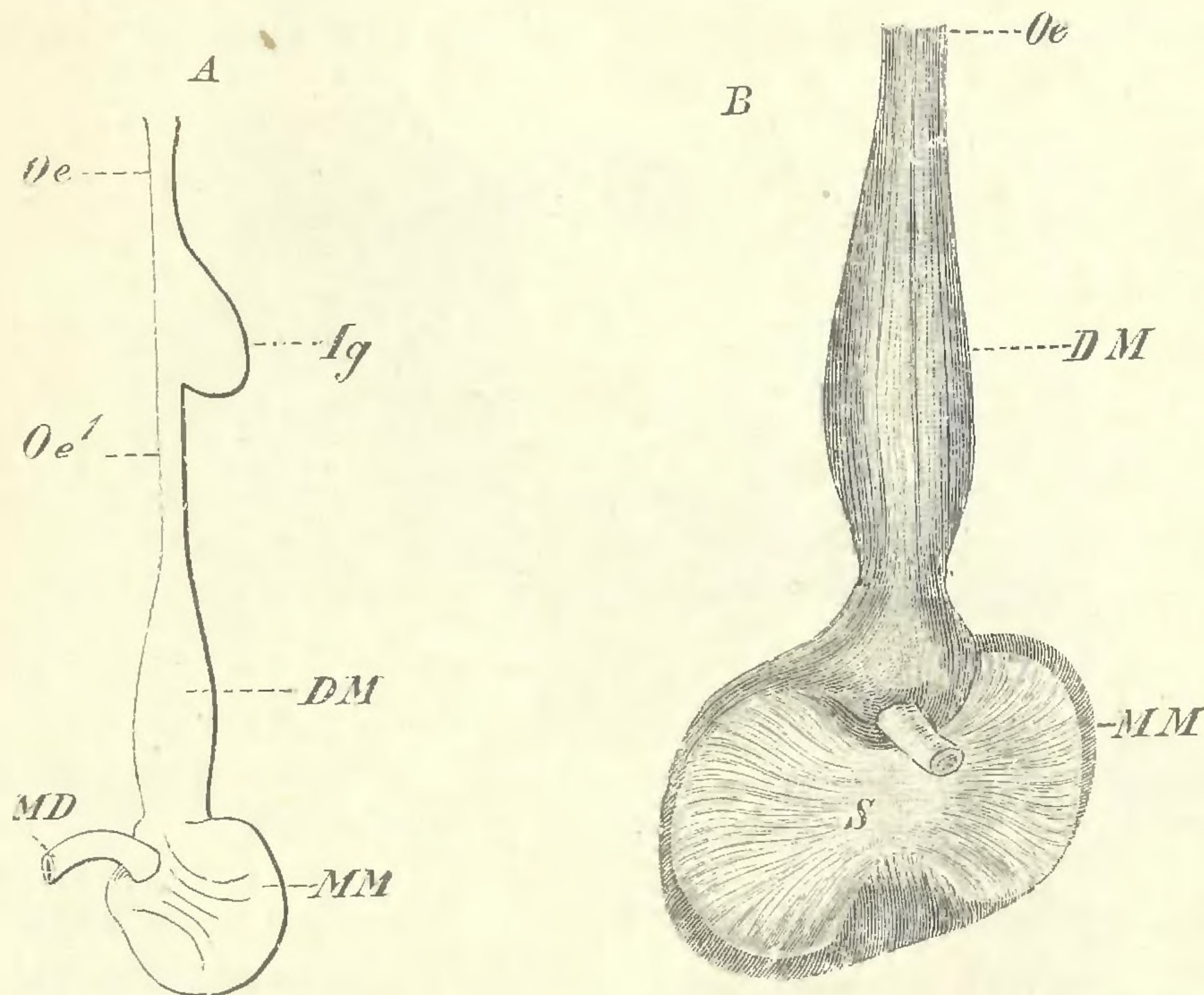


Рис. 468. Передняя кишка птицъ. *A* — схема, *B* — желудокъ лысухи (*Fulica atra*). *Oe*, *Oe'* — пищеводъ; *Ig* — зобъ; *DM* — железистый, *MM* — мышечный желудокъ, *MD* — средняя кишка; *S* — сухожильная часть стѣнки мышечнаго желудка. Изъ Видерсгейма.

лопастей, соединенныхъ поперечнымъ мостикомъ, и отъ каждой лопасти обыкновенно идетъ свой протокъ, причемъ одинъ изъ нихъ впадаетъ непосредственно въ двѣнадцатиперстную кишку (*d. hepato-entericus*), а другой (*d. hepaticus*) соединяется съ *d. cysticus* желчнаго пузыря и потомъ впадаетъ туда же въ видѣ *d. choledochus*. У нѣкоторыхъ птицъ, какъ, напримѣръ, у голубя (*Columba*), страуса (*Struthio*) и др., желчный пузырь отсутствуетъ. Поджелудочная железа лежитъ въ петлѣ, образованной двѣнадцатиперстной кишкой, и отдаетъ свои протоки (отъ 1 до 3-хъ) въ заднюю восходящую часть этой петли. Иногда, какъ, напримѣръ, у цапли (*Ardea*), она раздѣлена на двѣ железы. Развивается поджелудочная железа изъ тройнаго зачатка, какъ и железа рептилій. Задняя кишка птицъ, играющая роль клоаки, тоже короткая, какъ у рептилій, и снабжена двумя то короткими, то очень длинными слѣпыми кишками. Рѣже бываетъ одна слѣпая кишка, какъ, напр., у журавля (*Grus*) и др., или слѣпыхъ кишекъ вовсе нѣтъ, какъ, напр., у попугаевъ (*Psittaci*,

носороговъ (*Buceros*), казуара (*Casuarus*) и др. У страуса обычныя складки внутренней поверхности слѣпыхъ кишекъ принимаютъ форму спиральной складки. На спинной стѣнкѣ задней кишки имѣется углубленіе, именуемое Фабриціевой сумкой (*bursa Fabricii*), возникающее въ энтодермической части кишки и только потомъ примыкающее къ самой конечной эктодермической части кишки (Wenkenbach, 1888; Romayer, 1902). Въ стѣнкахъ углубленія залегаютъ многочисленные плотныя эпителиальныя фолликулы, состоящія изъ двухъ слоевъ: периферическаго и центрального (рис. 469). Центральный слой непосредственно связанъ съ эпителиемъ, набуханіемъ котораго и возникаютъ фолликулы. Фолликулы, чаще всего помѣщающіяся на выступахъ слизистой оболочки, вдающихся въ полость

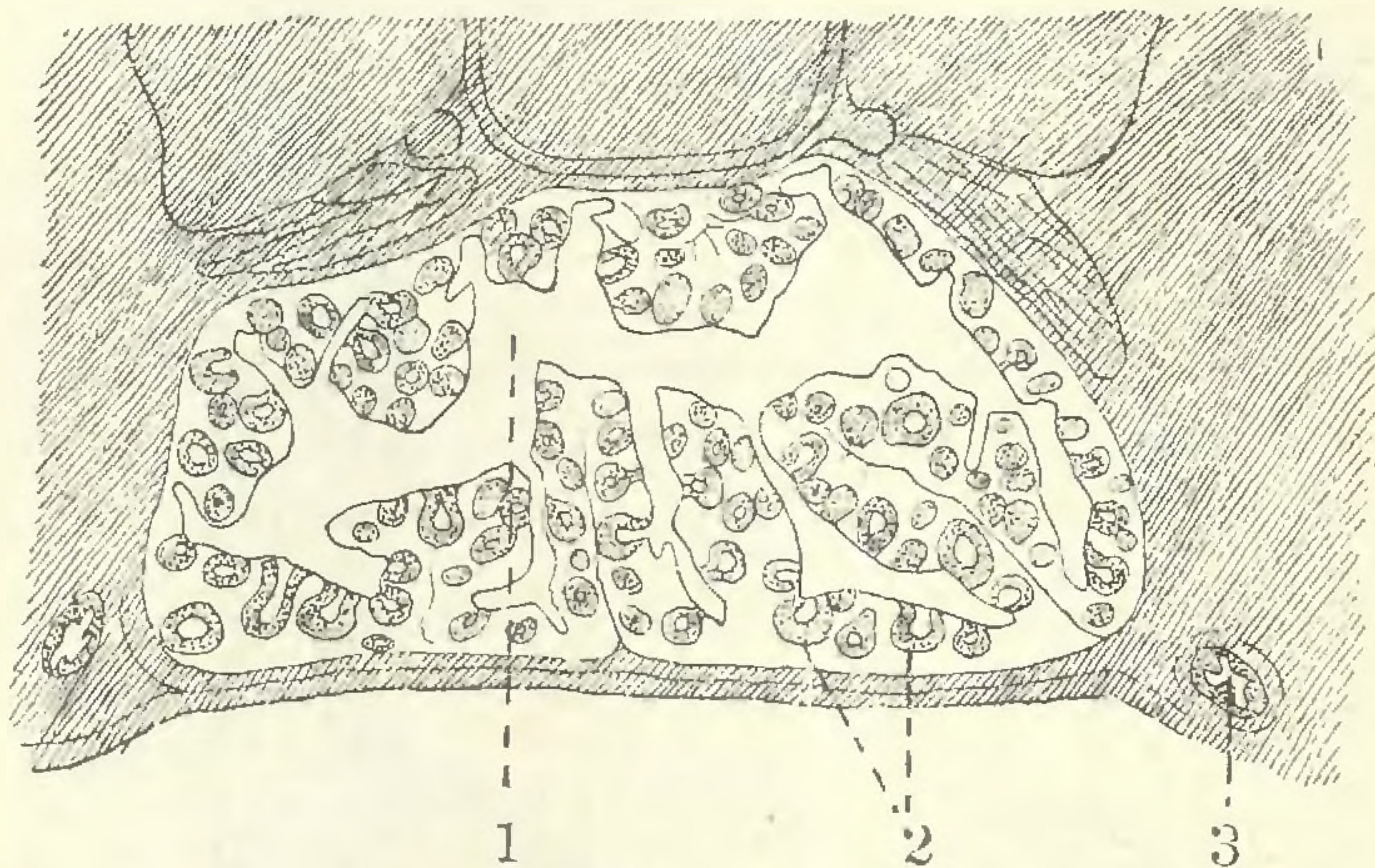


Рис. 469. Фабриціева сумка зародыша цыпленка въ разрѣзѣ: 1—ея просвѣтъ; 2—фолликулы; 3—мочеточникъ. По Диссельгорсту.

сумки, то лежатъ непосредственно подъ эпителиемъ, то углубляются въ толщу стѣнки сумки, причемъ къ нимъ подходятъ выпячиванія эпителия или даже развѣтвленные эпителиальныя каналы, то наконецъ выпячиваются или, точнѣе, выворачиваются въ полость сумки (Wenkenbach, 1888). Съ возрастомъ, а у многихъ птицъ еще въ молодости (къ 8 — 9 мѣсяцамъ) начинается дегенерация сумки, и самое углубленіе можетъ чрезвычайно уменьшаться и даже совсѣмъ сглаживаться. Значеніе этого органа неизвѣстно.

Обратимся къ кишечнику млекопитающихъ. Пищеводъ, рѣзко отграниченный отъ желудка, часто снабженъ трубчатыми железами слизистаго характера. Совершенно своеобразнымъ является желудокъ яйцеродныхъ (*Monotremata*): онъ не имѣетъ железъ и выстланъ такимъ же плоскимъ многослойнымъ эпителиемъ, какъ и пищеводъ, т.-е. онъ какъ бы представляетъ собой расширенный отдѣлъ этого послѣдняго. У другихъ млекопитающихъ тоже нерѣдко ближайшая къ пищеводу часть желудка образована расширеніемъ пищевода (рис. 470 и 471). Такимъ образомъ въ наиболѣе полно представленномъ желудкѣ млекопитающихъ можно отличить слѣдующія области: пищеводную, выстланную многослойнымъ и часто ороговѣвшимъ эпителиемъ и лишенную типичныхъ для желудка железъ; кардіальную, имѣющую кардіальныя железы; дно, содержащее донныя железы; наконецъ, пилорическую, содержащую

пилорическія железы. Области эти могутъ быть отдѣлены перетяжками извнѣ, такъ что желудокъ принимаетъ сложную форму. Иногда имѣется лишь простая перетяжка, дѣлящая желудокъ на два отдѣла, а иногда число отдѣловъ можетъ быть весьма значительно. Особенность эта далеко не всегда сопровождается отрываніемъ жвачки.

Простой желудокъ у млекопитающихъ лежитъ длинной осью поперекъ тѣла животного, а его выпуклая направленная кзади стѣнка можетъ образовать выступъ то въ кардіальной, то въ донной области. Наклонность къ подраздѣленію желудка на отдѣлы свойства уже

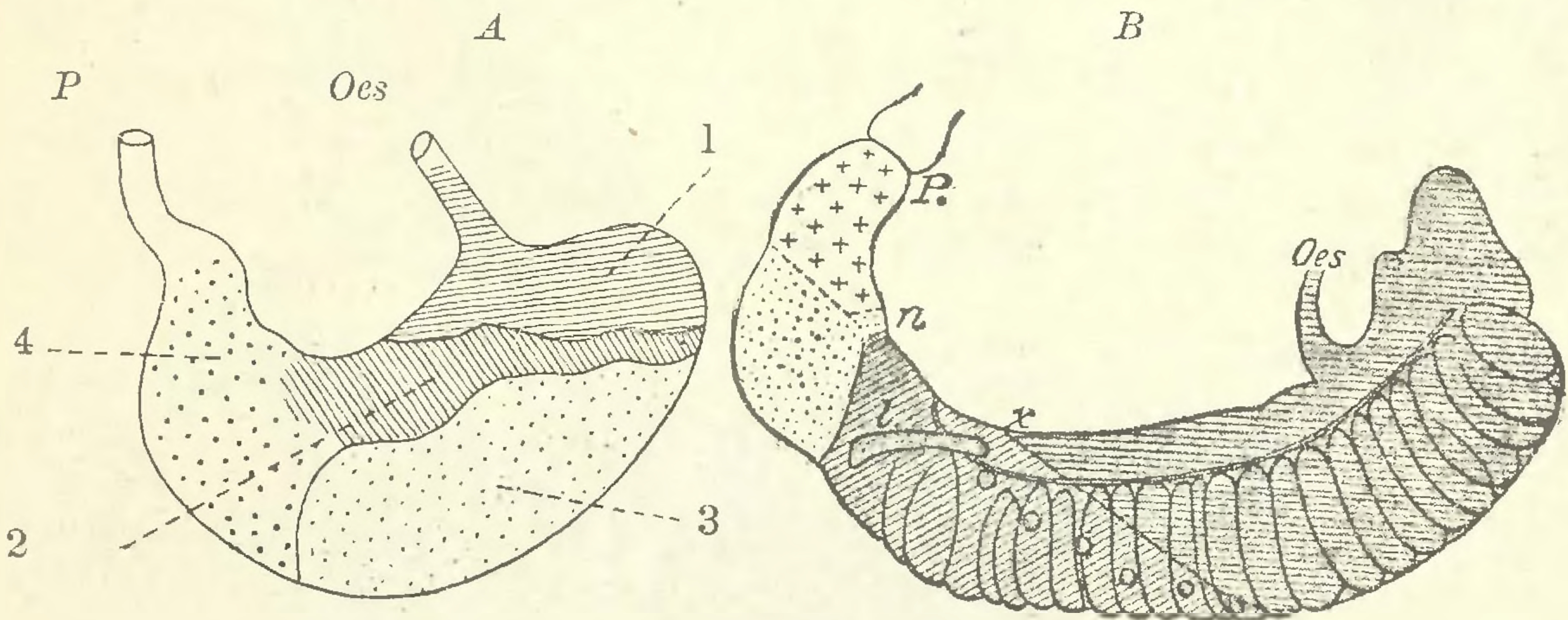


Рис. 470. Схематическое изображение желудка: *A*—тапира (*Tarivus indicus*) по Эдельману; *B*—кенгуру (*Dorcopsis luctuosa*) по Шефферу и Вильяму. Пищеводная область (1) горизонтально заштрихована; область кардіальныхъ железъ (2) косо заштрихована; область донныхъ железъ обозначена мелкимъ пунктиромъ (3), а область пилорическихъ (4) железъ крестиками, или крупнымъ пунктиромъ. *Oes*—oesophagus; *P*—pylorus; *l*—скопления лимфoidной ткани; *n*—граница распространенія донныхъ и пилорическихъ железъ; *x*—граница пищеводной и кардіальной частей.

сумчатымъ. Такъ у кенгуру (*Marsupius, Dorcopsis* и др.) сильно вытянутый желудокъ представляетъ сравнительно длинную кардіальную часть, верхній отдѣлъ которой носитъ тотъ же характеръ, какъ и пищеводъ, а затѣмъ еще два болѣе короткихъ отдѣла: донный и пилорическій (рис. 470, *B*). Кардіальный отдѣлъ образуетъ рядъ поперечныхъ (по отношенію къ длинной оси желудка) выступовъ. Та же наклонность къ раздѣленію на отдѣлы выражена у нѣкоторыхъ неполнозубыхъ, какъ напр. у панголиновъ (*Manis*), и особенно у лѣнивцевъ (*Bradypus*). У послѣднихъ (рис. 471, *A*) вся средняя часть желудка, подѣленная въ свою очередь перетяжками на отдѣлы, является пищеводной; съ лѣвой стороны лежитъ въ видѣ слѣпого выступа кардіальная часть, а съ правой—два другъ за другомъ слѣдующихъ отдѣла: донный и пилорическій. У *Manis javanica* въ пилорической части желудка имѣются роговые зубцы. Точно также подѣленъ на различные отдѣлы желудокъ китообразныхъ; но отдѣлы эти у различныхъ представителей этого отряда не всегда одинаковаго морфологическаго значенія. Такъ у *Ziphius* первый расширенный отдѣлъ носитъ донный характеръ, а второй узкій съ перетяжками—пилорическій; тогда какъ у *Rhocaena* и *Lagenorhynchus* первый расширенный отдѣлъ со слѣпымъ выступомъ—является пищеводнымъ, второй овальный или полукруглый и меньшей величины—доннымъ, а затѣмъ еще одинъ очень небольшой третій и удлиненный четвертый отдѣлы являются пилорическими. Такимъ образомъ у китообразныхъ внѣшнія подраздѣленія совпадаютъ съ распредѣленіемъ железъ. Подѣленъ на отдѣлы желудокъ сиреновыхъ. Но наибольшей обособленности эти части

достигаютъ у парноногихъ копытныхъ, въ частности у жвачныхъ. У непарноногихъ, напр. у лошади (*Equus*) или тапира (*Tapirus*), въ стѣнкѣ желудка имѣются типичные четыре участка, но они извнѣ не выражены (рис. 470, *A*). Тѣ же отпшенія наблюдаются у кабановъ и свиней (*Suidae*) между парноногими, но у американскаго кабана пекарма (*Dicotyles*), приближающагося къ жвачнымъ отчасти и по строенію своихъ конечностей (стр. 240), желудокъ состоитъ изъ трехъ отдѣловъ (рис. 471, *B*): средняго—пищеводнаго; лѣваго, снабженнаго двумя слѣпыми выступами и являющагося частью пищеводнымъ, частью кардіальнымъ; праваго, содержащаго донныя, а въ конечной части пилорическія железы. У гиппопотамовъ (*Hippopotamus*) желудокъ подѣленъ на четыре отдѣла (рис. 472), изъ которыхъ только послѣдній содержитъ железы, а три прочихъ имѣютъ многослойный частью ороговѣвшій

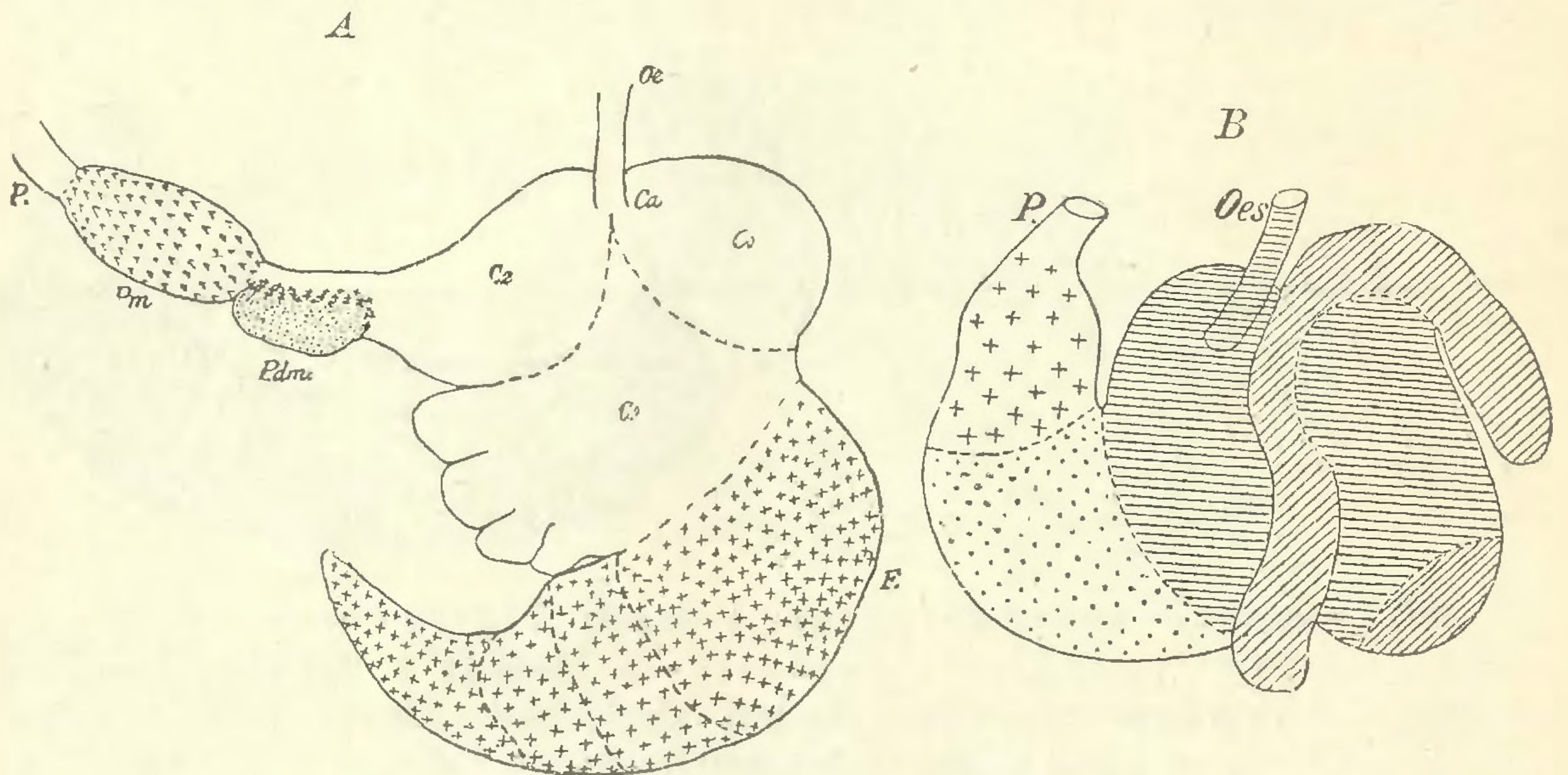


Рис. 471. *A*—Полусхематическое изображеніе желудка лѣнница (*Bradurus*). *Ca*—cardium; *C*₁—*C*₃—отдѣлы пищеводной области; *F*—область съ кардіальными железами; *Oc*—пищеводъ; *Pdm*—область донныхъ железъ; *Pm*—пилорическій отдѣлъ; *P*—pylorus. По Клишковстрему изъ Оппея. *B*—Желудокъ пекари (*Dicotyles torquatus*). *Oes*—пищеводъ; *P*—pylorus; пищеводный отдѣлъ—горизонтально заштрихованъ; обѣ области кардіальныхъ железъ—косо заштрихованы; область донныхъ железъ—пунктирована; область пилорическихъ железъ обозначена крестиками. По Эдельману изъ Оппея.

эпителий. Такимъ образомъ у гиппопотамы всѣ три первыхъ отдѣла имѣютъ пищеводный характеръ.

Сложный желудокъ жвачныхъ въ его болѣе простой формѣ подѣленъ на три, а въ болѣе развитой—на четыре отдѣла. Разсмотримъ послѣднюю форму, свойственную большинству жвачныхъ (рис. 473). Первый отдѣлъ, называемый рубцомъ (*rumen*), весьма объемистый и нерѣдко подраздѣляется еще вторично, а на внутренней поверхности усаженъ твердыми бородавками; второй отдѣлъ—сѣтка (*reticulum*), меньшихъ размѣровъ и характеризуется присутствіемъ на внутренней поверхности своей стѣнки многочисленныхъ ячей, откуда и его названіе; третій отдѣлъ—книжка (*psalterium*), имѣетъ внутри систему продольныхъ складокъ, на подобіе листовъ книги. Такія же продольныя складки, но болѣе рѣдкія и низкія характеризуютъ и четвертый отдѣлъ—сычугъ (*abomasus*). Первые три отдѣла, не заключающа въ своихъ стѣнкахъ железы, имѣю-

щихся исключительно, въ сычугѣ непосредственнаго участія въ пищевареніи не принимаютъ и эпителий этихъ трехъ отдѣловъ является многослойнымъ, частью ороговѣвшимъ, т.-е., иначе говоря, всѣ эти три отдѣла имѣютъ пищеводный характеръ.

У всѣхъ жвачныхъ формъ отъ отверстія пищевода тянется на верхней стѣнкѣ желудка желобокъ, доходящій до книжки, или до сычуга, если книжка не развита. Плохо пережеванная пища раздвигаетъ дѣйствіемъ своей тяжести оба края желобка и падаетъ въ рубецъ, а оттуда перистальтическими движеніями перегоняется въ сѣтку, а изъ нея, вслѣдствіе процесса, похожаго на рвоту, отрыгается, заново пережевывается и опять проглатывается. Пища, достаточно размельченная и превращенная въ кашцеобразное состояніе, по вышеописанному желобку, края котораго могутъ быть настолько сближены, что онъ функционируетъ, какъ трубка, течетъ прямо, минуя два первые отдѣла, въ

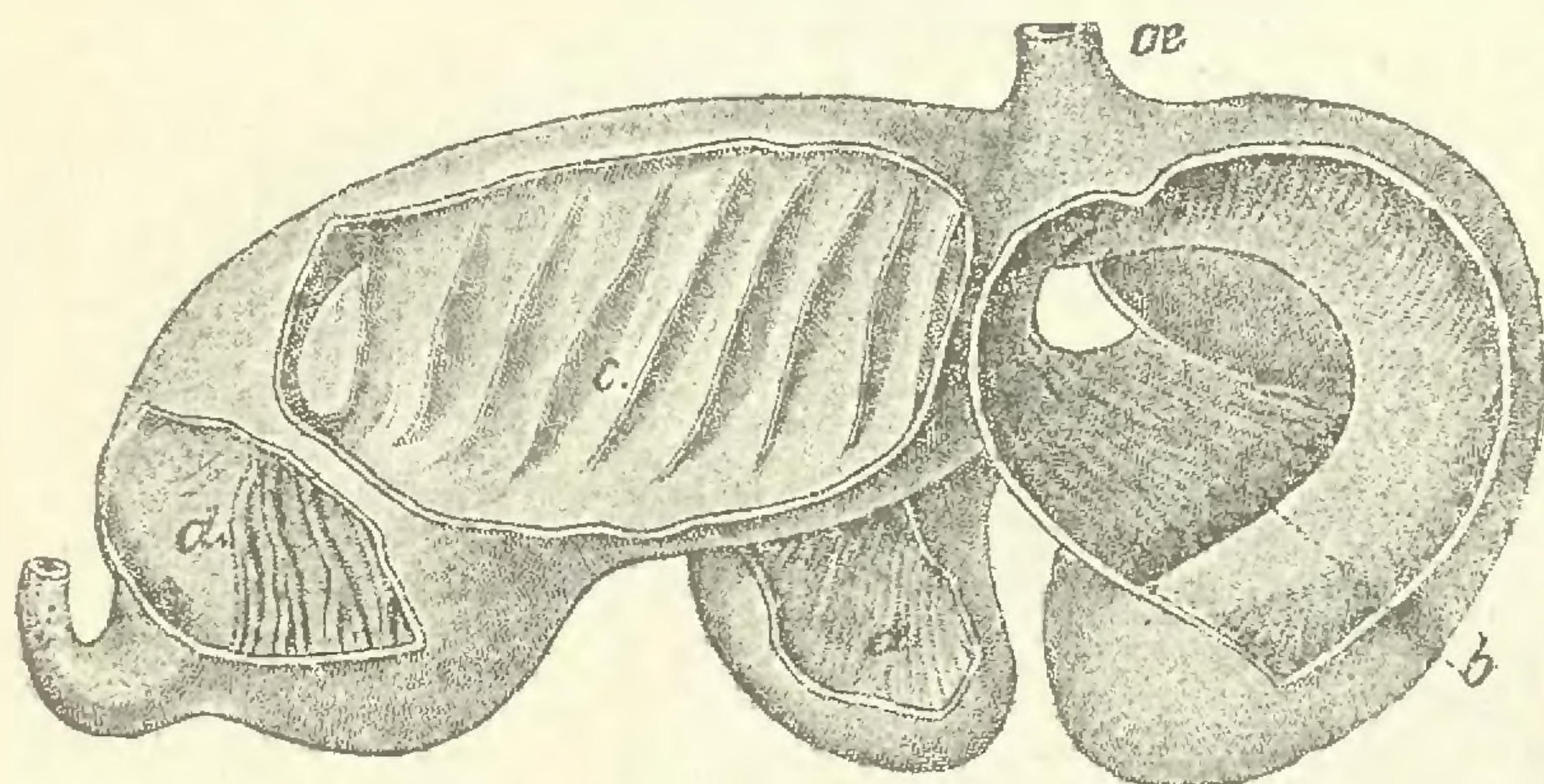


Рис. 472. Желудокъ зародыша гиппопотама (*Hippopotamus*). *oe*—пищеводъ; *a* и *b*—отдѣлы, соотвѣтствующіе рубцу жвачныхъ; *c*—отдѣлъ, соотвѣтствующій книжкѣ; *d*—отдѣлъ, соотвѣтствующій сычугу; *i*—тонкая кишка. По Filliet и Boulart изъ Опшеля.

книжку или въ сычугъ, гдѣ и переваривается. Самый процессъ отрыганія жвачки даетъ громадный перевѣсъ животному въ борьбѣ за существованіе, позволяя ему раздѣленіе труда во времени, а именно животное, найдя кормъ, занято только тѣмъ, чтобы набить свой желудокъ, ибо пережевываніе отлагается до болѣе свободнаго времени.

Своеобразное сем. козелковъ (*Tragulidae*) обладаетъ трехраздѣльнымъ желудкомъ, такъ какъ книжка у нихъ рудиментарна и укорочена. Такимъ образомъ желудокъ этого типа легко сравнить съ желудкомъ гиппопотама (рис. 472). Два лежащихъ съ лѣвой стороны отдѣла желудка этого послѣдняго животного соотвѣтствуютъ рубцу жвачныхъ. Сѣтка у него не выражена, третій отдѣлъ соотвѣтствуетъ книжкѣ и тоже снабженъ на внутренней поверхности косо идущими складками, а четвертый — сычугу. Желудокъ верблюдовъ и ламъ, составляющихъ сем. мозолоногихъ (*Tyloroda*), представляетъ нѣкоторыя отклоненія (рис. 474). Въ его рубцѣ мы видимъ на внутренней поверхности рядъ пузыревидныхъ ячеекъ, будто бы служащихъ для запаса воды. На днѣ этихъ ячеекъ находятся кардіальныя железы, отсутствующія въ рубцѣ другихъ жвачныхъ. Имѣется сѣтка, вѣроятно, не соотвѣтствующая таковой другихъ жвачныхъ, ибо въ отличіе отъ послѣднихъ она имѣетъ эпителий цилиндрической и также содержитъ железы. Затѣмъ слѣдуетъ удлинненный сычугъ, тоже содержащій въ своей конечной части железы. Желудокъ верблюдовъ и ламъ такимъ образомъ

представляетъ значительныя отличія отъ такового другихъ жвачныхъ и нѣкоторые (Cordier, 1895) сравниваютъ его съ желудкомъ пекари (рис. 471, В). Средній и лѣвый отдѣлы желудка пекари надо сравнивать съ рубцомъ верблюдовъ, причемъ, какъ у пекари, такъ и у верблюдовъ и ламъ эта часть содержитъ кардіальныя железы, отсутствующія у прочихъ жвачныхъ, а у пекари находятъ также зачатки ячеекъ. Сѣтка верблюдовъ и ламъ, содержащая железы въ отличіе отъ сѣтки прочихъ жвачныхъ, и ихъ сычугъ — могутъ быть приравнены правому железистому отдѣлу желудка пекари.

Наконецъ, нѣкоторымъ грызунамъ, напр., хомяку (*Cricetus*), свойственъ тоже сложный желудокъ, состоящій изъ лѣваго пищеводнаго отдѣла и праваго, содержащаго, какъ кар

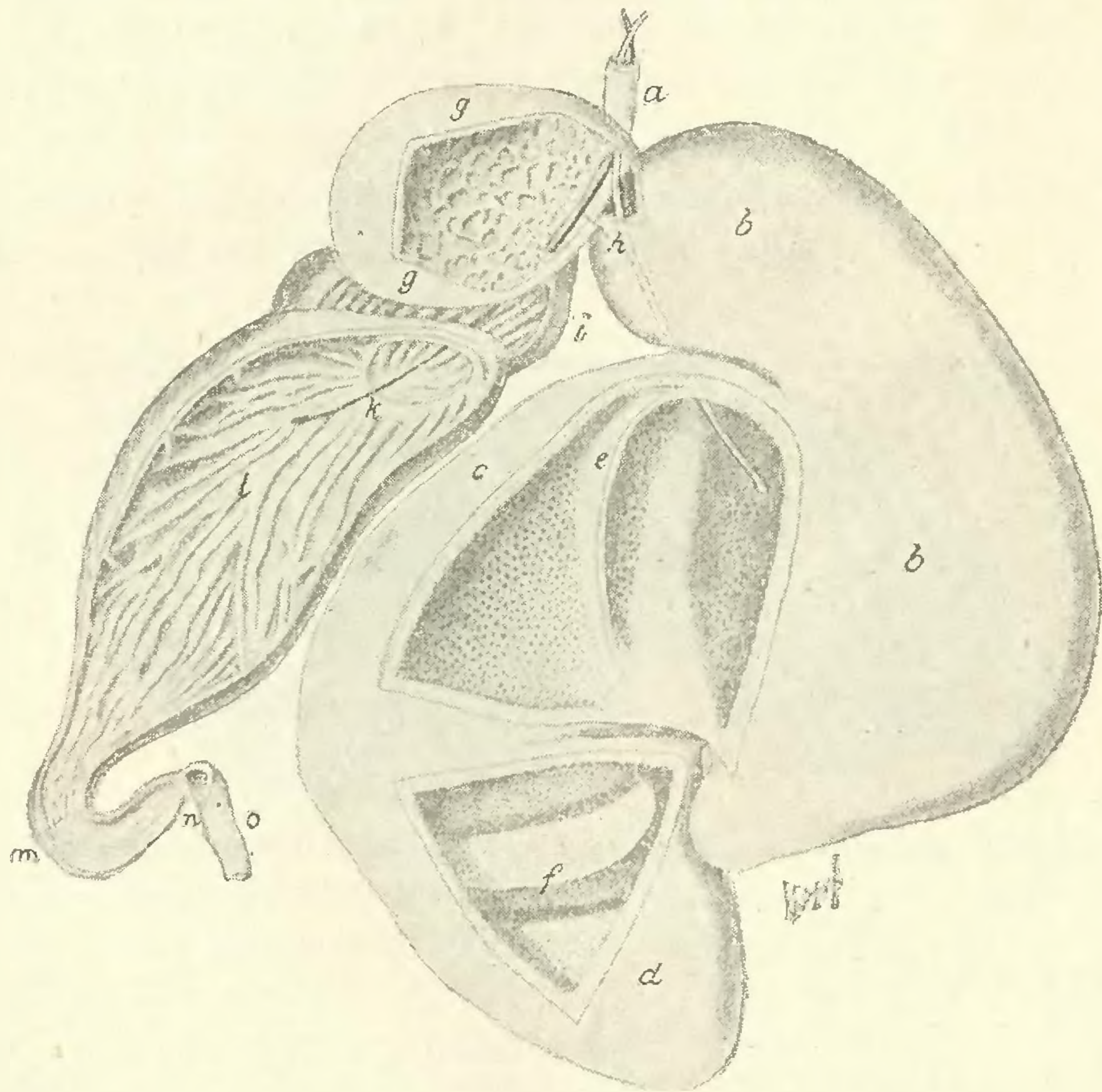


Рис. 473. Вскрытый желудокъ овцы (*Ovis aries*). *a* — пищеводъ; *b*, *c*, *d* — отдѣлы рубца съ раздѣляющими ихъ складками — *e* и *f*; *g* — сѣтка; *h* — желобокъ; *i* — книжка; *k* — отверстіе послѣдней въ сычугъ — *l* — *m*; *n* — пилорическая заслонка (*valvula pylorica*); *o* — двѣнадцатиперстная кишка. Изъ Опшеля по Карусу и Отто.

діальныя, такъ донныя и пилорическія железы. Однако, какъ многіе грызуны, такъ и насекомоядныя, хищники, ластоногія, полуобезьяны и приматы имѣютъ желудокъ, извнѣ нераздѣленный, причемъ пищеводный участокъ уже не выраженъ, а равно могутъ отсутствовать и кардіальныя железы.

Средняя кишка млекопитающихъ представляетъ собой раздѣленіе на двѣнадцатиперстную (*duodenum*), образующую характерную петлю подъ желудкомъ, и тонкую (*jejunum*), образующую многочисленныя загибы. Хотя у млекопитающихъ иногда и наблюдаются на внутренней поверхности кишекъ складки, но главную роль при увеличеніи поверхности играютъ ворсинки. Стѣнка кишекъ особенно богата железами. Печень представляетъ раздѣленіе на двѣ главныя ло-

пасти, часто подраздѣляющіяся еще на вторичныя лопасти. Правая лопасть всегда больше. Въ соответствии съ физиологической функцией печени, у животныхъ, питающихся пищей, содержащей жиры въ большомъ количествѣ, она развита особенно сильно. Такъ у хищниковъ печень относительно больше, чѣмъ у копытныхъ. Обыкновенно оба печеночныхъ протока, соединяясь въ одинъ общій (*ductus hepaticus*), впадаютъ въ протокъ желчнаго пузыря (*ductus cysticus*) и, образуя вмѣстѣ съ нимъ *ductus choledochus*, открываются при посредствѣ послѣдняго въ двѣнадцатиперстную кишку. Въ другихъ случаяхъ, однимъ своимъ протокомъ печень сообщается съ желчнымъ пузыремъ (*d. hepato-*

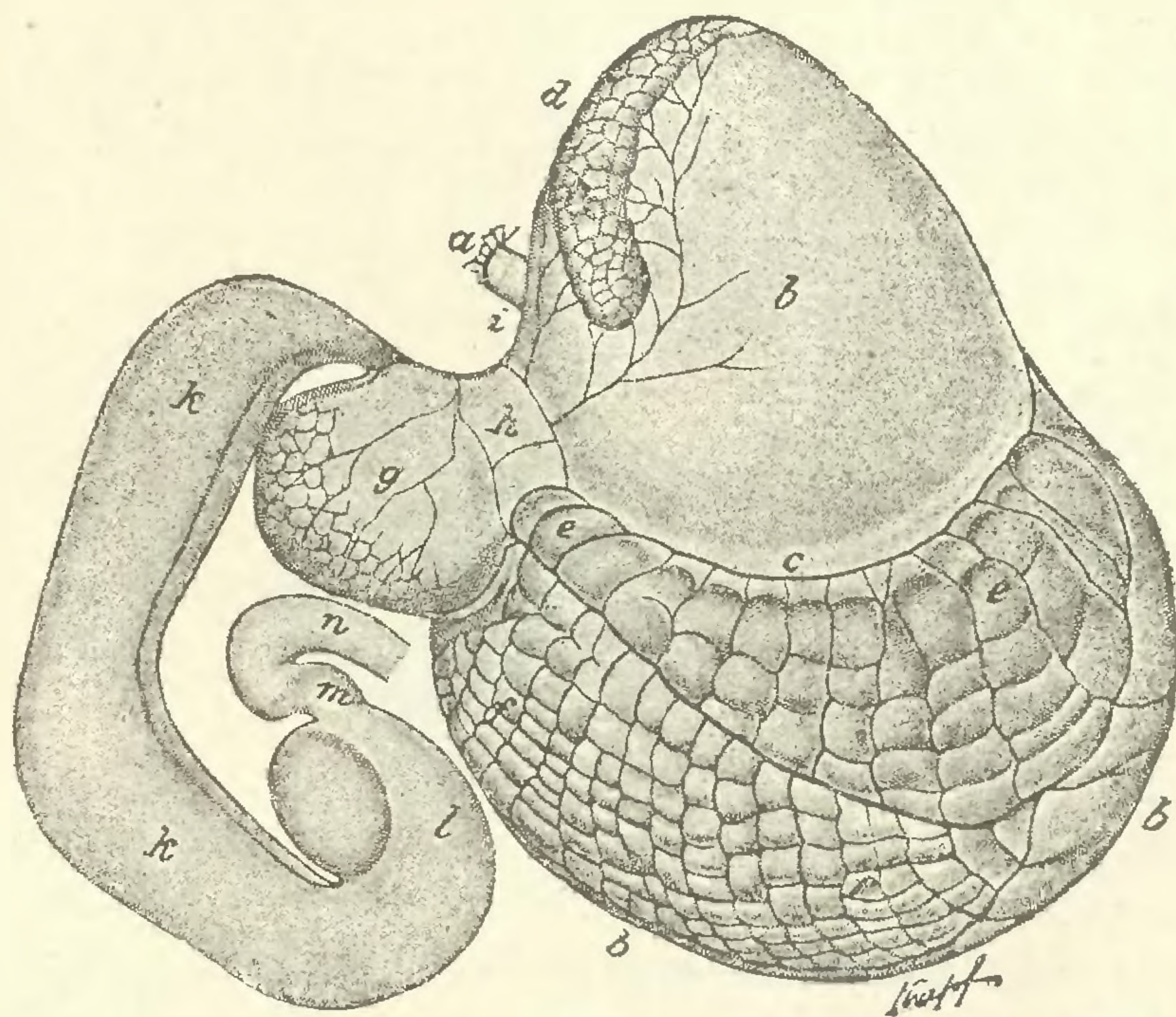


Рис. 474. Желудокъ шестимѣсячной ламы (*Auchenia lama*). *a*—пищеводъ; *b*—рубець съ перехватомъ (*c*) и ячеями (*d, e, f*); *g*—сѣтка; *h*—ея сообщеніе съ рубцомъ; *k, k, l*—сычугъ; *m*—*pylorus*; *n*—кишка. По Карусу и Отто изъ Ошеля.

cysticus), а другимъ открывается прямо въ кишку (*d. hepato-entericus*). Впрочемъ въ этомъ отношеніи существуетъ цѣлый рядъ варіацій (рис. 455). У витобразныхъ, слоновъ, нѣкоторыхъ копытныхъ и многихъ грызуновъ желчнаго пузыря нѣтъ. Поджелудочная железа лежитъ въ петлѣ, образованной двѣнадцатиперстной кишкой, и является то компактной, то болѣе или менѣе древовидной. Залагаются при этомъ у зародыша всѣ три зачатка поджелудочной железы, но изъ протоковъ удерживается или одинъ (*ductus Wirsungianus*), или рѣже два (второй называется *d. Santorinianus*). Они могутъ оба открываться въ двѣнадцатиперстную кишку, но чаще одинъ соединяется съ протокомъ печени, а именно съ *d. choledochus*.

Задняя кишка млекопитающихъ гораздо длиннѣе таковой прочихъ позвоночныхъ и только у яйцеродныхъ ея задній участокъ играетъ роль клоаки

(откуда и наименование ихъ *Monotremata*, т.-е. однопроходныя), а у прочихъ мочеполовое и заднепроходное отверстія независимы, хотя у сумчатыхъ, насѣкомоядныхъ и грызуновъ они могутъ имѣть общій сфинктеръ, а по отношенію къ самкамъ сумчатыхъ можно говорить даже о настоящей клоакѣ, отверстіе которой помѣщается на небольшомъ бугоркѣ у корня хвоста. Степень развитія этой клоаки однако бываетъ различна даже иногда у представителей одного и того же вида и происхождение ея иное, чѣмъ клоаки *Monotremata* (см. главу XIII). Въ задней кишкѣ можно отличить толстую кишку (*colon*) и заднюю или прямую кишку (*rectum*). Толстая кишка по характеру эпителия, по присутствію железъ и лимфатическихъ узловъ, а иногда и складокъ, приближается къ тонкой кишкѣ

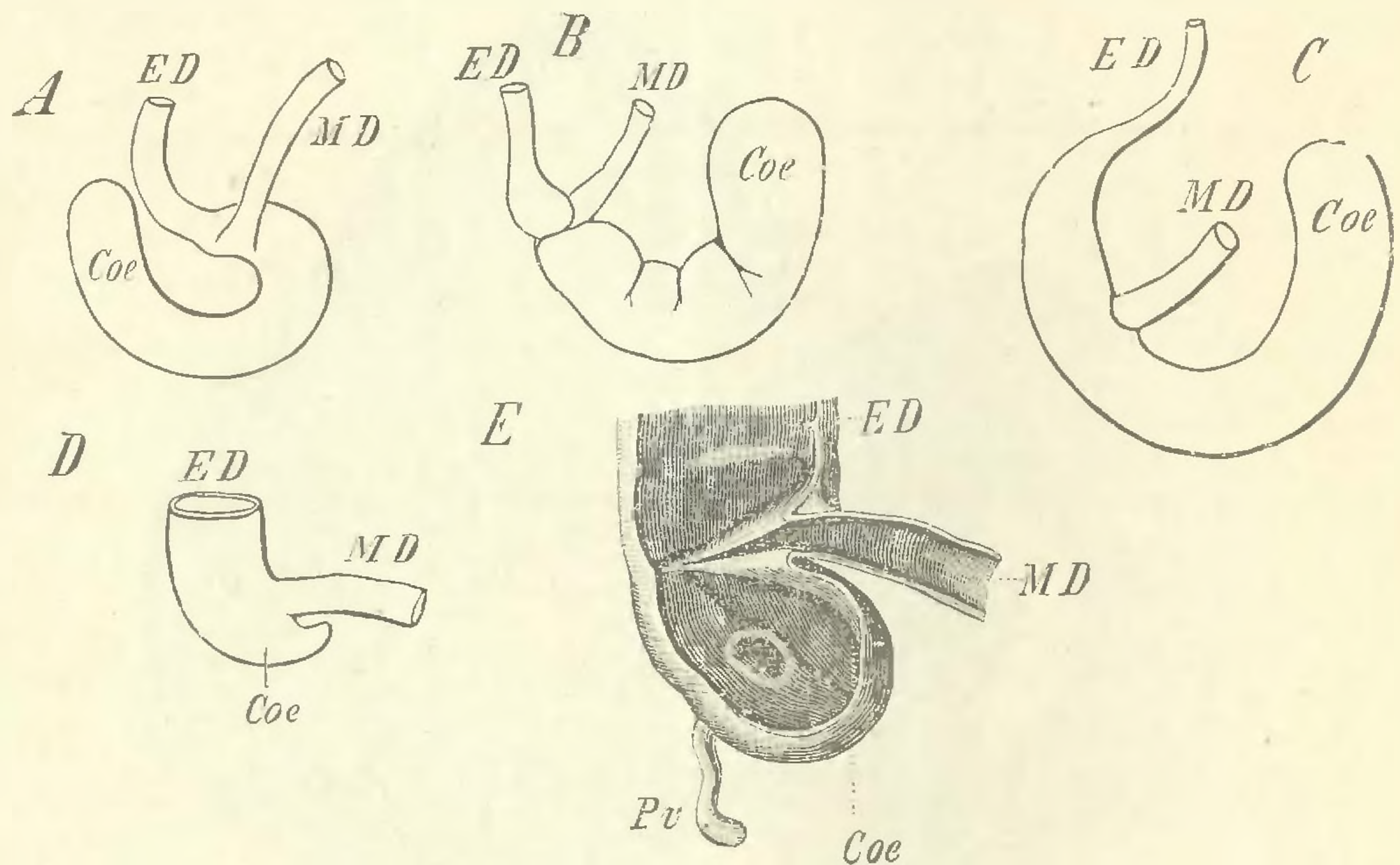


Рис. 475. Слепая кишка различныхъ млекопитающихъ. *A*—крысы (*Mus decumanus*); *B*—альпійскаго сурка (*Arctomys marmotta*); *C*—аванскаго козелка (*Tragulus javanicus*); *D*—кошки (*Felis domestica*); *E*—человѣка, въ вертикальномъ разрѣзѣ, чтобы показать заслонку, находящуюся при впаденіи тонкой кишки въ толстую (*valvula ileo-colica*) и входъ въ червеобразный отростокъ—*Pv*; *MD*—тонкая кишка. *ED*—толстая кишка; *Coe*—слѣпая кишка. Изъ Видерсгейма.

и отличается отъ нея только большимъ калибромъ. Часто толстая кишка представляетъ кольцевыя перетяжки (*taeniae musculares*), между концами стѣнки кишки образуетъ поперечные выступы (*haustra*) (рис. 477, *B*). Такіе-же выступы наблюдаются и на слѣпой кишкѣ непарнопалыхъ и грызуновъ, а у кроликовъ и зайцевъ (*Lepus*) между послѣдними на внутренней поверхности слѣпой кишки имѣется спиральная складка.

Слепая кишка (*coecum*) впадаетъ въ начальный конецъ толстой кишки и ея форма и величина подлежатъ сильнымъ и разнообразнымъ видоизмѣненіямъ (рис. 475). Слепая кишка очень маленькая у яйцеродныхъ млекопитающихъ (рис. 476, *A*); у сумчатыхъ—плотоядныхъ она отсутствуетъ, у сумчатыхъ насѣкомоядныхъ она мала, у сумчатыхъ травоядныхъ она велика. У неподнозубыхъ и китообразныхъ она можетъ отсутствовать. У сиреновыхъ и ко-

пытныхъ хорошо развита, кромѣ гинопотама, у котораго отсутствуетъ. Грызуны имѣютъ слѣпую кишку средней или даже значительной величины, хищники — небольшую, а у медвѣдей (*Ursidae*) и куницъ (*Mustellidae*) отсутствуетъ. У лаконогихъ короткая слѣпая кишка, а у пасѣкомоядныхъ (кромѣ р. *Tupaia*) и у рукокрылыхъ отсутствуетъ. У полуобезьянъ она относительно длинна и объемиста, а у приматовъ мала и коротка (Ellenberger, 1906).

Вообще говоря, у животныхъ, питающихся растительной пищей, она нерѣдко значительно превышаетъ размѣрами длину тѣла, хотя у формъ, питающихся плодами, она можетъ быть укорочена. Вообще у крупныхъ формъ она относительно больше, чѣмъ у мелкихъ. При этомъ замѣчается зависимость между размѣрами слѣпой кишки и строеніемъ желудка: когда желудокъ простой, она развита гораздо сильнѣе, и наоборотъ. У вомбата (*Phascolumys*; рис. 476, *B*), многихъ грызуновъ, нѣкоторыхъ хищниковъ (*Felidae*, *Viverridae*),

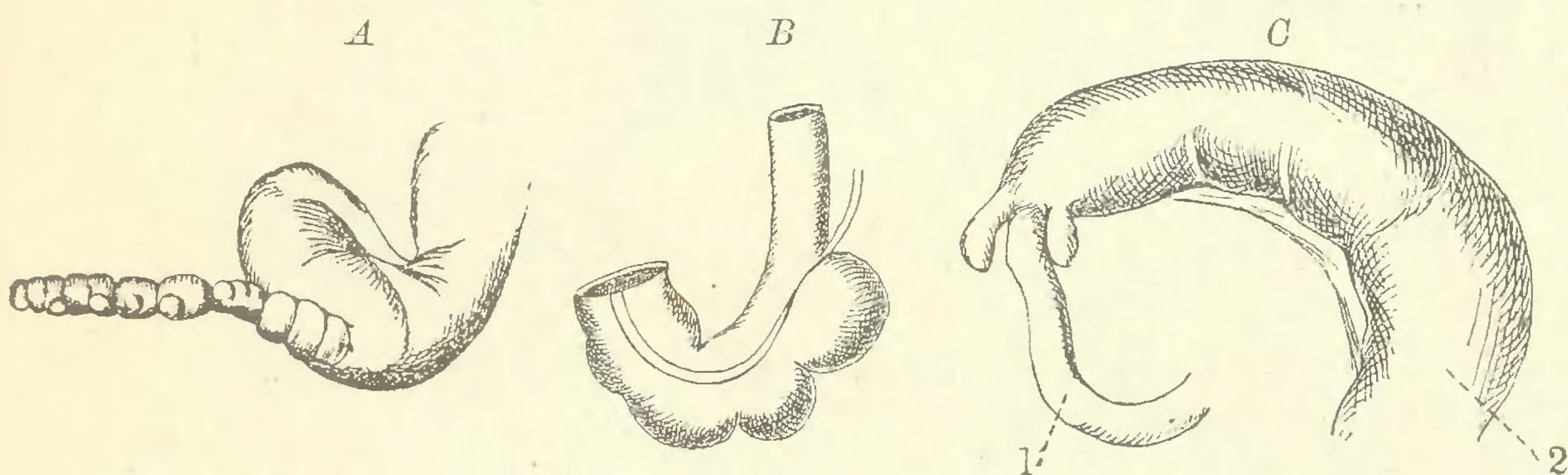


Рис. 476. Слепая кишка: *A*—утконоса (*Ornithorhynchus anatinus*) по Опелю. *B*—вомбата (*Phascolumys wombat*) по Оуэну; *C*—муравьѣда двуналаго (*Cyclorhynchus s. Murgescorhaga didactyla*) по Флоуэру; *1* — тонкая (подвздошная), *2*—толстая кишка.

нѣкоторыхъ непарноналыхъ полуобезьянъ и приматовъ, въ томъ числѣ и у человека (рис. 475, *E*), дистальный отдѣлъ слѣпой кишки является въ видѣ рудимента, представляя собой такъ-называемый червеобразный отростокъ (*appendix s. processus vermicularis*). Впрочемъ, настоящій типичный съ явственной полостью отростокъ свойственъ только приматамъ, включая и человека. У зародыша на раннихъ стадіяхъ этого отростка не бываетъ и происходитъ онъ не вслѣдствіе выростанія изъ стѣнки слѣпой кишки, но оттого, что дистальная часть эмбриональной слѣпой кишки перестаетъ увеличиваться въ объемѣ, тогда какъ проксимальная продолжаетъ расти. Въ связи съ этимъ находится тотъ фактъ, что у человеческого зародыша и у новорожденного слѣпая кишка, какъ и весь кишечникъ впрочемъ, относительно большихъ размѣровъ, чѣмъ у взрослого, а въ видѣ аномаліи червеобразный отростокъ иногда достигаетъ весьма значительныхъ размѣровъ. Наоборотъ, съ возрастомъ его просвѣтъ у человека нерѣдко совсѣмъ облитерируется. Впрочемъ, относительно морфологическаго значенія этого отростка Гегенбауръ развиваетъ иной взглядъ. Мы видѣли, что слѣпая кишка яйцеродныхъ млекопитающихъ невелика и не-

большого калибра (рис. 476, А). Она не содержитъ никогда пищи и вообще скорѣе напоминаетъ червеобразный отростокъ, нежели настоящую слѣпую кишку. Гегенбауръ поэтому предполагаетъ, что при своемъ увеличеніи она разрасталась насчетъ толстой кишки и получила поэтому большій калибръ, а первоначальная слѣпая кишка яйцеродныхъ осталась въ видѣ небольшого придатка на концѣ этой новообразовавшейся части, т.-е. въ видѣ червеобразнаго отростка. Однако, болѣе вѣроятно, что отношенія, представляемыя яйцеродными, вторичнаго, а не первичнаго характера. Подобно тому,

какъ у птицъ, такъ и у млекопитающихъ, нерѣдко слѣпая кишка бываетъ парной. Такая слѣпая кишка наблю-

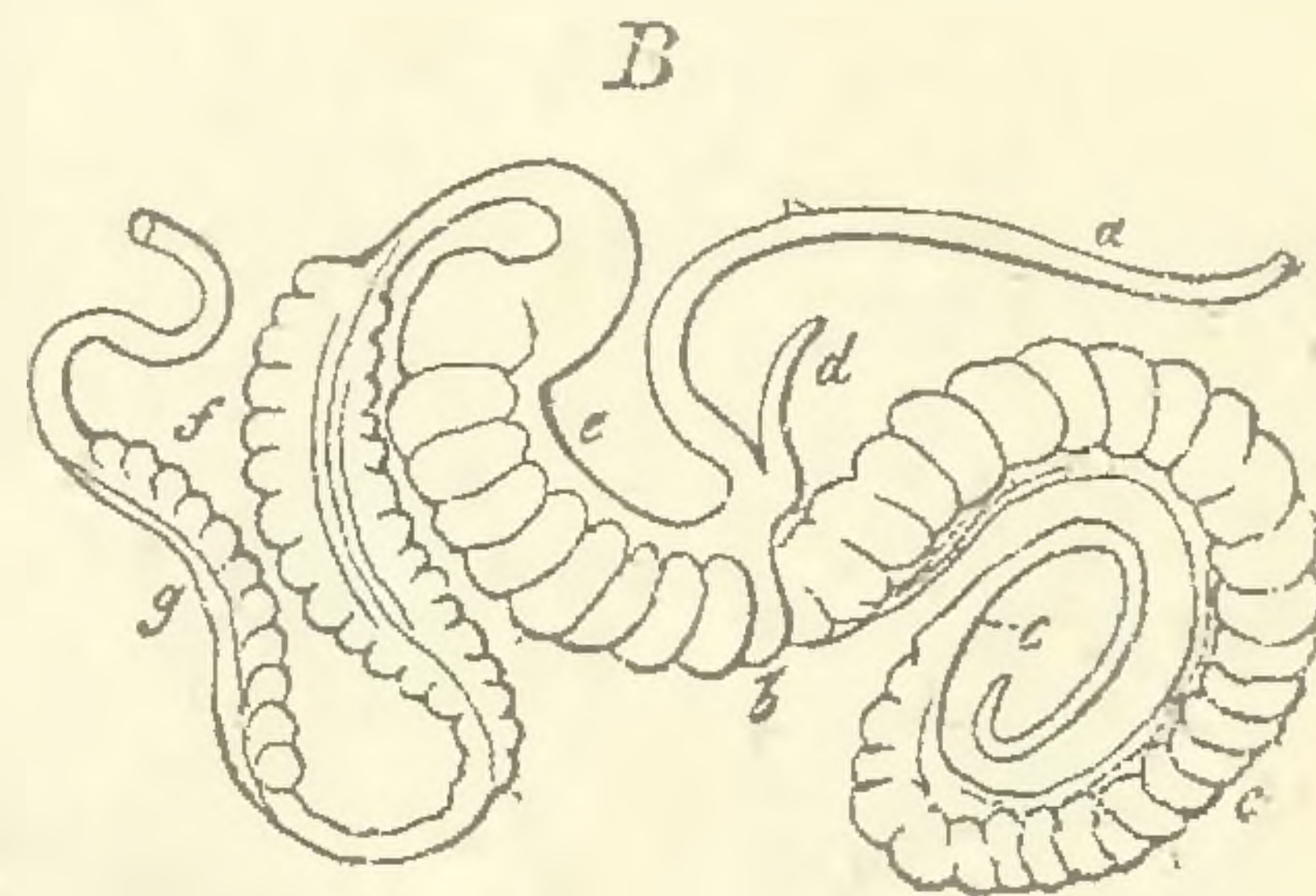
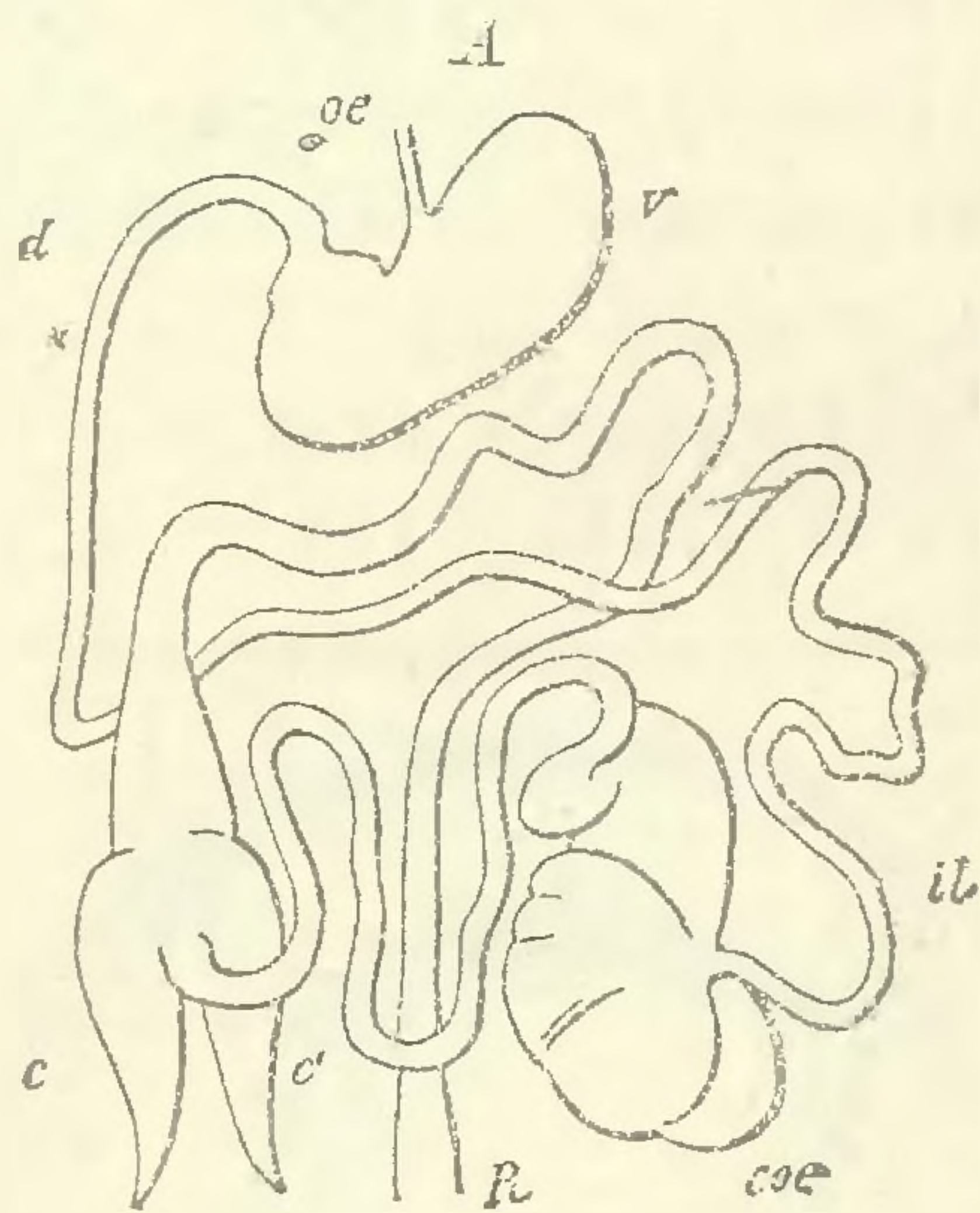


Рис. 477. А—кишечникъ дамана (*Nyctagalinus capensis*). *oe*—пищеводъ; *v*—желудокъ; *d*—двѣнадцатиперстная кшшка; *il*—тонкая кишка; *coe*—непарный слѣпой придатокъ тонкой кишки; *c* и *c'*—парныя слѣпыя кишки; *R*—прямая кишка. По Флоуэру изъ Гегенбаура.

В—часть кишечника сѣностава (*Lagomys pusillus*). *a*—тонкая кишка; *c*—слѣпая кишка; *d*—лѣвая или придаточная слѣпая кишка; *e*, *f*, *g*—выступы (*haustra*) толстой кишки. По Карусу и Отто изъ Гегенбаура.

дается у неполнозубыхъ (у броненосца — *Dasypus sexcinctus*, двупалаго муравьѣда — *Murmesophaga s. Cyclothurus didactyla*; рис. 476, С), у ламантина (*Manatus*) и дамановъ (*Nyctagalinus*; рис. 477, А). У послѣднихъ впереди парнаго *coecum* имѣется еще непарный слѣпой придатокъ на тонкой кишкѣ. Въ видѣ атавистическаго аномальнаго уклоненія вторая слѣпая кишка наблюдается у сумчатыхъ (*Dasypodidae*), многихъ неполнозубыхъ, цѣлаго ряда грызуновъ (напр. у *Lagomys*; рис. 477, В) и антилопъ (Mitchell, 1906; Ellenberger, 1906).

Х.

Органы кровообращенія

Кровеносная система позвоночныхъ характеризуется, въ отличіе отъ таковой безчерепныхъ, присутствіемъ мускулистаго пульсирующаго расширенія, — сердца (*cor*). Всѣ сосуды, приносящіе кровь къ сердцу, называются венами, и

Рис. 478.

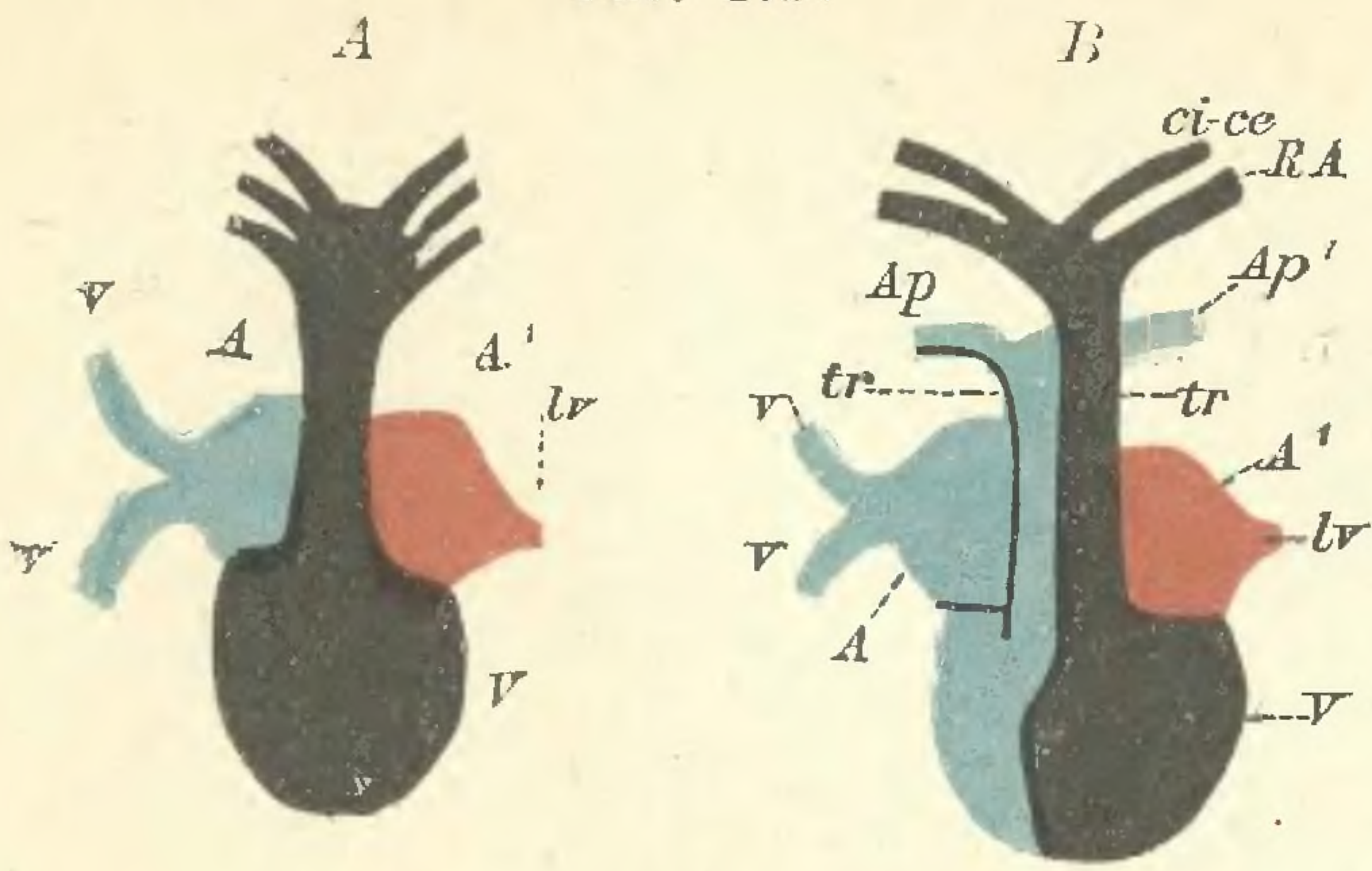


Рис. 479

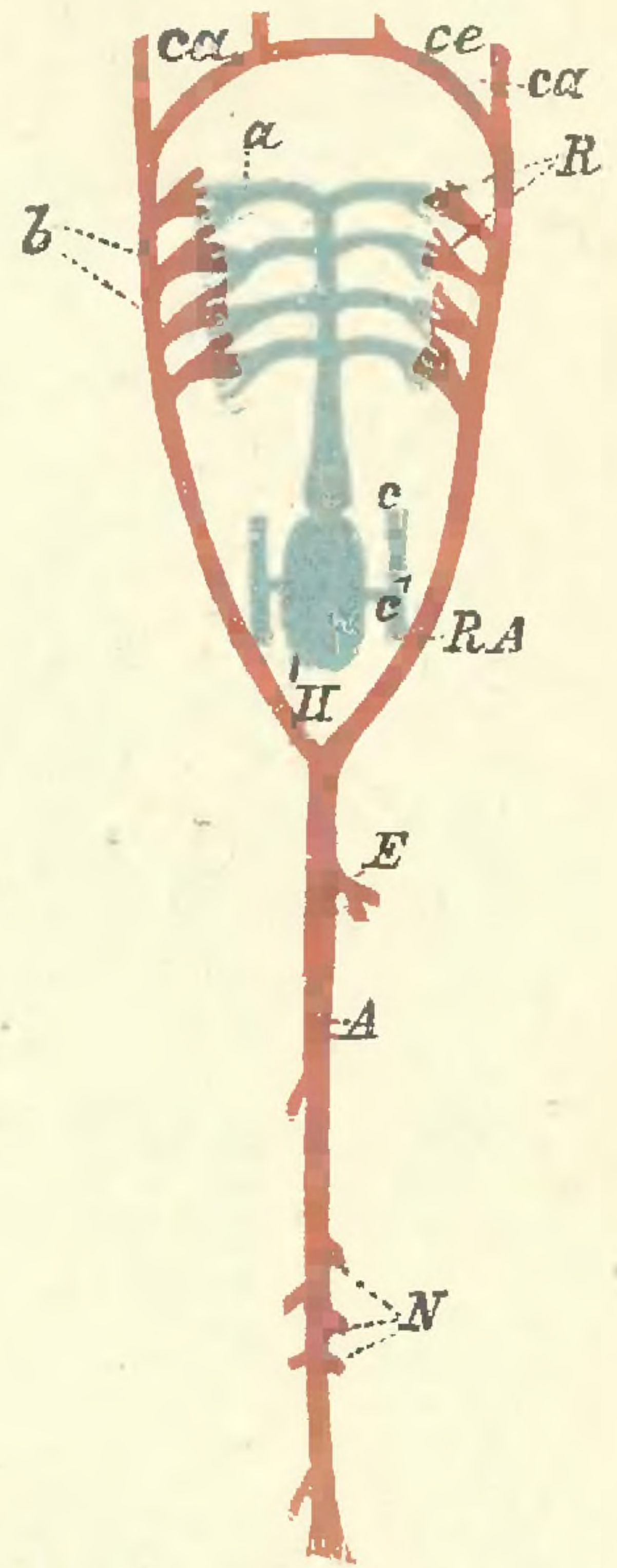


Рис. 480.

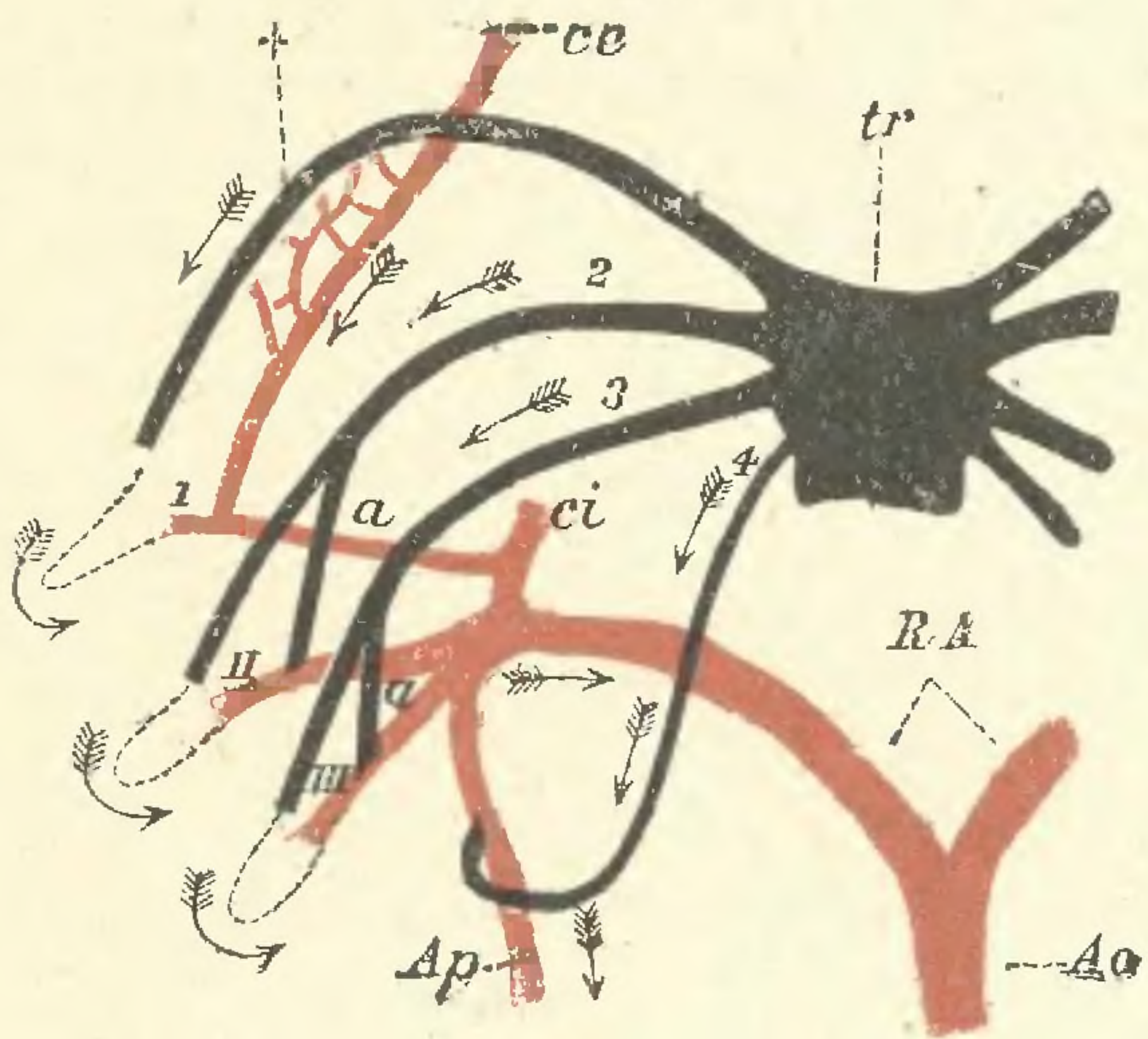


Рис. 482.

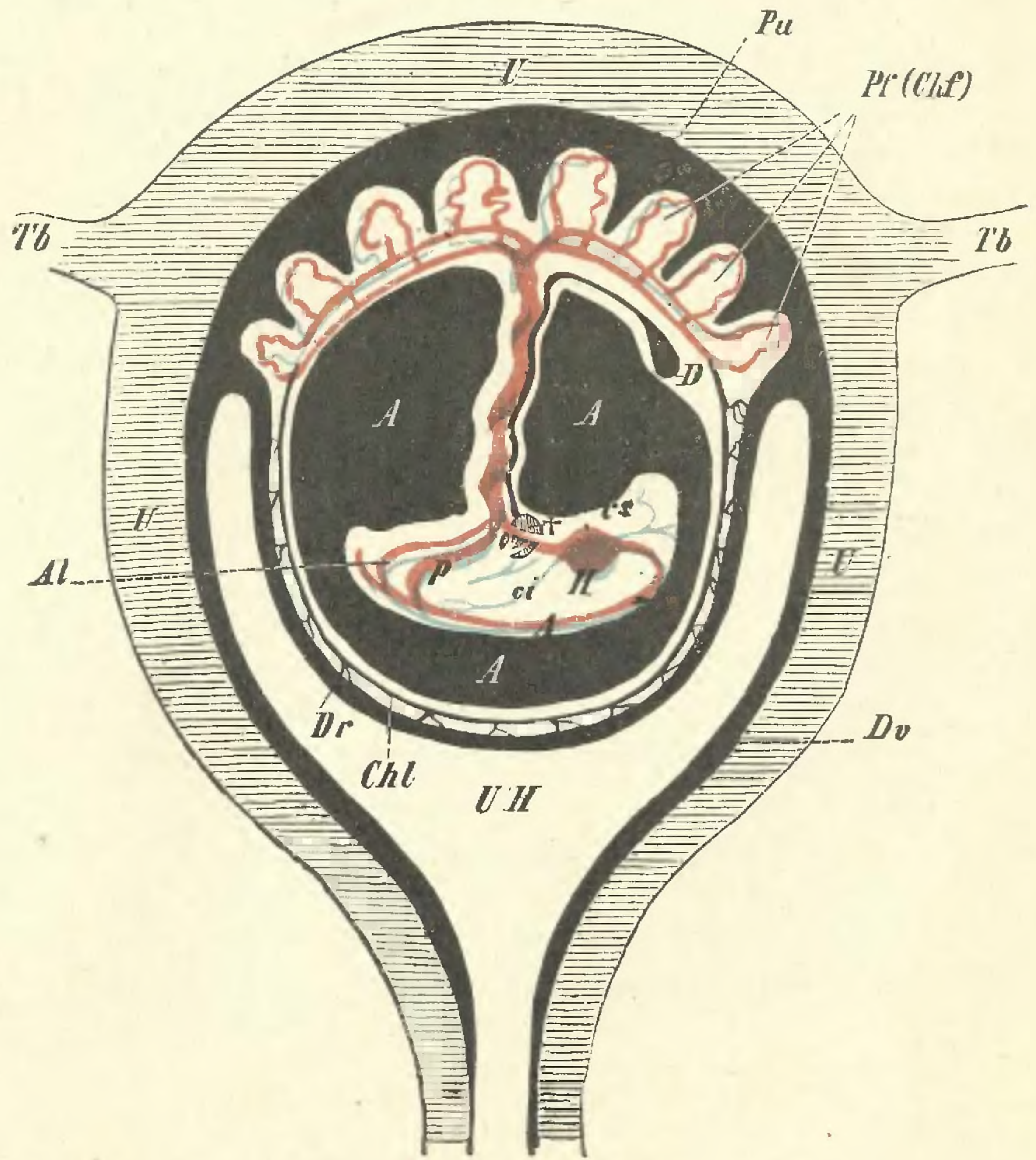


Рис. 481.

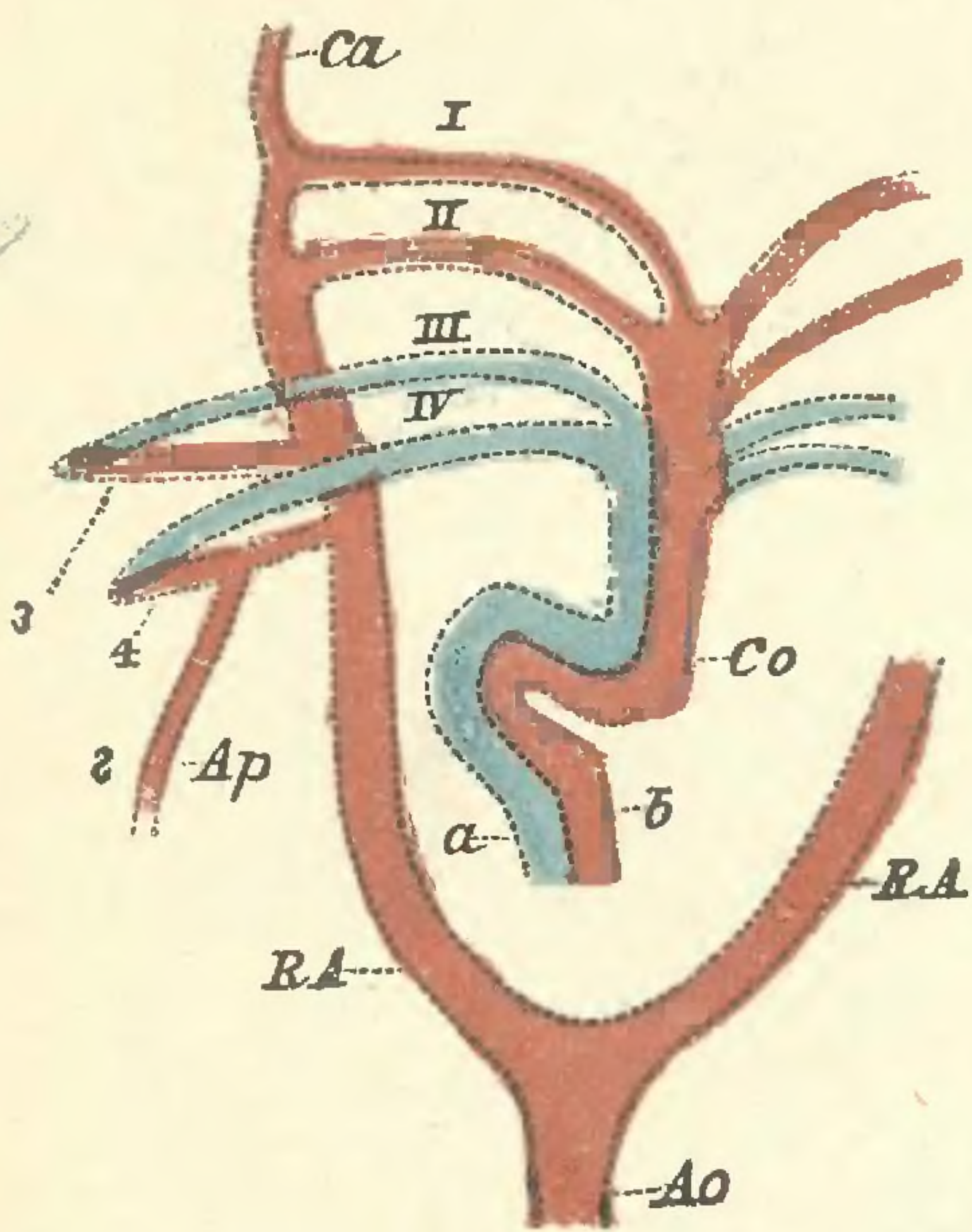


Рис. 478. Схема кровообращенія амфибій изъ Видерсгейма: *A*—хвостатыхъ, *B*—безхвостыхъ. Краснымъ цвѣтомъ обозначены сосуды, несущіе артеріальную, синимъ—венозную и чернымъ—смѣшанную кровь. *A*—правое предсердіе; *A*¹—лѣвое предсердіе; *V*—желудочекъ; *tr*—артеріальный конусъ, раздѣленный у безхвостыхъ амфибій на два отдѣла—*tr* и *tr*¹; по *tr* протекаетъ венозная кровь, направляющаяся къ легкимъ по легочнымъ артеріямъ—*Ap* и *Ap*¹; по *tr*¹ протекаетъ смѣшанная кровь, направляющаяся въ сонныя артеріи—*ci-se* и въ дуги аорты—*RA*; *lv*, *lv*—легочныя вены; *v*, *v*—туловищныя вены, изливающіяся въ правое предсердіе.

Рис. 479. Схема кровообращенія рыбъ изъ Видерсгейма. Краснымъ цвѣтомъ обозначены сосуды, несущіе артеріальную, синимъ—венозную кровь. *H*—сердце; *c*—переднія, *c'*—заднія кардинальныя вены; *a*—жаберныя артеріи; *R*—капиллярная сѣть жаберныхъ сосудовъ; *b*—жаберныя вены; *ce*—*circulus cephalicus*; *ca*—сонныя артеріи; *RA*—корни аорты; *A*—спинная аорта; *E*—артерія кишечнаго канала (*coeliaca mesenterica*); *N*—почечныя артеріи. Венозная кровь заднихъ и переднихъ кардинальныхъ венъ поступаетъ въ предсердіе, слѣдуетъ затѣмъ въ желудочекъ, оттуда черезъ жаберныя артеріи направляется въ жабры, гдѣ окисляется. Черезъ сѣть жаберныхъ капилляровъ окисленная кровь переходитъ въ жаберныя вены, образующія правый и лѣвый корень аорты и черезъ развѣтвленія этой послѣдней разносится по всему тѣлу.

Рис. 480. Артеріальныя дуги личинки саламандры изъ Видерсгейма по Боасу. Чернымъ обозначены сосуды, несущіе смѣшанную кровь, а краснымъ—артеріальную. *tr*—*truncus arteriosus*; *1*, *2*, *3*—жаберныя артеріи; *I*, *II*, *III*—соотвѣтствующія вены; *4*—четвертая артеріальная дуга, соединяющаяся съ легочной артеріей (*Ap*); *a*, *a*—анастомозы между второй и третьей жаберными артеріями и венами; *se*, *ci*—наружная и внутренняя сонныя артеріи; *†*—сѣть сосудовъ, соединяющая наружную сонную артерію съ первой жаберной артеріей; *RA*—корни аорты; *AO*—аорта. Стрѣлки показываютъ направленіе кровяного тока.

Рис. 481. Схематическое изображеніе кровообращенія *Protopterus annectens* изъ Видерсгейма. *Co*—артеріальный конусъ, дѣлящійся на два отдѣла *a* и *b*; по *a* течетъ чисто венозная кровь въ заднія жаберныя артеріи *III* и *IV*, по *b* чисто артеріальная кровь въ переднія жаберныя артеріи *I* и *II*; *3* и *4* обозначаютъ жаберныя вены вмѣстѣ съ системой капилляровъ; *Ap*—легочная артерія; *RA*—корни аорты; *As*—аорта; *ca*—сонная артерія.

Рис. 482. Разрѣзъ черезъ матку беременной женщины; схема изъ Видерсгейма. Краснымъ обозначены сосуды, несущіе артеріальную, а синимъ—венозную кровь. *U*—стѣнка матки; *Tb*—яйцеводы; *UH*—полость матки; *Dv*—*decidua vera*, переходящая при *Pu* въ *decidua serotina* (т. е. въ маточную плаценту); *Dr*—*decidua capsularis s. reflexa*; *Pf* (*Chf*)—зародышевая плацента (развившаяся на мѣстѣ *chorion frondosum*); *Chl*—*chorion laeve*; *A*—полость амниона, выполненная жидкостью (изображена чернымъ фономъ).

Внутри матки находится подвѣшенный на пупочномъ канатикѣ (*funiculus umbilicalis*) зародышъ. *H*—сердце; *AO*—аорта; *ci*—нижняя полая вена; *cs*—верхняя полая вена; *p*—воротная вена; *Al*—артеріи аллантоиса (*arteriae umbilicales*); *†*—печень, пронизанная пупочной веной (*vena umbilicalis*); *D*—остатокъ желточного пузыря.

уносящие отъ него кровь — артеріями, причемъ мелкія вѣтвленія артерій соединяются съ вѣтвями венъ посредствомъ мелкой сѣти волосныхъ сосудовъ, или капилляровъ, и слѣдовательно кровеносная система позвоночныхъ, подобно таковой ланцетника, является замкнутой. Сердце позвоночныхъ представляетъ слѣдующій постепенно осложняющійся рядъ видоизмѣненій: у рыбъ оно двукамерное и состоитъ изъ одного предсердія (*atrium*), получающаго венозную кровь со всего тѣла, и одного желудочка (*ventriculus*), отдающаго ту же венозную кровь въ жабры, откуда она разносится по всему тѣлу и по капиллярамъ собирается снова въ венозные стволы и въ сердце (рис. 483). У амфибій и

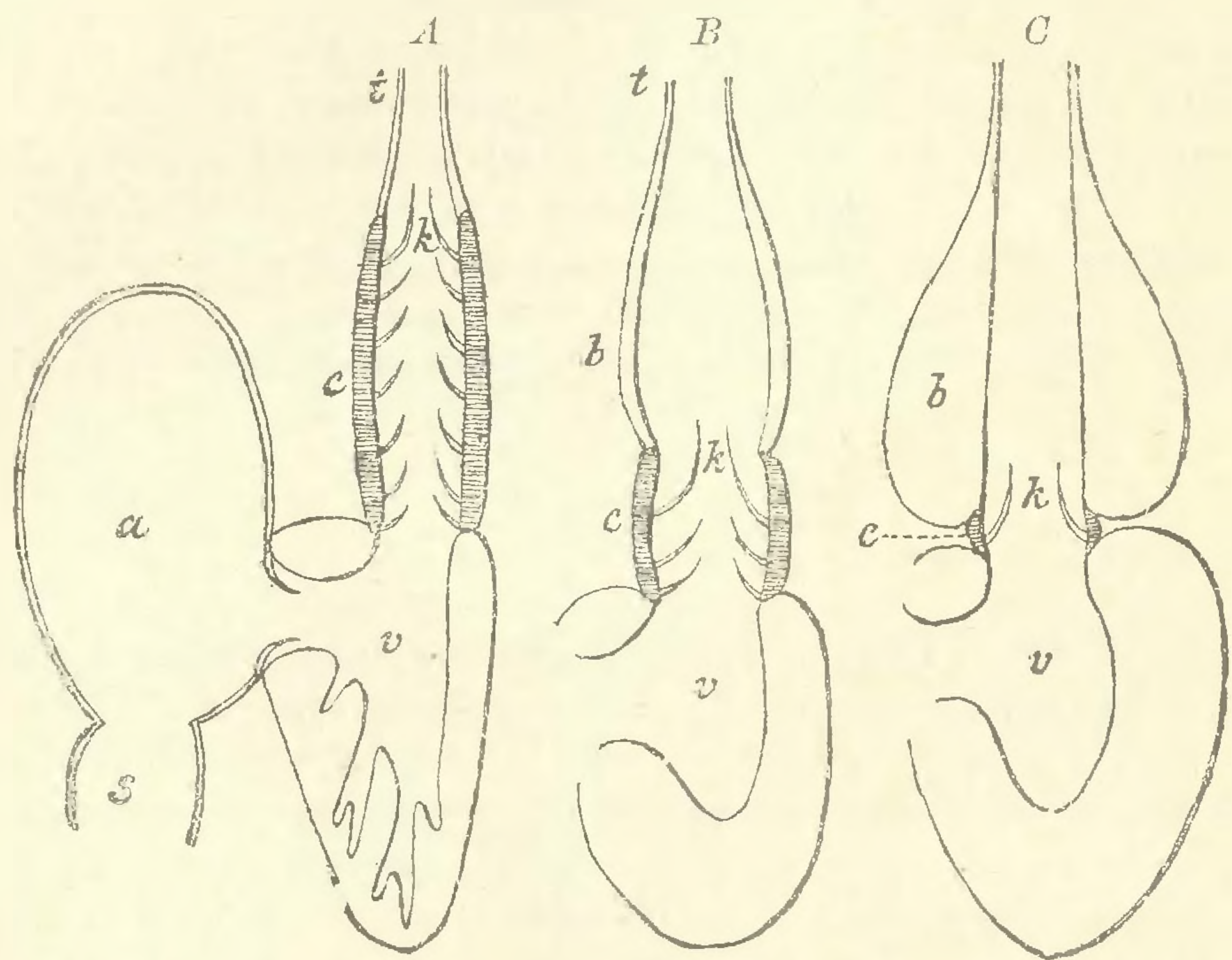


Рис. 483. Продольные схематическіе разрѣзы черезъ сердце: *A*—акулы, *B*—ганойдной рыбы (*Amia*), *C*—костистой рыбы. *S*—*sinus venosus*; *a*—предсердіе; *v*—желудочекъ; *c*—*conus arteriosus*; *t*—*truncus arteriosus*; *b*—расширенный отдѣлъ послѣдняго (*bulbus arteriosus*); *k*—клапаны. Изъ Боаса.

рептилій сердце трехкамерное, т. е. состоитъ изъ двухъ предсердій, изъ которыхъ правое получаетъ венозную кровь со всего тѣла, а лѣвое артеріальную кровь изъ легкихъ, и одного желудочка, который несетъ смѣшивающуюся въ немъ кровь обонхъ предсердій какъ въ легкія, такъ и по всему тѣлу (рис. 484, *A*). У птицъ и млекопитающихъ сердце четырехкамерное, т. е. состоитъ изъ двухъ предсердій и двухъ желудочковъ, причемъ правое предсердіе получаетъ венозную кровь со всего тѣла и отдаетъ ее правому желудочку, отсылающему эту кровь въ легкія; а лѣвое предсердіе получаетъ артеріальную кровь изъ легкихъ и отдаетъ ее лѣвому желудочку, рассылающему ее по всему тѣлу (рис. 484, *C* и *D*). Такимъ образомъ, смѣшенія артеріальной и венозной крови при четырехкамерномъ сердцѣ не происходитъ. Эти три основныя формы сердца соединяются переходными формами, какъ увидимъ ниже. Говоря вообще, вены обыкновенно со-

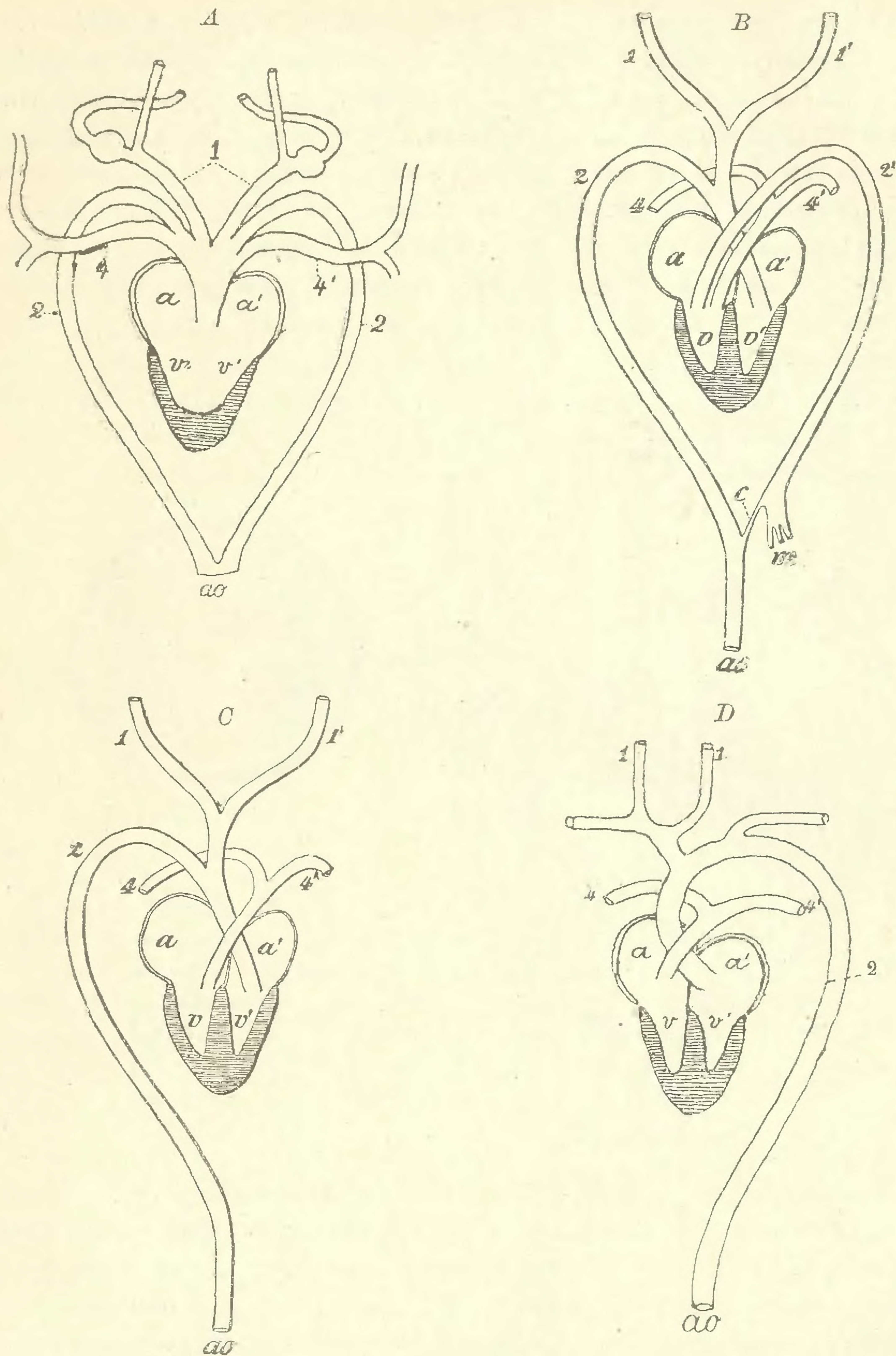


Рис. 484. Сердце и дуги: *A* — безхвостой амфибии, *B* — крокодила, *C* — птицы, *D* — млекопитающего *a* и *a'* — правое и левое предсердия; *v* и *v'* — правый и левый желудочки или общий желудочек; *1—1'* — сонные артерии (съ сонно-артериальными железами у амфибий); *2* и *2'* — правая и левая дуги аорты—*ao*, причемъ у крокодила левая дѣлится на сосуды, отходящiе къ кишечнику—*m*, и на тонкiй стволъ—*c*, вмѣстѣ съ правой дугой образующiй нисходящую аорту—*ao*; *4* и *4'* — легочныя артерiи. Частью изъ Боаса съ измѣненiями, частью оригинально.

держатъ кровь венозную, но вены, несущія кровь отъ органовъ дыханія, т. е. легочныя вены (*venae pulmonales*), приносящія кровь отъ легкихъ къ сердцу, и жаберныя вены (*v. branchiales*), приносящія кровь жабръ въ артеріальную систему, содержатъ кровь артеріальную. Точно также артеріи содержатъ артеріальную кровь, кромѣ тѣхъ, которыя несутъ венозную кровь къ органамъ дыханія, т. е. въ легкія (*arteriae pulmonales*) или жабры (*a. branchiales* и тѣ части артеріальной системы, отъ которыхъ онѣ берутъ начало). На самомъ дѣлѣ строеніе сердца нѣсколько сложнѣе. У многихъ рыбъ (селахій, ганойдовъ, двудышащихъ) и у амфибій впереди желудочка имѣется особый мускулистый и тоже пульсирующий отдѣлъ, или артеріальный конусъ (*conus arteriosus s. bulbus cordis*), который продолжается впередъ въ непарный артеріальный стволъ

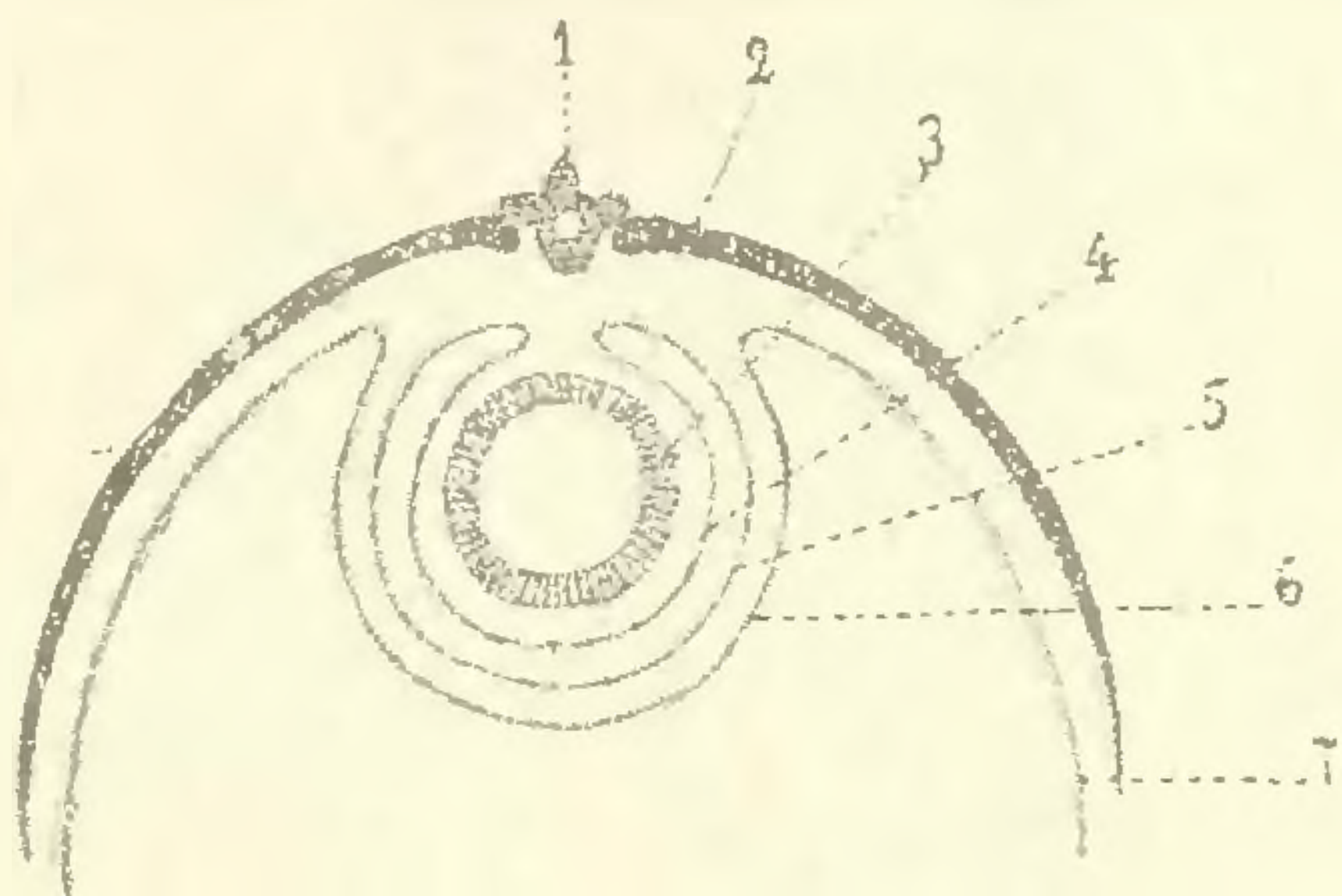


Рис. 485. Схема, представляющая отношенія органовъ въ передней части тѣла рыбы въ поперечномъ разрѣзѣ. 1—позвонокъ; 2—ребра; 3—сердце; 4—внутренній листокъ околосердечной сумки; 5—наружный ея листокъ; 6 и 7—брюшина, выстилающая подость тѣла. (Ориг. рис.).

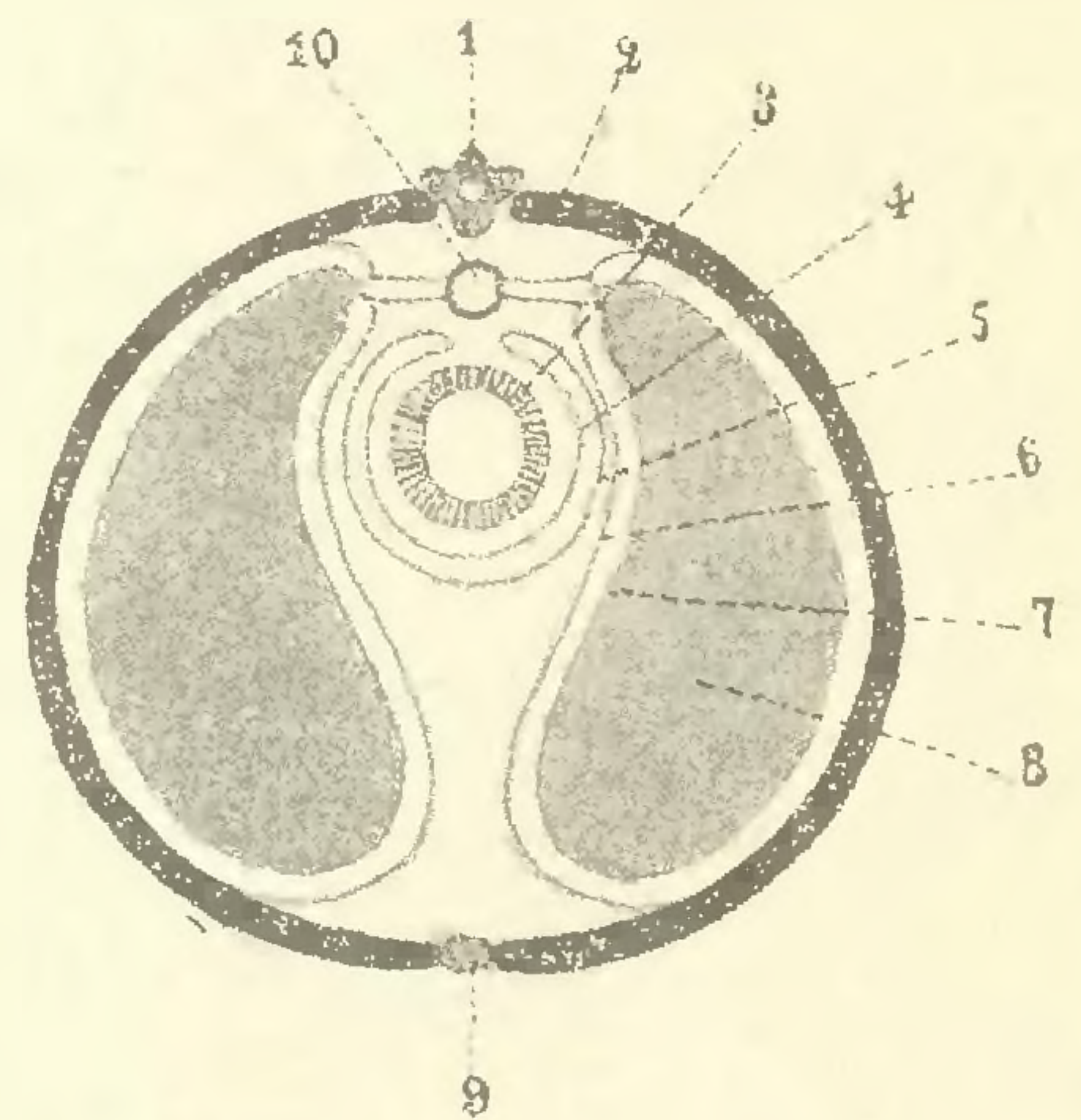


Рис. 486. Схема, изображающая отношеніе органовъ въ грудной области млекопитающаго въ поперечномъ разрѣзѣ. 1—позвочникъ; 2—ребра; 3—сердце; 4—внутренній листокъ околосердечной сумки; 5—ея наружный листокъ; 6—наружный листокъ плевры; 7—ея внутренній листокъ; 8—легкое; 9—грудина; 10—трахея. (Ориг. рис.).

(*truncus arteriosus*), отъ котораго и берутъ начало артеріи (рис. 483). У прочихъ формъ артеріальный конусъ редуцируется и, повидимому, его стѣнка входитъ въ составъ стѣнокъ желудочка, но зато *truncus arteriosus* можетъ образовать мускулистое расширеніе при своемъ основаніи (*bulbus arteriosus*); Затѣмъ, у рыбъ, амфибій и рептилій пара главныхъ венозныхъ стволовъ, называемыхъ Кювьеровыми протоками (*ductus Cuvieri*) сливаются своими ближайшими къ сердцу частями и образуютъ еще позади предсердія лежащую и самостоятельную пульсирующую часть—венозный синусъ (*sinus venosus*) (рис. 513), который принимаетъ всѣ венозные сосуды и отдаетъ кровь предсердію. Начиная съ рептилій, венозный синусъ извнѣ неотличимъ, а у птицъ и млекопитающихъ онъ входитъ въ составъ стѣнки предсердія, и всѣ вены впадаютъ непо-

средственно въ послѣднее. Между предсердіемъ и желудочкомъ имѣется всегда отверстіе, называемое атрио-вентрикулярнымъ, и оно снабжено носящими то же наименование клапанами, позволяющими крови идти въ направленіи изъ предсердія въ желудочекъ, но не обратно. Подобные клапаны имѣются въ артеріальномъ конусѣ, гдѣ они расположены въ нѣсколько рядовъ (рис. 487), а съ редуціей артеріальнаго конуса число рядовъ низводится до одного, вѣроятно соотвѣтствующаго переднему ряду конуса (рис. 483), и тогда при основаніи артеріальнаго ствола имѣется

одинъ рядъ клапановъ, пропускающей кровь изъ желудочка въ сосуды, но не обратно. При впаденіи венознаго синуса имѣется два клапана, которые не позволяютъ крови поступать въ него обратно изъ сердца. Вены обыкновенно впадаютъ въ сердце въ косомъ направленіи. Поэтому при сокращеніи сердечной стѣнки просвѣтъ ихъ конечной части спадается вслѣдствіе сжатія, и клапанъ являлся-бы излишнимъ, но могутъ быть при основаніи вень и заслонки, запирающія доступъ крови изъ сердца въ вены. Извнѣ сердце облекается двумя листками особой серозной оболочки—перикардія (*pericardium*). Внутренній изъ этихъ листовъ, прирастающій къ сердцу, носитъ названіе висцеральнаго, а наружный—париетальнаго. Оба листка переходятъ одинъ въ другой на спинной, обращенной къ позвоночнику, сторонѣ сердца и ограничиваютъ собой содержащую серозную жидкость въ большинствѣ случаевъ замкнутую перикардіальную полость (рис. 485, 486). Такъ какъ эта полость представляетъ лишь участокъ целома, а перикардій обособившуюся часть перитонеальной выстилки послѣдняго, то у *Murichidae* сохраняется первоначальное сообщеніе перикардіальной полости съ общей полостью тѣла въ теченіи всей жизни, а у *Petromyzontidae* только въ личиночномъ состояніи. У селакій и осетровыхъ тоже наблюдается подобное сообщеніе, но по отношенію къ селакіямъ доказано, что

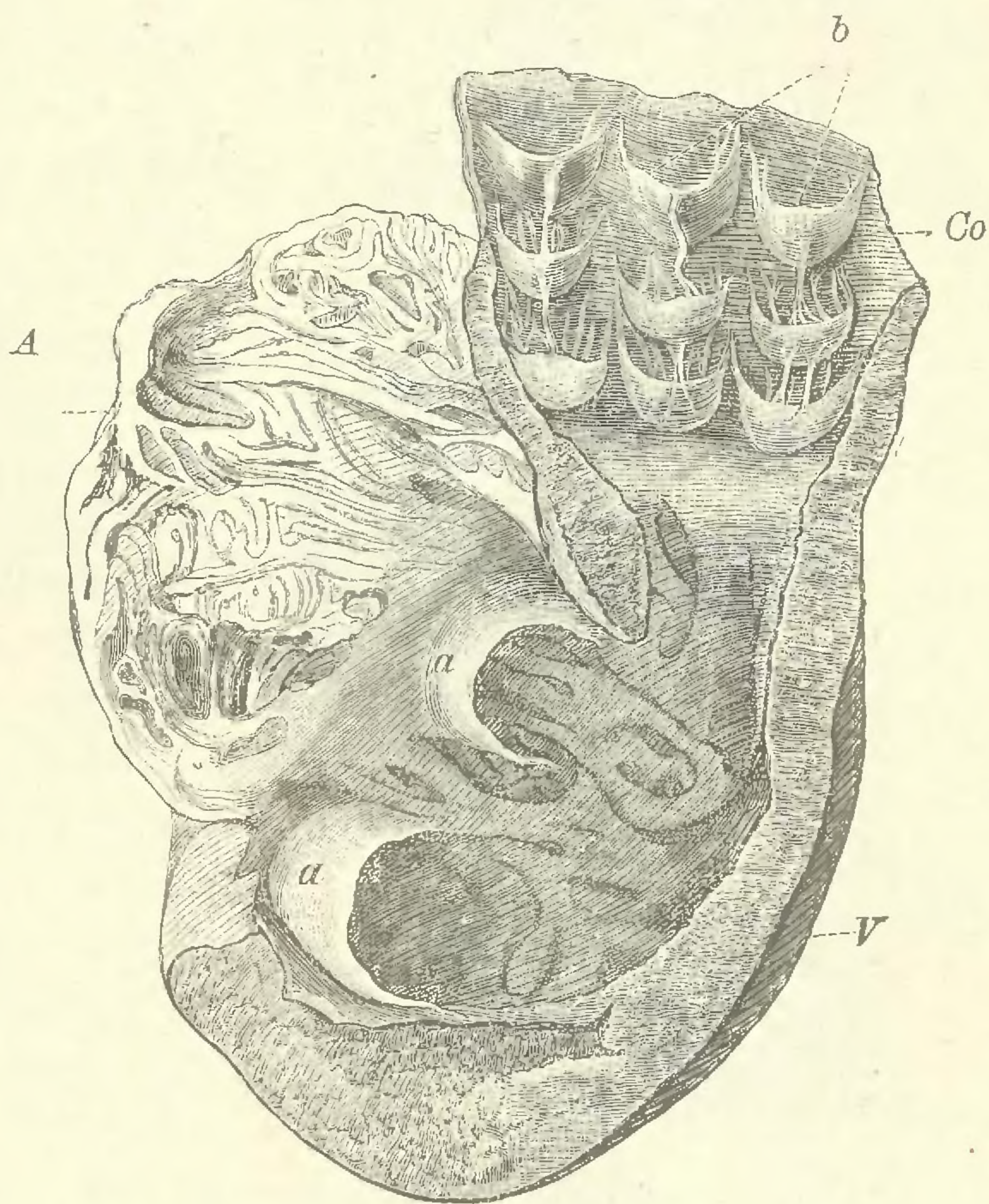


Рис. 487. Вскрытое сердце акулы: А—предсердіе; V—желудочекъ; Co—артеріальный конусъ; а — атрио-вентрикулярные клапаны; б — клапаны артеріальнаго конуса. Изъ Видерсгейма.

использовано изображение изъ Видерсгейма.

это сообщеніе отнюдь не есть остатокъ эмбриональнаго, а возникаетъ въ послѣдствіи вторично, а именно у зародыша отъ перикардіальной полости отходитъ полый выступъ, который потомъ парой отверстій сообщается съ общей полостью. Главную толщу сердечной стѣнки составляетъ его мышечный слой, или міокардій, состоящій изъ своеобразныхъ поперечнополосатыхъ мышечныхъ клѣтокъ съ центральнымъ ядромъ и отростками, при помощи которыхъ онѣ сцѣпляются на подобіе сѣти. Изнутри стѣнка сердца не является ровной, а образуетъ сѣть мышечныхъ перекладинъ, или трабекулъ, особенно сильно развитыхъ въ желудочкѣ и иногда низводящихъ его полость до степени небольшого просвѣта, такъ какъ большая часть полости заполнена губчатой массой (рис. 516). Изнутри сердечная стѣнка выстлана однослойнымъ плоскимъ эпителиемъ (эндотелиемъ), называемымъ эндокардіемъ, а извнѣ соединительно-тканнымъ слоемъ и такимъ же эпителиемъ (целотелиемъ) перикардія. Стѣнки артерій и венъ также выстланы внутри эпителиальнымъ слоемъ, но въ артеріяхъ сильнѣе развиты эластическія и мышечныя волокна, чѣмъ въ венахъ. На протяженіи венъ имѣются часто перепончатые клапаны, препятствующіе обратному оттоку крови. Клапаны эти имѣютъ форму кармановъ и лежатъ на протяженіи венозныхъ стволовъ или въ мѣстѣ соединенія венъ и являются въ видѣ простыхъ выступовъ внутренней эпителиальной обкладки. Въ канцелярахъ, кромѣ эпителиальнаго слоя, можно считать доказаннымъ присутствіе мышечныхъ клѣтокъ.

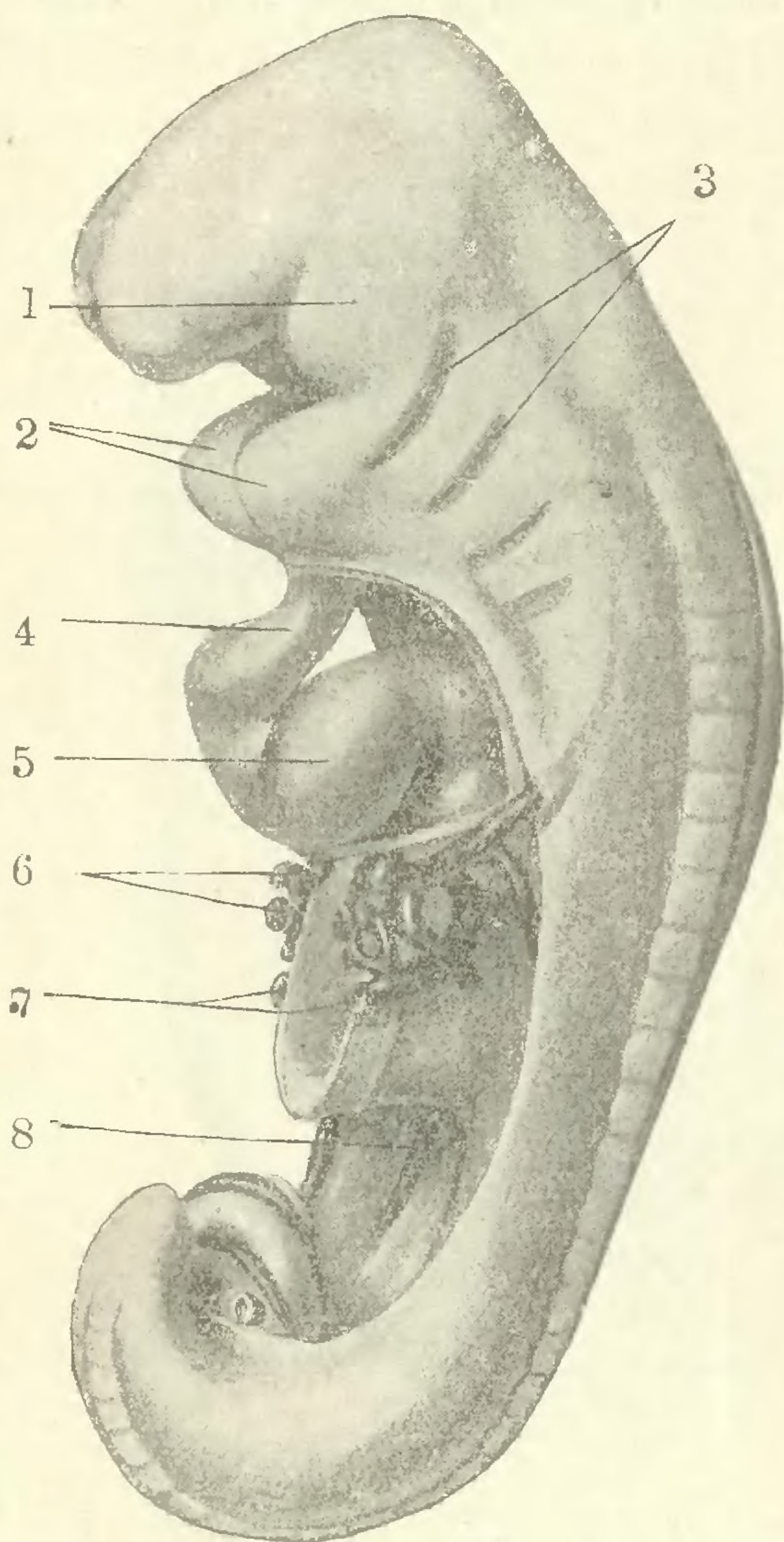


Рис. 488. Человѣческій трехнедѣльный зародышъ по удаленіи брюшной и боковой стѣнки тѣла. 1—верхняя челюсть; 2—нижняя челюсть; 3—жаберныя щели; 4—*truncus arteriosus*; 5—сердце; 6—печень; 7—*vena omphalo-mesenterica*; 8—правая *vena cardinalis*. Изъ Шульце по модели Гиса.

у *Ampibia* (рис. 489, В). Когда боковыя пластинки мезодермы сойдутся на брюшной стѣнкѣ, то между ними первоначально имѣется вертикальная перегородка, или брюшной мезентерій. Затѣмъ, ранѣе, чѣмъ этотъ мезентерій исчезнетъ, прилежащій къ кишечнику висцеральный слой сросшихся боковыхъ пластинокъ на брюшной сторонѣ постепенно отходитъ отъ кишечника и образуетъ желобокъ,

трагальнымъ ядромъ и отростками, при помощи которыхъ онѣ сцѣпляются на подобіе сѣти. Изнутри стѣнка сердца не является ровной, а образуетъ сѣть мышечныхъ перекладинъ, или трабекулъ, особенно сильно развитыхъ въ желудочкѣ и иногда низводящихъ его полость до степени небольшого просвѣта, такъ какъ большая часть полости заполнена губчатой массой (рис. 516). Изнутри сердечная стѣнка выстлана однослойнымъ плоскимъ эпителиемъ (эндотелиемъ), называемымъ эндокардіемъ, а извнѣ соединительно-тканнымъ слоемъ и такимъ же эпителиемъ (целотелиемъ) перикардія. Стѣнки артерій и венъ также выстланы внутри эпителиальнымъ слоемъ, но въ артеріяхъ сильнѣе развиты эластическія и мышечныя волокна, чѣмъ въ венахъ. На протяженіи венъ имѣются часто перепончатые клапаны, препятствующіе обратному оттоку крови. Клапаны эти имѣютъ форму кармановъ и лежатъ на протяженіи венозныхъ стволовъ или въ мѣстѣ соединенія венъ и являются въ видѣ простыхъ выступовъ внутренней эпителиальной обкладки. Въ канцелярахъ, кромѣ эпителиальнаго слоя, можно считать доказаннымъ присутствіе мышечныхъ клѣтокъ.

Развитіе сердца въ наиболѣе его простой первичной формѣ наблюдается

отверстий по направлению къ кишечнику. Потомъ верхніе края желобка тоже сходятся, и желобокъ превращается въ трубку, полость которой и есть полость сердца, а стѣнки которой образуютъ стѣнку сердца (рис. 490). Что касается до эндокардія, то многіе принимаютъ, что онъ развивается изъ клѣтокъ, отдѣляющихся отъ энтодермы и попадающихъ въ полость сердца, но, кажется, вѣроятнѣе предположеніе, что онъ мезодермическаго происхожденія и, надо думать, происходитъ или на мѣстѣ (*in loco*) обособленіемъ отъ сердечной стѣнки, или разрастаніемъ эпителия (эндотелия) впадающихъ въ сердце сосудовъ (*v. omphalo-mesenterica*), приносящихъ кровь отъ желточного пузыря (рис. 499) ¹⁾.

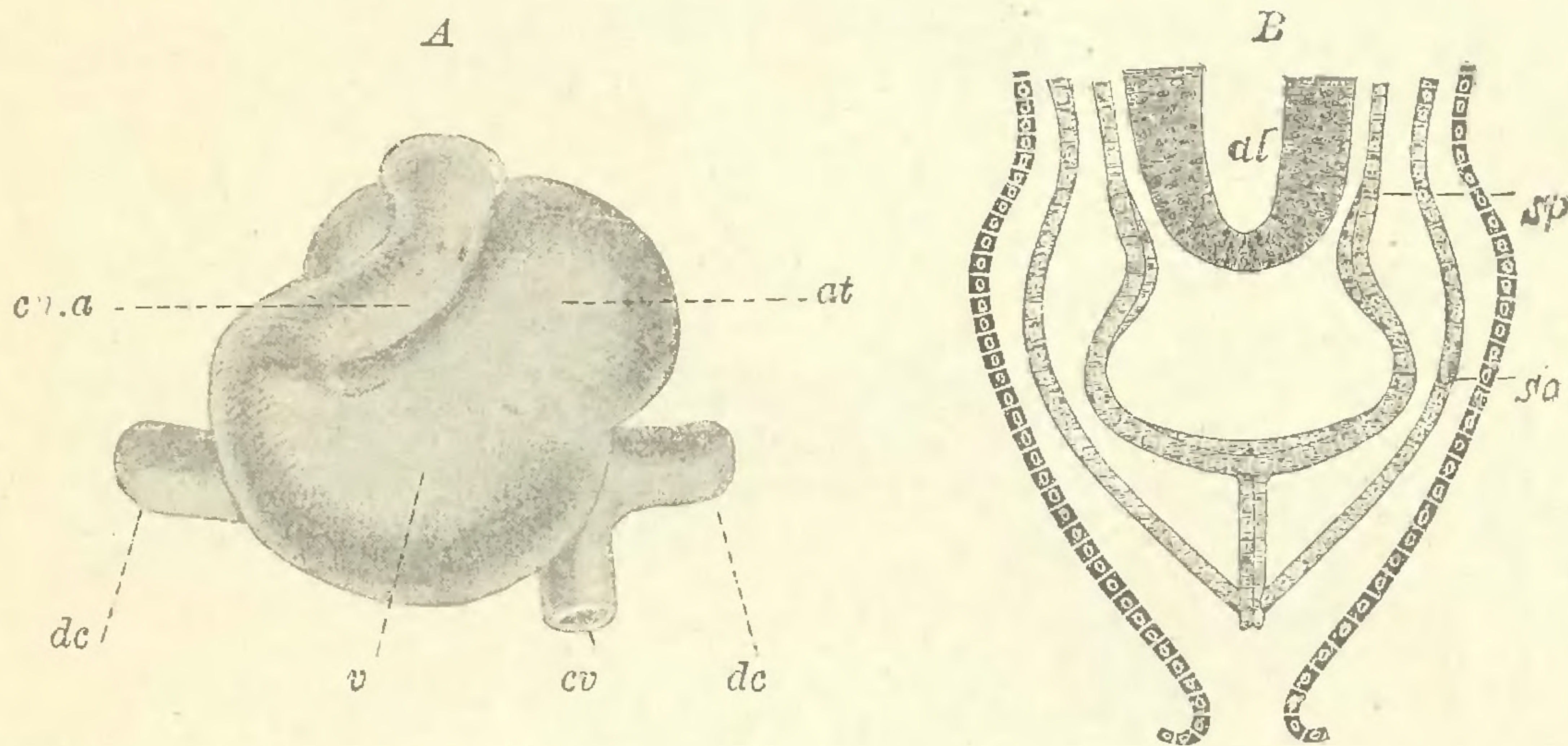


Рис. 489. А — сердце зародыша саламандры (*Salamandra atra*) послѣ изгибанія съ брюшной стороны. *at*—предсердіе; *sn.a*—артеріальный конусъ; *cv*—нижняя полая вена; *dc*—Кювьеровы протоки; *v*—желудочекъ. По Гохштеттеру. В—схема образованія сердца низшихъ позвоночныхъ въ поперечномъ разрѣзѣ. *al*—кишечный каналъ; *so*—париетальный, *sp*—висцеральный листки мезодермы. (Ориг. рис.).

У *Amniota* развитіе сердца совершается иначе, и, по всей вѣроятности, разница обуславливается избыткомъ желтка въ яйцахъ этихъ формъ. Зачатки сердца появляются весьма рано, въ той стадіи развитія, когда тѣло зародыша еще распростерто на поверхности желтка, въ видѣ небольшихъ полостей мезодермы по бокамъ тѣла въ передней его части (рис. 491 и 492, А). При постепен-

¹⁾ Нѣкоторыя аномаліи, а именно случаи численнаго увеличенія сердецъ, заставляютъ разсматривать сердце, какъ органъ возникающій эмбриологически черезъ сліяніе этихъ двухъ венъ—*v. omphalo-mesentericae*, приносящихъ кровь отъ желточного пузыря (Rabl, 1905). Давно были извѣстны случаи находенія двухъ сердецъ вмѣсто одного, а недавно описанъ у курицы случай находенія семи сердецъ (Verocay, 1905). Если у зародыша курицы разрушить одну *v. omphalo-mesenterica*, то другая все таки образуетъ нормальное сердце. Если препятствовать сліянію обѣихъ этихъ венъ, то образуется два нормальныхъ сердца (Gräper, 1907), т.-е. иначе говоря, каждая изъ этихъ венъ можетъ дать начало цѣлому сердцу. А такъ какъ эти вены, естественно, слагаются изъ нѣсколькихъ вѣтвей, то, если эти вѣтви случайно остались изолированными, то каждая вѣтвь можетъ дать начало цѣлому сердцу, а число сердецъ можетъ возрасти до нѣсколькихъ.

номъ сжатіи боковыхъ частей зародыша, полости эти все болѣе и болѣе сближаются на брюшной сторонѣ и наконецъ сливаются подѣ только что образовавшейся передней частью кишечника (*pharynx*, по терминологіи эмбриологовъ) (рис. 492, *B* и 267, *II*). Но, въ то время какъ у птицъ каждая изъ двухъ полостей будущаго сердца развивается путемъ простаго расхожденія клетокъ въ утолщеніяхъ висцеральнаго листка мезодермы (рис. 492, *A*), у млеко-

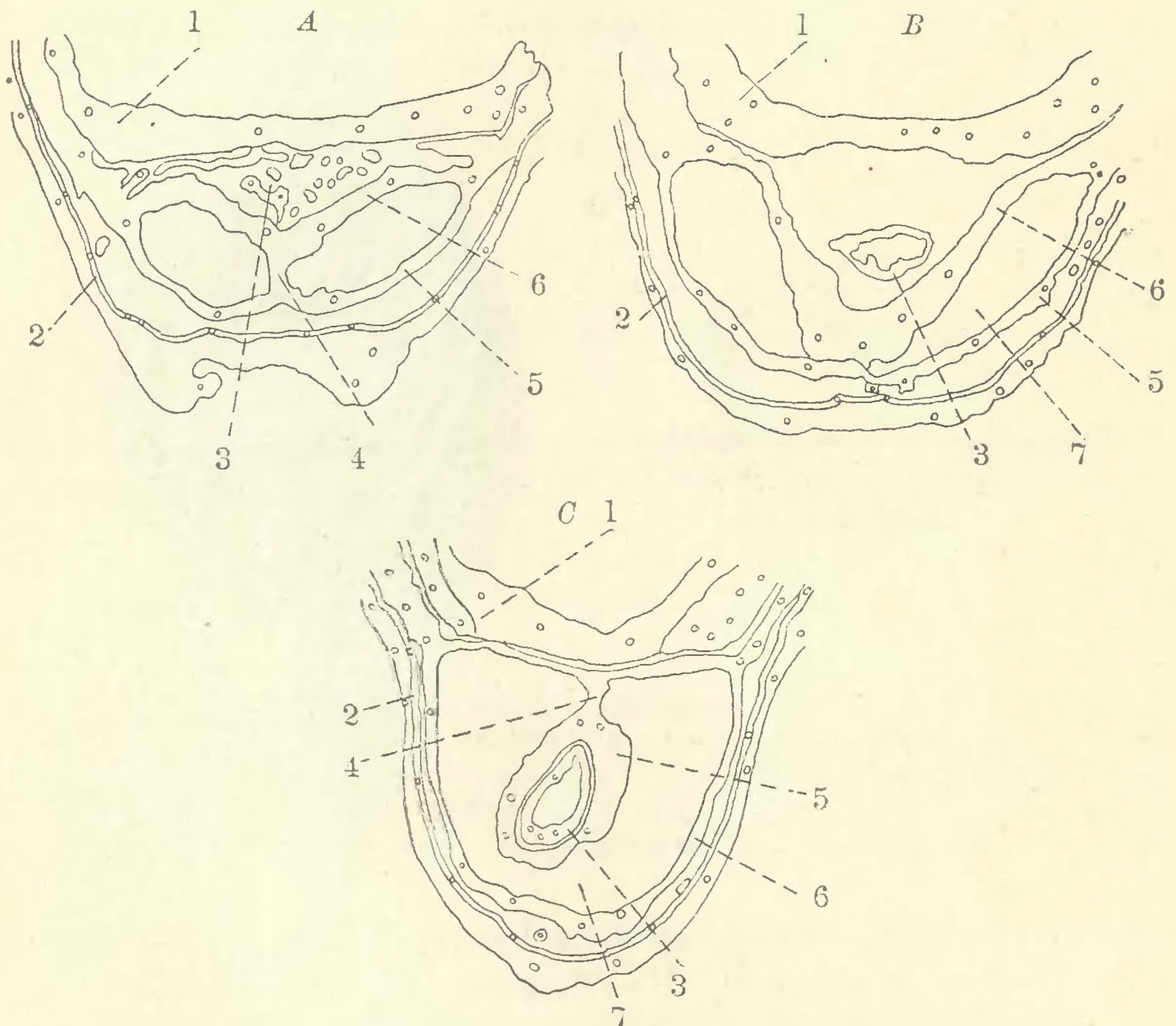


Рис. 490. Три поперечныхъ разрѣза зародыша лягушки (*Rana temporaria*) въ области развитія сердца: *A* и *B*—черезъ передній и задній конецъ сердца; *C*—черезъ середину въ болѣе поздней стадіи. 1—эктодерма; 2—эктодерма; 3—эндокардій; 4 и 4'—брюшной и спинной мезокардій; 5 и 6—париетальный и висцеральный листки мезодермы, т.-е. перикардія; 7—полость перикардія. По Рудневу.

питающихъ каждая изъ этихъ полостей образуется путемъ заворота того-же висцеральнаго листка (рис. 491, *B*). Въ обоихъ этихъ случаяхъ сердце образуется подѣ передней частью кишечника. Та часть полости тѣла, въ которой развивается сердце (рис. 358, *A*), видоизмѣняется впоследствии въ полость перикардія и обособляется въ общей полости тѣла. Такъ какъ перикардіальная полость образуется черезъ сліяніе двухъ полостей, то между сердцемъ и париетальнымъ листкомъ перикардія можетъ сохраняться остатокъ мезентерія, или мезо-

кардій (*mesocardium*; стр. 357), что и наблюдается у черепахъ и крокодиловъ, у которыхъ вершина сердца, т.-е. дно желудочка, направленное кзади, посредствомъ связки соединена съ перикардіемъ. Затѣмъ сердце подраздѣляется на камеры, причемъ атріальная часть, первоначально лежащая позади вентрикулярной, постепенно надвигается на нее со спинной стороны, а начиная съ амфибій (рис. 489, -А) ложится впереди вентрикулярной, такъ что сердечная трубка уже у зародышей высшихъ позвоночныхъ образуетъ сложный загибъ (рис. 488). Это изгибаніе сердца ставятъ въ связь съ укороченіемъ полости тѣла спереди,

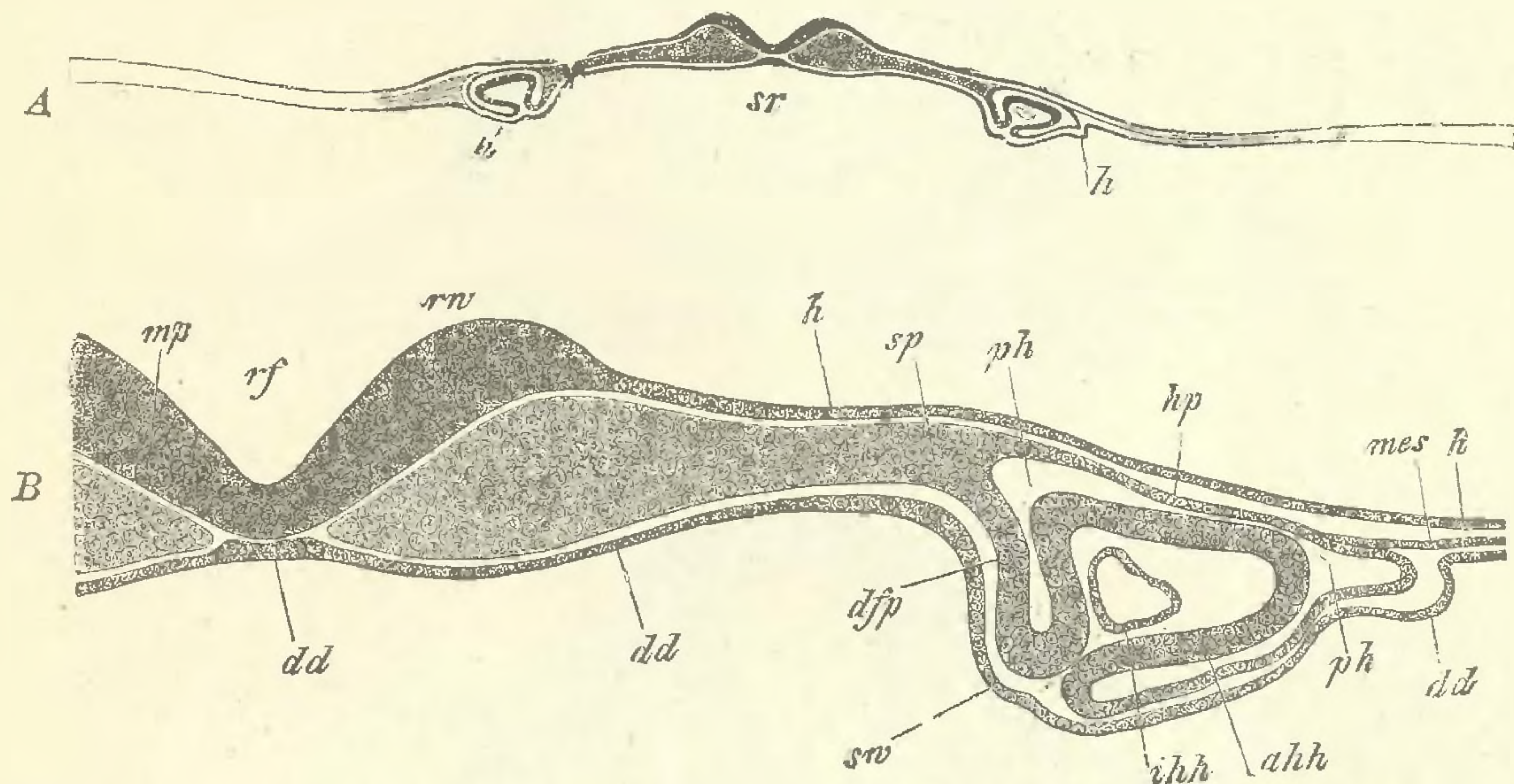


Рис. 491. А—поперечный разрѣзъ черезъ голову девятидневнаго зародыша кролика. *sr*—полость передней части кишечника (*pharynx* эмбриологовъ); *h* и *h'*—зачатокъ сердца. В—часть того же разрѣза при болѣе сильномъ увеличеніи. *mp*—нервный зачатокъ; *rf*—нервный желобокъ; *nw*—нервный валикъ; *h*—эктодерма; *sp*—мезодерма боковой пластинки; *ph*—перикардіальный участокъ полости тѣла; *hp* и *djp*—париетальный и висцеральный листки ея; *mes*—продолженіе перваго; *dd*—энтодерма; *dd'*—зачатокъ хорды; *ihh*—эндокардій; *ahh*—миокардій; *sw*—складка энтодермы, на счетъ которой образуется брюшная стѣнка кишечника.

Изъ Гертвига по Кёлликеру.

вслѣдствіе удлиненія черепа путемъ присоединенія переднихъ метамеръ тѣла къ головѣ (стр. 108). Послѣдствіемъ этого укороченія и является изгибаніе сердца, которое въ своемъ растянутомъ видѣ, естественно, занимало бы большее протяженіе. Такимъ образомъ, изгибаніе сердечной трубки замѣняетъ собой укорачиваніе его продольной оси и представляетъ явленіе, стоящее въ зависимости отъ укороченія полости тѣла. У рыбъ сердце лежитъ непосредственно за головой, но съ обособленіемъ шеи у вышестоящихъ формъ сердце отодвигается кзади и помѣщается довольно далеко отъ основанія черепа.

Полость сердца, какъ и полость сосудовъ, составляетъ остатокъ первичной полости тѣла, и можно доказать, что сердце позвоночныхъ лежитъ такъ-же между двумя листками брюшного мезентерія, какъ сердце членистоногихъ—спинного, а также спинной и брюшной сосуды кишечножаберныхъ и червей, говоря вообще, лежатъ тоже между двумя листками соотвѣствующихъ мезентеріевъ (Шимкевичъ, 1885). Для доказательства этого положенія на схемѣ

рис. 489 за мезентерій надо считать не только ту двойную прослойку, которая соединяет парietальный листок со стѣнкой сердца, но и самую стѣнку сердца, а равно и двойную перемычку, связующую сердечную стѣнку, послѣ замыканія желобка, съ мезодермой, облекающей кишечникъ. Иначе говоря, при образованіи сердца у *Apatnia* спинная часть брюшного мезентерія запаздываютъ въ своемъ сжатіи и вслѣдствіе этого онѣ остаются раздѣленными, образуя собой сердечный желобокъ. Точно также можно принять, что главный артеріальный сосудъ позвоночныхъ, лежащій подъ позвоночникомъ (или аорта), залагается въ сущности у

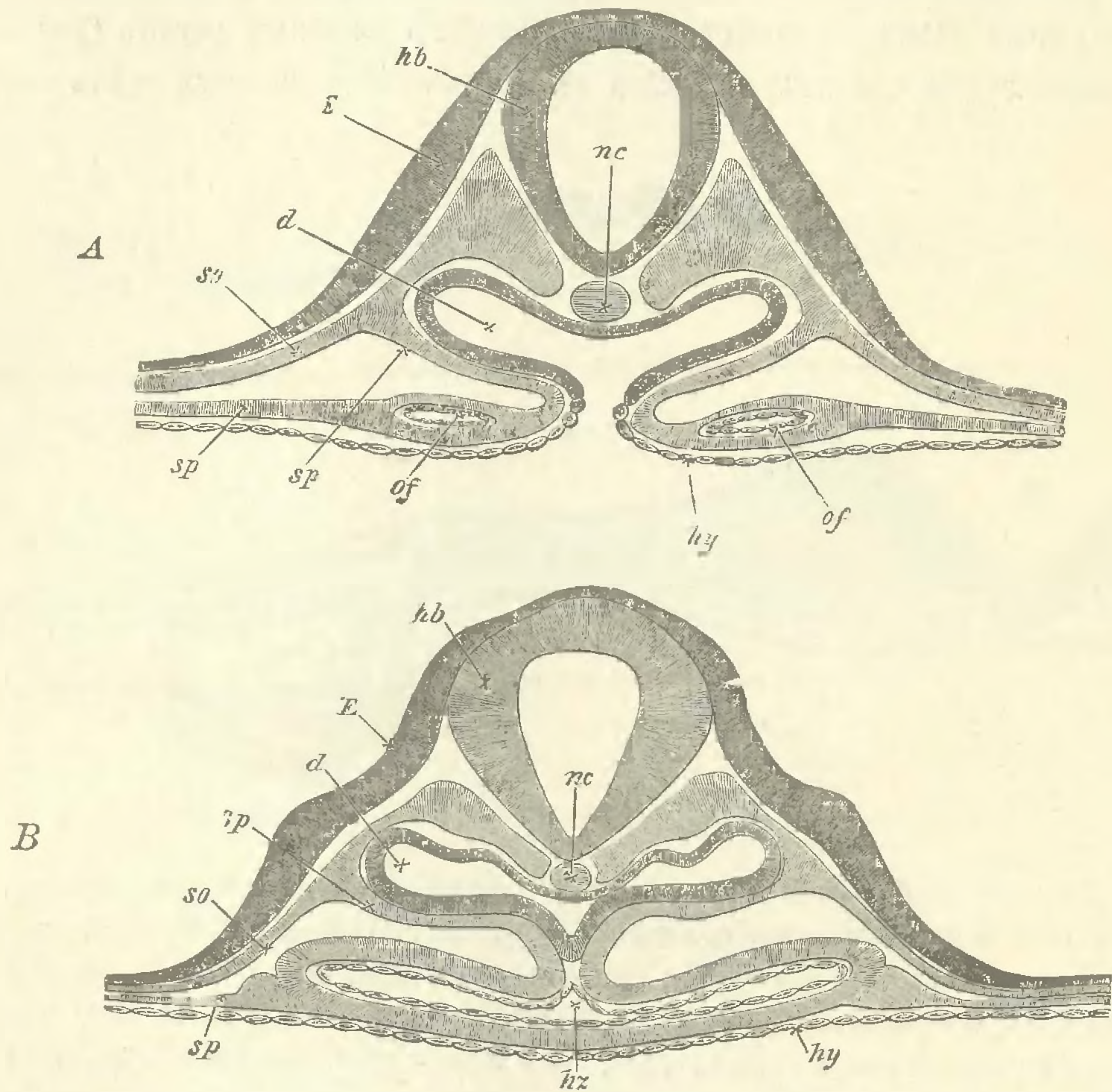


Рис. 492. Схематическіе поперечные разрѣзы черезъ область задняго мозга зародыша цыпленка: *A*—болѣе ранняя, *B*—болѣе поздняя стадія. *E*—эктодерма; *hy*—энтодерма; *hx*—полость сердца; *so* и *sp*—парietальный и висцеральный листки мезодермы; *d*—полость кишечника (*pharynx* эмбриологовъ); *of*—парный зачатокъ сердца; *hb*—задній мозгъ; *nc*—хорда. По Вальфуру изъ Видерсгейма.

Apatnia въ спинномъ мезентеріи. Сравненіе различныхъ частей кровеносной системы позвоночныхъ съ таковой безчерепныхъ выяснится само собой изъ дальнѣйшаго изложенія, тѣмъ болѣе, что при описаніи послѣдней употреблена та же терминологія, какъ и при описаніи кровеносной системы позвоночныхъ (стр. 13). Существеннѣйшимъ отличіемъ кровеносной системы безчерепныхъ является отсутствіе сердца, т.-е. брюшной сосудъ на всемъ своемъ протяженіи остается узкимъ (откуда и происходитъ другое названіе безчерепныхъ—*Lertocardia*, т.-е. узкосердечными) и не образуетъ расширенія, соответствующаго сердцу, какъ это имѣетъ мѣсто у позвоночныхъ (*Pachycardia*, т.-е. широкосердечныхъ). Что касается до кишечно-жаберныхъ (*Enteropneusta*), то у нихъ имѣется сердце, лежащее въ переднемъ отдѣлѣ (въ хоботѣ), слѣд. впереди ротового отверстія. При этомъ стѣнка сердца образуется внутренней стѣнкой перикардіальной полости (перикардіальнаго пузыря) и остается, какъ и у нѣкоторыхъ оболочниковъ, незамкнутой со спинной стороны, которой сердце обра-

щено въ отростку кишечника, заходящему въ хоботъ и сравниваемому съ хордой (рис. 493). Если сравнить положеніе сердца кишечно-жаберныхъ съ таковымъ у зародыша *Apatnia*, то они оказываются довольно сходными, съ тою только разницей, что у кишечно-жаберныхъ сердце смѣщено кпереди и лежитъ впереди рта. Смѣщеніе сердца кпереди за ротовое отверстіе наблюдается у высшихъ позвоночныхъ при аномалии, называемой омфалоцефаліей.

Артеріальная система рыбъ представляетъ большое сходство съ таковой безчерепныхъ (рис. 17) и является исходной формой для таковой вышестоящихъ формъ, ибо при развитіи артеріальной системы у этихъ послѣднихъ наблюдается повтореніе схемы, свойственной рыбамъ (рис. 479). У всѣхъ рыбъ отъ *truncus*

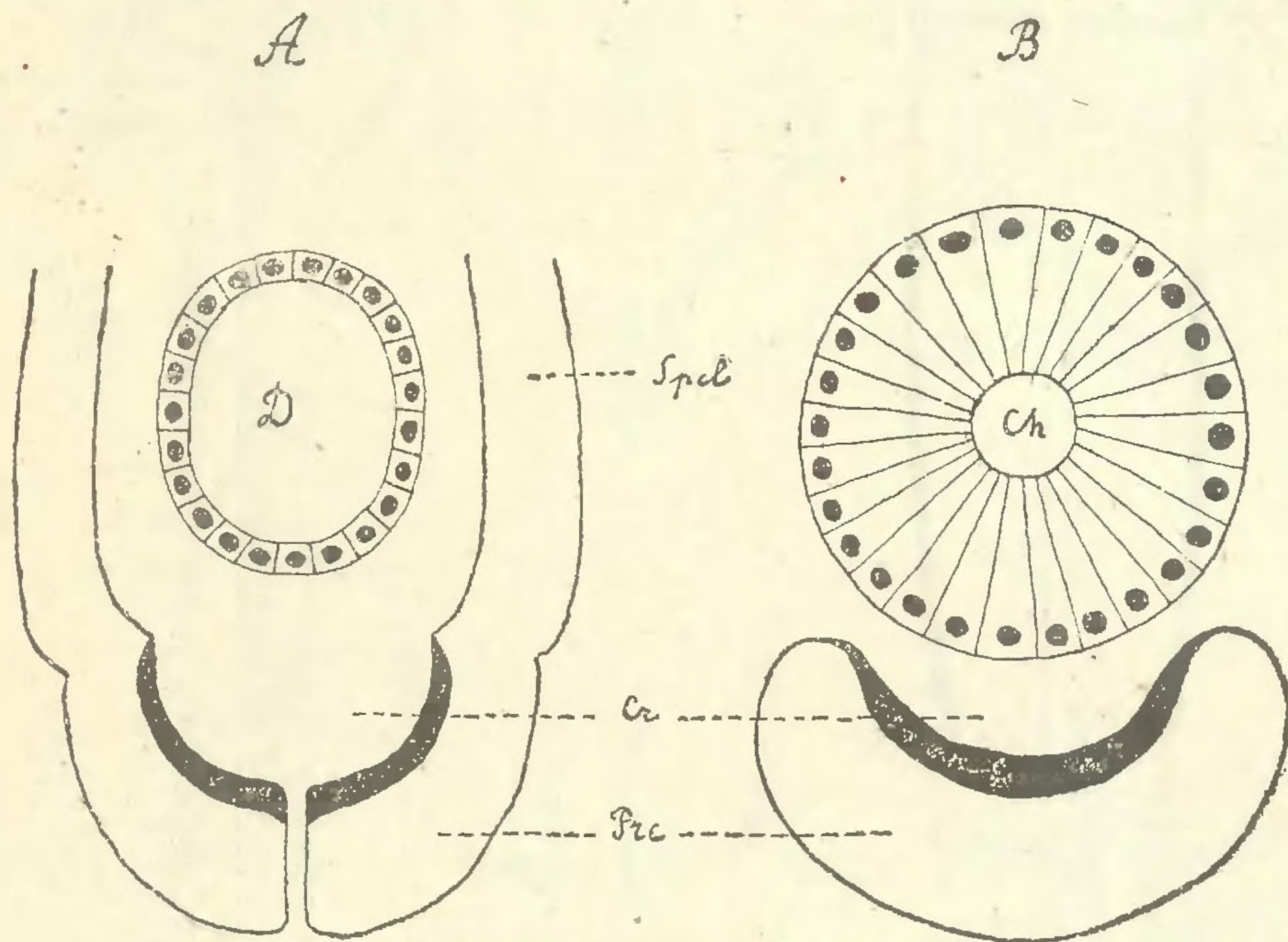


Рис. 493. Схема, изображающая отношенія сердца и кишечника: *A*—у зародыша *Apatnia*; *B*—у *Enteropneusta*. *D*—кишечникъ; *Ch*—передній отростокъ кишечника или так. наз. хорда; *Spl*—целомическая полость; *Cr*—полость сердца; *Prс*—полость перикардія. (Ориг. рисун.).

arteriosus или отъ его непосредственнаго продолженія—брюшной или восходящей аорты (*a. ventralis s. ascendens*) берутъ начало боковые жаберные сосуды, расположенные попарно въ промежуткѣ между двумя сосѣдними жаберными щелями, т.-е. въ жаберныхъ дугахъ. Это—приносящіе сосуды (*v. afferentia*) жабръ, или жаберныя артеріи. Въ жабрахъ они распадаются на массу капилляровъ, которые потомъ собираются въ каждой дугѣ на спинной сторонѣ въ уносящіе сосуды (*v. efferentia*), или жаберныя вены. Жаберныя вены, изъ коихъ переднія обладаютъ наклономъ, образуютъ анастомозы съ сосѣдними жаберными венами той-же стороны, сливаются съ каждой стороны въ одинъ продольный стволъ, который позади соединяется съ стволемъ другой стороны и образуетъ вмѣстѣ съ нимъ главную непарную артерію—спинную или нисходящую аорту (*a. dorsalis s. descendens*), почему эти боковые стволы и называются корнями аорты (*radices aortae*), или же жаберные сосуды той и другой стороны соединяются въ одинъ непарный стволъ, представляющій собой начало спинной аорты, какъ

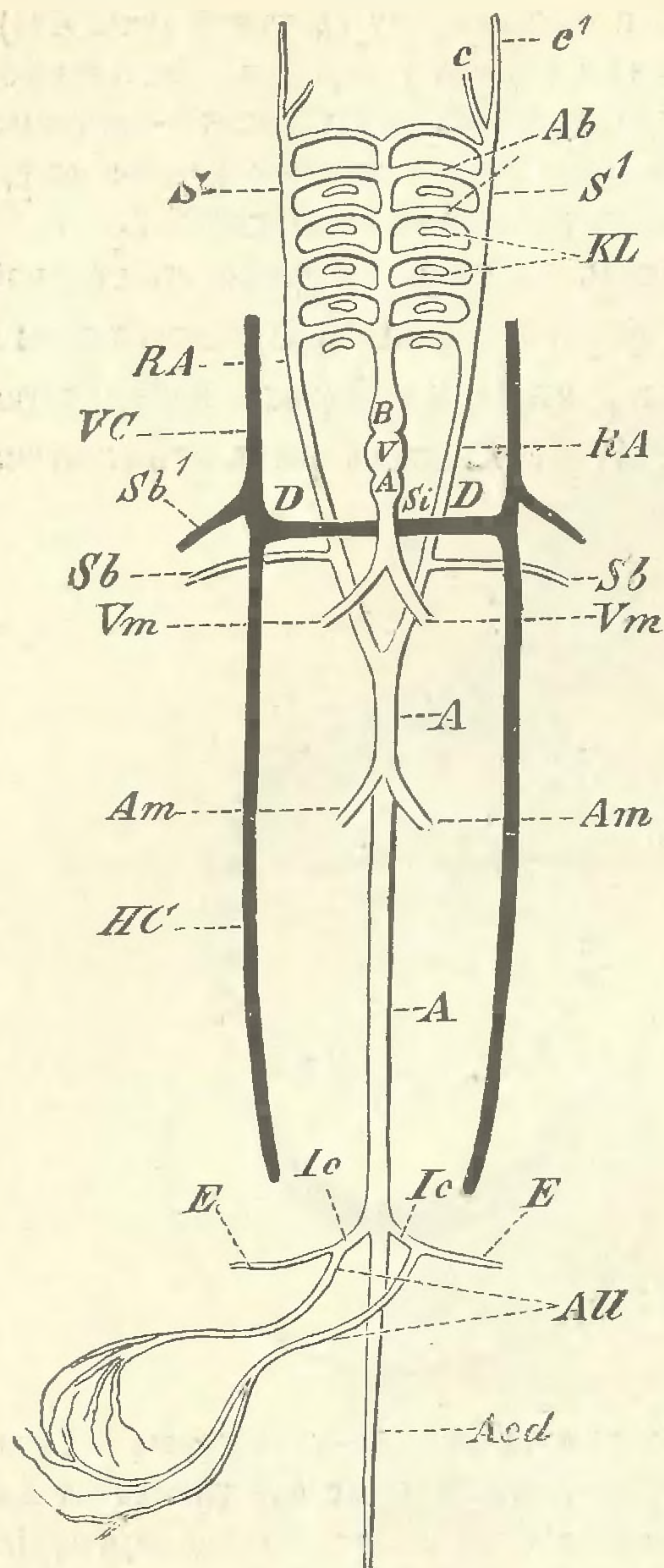


Рис. 494. Схема зародышеваго кровообращенія высшихъ позвоночныхъ. *A*—предсердіе; *V*—желудочекъ; *B*—*bulbus arteriosus*; *A*—спинная аорта; *RA*—ея корни, образующіеся на счетъ жаберныхъ венъ—*Ab*, впадающихъ въ два ствола—*S*, *S'*, переходяще въ корни аорты—*RA*; *c*—наружная, *c'*—внутренняя сонная артерія; *KL*—жаберныя щели; *Sb*—подключичная артерія; *Am*—*a. omphalo-mesentericae*; *Ic*—подвздошныя артеріи (*a. iliacaе communes*); *E*—*a. iliacaе externae*; *All*—артеріи аллантоиса, или пуночныя; *Acd*—хвостовая артерія; *UC*, *HC*—передняя и задняя кардинальныя вены, принимающія въ себя *Sb'* подключичныя вены; *Vm*—*venae omphalo-mesentericae*; *D*—Кювьеровы протоки; *Si*—венозный синусъ. Изъ Видерстейма.

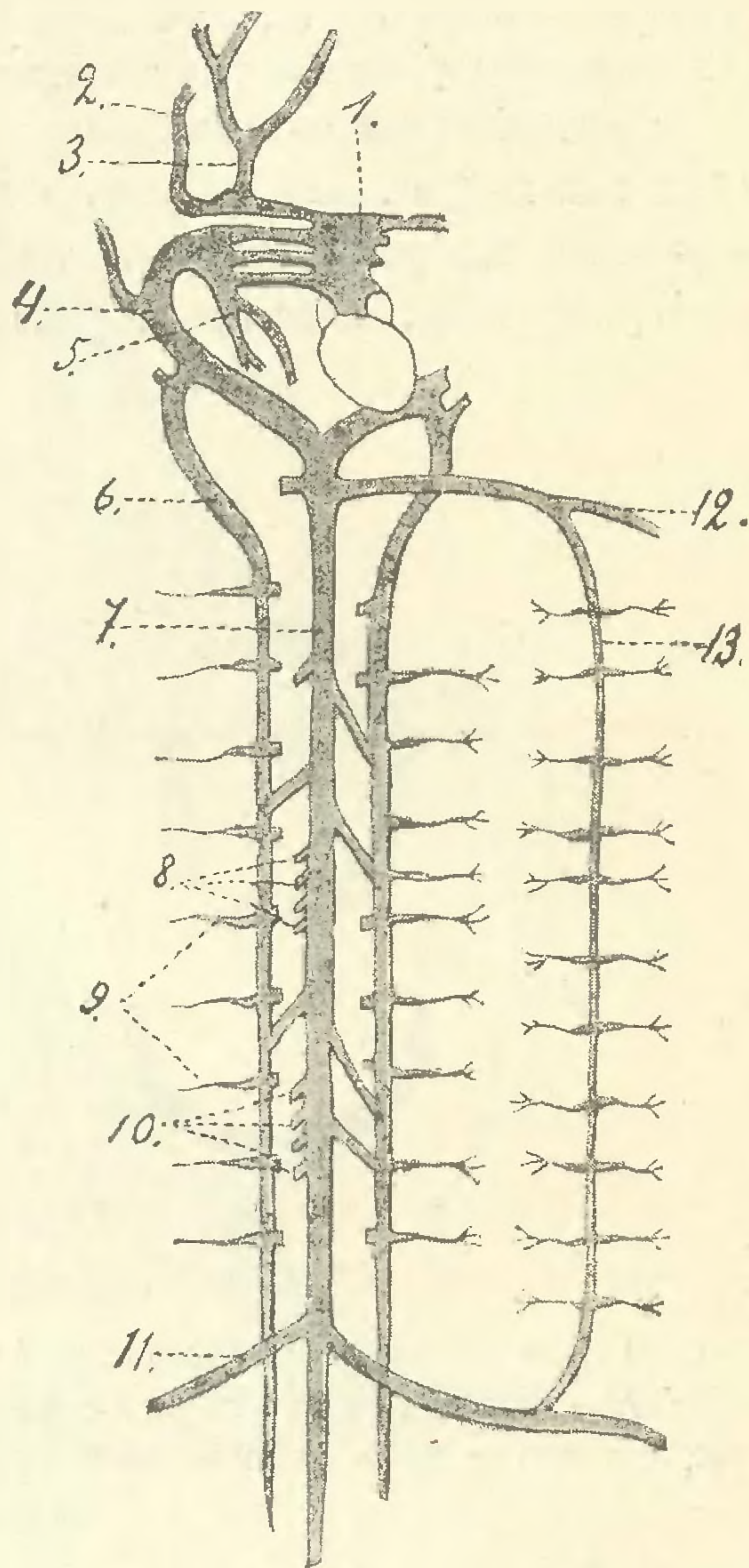


Рис. 495. Схема артеріальной системы хвостатыхъ амфибій: 1—*bulbus arteriosus*; 2—внутренняя сонная артерія; 3—наружная сонная артерія; 4—корни аорты; 5—легочная артерія; 6—позвоночная артерія (*a. vertebralis collateralis*); 7—аорта; 8—*a. mesentericae*; 9—реберныя артеріи (*a. costales*); 10—артеріи почекъ (*a. renales*) и половыхъ органовъ (*a. ovaricae*); 11—подвздошная артерія (*a. iliaca communes*); 12—подключичная артерія (*a. subclavia*); 13—*a. cutanea magna*. Изъ Видерстейма по Бетге.



Рис. 496. Схема превращенія артеріальныхъ дугъ: *A*—двудышащей рыбы; *B*—хвостатой амфибии; *C*—лягушки; *D*—ящерицы; *E*—птицы; *F*—млекопитающаго; части, остающіяся у взрослой формы, изображены жирными линиями, а части облитерирующіяся — пунктиромъ. *t*—брюшной артеріальный стволъ, распадающійся на дуги (0, 00, 1, 2, 3, 4); *c*—внутренняя и *c'*—наружная сонная артерія; *p*—легочная артерія; *b*—ея Боталловъ протокъ; *b'*—рудиментъ послѣдняго у млекопитающихъ въ видѣ плотнаго тяжа; *ao*—аорта; *s*—подключичная артерія. Изъ Боаса.

это имѣеть мѣсто у круглоротыхъ. По сравненію съ *Astrania*, надо думать, что этотъ послѣдній случай есть результатъ вторичнаго измѣненія, а именно слиянія корней аорты на большей части ихъ протяженія. Число жаберныхъ сосудовъ стоитъ въ зависимости отъ жаберныхъ щелей. Жаберныя артеріи, соотвѣт-

ствующія рудиментарнымъ жабрамъ (спиракулярной и оперкулярной; стр. 407), обыкновенно подвергаются редукціи, и эти жабры получаютъ кровь отъ соответствующихъ жаберныхъ венъ (артеріальную). Чаще передняя изъ жаберныхъ венъ даетъ сосуды, несущіе кровь къ головѣ, или сонныя артеріи (*a. carotides*). Онѣ свойственны всѣмъ позвоночнымъ и у вышестоящихъ формъ обыкновенно отходятъ съ каждой стороны отъ корней аорты общимъ стволомъ (*carotis communis*), потомъ дѣлящимися на двѣ вѣтви: наружную сонную артерію (*carotis externa*) и внутреннюю (*c. interna*) (рис. 498), а у рыбъ внутренняя сонная артерія можетъ отходить независимо отъ наружной (рис. 479). Обыкновенно внутренняя сонная артерія снабжаетъ кровью мозгъ, глаза и вообще внутреннія части головы, а наружная—наружные. Отъ жаберныхъ венъ, или корней аорты, или даже отъ самой аорты берутъ начало также свойственныя всѣмъ позвоночнымъ

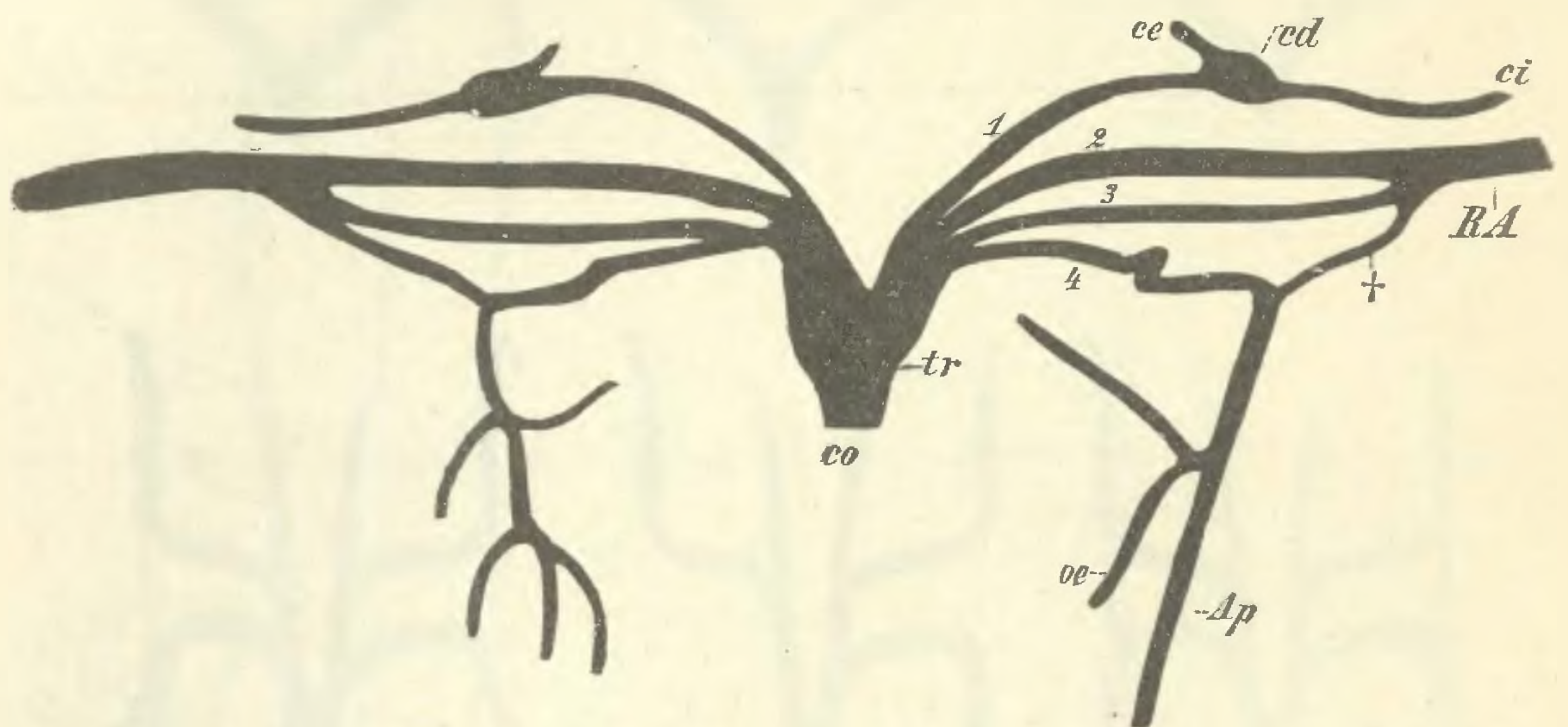


Рис. 497. Артеріальныя дуги взрослой пятнистой саламандры (*Salamandra maculosa*). *ce*—наружная сонная артерія; *ci*—внутренняя сонная артерія; *cd*—сонно-артеріальная железа; *co*—артеріальный конусъ; *tr*—*truncus arteriosus*; *RA*—корни аорты; *Ap*—легочная артерія; *oe*—ея вѣтви, идущія къ пищеводу; 1—4—артеріальныя дуги; †—Боталловъ протокъ. По Боасу.

артеріи переднихъ конечностей, именуемая подключичными (*a. subclaviae*). Впрочемъ по способу и мѣсту отхожденія отъ аорты сонныя и подключичныя артеріи представляютъ большое разнообразіе, а у *Amniota* часто расположеніе этихъ сосудовъ на правой и лѣвой сторонѣ является различнымъ, какъ увидимъ ниже. Въ расположеніи корней аорты и ихъ соотношеніи съ брюшной аортой у позвоночныхъ тоже существуетъ большое разнообразіе, но у зародышей всѣхъ формъ, стоящихъ выше рыбъ, мы находимъ артеріальную систему, построенную по типу таковой рыбъ (рис. 494 и 479). Изъ сердца зародыша выходитъ одинъ широкій сосудъ, который можетъ быть названъ или *truncus arteriosus*, или брюшной аортой. Сосудъ этотъ вскорѣ дѣлится на двѣ вѣтви, а отъ нихъ отходятъ парные поперечные кровеносные сосуды, залегающіе между жаберными мѣшками и потому называемые жаберными кровеносными или артеріальными дугами. Эти дуги,

которыхъ у зародыша обыкновенно бываетъ шесть паръ, въ отличіе отъ жаберныхъ сосудовъ рыбъ, не разбиваются на капилляры, а идутъ непрерывно и, сливаясь на спинной сторонѣ, образуютъ корни аорты, а эти послѣдніе, сходясь въ задней своей части, образуютъ спинную аорту. Прослѣдимъ измѣненіе артеріальныхъ дугъ у

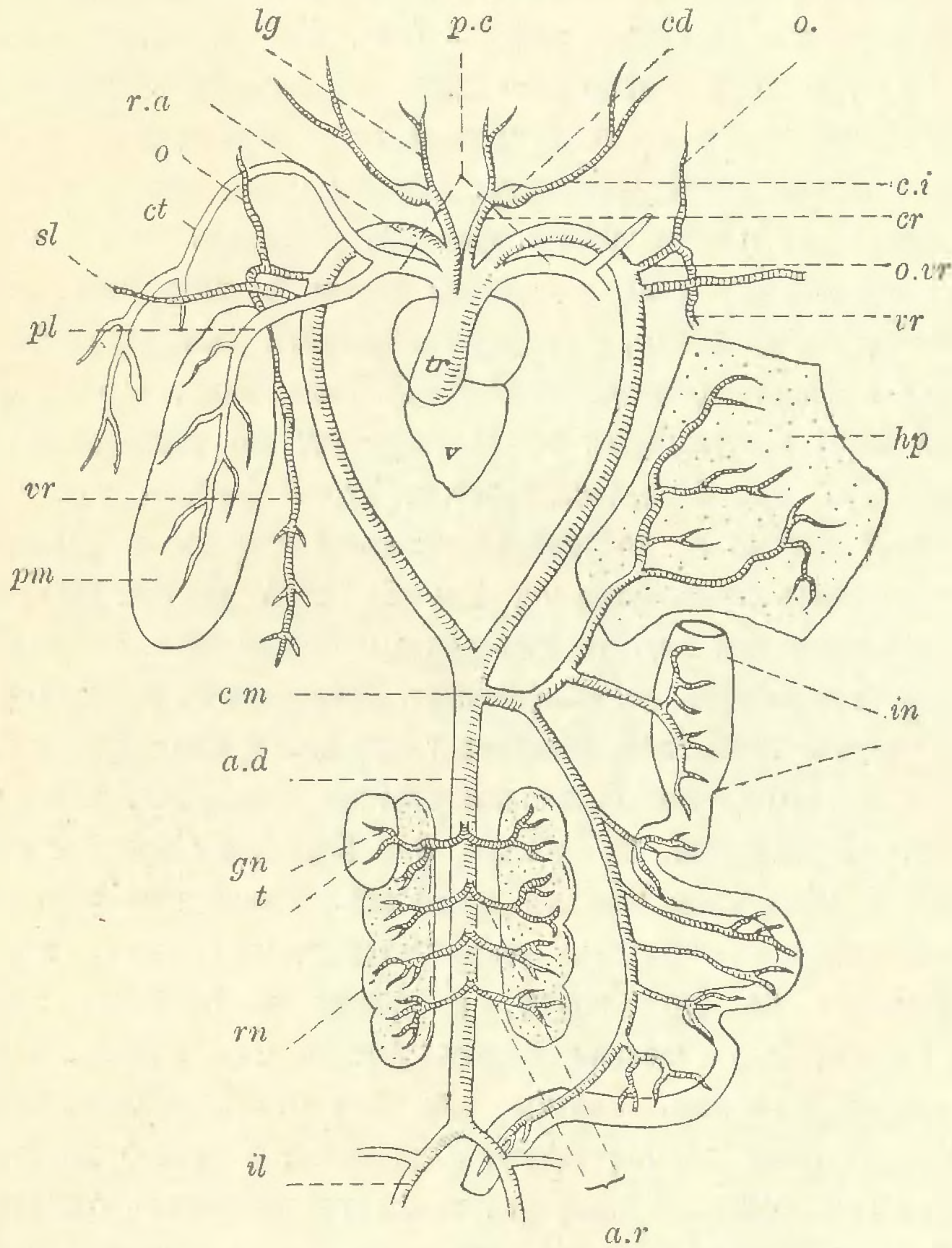


Рис. 498. Схема артеріальнаго кровообращенія лягушки (*Rana esculenta*). *a.d*—*aorta dorsalis*; *a.r*—*arteriae renales*; *cr*—*carotis communis*; *c.i*—*carotis interna*, *c.d*—сонно-артеріальная железа; *c.m*—*a. coeliaco-mesenterica*; *ct.*—*a. cutanea*; *gn.*—*a. genitalis*; *hp*—печень; *il*—*a. iliaca*; *in*—кишка; *lg*—*a. lingualis*; *o*—*a. occipitalis*; *o.vr*—*a. occipito-vertebralis*; *pc*—*a. pneumo-cutanea*; *pl*—*a. pulmonalis*; *pm*—легкія; *r.a*—дуги аорты; *sl*—*a. subclavia*; *t*—сѣменники; *tr*—*conus arteriosus*; *v*—желудочекъ; *vr*—*a. vertebralis*.

По Мейснеру.

формъ, стоящихъ выше рыбъ (рис. 496). I и II пары дугъ у всѣхъ этихъ формъ атрофируются; III же пара, вмѣстѣ съ передними участками корней аорты, даетъ съ каждой стороны внутреннія сонныя артеріи, а передніе отдѣлы корней брюшной аорты—наружныя. IV пара дугъ, какъ у амфибій и рептилій, такъ и у птицъ и млекопитающихъ даетъ начало аортѣ. У амфибій и рептилій обѣ дуги этой

пары, т. е. правая и лѣвая, превращаются въ корни аорты, такъ что у нихъ аорта начинается двумя корнями, или аортальными дугами; у млекопитающихъ же и птицъ переходитъ въ аортальную дугу только одна изъ дугъ IV пары, а именно: у птицъ—правая, у млекопитающихъ—лѣвая. Другая же сторона IV дуги можетъ превращаться въ корень подключичной артерій. V пара дугъ сохраняется только у хвостатыхъ амфибій (рис. 497) и нѣкоторыхъ ящерицъ, образуя собой вторую пару аортальныхъ дугъ. VI пара дугъ только у хвостатыхъ амфибій удерживается въ видѣ третьей пары дугъ аорты, а у прочихъ даетъ правую и лѣвую легочную артерію, несущія кровь изъ сердца къ легкимъ. Подлежащая обыкновенно исчезновенію части артеріальныхъ дугъ и корней аорты могутъ иногда сохраняться даже у взрослой формы и именуется Боталловыми протоками (*ductus Botalli*), или, если они сохраняются въ видѣ плотныхъ тяжей, то Боталловыми связками (*ligamentum Botalli*). Такъ, только проксимальный участокъ дуги VI пары превращается въ легочную артерію, дистальный же остается въ видѣ анастомоза, или Боталлова протока. Этотъ протокъ служитъ для соединенія легочной артерій съ корнемъ аорты своей стороны и играетъ важную роль въ зародышевомъ кровообращеніи *Amniota*. А именно, покуда дыханіе зародыша совершается при помощи зародышевыхъ оболочекъ, то большая часть крови идетъ изъ VI пары дугъ по означеннымъ Боталловымъ протокамъ въ аорту, а къ легкимъ идетъ лишь небольшая часть крови, нужная для ихъ питанія, но съ первымъ вздохомъ эти Боталловы протоки спадаются, и вся кровь изъ VI пары дугъ устремляется въ легкія. Всѣ Боталловы протоки впоследствии облитерируются и даже чаще совсѣмъ исчезаютъ. Начиная съ рептилій, первоначально общій *truncus arteriosus* раздѣляется на двѣ части, изъ которыхъ лѣвая продолжается въ дуги аорты, а правая въ легочныя артеріи, а съ раздѣленіемъ желудочковъ первая беретъ начало изъ лѣваго, а вторая изъ праваго желудочка. Отъ корней аорты, или чаще отъ нея самой, берутъ начало артеріи, несущія кровь къ внутреннимъ органамъ, а именно къ кишечнику и его придаткамъ (рис. 498). Сосуды эти выходятъ то однимъ общимъ стволомъ, называемымъ *a. coeliaca-mesenterica*, то нѣсколькими вѣтвями, носящими названіе *a. mesentericae* и другія, смотря по органамъ, къ которымъ онѣ идутъ. Отъ аорты отходятъ артеріи къ почкамъ (*a. renales*), половымъ органамъ и наконецъ внутреннимъ органамъ тазовой области (*a. iliaca interna*), и заднимъ конечностямъ (*a. iliaca externa*), а позади аорта продолжается въ непарную хвостовую артерію (*a. caudalis*) (рис. 495).

Впрочемъ артеріи, какъ переднихъ, такъ и заднихъ конечностей не являются гомологичными въ ряду позвоночныхъ. Вѣроятно онѣ первоначально представляли совокупность метамерныхъ вѣтвей, отходящихъ отъ самой аорты и отъ ея корей. Вообще всѣ ея вѣтви имѣли, надо думать, первоначально метамерное расположеніе. Конечности, по мѣрѣ ихъ смѣщенія къзади (стр. 204), могли терять связь съ впереди лежащими вѣтвями и вступать въ связь съ сзади лежащими, т.-е. могъ повторяться процессъ, отмѣченный нами при разсмотрѣніи иннервации конечностей (стр. 280). Если артеріи конечностей представляютъ собой результатъ слиянія нѣсколькихъ метамерныхъ вѣтвей аорты, или даже результатъ усиленнаго развитія

одной изъ нихъ, то возможно допустить, что при смѣщеніи конечностей кзади происходитъ и замѣщеніе метамерныхъ вѣтвей, входящихъ въ составъ артерій конечности, другими—кзади лежащими. Дѣйствительно, подключичная артерія, какъ мы видѣли, беретъ начало въ различныхъ частяхъ артеріальной системы, а артерій заднихъ конечностей тоже представляютъ далеко не одинаковое топографическое отношеніе.

Въ зародышевомъ состояніи отъ аорты отходятъ артерій къ желточному мѣшку или желточные (*a. omphalo-mesentericae*) (рис. 499), а также у

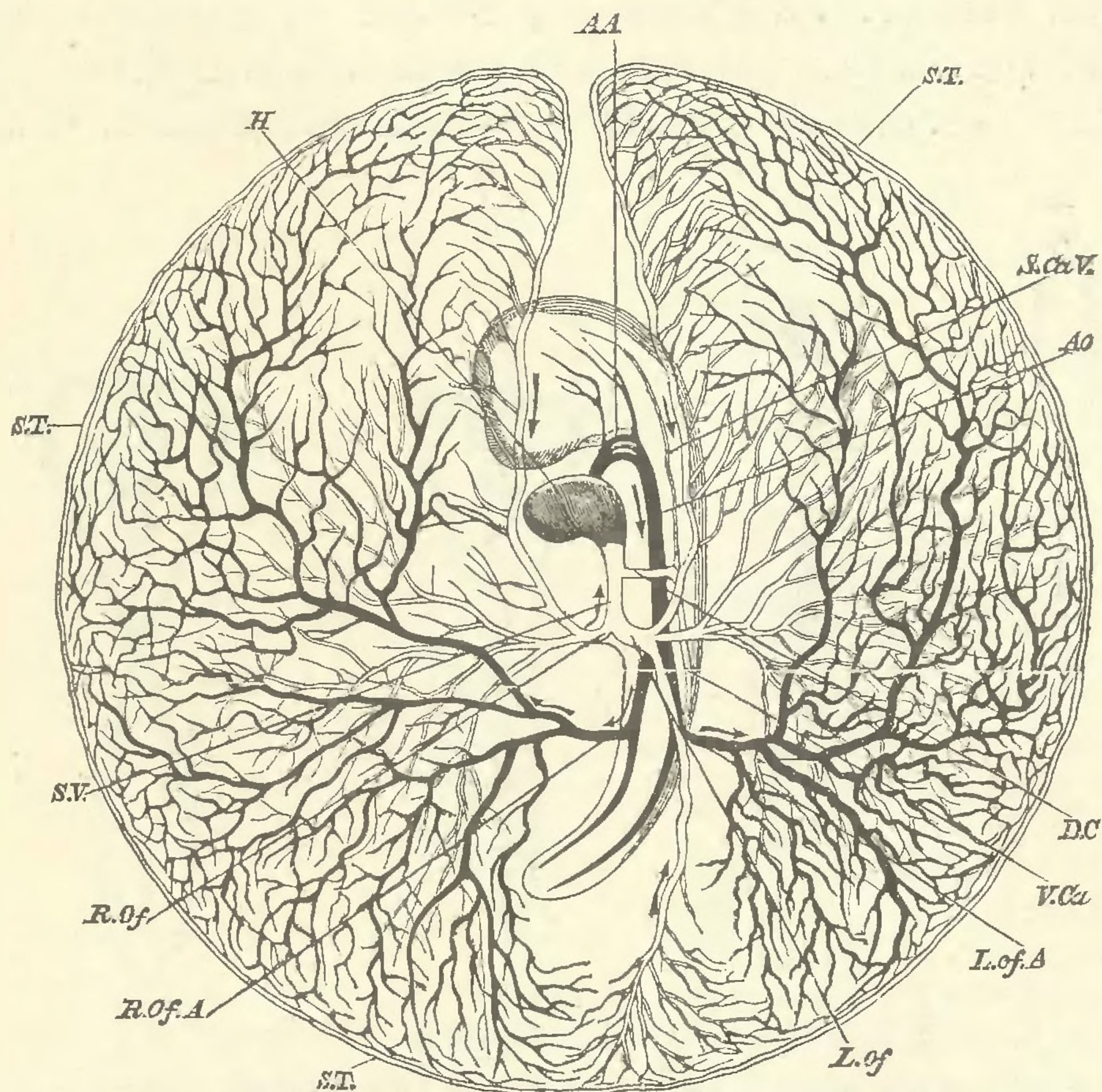


Рис. 499. Схема зародышеваго кровообращенія цыпленка въ концѣ третьяго дня насиживанія. *H*—сердце; *AA*—вторая, третья и четвертая дуга аорты (первая дуга въ видѣ сонной артерій); *ST*—краевой кольцевой венозный сосудъ (*sinus terminalis*); *S.Ca.V*—яремная или верхняя кардинальная вена; *AO*—нисходящая или брюшная аорта; *D.C*—Кювьеровъ протокъ; *V.Ca*—нижняя кардинальная вена; *L.Of.A*—лѣвая, *R.Of.A*—правая *arteria omphalo-mesenterica*; *L.Of.*, *R.Of.*—лѣвая и правая *vena omphalo-mesenterica*; *S.V.*—венозный синусъ. Вены изображены двойнымъ контуромъ, артеріи жирными линиями. Весь зародышевый дискъ снятъ съ яйца и представленъ снизу. Изъ Бальфура.

Amniota пупочныя къ аллантоису (*a. umbilicales*), причемъ сосуды, идущіе къ послѣднему, и сосуды заднихъ конечностей берутъ начало общимъ стволомъ, называемымъ подвздошной артеріей (*a. iliaca communis*) (рис. 494). Отмѣтимъ еще, что отъ корней аорты отходятъ у большинства позвоночныхъ еще двѣ позвоночныя артеріи (*a. vertebrales collaterales*), которыя идутъ вдоль позвоночника при основаніи поперечныхъ отростковъ позвонковъ и даютъ вѣтви внутрь позвоночнаго канала и вдоль реберъ къ кожѣ (рис. 495). На всемъ своемъ протяженіи онѣ соединяются съ аортой перемычками.

Если для венозной системы позвоночныхъ взять за исходную форму таковую безчерепныхъ (рис. 18), то мы въ правѣ были-бы ожидать, что въ своей простѣйшей формѣ эта система будетъ представлена однимъ непарнымъ стволомъ, впадающимъ непосредственно въ сердце сзади и соответствующимъ *vena subintestinalis* безчерепныхъ. Дѣйствительно, у низшихъ рыбъ, а именно у круглоротыхъ и нѣкоторыхъ селахій, подъ кишечникомъ залегаетъ непарная подкишечная вена (*v. subintestinalis*), которая на нѣкоторомъ протяженіи залегаетъ въ толщѣ спиральнаго клапана и которая позади продолжается въ видѣ хвостовой вены (*v. caudalis*) (рис. 500). Этотъ непарный стволъ ¹⁾ никогда не

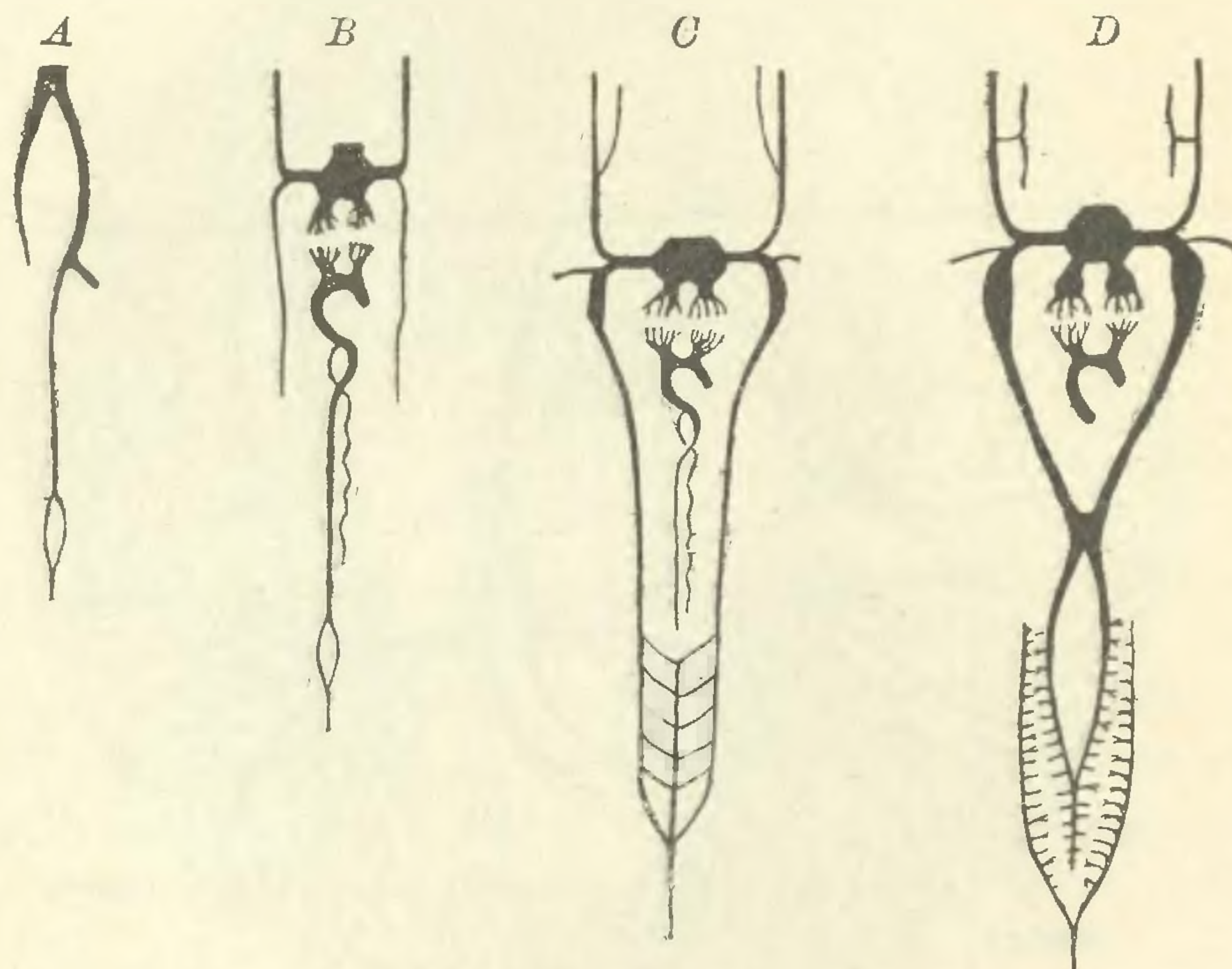


Рис. 500. Схема развитія венозной системы у селахій: *A*—заложена подкишечная вена (*vena subintestinalis*), раздвояющаяся тамъ, гдѣ она огибаетъ клоаку, принимающая справа желточную вену и впадающая въ лѣвую *omphalo-mesenterica*; *B*—кромѣ подкишечной вены, давшей вѣтвь въ спиральный клапанъ, заложены переднія и заднія кардинальныя вены (*v. cardinales anteriores et posteriores*), впадающія въ Кювьеровы протоки (*dustus Cuvieri*) своей стороны; между системой подкишечной вены и Кювьеровыми протоками находится воротная система печени; *C*—непарная хвостовая вена посредствомъ поперечныхъ анастомозъ соединяется съ задними кардинальными венами; переднія кардинальныя вены дали вѣтви къ головѣ, а заднія дали подключичныя вены; *D*—между развѣтвленіями хвостовой вены и задними кардинальными венами устанавливается воротная система почекъ. По Гохштеттеру.

стоитъ въ непосредственномъ сообщеніи съ сердцемъ. Даже въ зародышевомъ состояніи подкишечная вена впадаетъ въ лѣвую желточную вену (*v. omphalo-mesenterica*). Двѣ мощныя *v. omphalo-mesentericae* приносятъ у зародыша венозную кровь изъ желточного мѣшка и отчасти отъ кишечника въ сердце

¹⁾ У селахій, однако, по Гохштеттеру (Hochstetter, 1888) онъ залагается въ видѣ пары стволонъ, а потомъ между обоими стволами возникаютъ перемычки и оба они сливаются вмѣстѣ въ одинъ стволъ. Возможно поэтому, что генетически и этотъ сосудъ парнаго происхожденія.

(рис. 499). Эти вены появляются ранѣе прочихъ и даже ранѣе подкишечной. Объясненіе тому факту, что подкишечная вена не достигаетъ непосредственно сердца, мы должны видѣть въ особенностяхъ кровообращенія печени. Уже у безчерепныхъ кишечная вена огибаетъ и оплетаетъ своими капиллярами печеночный отростокъ кишечника. У позвоночныхъ пара *v. omphalo-mesentericae*, или одна лѣвая, или же непарный стволъ, образованный слияніемъ этихъ обѣихъ венъ, сначала пронизываетъ печень насквозь (рис. 501), но по мѣрѣ того, какъ въ печени образуется сѣтъ капилляровъ, которые отходятъ отъ приносящихъ вѣтвей (*v. advehentes*) дистальной части пронизывающей печень *v. omphalo-*

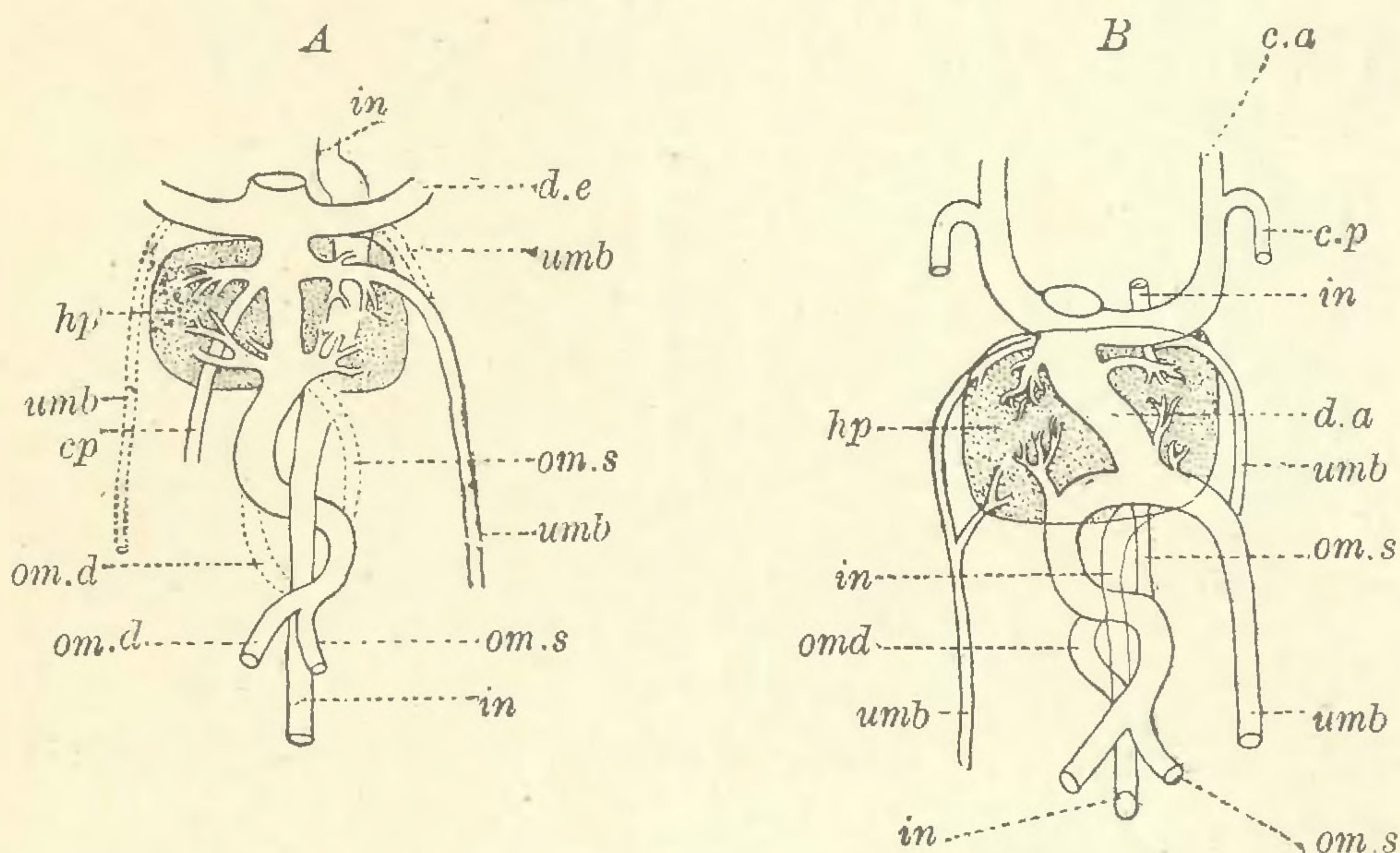


Рис. 501. Схема развитія воротной системы печени: *A*—у птицъ, *B*—у млекопитающихъ. *cp*—*v. cardinales posteriores*; *c.a*—*cardinales anteriores*; *d.a*—*ductus venosus Arantii*; *d.c*—*ductus Cuvieri*; *hp*—печень; *in*—кишечникъ; *om.d* и *om.s*—правая и лѣвая *v. omphalo-mesenterica*; *umb*—*v. umbilicalis*. По Гохштеттеру.

mesenterica и собираются въ уносящія вѣтви (*v. revehentes*), впадающія въ ея проксимальную часть, главный стволъ или пара стволѣвъ этой вены запусътваетъ и исчезаетъ, такъ что кровь изъ этой вены можетъ достигнуть до сердца только по системѣ пронизывающихъ печень капилляровъ, т.-е. по воротной системѣ печени (рис. 513). Поэтому кровь кишечнаго пути и желточнаго пузыря, покуда онъ еще не атрофировался, идетъ черезъ воротную систему печени. Та часть *v. omphalo-mesenterica*, которая приноситъ кровь въ печень и которая у взрослой формы принимаетъ въ себя вены отъ другихъ частей кишечника и его придатковъ, а равно получаетъ венозную кровь задней части тѣла, получаетъ названіе воротной вены (*v. portarum*), а приносящая кровь отъ кишечника *v. mesenterica* является лишь ея вѣтвью. Затѣмъ та часть *v. omphalo-mesenterica*, которая получаетъ кровь изъ печени и несетъ ее къ сердцу, получаетъ названіе печеночной вены (*v. hepatica*), которая въ зависимости отъ способа ея развитія (см. выше) можетъ быть парной или

непарной. Такимъ образомъ, подкишечная вена вмѣстѣ съ лѣвой *v. omphalo-mesenterica*, въ которую она впадаетъ, встрѣчаютъ на своемъ пути воротную систему печени, вслѣдствіе чего дѣлается невозможнымъ непосредственное сообщеніе этихъ сосудовъ съ сердцемъ.

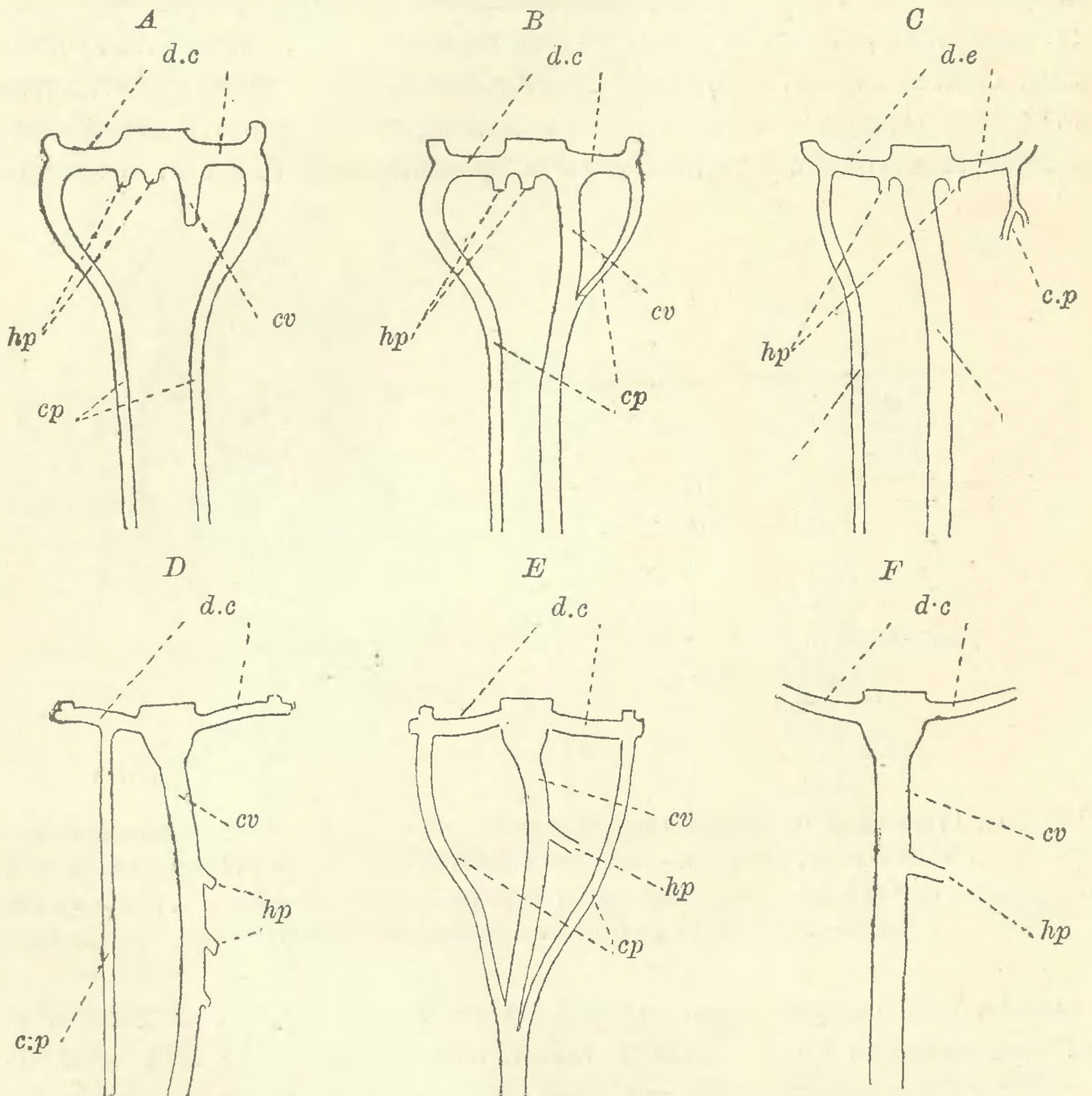


Рис. 502. Схематическое изображеніе развитія нижней полой вены: *A, B*—молодой *Ceratodus* по Келликеру; *C*—взрослый *Ceratodus* по Спенсеру; *D*—*Protopterus* по Паркеру; *E*—*Salamandra* по Видерсгейму; *F*—*Rana* по Эккеру. *d.c.*—*ductus Cuvieri*; *cp*—*vena cardinalis posterior*; *c.v.*—*vena cava posterior*; *hp*—*vena hepatica*.

У *Amniota* образованіе воротной системы печени нѣсколько осложняется въ томъ отношеніи, что въ этомъ процессѣ принимаютъ участіе зародышевыя парныя пупочныя вены (*v. umbilicales*), впадающія первоначально симметрично въ поперечныя приносящія кровь къ сердцу короткіе стволы, или Кювьеровы протоки (*ductus Cuvieri*), и приносящія венозную кровь отъ эмбриональныхъ оболочекъ, а у млекопитающихъ и отъ плаценты (рис. 501). Правая вена впоследствии облитерируется, а лѣвая—теряетъ свою связь съ Кювьеровымъ протокомъ и вступаетъ въ связь съ системой *venae omphalo-mesentericae*. Эти послѣднія части, вслѣдствіе слиянія и частью вслѣдствіе атрофіи парныхъ конечныхъ частей своихъ, къ этому времени

представляются въ конечной части въ видѣ непарнаго, пронизывающаго печень ствола—*ductus venosus Arantii*, впадающаго въ венозный синусъ. Когда облитерируется внутрипеченочная часть этого ствола, образующая у млекопитающихъ круглую связку печени (*ligamentum teres*), то дистальный конецъ этой системы, образующій *vena portarum*, и проксимальный образующій *vena hepatica*, потомъ впадающую въ развивающуюся у всѣхъ *Amphibia* нижнюю полую вену (см. ниже), сообщаются между собой только черезъ капиллярную сѣть печени. Лѣвая пупочная вена по большей части тоже атрофируется или сохраняется въ видѣ незначительнаго приносящаго кровь къ печени венознаго сосуда (рис. 521).

Венозная система рыбъ представлена, однако, главнымъ образомъ другими парными и симметричными боковыми сосудами, гомологъ коихъ въ настоящее время найденъ у безчерешныхъ (стр. 13). Изъ передней части тѣла берутъ начало двѣ переднихъ кардинальныхъ вены (*v. cardinales anteriores*), иначе называемыя яремными (*v. jugulares*), а изъ задней части — двѣ заднихъ кардинальныхъ (*v. cardinales posteriores*), называемыя также просто кардинальными (рис. 500, 513). Кроме того весьма обычнымъ является параллельный, но ниже лежащій, по отношенію къ *venae jugulares* парный или непарный сосудъ, именуемый *v. jugularis inferior* и представляющій лишь вѣтвь настоящей *v. jugularis superior* (рис. 507 и 513). Передняя и задняя кардинальныя вены каждой стороны соединяются вмѣстѣ въ видѣ короткаго поперечнаго ствола, или Кювьерова протока (*ductus Cuvieri*), который впадаетъ съ каждой стороны въ венозный синусъ сердца. Такое-же расположеніе имѣютъ главные сосуды зародышей всѣхъ позвоночныхъ и, такимъ образомъ, всѣ они проходятъ эту рыбообразную стадію развитія венозной системы (рис. 494).

Кровь хвостовой вены (*v. caudalis*) и подвздошныхъ венъ (*v. iliacae*), несущихъ кровь изъ заднихъ конечностей, поступаетъ у *Amphibia* въ заднія кардинальныя вены тоже не непосредственно, а черезъ воротную систему почекъ (рис. 512 и 515), а именно кровь этихъ сосудовъ поступаетъ въ два ствола, или воротныя почечныя вены, тянущіеся по наружному краю почекъ и дающіе приносящія вѣтви (*v. advehentes*) въ толщу почекъ, гдѣ онѣ разбиваются на капилляры, а эти послѣдніе собираются въ вѣтви, уносящія кровь изъ почекъ (*v. revehentes*) и впадающія въ заднія кардинальныя вены (рис. 500). У *Amphibia* мы видимъ частичное или полное (у млекопитающихъ) исчезновеніе воротной системы почекъ.

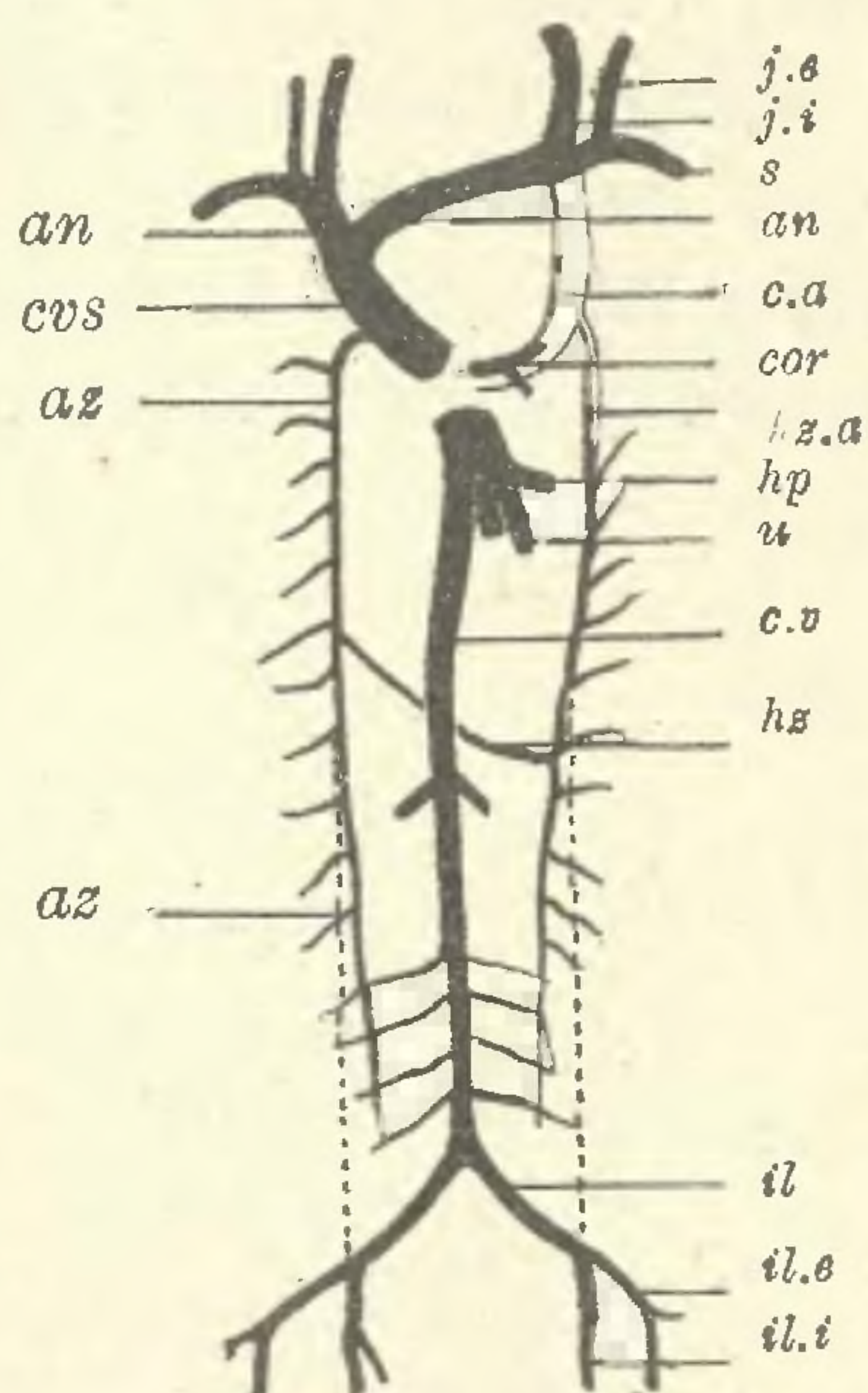


Рис. 503. Схема развитія венозной системы у млекопитающихъ. *an* — *v. anonyma*; *az* — *v. azygos*; *c.a* — *v. cardinalis anterior* (лѣвая); *cor* — *sinus coronarius cordis*; *c.v* — *vena cava inferior*; *cvs* — *vena cava superior*; *hp* — *v. hepatica*; *il* — *v. iliaca* и ея вѣтви. *il.e* — *il. externa* и *il.i* — *il. interna*; *j.e* и *j.l* — *jugularis externa et interna*; *h.z* — *v. hemiazygos*; *h.z.a* — *v. hemiazygos accessoria*; *u* — *v. umbilicalis*. Изъ Гертвига.

Вышеописанное въ общемъ двусимметричное расположение венозной системы у высшихъ позвоночныхъ переходитъ въ асимметричное, причемъ устья венъ сосредоточиваются на правой сторонѣ сердца. Уже у двудышащихъ рыбъ и даже у ганоида *Polypterus*, но главнымъ образомъ начиная съ амфибій (рис. 515), появляется непарный венозный стволъ—нижняя или задняя полая вена (*v. cava inferior s. posterior*), впадающая въ венозный синусъ или въ сердце независимо отъ Кювьеровыхъ протоковъ. Въ своей передней ближайшей къ сердцу части она является новообразованиемъ, а ея задняя часть у *Ampibia* формируется изъ задней части задней кардинальной вены правой стороны (у двудышащихъ рыбъ) или слияниемъ обѣихъ кардинальныхъ венъ (у амфибій) (рис. 502),

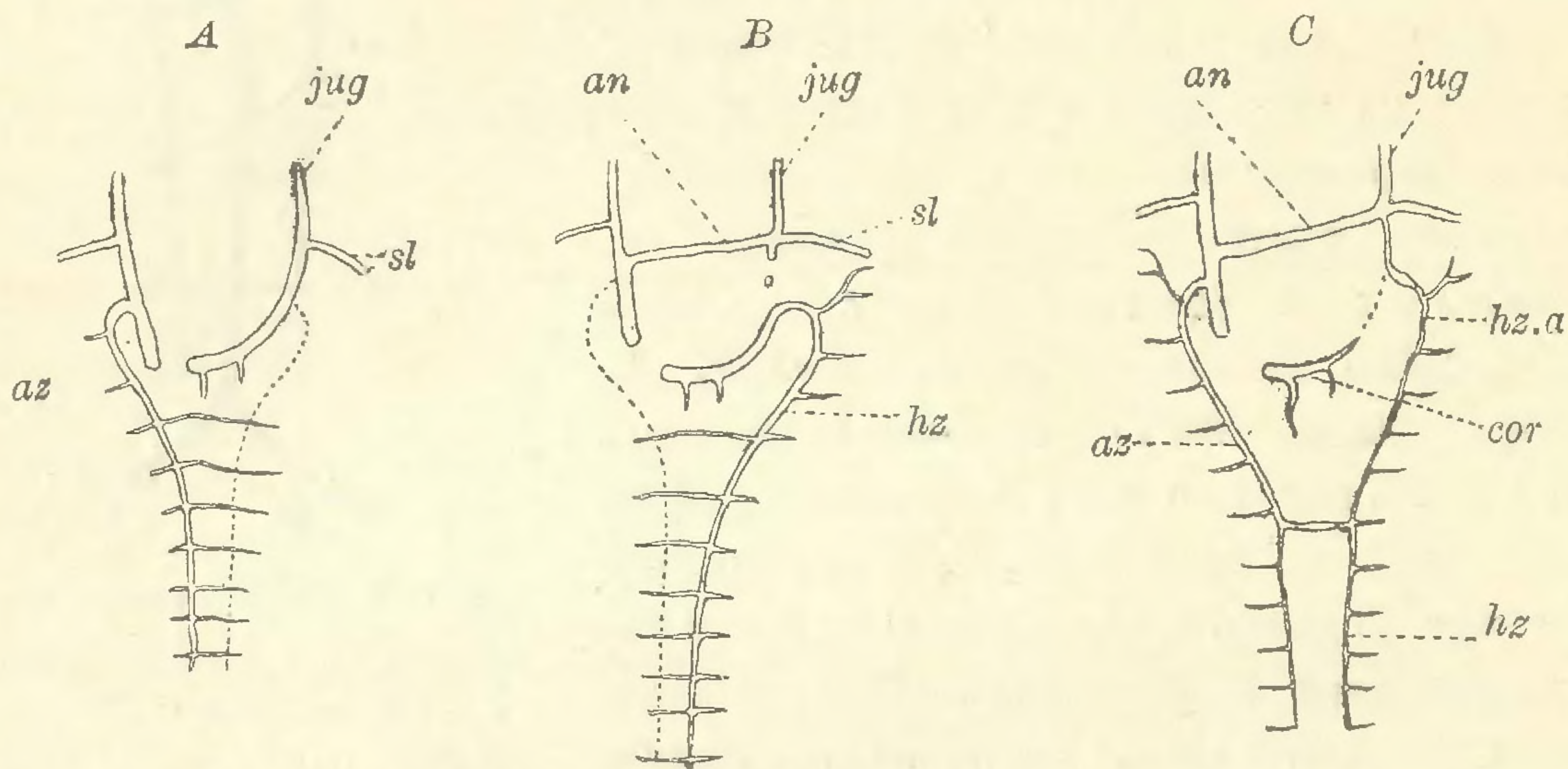


Рис. 504. Схема венозной системы: *A*—кролика, *B*—свиньи, *C*—человѣка. *az*—*v. azygos*; *an*—*v. anonyma*; *cor*—*sinus coronarius cordis*; *jug*—*v. jugularis*; *hz*—*v. hemiazygos*; *hza*—*v. hemiazygos accessoria*; *sl*—*v. subclavia*. По Гохштеттеру.

вслѣдствіе чего между этой веной и системой кардинальныхъ возможно непосредственное сообщеніе. Съ образованіемъ нижней полой вены измѣняется расположение сосудовъ въ томъ отношеніи, что уносящія сосуды почекъ, печеночныя вены и др. впадаютъ въ эту непарную вену.

У *Ampibia* отношенія нѣсколько иныя. Нижняя полая вена залагается въ передней своей части, какъ самостоятельный непарный сосудъ, а въ задней части еще присоединяется тоже самостоятельный и независимый отъ заднихъ кардинальныхъ венъ зачатокъ, въ видѣ стволика, лежащаго съ каждой стороны на внутреннемъ краѣ эмбриональныхъ впоследствии атрофирующихся почекъ. Поэтому впоследствии нижняя полая вена у взрослыхъ *Sauropsida* представляется въ видѣ вилкообразно расщепленнаго позади ствола, обѣ вѣтви котораго лежатъ на внутренней сторонѣ почекъ взрослога, замѣстившихъ эмбриональныя почки, и который принимаетъ уносящія сосуды почекъ, тогда какъ приносящія сосуды ихъ отходятъ отъ идущихъ по ихъ наружной сторонѣ заднихъ кардинальныхъ венъ, теряющихъ связь съ сердцемъ (рис. 505, *A* и *B*). Такимъ образомъ, у *Sauropsida* удерживается воротная система почекъ, хотя часть ея, соответствующая эмбриональнымъ почкамъ, атрофируется вмѣстѣ съ послѣдними, а кромѣ того у взрослога значительная часть крови задней части тѣла можетъ поступать въ сердце, минуя воротную систему почекъ. У млекопитающихъ эта послѣдняя система не существуетъ у взрослыхъ и не залагается у зародыша. У нихъ нижняя полая вена залагается

также въ видѣ самостоятельнаго ствола впереди и еще параллельно съ нимъ идущаго меньшаго добавочнаго стволика въ задней части и принимаетъ въ себя уносящія сосуды эмбриональныхъ почекъ, но въ то же время принимаетъ въ себя и задніе участки обѣихъ заднихъ кардинальныхъ венъ, теряющихъ непосредственную связь съ передними своими участками, но остающихся такимъ образомъ въ сообщеніи съ сердцемъ посредствомъ нижней полой вены (рис. 505, С). Задній конецъ нижней полой вены, образованный кардинальными венами, можетъ оставаться у нѣкоторыхъ млекопитающихъ парнымъ (*Echidna*, *Edentata*, *Cetacea*), у другихъ онъ дѣлается непарнымъ или вслѣдствіе сліянія обѣихъ вѣтвей (*Ornithorhynchus*, *Marsupialia*), или вслѣдствіе атрофіи лѣвой вѣтви (большинство млекопитающихъ).

Что касается переднихъ участковъ заднихъ кардинальныхъ венъ, то у рептилій и птицъ они подвергаются атрофіи, и вмѣсто нихъ возникаютъ двѣ пары новыхъ позвоночныхъ венъ (*v. vertebrales*), причемъ передняя и задняя позвоночная вены одной и той-же стороны соединяются вмѣстѣ и впадаютъ въ систему переднихъ кардинальныхъ венъ. У млекопитающихъ передніе участки заднихъ кардинальныхъ венъ остаются въ цѣлости, но зато вся система претерпѣваетъ нѣкоторое измѣненіе, влекущее за собой переходъ къ асимметричному расположенію (рис. 503). Передній участокъ правой кардинальной вены впадаетъ въ Кювьеровъ протокъ своей стороны и носитъ названіе *v. azygos*, а участокъ лѣвой—въ лѣвый Кювьеровъ протокъ и носитъ названіе *v. hemiazygos*. Онѣ, разрастаясь сильно кзади, приходятъ въ сообщеніе посредствомъ ряда поперечныхъ анастомозъ, на уровнѣ коихъ отходятъ межреберныя вены (*venae intercostales*). У однихъ млекопитающихъ сохраняются лишь *v. azygos* (рис. 504, А), у другихъ лишь *vena hemiazygos* (рис. 504, В), но у большинства, въ томъ числѣ у человѣка (рис. 504, С), *vena hemiazygos* удерживаетъ одну поперечную анастомозу съ *v. azygos* и является ея вѣтвью, ибо теряетъ непосредственную связь съ своимъ переднимъ участкомъ, впадающимъ въ Кювьеровъ протокъ своей стороны подъ именемъ *v. hemiazygos accessoria* (рис. 521). Аналогичное измѣненіе происходитъ у большинства млекопитающихъ и съ передними кардинальными или яремными венами (*v. jugulares*). Онѣ принимаютъ въ себя у всѣхъ позвоночныхъ подключичныя вены (*v. subclaviae*), несущія кровь изъ переднихъ конечностей, а у рептилій и птицъ въ нихъ же впадаютъ вышеупомянутыя позвоночныя вены. Такимъ образомъ слагаются два ствола, впадающіе въ Кювьеровъ протокъ своей стороны и уже у рептилій и птицъ называемые верхними или передними полыми венами (*v. cavae superiores s. anteriores*). У многихъ млекопитающихъ лѣвая яремная вена теряетъ связь со своимъ Кювьеровымъ протокомъ и посредствомъ перемычки соединяется съ соответствующей веной правой стороны (рис. 503). Подъ именемъ верхней полой вены онѣ впадаютъ въ сердце, принимая въ свою конечную часть, соответствующую Кювьерову протоку, конецъ *v. azygos*. Части, образованныя сліяніемъ *vena jugularis* и *vena subclavia*, получаютъ названіе—безымянныхъ венъ (*v. anonima*). Лѣвый Кювьеровъ протокъ сохраняется въ видѣ вѣчнаго синуса сердца (*sinus coronarius cordis*), который впадаетъ въ сердце самостоятельно и принимаетъ въ себя венозные сосуды, приносящія кровь изъ стѣнокъ самого сердца (*v. coro-*

paria и др.). Обыкновенно сосуды распадаются на капилляры постепенно, но иногда такое распадение совершается сразу, такъ что получается на концѣ цѣлый комплексъ анастомозирующихъ капилляровъ, и такой комплексъ получаетъ названіе униполярной чудесной сѣти (*rete mirabile*), или же эти капилляры опять сразу собираются въ уносящій сосудъ, и такой комплексъ получаетъ названіе биполярной чудесной сѣти. Подобныя сѣти встрѣчаются у различныхъ позвоночныхъ какъ на протяженіи артерій и венъ внутренностей, такъ головы и конечностей. Вышеописанная хориоидальная железа (стр. 328), ложная жабра

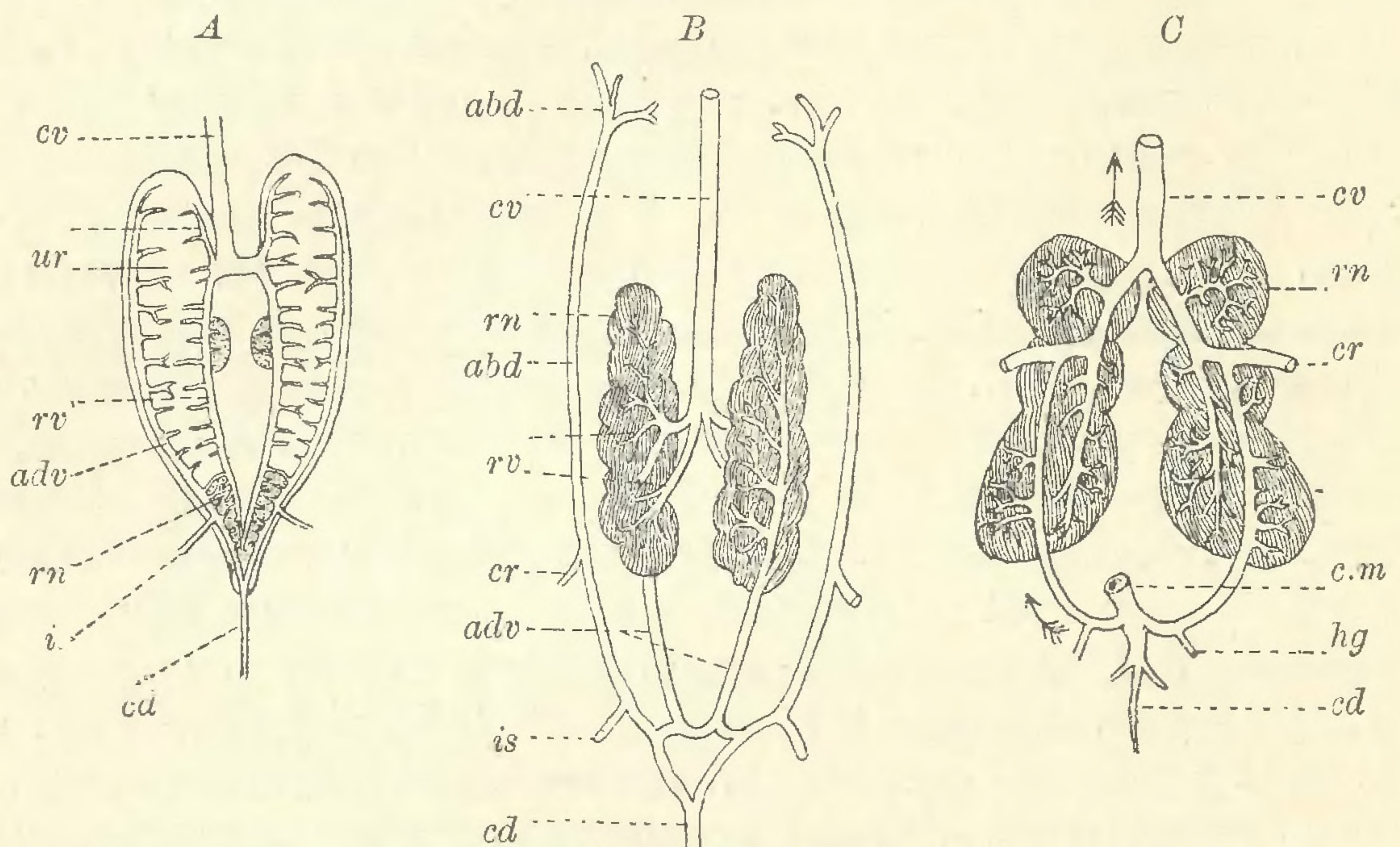


Рис. 505. Схема развитія воротной системы почек: А—у ящерицъ по Гохштеттеру, В—у крокодила — по Гегенбауру; С—у птицъ по Гегенбауру. *abd*—*venae abdominales*; *adv*—приносящія вены почек (*v. advehentes*), у *Sauropsida* берущія начало отъ сосудовъ, идущихъ по наружной сторонѣ почек и представляющихъ остатокъ кардинальныхъ венъ; *cd*—*v. caudalis*; *c.m*—*v. coccygeo-mesenterica*; *cr*—*v. cruralis*; *cv*—*v. cava inferior*; *hg*—*v. hypogastrica*; *il*—*v. iliaca*; *is*—*v. ischiadica*; *rn*—почка; *rv*—уносящія вены почек (*v. revehentes*); *ur*—эмбриональныя почки (Вольфово тѣло).

(стр. 407) и красныя тѣла плавательнаго пузыря у рыбъ (стр. 424) представляютъ собой въ сущности чудесныя сѣти, какъ и сплетенія сосудовъ на пути почечныхъ канальцевъ (*glomerulus*) (стр. 542).

Что касается до форменныхъ элементовъ крови, то они состоятъ изъ бѣлыхъ кровяныхъ клѣтокъ, или лейкоцитовъ, поступающихъ въ кровь изъ лимфатической системы (см. главу XI), и красныхъ кровяныхъ клѣтокъ, или эритроцитовъ, у всѣхъ позвоночныхъ, кромѣ млекопитающихъ, имѣющихъ форму двояковыпуклыхъ, содержащихъ ядро, овальныхъ дисковъ, а у млекопитающихъ—двояковогнутыхъ, въ окончательной формѣ лишенныхъ ядра, округлыхъ дисковъ. У верблюдовъ и ламъ (т.-е. у мозоленогихъ—*Tyloroda*) форма эритроцитовъ овальная. Кромѣ того въ крови содержатся еще тромбоциты, представляющіе

собой мелкія амебообразныя клѣтки, играющія роль при свертываніи крови. При этомъ процессѣ тромбоциты разрушаются, выдѣляя ферментъ, вызывающій въ крови образованіе волоконъ фибрина, въ чемъ и заключается свертываніе. При развитіи сосудовъ, возникающихъ у позвоночныхъ въ видѣ плотныхъ мезодермическихъ ¹⁾ шнуровъ, центральныя клѣтки этихъ шнуровъ даютъ красныя кровяныя клѣтки, причѣмъ, естественно, шнуры превращаются въ трубки, а затѣмъ образованіе красныхъ клѣтокъ происходитъ, повидимому, у зародыша въ волосныхъ сосудахъ печени, а у взрослага животнаго въ костномъ мозгу и, можетъ быть, въ такъ наз. гемолимфатическихъ железахъ (стр. 535). Въ этихъ органахъ встрѣчаются округлыя, слегка окрашенныя въ желтый цвѣтъ, клѣтки съ ядромъ, или гематобласты, считаемыя за молодыя стадіи эритроцитовъ.

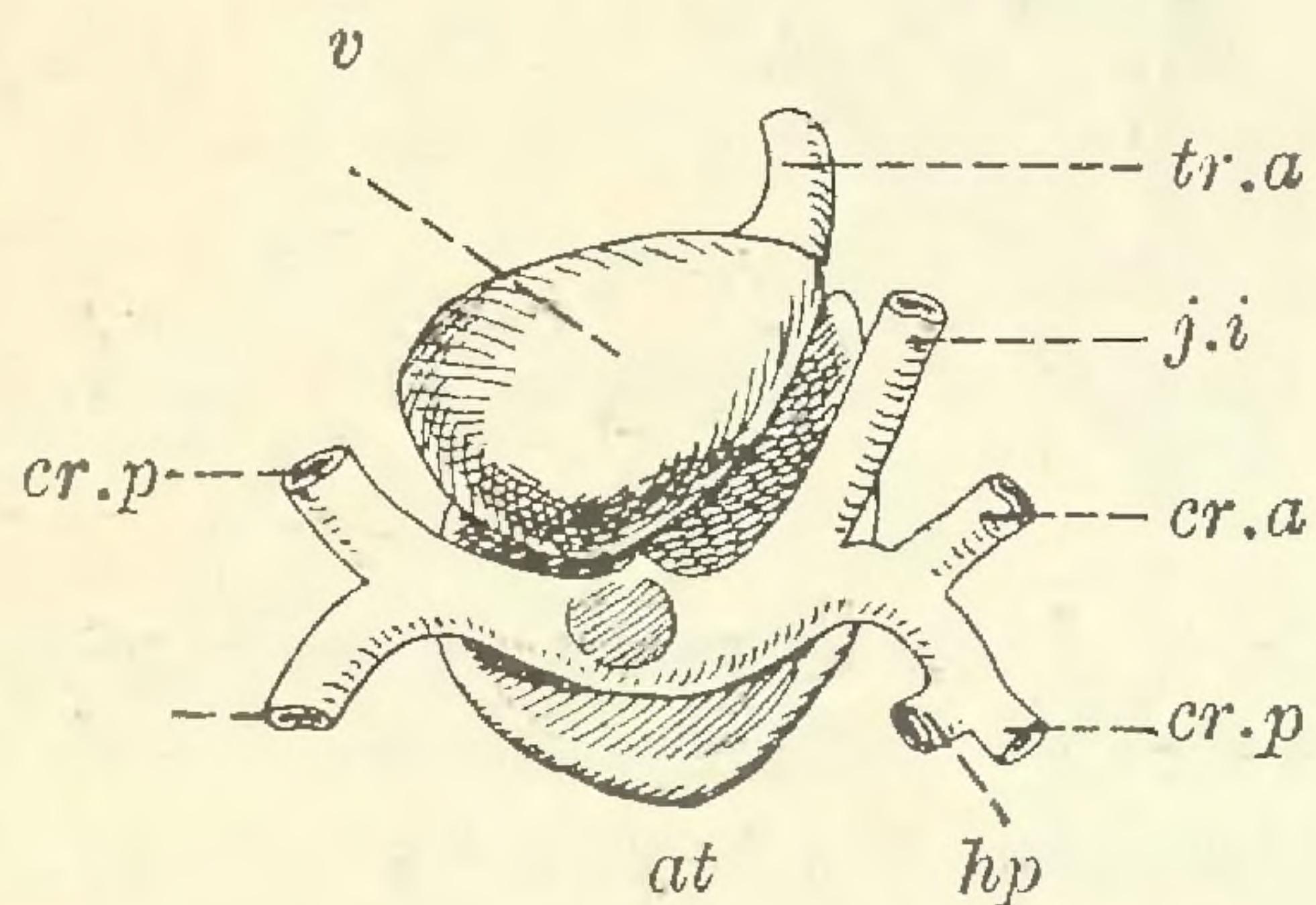


Рис. 506. Сердце миноги (*Petrogonon marinus*) съ брюшной стороны. *at*—предсердіе; *cr.a*—*venae cardinales anteriores (jugulares dorsales)*; *cr.p*—*v. cardinales posteriores*; *hp*—*v. hepatica*; *j.i*—*v. jugularis inferior (impar)*; *tr.a*—*truncus arteriosus*; *v*—желудочекъ. По Рѣзе.

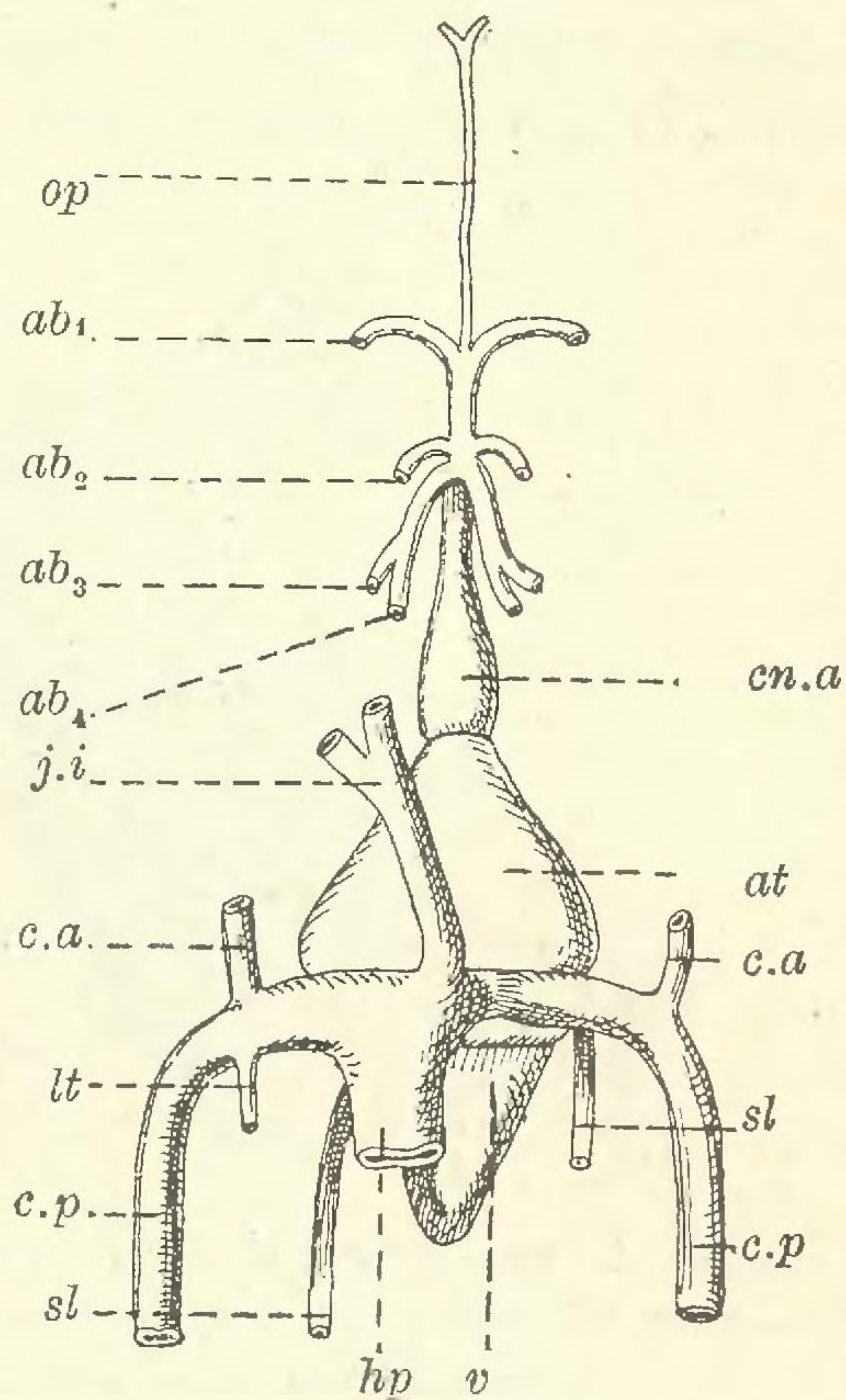


Рис. 507. Сердце *Lepidosteus huronensis* со спинной стороны. *ab1*—*ab4*—жаберныя артеріи; *at*—предсердіе; *c.a.*—*venae cardinales anteriores*; *cn.a*—*conus arteriosus*; *c.p.*—*v. cardinales posteriores*; *hp*—*v. hepatica*; *j.i*—*v. jugularis inferior (impar)*; *lt*—*v. lateralis*; *op*—оперкулярная артерія; *sl*—*v. subclavia*; *v*—желудочекъ. По Рѣзе.

Образуются-ли эритроциты въ селезенкѣ—не доказано, но во всякомъ случаѣ въ этомъ органѣ происходитъ ихъ разрушеніе. Точно также и въ печени взрослага не только не происходитъ образованія эритроцитовъ, а скорѣе можно допустить процессъ ихъ разрушенія.

Переходимъ къ частному описанію органовъ кровообращенія рыбъ.

¹⁾ Утвержденіе нѣкоторыхъ авторовъ относительно участія энтодермы въ развитіи кровяныхъ клѣтокъ и даже сосудовъ подвергается многими сомнѣнію. Если-же эти наблюденія вѣрны, то возможно, что мы имѣемъ дѣло съ запаздываніемъ обособленія мезодермы отъ энтодермы, и такое возникновеніе элементовъ кровеносной системы есть чисто кажущееся.

Сердце рыбъ (рис. 506 и 507) обыкновенно двукамерное, но всегда снабжено венознымъ синусомъ, у большинства рыбъ отдѣленнымъ отъ предсердія двумя клапанами. Предсердіе, лежащее на спинной сторонѣ желудочка и прикрывающее даже собой основаніе артеріальнаго конуса, часто образуетъ боковые спускающіеся на брюшную сторону выступы, или такъ наз. ушки (*auriculae cordis*). Въ атріо-вентрикулярномъ отверстіи обыкновенно два клапана (рис. 508), которыхъ лишь края свободны, а основанія стоятъ въ непосредственной связи съ мышечными трабекулами, находящимися на внутренней поверхности сердца. Желудочекъ спереди у селакій и ганноидовъ продолжается въ артеріальный конусъ съ

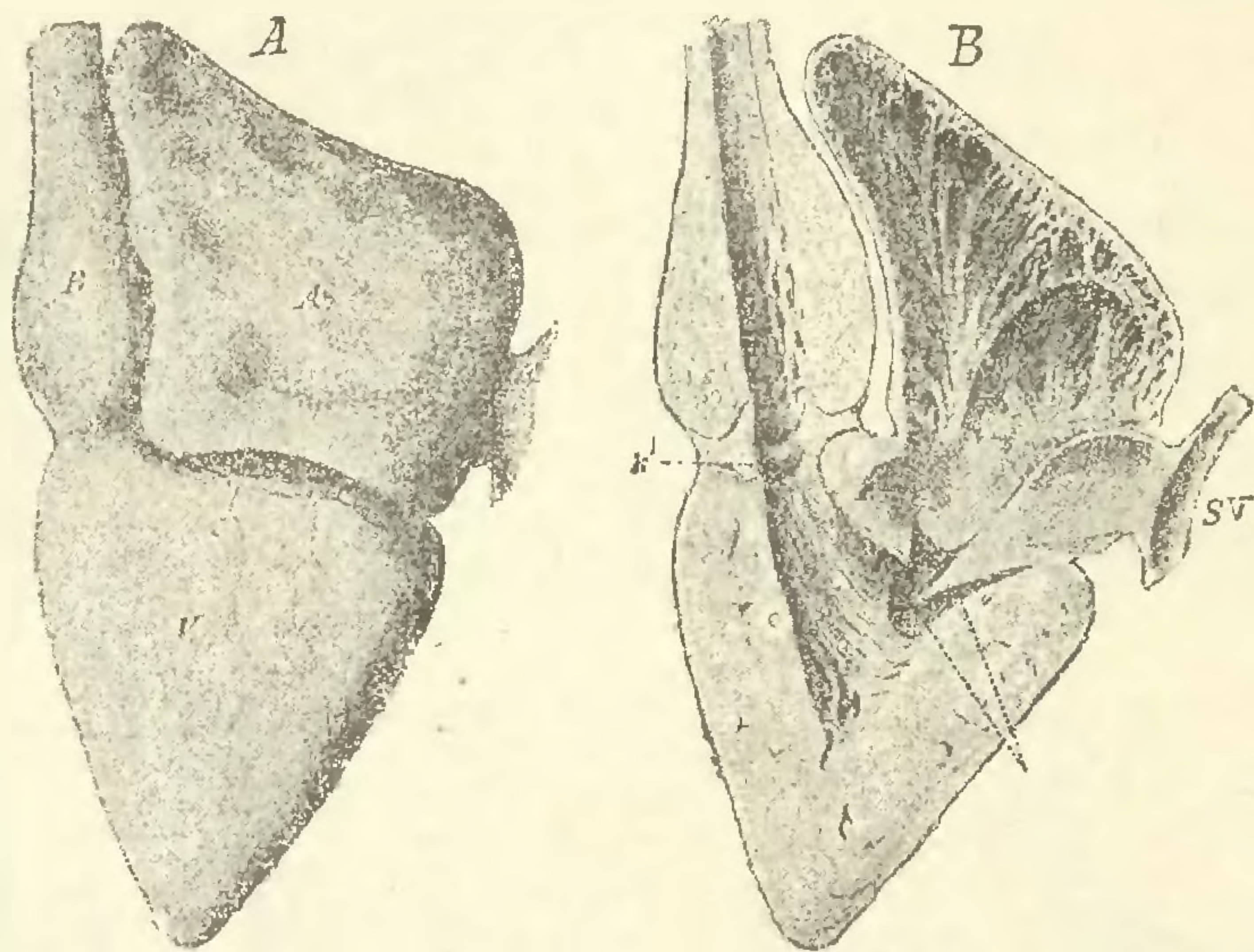


Рис. 508. Сердце лосося (*Salmo salar*): *A* — слѣва, *B* — въ сагиттальномъ разрѣзѣ. *SV* — венозный синусъ; *A* — предсердіе; *V* — желудочекъ; *B* — *bulbus arteriosus*; *k'* — атріо-вентрикулярные клапаны; *k'* — клапаны аортальные. Изъ Гегенбаура.

нѣсколькими рядами клапановъ (рис. 487). Клапаны эти у *Protoselachii* имѣютъ форму язычковъ, а у прочихъ — кармашковъ, и ихъ свободные края подвѣшиваются къ стѣнкѣ конуса сухожильными тяжами. У круглоротыхъ конусъ не выраженъ (рис. 506), а у костистыхъ рыбъ онъ подвергся редуkcіи (рис. 508). Уже у нѣкоторыхъ ганноидовъ (*Amia*) въ немъ всего три ряда клапановъ, а у немногихъ костистыхъ рыбъ (*Buthirinus*, *Osteoglossum*) имѣется два ряда, но обыкновенно у костистыхъ всегда одинъ рядъ клапановъ (рис. 483). У послѣднихъ основаніе *truncus arteriosus* утолщается и образуетъ эластическое вздутіе, или *bulbus arteriosus*. Отходящія отъ *truncus arteriosus* жаберныя артеріи соотвѣтствуютъ по числу жабернымъ дугамъ (рис. 479), но артеріи, соотвѣтствующія рудиментарнымъ жабрамъ (спиракулярной жабрѣ, т.-е. артерія, залегающая въ мандибулярной дугѣ, а у части ганноидовъ и у костистыхъ рыбъ и оперкулярной, т.-е. залегающая въ гюидной дугѣ), атрофируются, и эти органы получаютъ кровь отъ соотвѣтствующихъ венъ, анастомозирующихъ съ сосѣдними жаберными венами, а слѣдовательно, артеріальную. Оба корня аорты впереди обыкновенно соединяются поперечной перемычкой, лежащей въ основаніи черепа и

называемой *circulus cephalicus*. Сонныя артеріи берутъ начало отъ этой перемычки, или отъ жаберныхъ венъ, или отъ корней аорты, а подключичныя отъ самой аорты или ея корней. Замѣчательныя измѣненія представляетъ артеріальная система костистыхъ рыбъ, способныхъ къ воздушному дыханію. Такъ у *Monopterus javanensis*, подвергающемуся спячкѣ на сушѣ въ періодъ засухи и способному, вѣроятно, къ кишечному дыханію, задняя (IV) жаберная вена переходитъ непосредственно въ корни или, точнѣе, дуги аорты, а переднія жаберныя вены отдають свою кровь не въ корни аорты, а въ переднія кардинальныя вены, приносящія такимъ образомъ въ сердце кровь смѣшанную (рис. 509). Кровь отъ печени, поступающая въ сердце черезъ печеночную вену, вѣроятно, артеріальная, въ зависимости отъ кишечнаго дыханія. Венозная система рыбъ построена по строго симметричному типу и состоитъ изъ переднихъ и заднихъ кардинальныхъ венъ съ Кювьеровымъ протокомъ съ каждой стороны, а у круглоротыхъ и нѣкоторыхъ селакій въ спиральномъ клапанѣ кишки остается и подкишечная вена (рис. 512 и 513). При этомъ имѣется не только воротная система печени, но и почекъ. Кровь хвостовой вены и венъ заднихъ конечностей у селакій можетъ поступать въ сердце не только черезъ воротную систему почекъ, но и по двумъ боковымъ венамъ (*v. laterales*), впадающимъ каждая въ Кювьеровъ протокъ своей стороны (рис. 513, А). Другая особенность венозной системы селакій—это образованіе венами, какъ напр. задними кардинальными и печеночной, большихъ расширеній, или синусовъ (рис. 512). Въ зависимости отъ воздушнаго дыханія двудышащихъ рыбъ ихъ кровеносная система подвергается ряду измѣненій. Главную особенность строенія сердца двудышащихъ составляетъ то, что съ брюшной стороны предсердія подни-

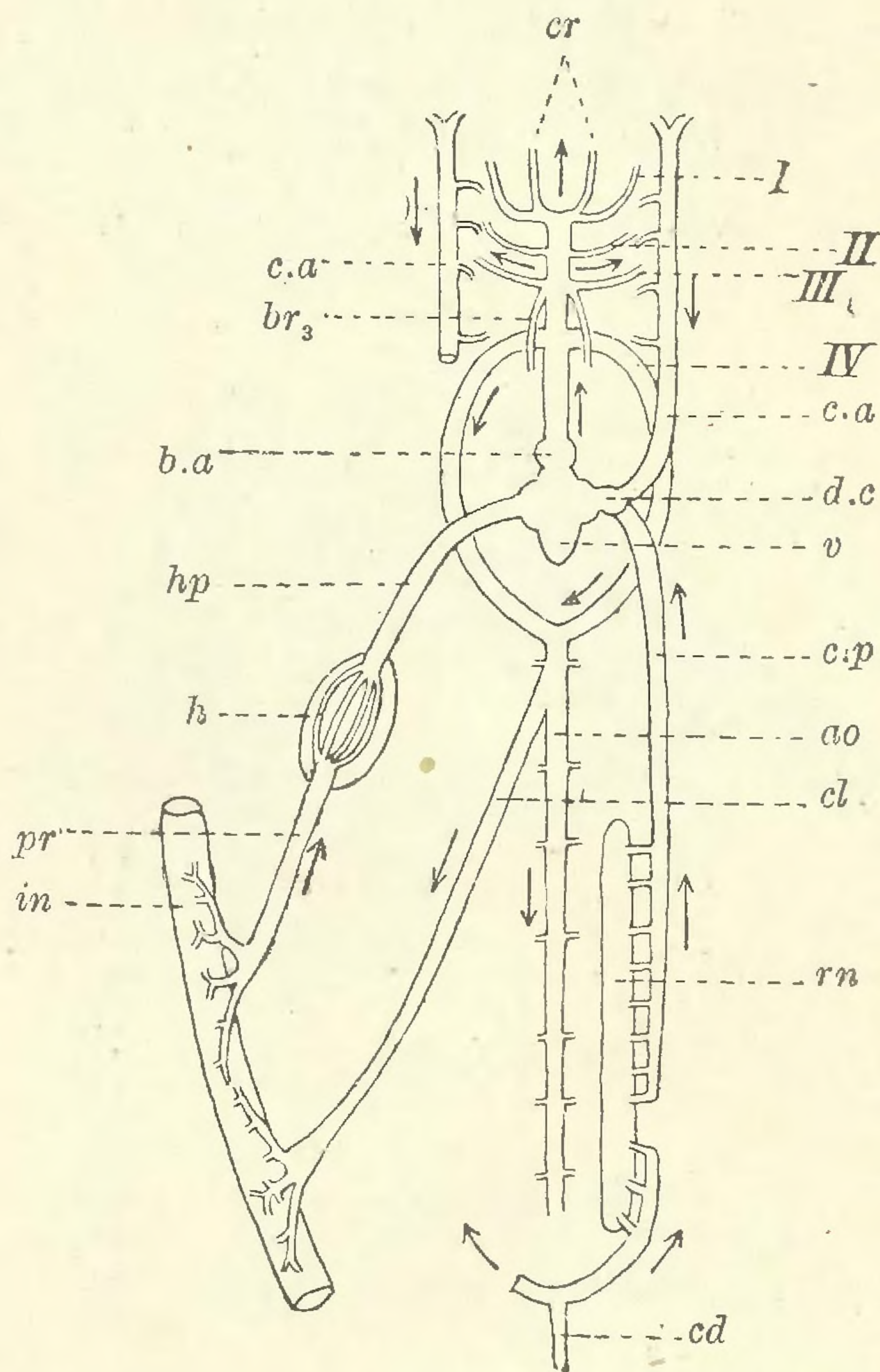


Рис. 509. Схема кровообращенія *Monopterus javanensis*; направленіе тока крови обозначено стрѣлками. I—IV—жаберная дуга; ao—аорта; b.a—bulbus arteriosus; br₃—жаберная артерія третьей дуги; c.a—*v. cardinales anteriores* (*jugulares*); cd—*v. caudalis*; cl—*v. coeliaca*; c.p—*v. cardinales posteriores*; dc—*ductus Cuvieri*; h—печень; hp—*v. hepatica*; in—кишка; pr—*v. portarum*; rn—почки. По Voltz.

мается перегородка, раздѣляющая не сплошн предсердіе на правую и лѣвую части (рис. 510). Впрочемъ, тенденція къ раздѣленію предсердія выражена уже и у нѣкоторыхъ костистыхъ рыбъ, имѣющихъ ячеистый плавательный пузырь, напр. у *Gymnarchus* (Asheton, 1908). У двудышащихъ эта перегородка своимъ заднимъ концомъ раздѣляетъ отверстіе, ведущее изъ венознаго синуса, на двѣ части, а переднимъ вдается въ полость желудочка, и весьма вѣроятно, что этотъ передній конецъ перегородки, прикрѣпленный къ внутренней стѣнкѣ желудочка посредствомъ мышечныхъ трабекулъ, физиологически замѣняетъ собой отсутствующіе у двудышащихъ атрио-вентрикулярные клапаны. Такимъ образомъ отверстіе венознаго синуса раздѣлено на двѣ части: правую и лѣвую.

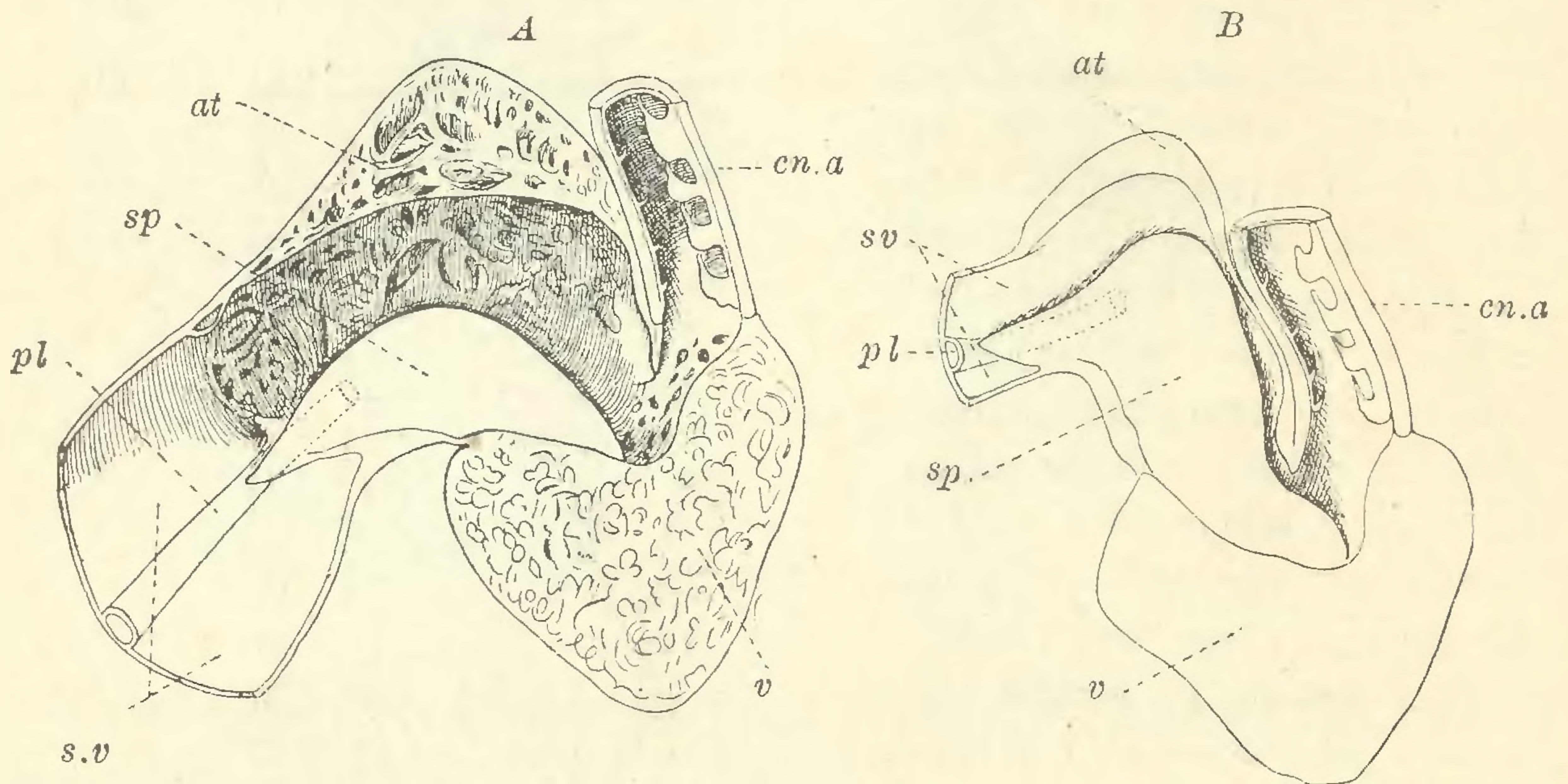


Рис. 510. Сердце *Ceratodus forsteri* въ продольномъ разрѣзѣ: А — въ діастолѣ; В — въ систолѣ. *at* — предсердіе; *cn.a* — *conus arteriosus*; *pl* — *vena pulmonalis*; *sp* — перегородка, раздѣляющая несплошн предсердіе; *sv* — *sinus venosus*; *v* — желудочекъ. По Боасу

Черезъ правое отверстіе поступаетъ въ предсердіе вся венозная кровь, а черезъ лѣвое — артеріальная кровь, приносимая изъ легкихъ по легочной венѣ, соответствующей венѣ плавательнаго пузыря рыбъ. Эта вена видрена въ стѣнку венознаго синуса такъ, что она кажется лежащей внутри синуса, а края ея отверстія вдаются въ самое предсердіе въ видѣ двойнаго клапана. Отверстіе это лежитъ такъ, что кровь изъ него поступаетъ черезъ лѣвое отверстіе венознаго синуса непосредственно въ лѣвую половину предсердія.

Хотя перегородка, раздѣляющая предсердіе, не полная, но при сжатіи сердца верхній край перегородки прижимается къ стѣнкѣ сердца, и обѣ части предсердія оказываются разобщенными, такъ что съ физиологической точки зрѣнія мы можемъ говорить о двухъ предсердіяхъ. Другое приспособленіе для раздѣленія кровяного тока имѣется въ хорошо развитомъ спирально закрученномъ артеріальномъ конусѣ (рис. 481). Въ каждомъ изъ 8-ми поперечныхъ рядовъ клапановъ одинъ изъ клапановъ получаетъ наибольшее развитіе и сливается основаніемъ съ соответ-

ствующими ему клапанами сосѣднихъ рядовъ. Такимъ путемъ формируется продольная перегородка. Въ основаніи конуса эта перегородка отходитъ отъ брюшной стѣнки, а впереди переходитъ на правую боковую, такъ что лѣвая половина спирально завитого конуса дѣлается въ его передней части брюшной, а правая—спинной.

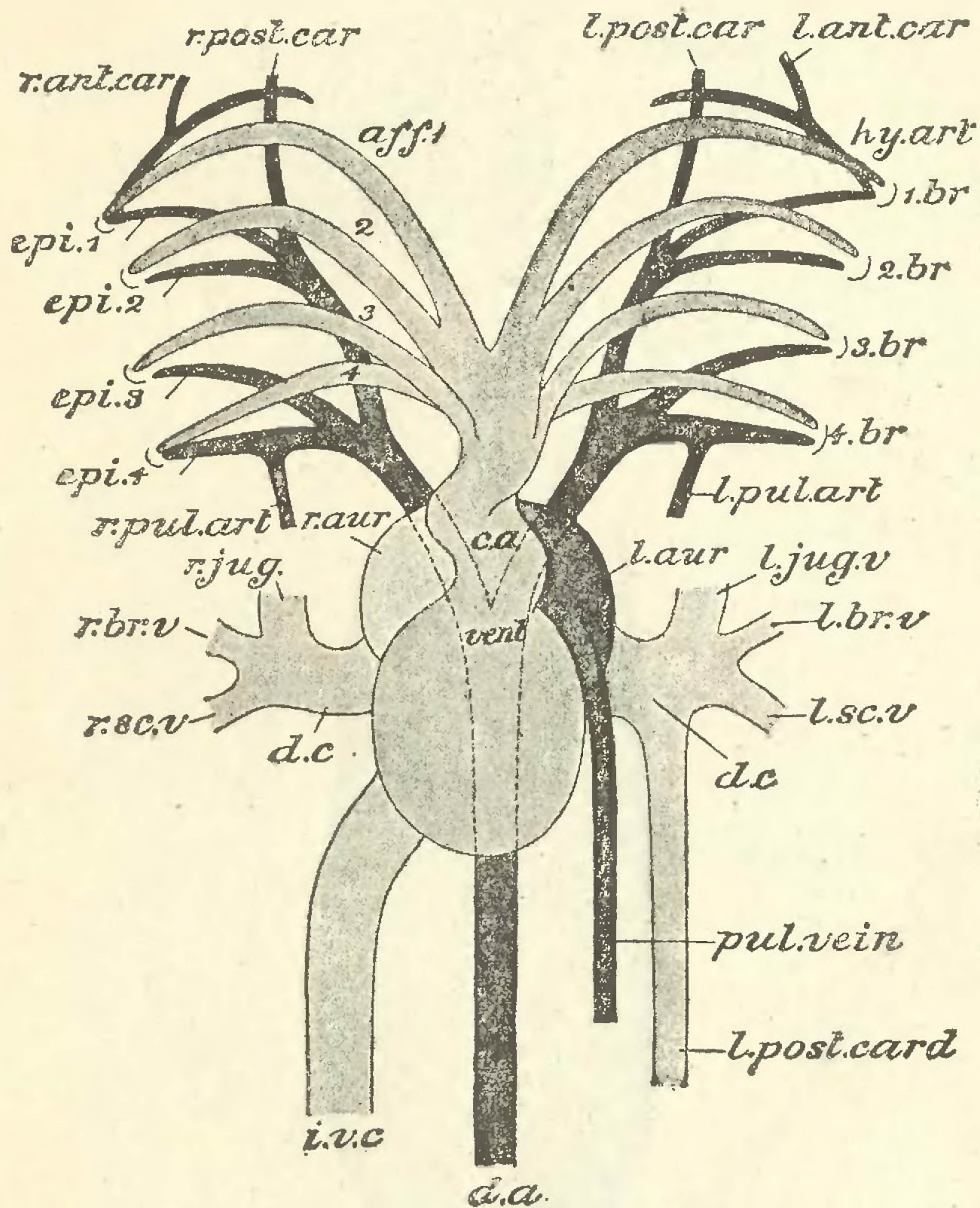


Рис. 511. Схема расположенія главнѣйшихъ сосудовъ у двудышащей рыбы *Ceratodus forsteri*. *aff. 1, 2, 3, 4*—жаберныя артеріи; *1.br—4.br*—мѣста жабръ; *s.a*—артеріальный конусъ; *d.a*—спинная аорта; *d.c*—Кюльеровы протоки; *epi. 1—epi. 4*—жаберныя вены; *hy.art*—подъязычная артерія; *i.v.c*—задняя полая вена; *l.ant.car* и *r.ant.car*—лѣвая и правая внутренняя сонная артерія; *l.aur* и *r.aur*—лѣвое и правое предсердіе; *l.br.v* и *r.br.v*—лѣвая и правая *v. brachialis*; *l.jug.v* и *r.jug.v*—лѣвая и правая яремная вена; *l.post.car* и *r.post.car*—лѣвая и правая наружная сонная артерія; *l.post.card.*—лѣвая задняя кардинальная вена; *l.pul.art* и *r.pul.art*—лѣвая и правая легочная артерія; *l.sc.v* и *r.sc.v*—лѣвая и правая *v. subscapularis*; *pul.vein*—легочная вена; *vent*—желудочекъ. Изъ Паркера и Гасвелля по Спенсеру.

У *Protopterus* это раздѣленіе конуса полнѣе, чѣмъ у *Ceratodus*, и прочіе клапаны, кромѣ этого продольнаго ряда, являются рудиментарными. Вслѣдствіе этого артеріальная кровь изъ легочной вены поступаетъ въ лѣвую половину предсердія и оттуда въ лѣвую часть желудочка, тоже при сокращеніи

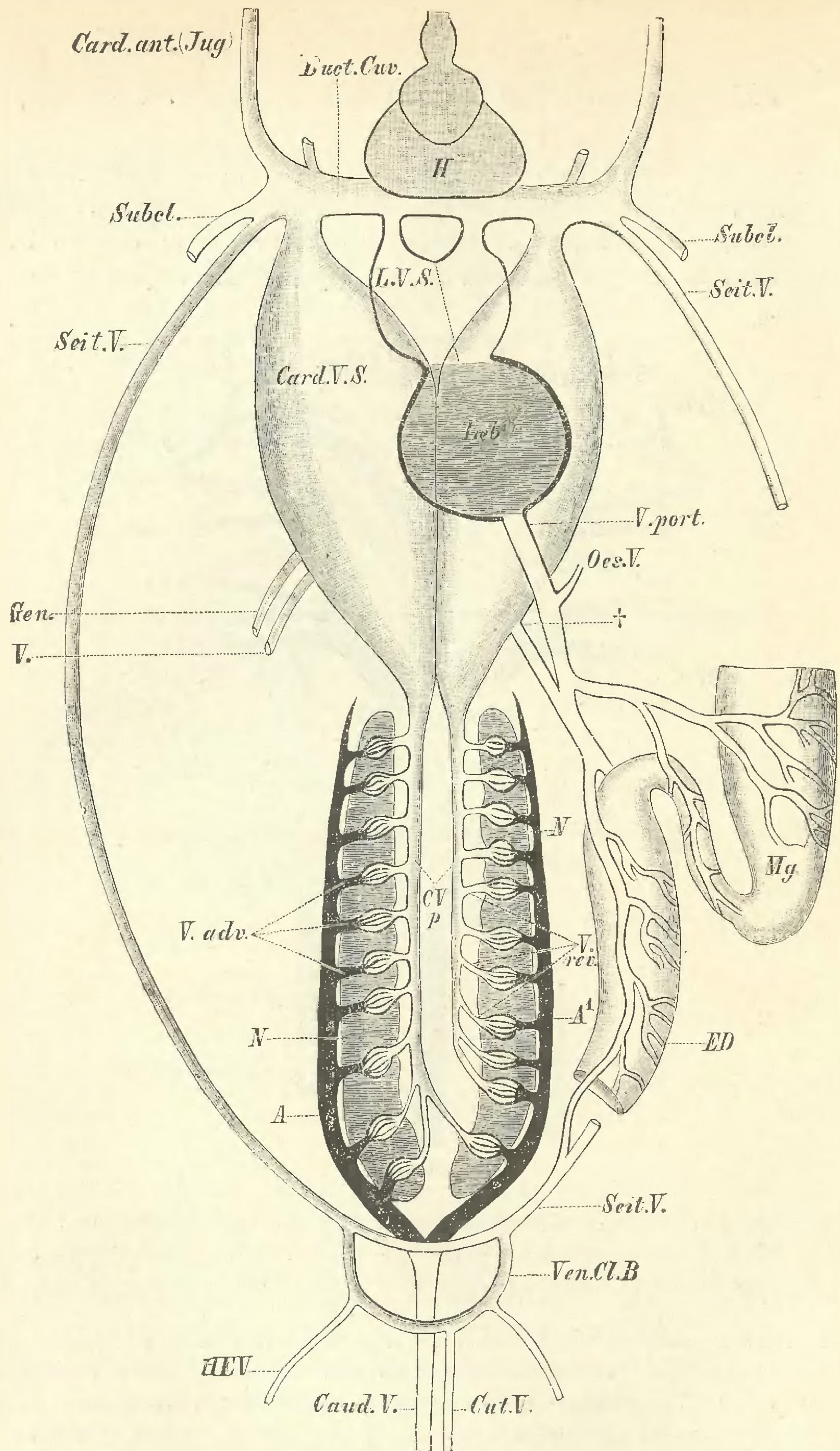


Рис. 512. Схема венозной системы акуль. *H* — сердце; *Duct. Cuv.* — Кювьеровъ протокъ; *Card. ant. (Jug)* — яремная (передняя кардинальная) вена; *Subcl.* — подключичная вена; *Seit. V.* — боковая вена (*v. lateralis*), берущая начало отъ венознаго сплетенія въ клоакальной области — *Ven. Cl. B.*, отъ кожной вены — *Cut. V.* и венъ плавниковъ — *HEV*; *Caud. V.* — хвостовая вена, дѣлящаяся въ области почекъ (*N*) на двѣ вѣтви *A* и *A'*; вѣтви эти даютъ начало почечнымъ приносящимъ венамъ (*v. abvehentes*) — *V. adv.* переходящимъ въ уносящія (*v. revehentes*) — *V. rev.*, которыя даютъ начало правой и лѣвой кардинальнымъ венамъ — *CV*; *Card. V. S.* — синусы, или расширения послѣднихъ; *V. port.* — воротная вена печени, получающая свою кровь частью изъ различныхъ отдѣловъ кишки (*ED, Mg*), а черезъ сосудъ *Oes. V.* — изъ пищевода; въ области задней кишки (*ED*) она сообщается съ боковой, а при † особой вѣтвью съ синусами кардинальныхъ венъ; эти послѣдніе точно также получаютъ кровь черезъ сосуды *Gen. V.* изъ половыхъ органовъ; *L. V. S.* — синусъ печеночной вены; *Leb* — печень Изъ Видерсгейма.

сердца отдѣляемую отъ правой вдающимся въ желудочекъ переднимъ концомъ сердечной перегородки, а оттуда наконецъ въ лѣвый или брюшной отдѣлъ артеріальнаго конуса. Венозная кровь изъ венознаго синуса поступаетъ въ правую половину предсердія, въ правую часть желудочка и, наконецъ, въ правый или спинной отдѣлъ артеріальнаго конуса. У *Seratodus* въ передней части конуса

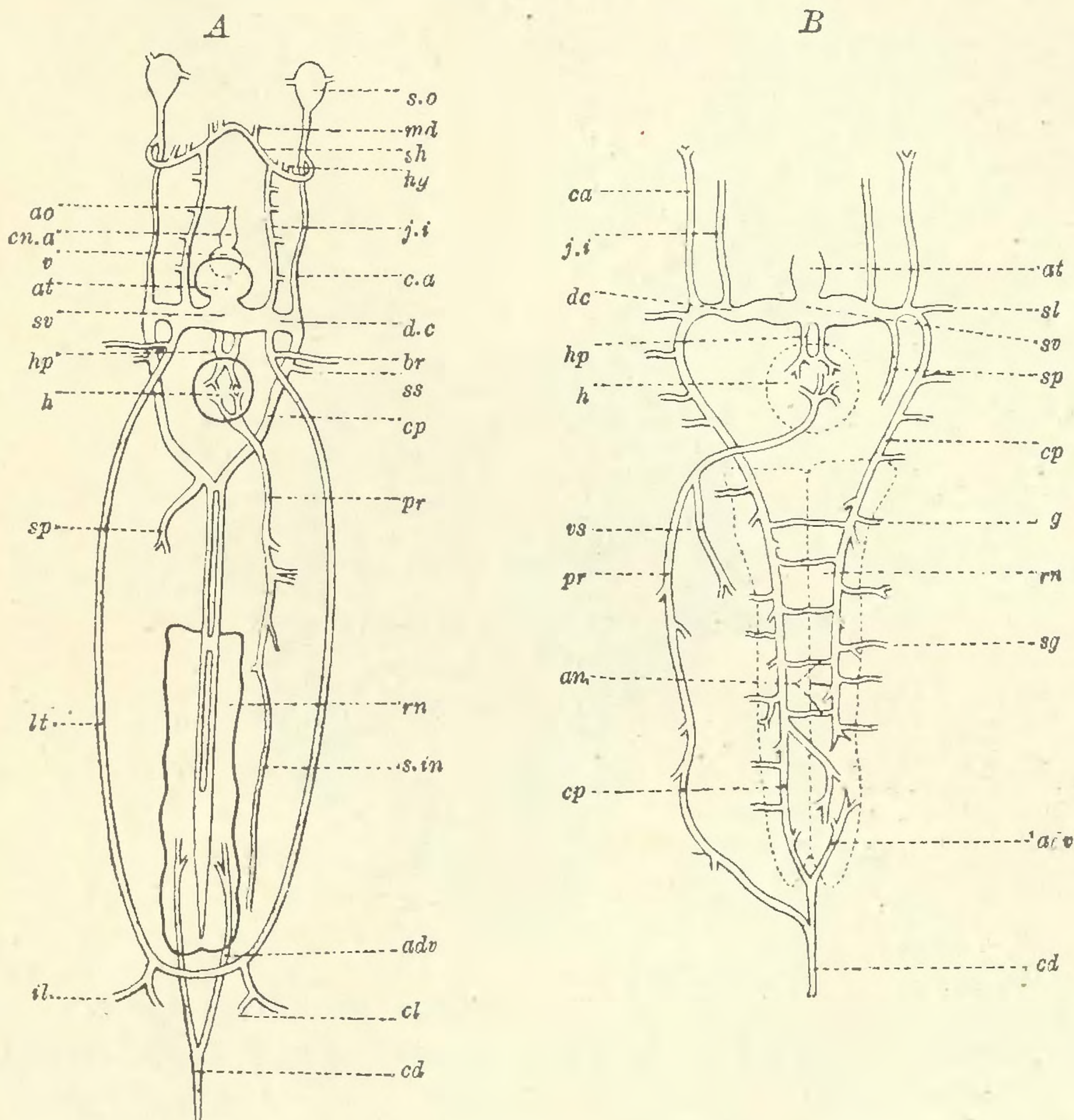


Рис. 513. Схема венознаго кровообращенія рыбъ: *A* — акуль по Паркеру; *B* — костистыхъ рыбъ по Булленджеру. *adv* — приносящія вены почек (*v. advehentes*); *an* — анастомозы между обѣими задними кардинальными венами; *at* — предсердіе; *ao* — аорта; *br* — *v. brachialis*; *c.a.* — *v. cardinales anteriores*; *cd.* — *v. caudalis*; *cl* — *v. cloacalis*; *cn.a* — *conus arteriosus*; *cp* — *v. cardinales posteriores*; *d.c* — *ductus Cuvieri*; *il.* — *v. iliaca*; *h* — печень; *hy* — *v. hyoidea*; *hp* — *v. hepatica*; *j.i* — *v. jugularis inferior*; *lt* — *v. laterales*; *md* — *v. mandibularis*; *pr* — *v. portarum*; *rn* — почки; *sh* — *sinus hyoideus*, принимающій мандибулярную и гюидеую вену; *sg* — сегментально расположенныя вѣтви заднихъ кардинальныхъ венъ; *s.in* — *v. subintestinalis*; *sl* — *v. subclavia*; *so* — *sinus orbitalis*; *sp* — *v. spermatica*; *sv.* — *sinus venosus*; *v* — желудочекъ; *vs* — вена плавательнаго пузыря.

возможно смѣшеніе артеріальной и венозной крови, чего не происходитъ у *Protopterus*. Впередн конуса отъ чрезвычайно укороченнаго *truncus arteriosus* берутъ начало 4 пары жаберныхъ сосудовъ, причемъ у *Protopterus* двѣ переднія пары сосудовъ являюся въ видѣ непрерывныхъ дугъ (рис. 481).

Двѣ переднія пары сосудовъ берутъ начало на брюшной сторонѣ *truncus arteriosus* и, слѣдовательно, получаютъ артеріальную кровь отъ брюшной (лѣвой), т.-е. артеріальной, части конуса. Отъ нихъ берутъ начало сонныя артеріи, такъ что голова получаетъ артеріальную кровь. Заднія двѣ пары жаберныхъ венъ берутъ начало на спинной сторонѣ *truncus arteriosus* и, слѣдовательно, получаютъ венозную кровь отъ спинной (правой), т.-е. венозной, части конуса. У *Seratodus* отъ задней пары жаберныхъ венъ, а у другихъ *Dipnoi* отъ корней аорты, берутъ начало съ каждой стороны по одной легочной артеріи,

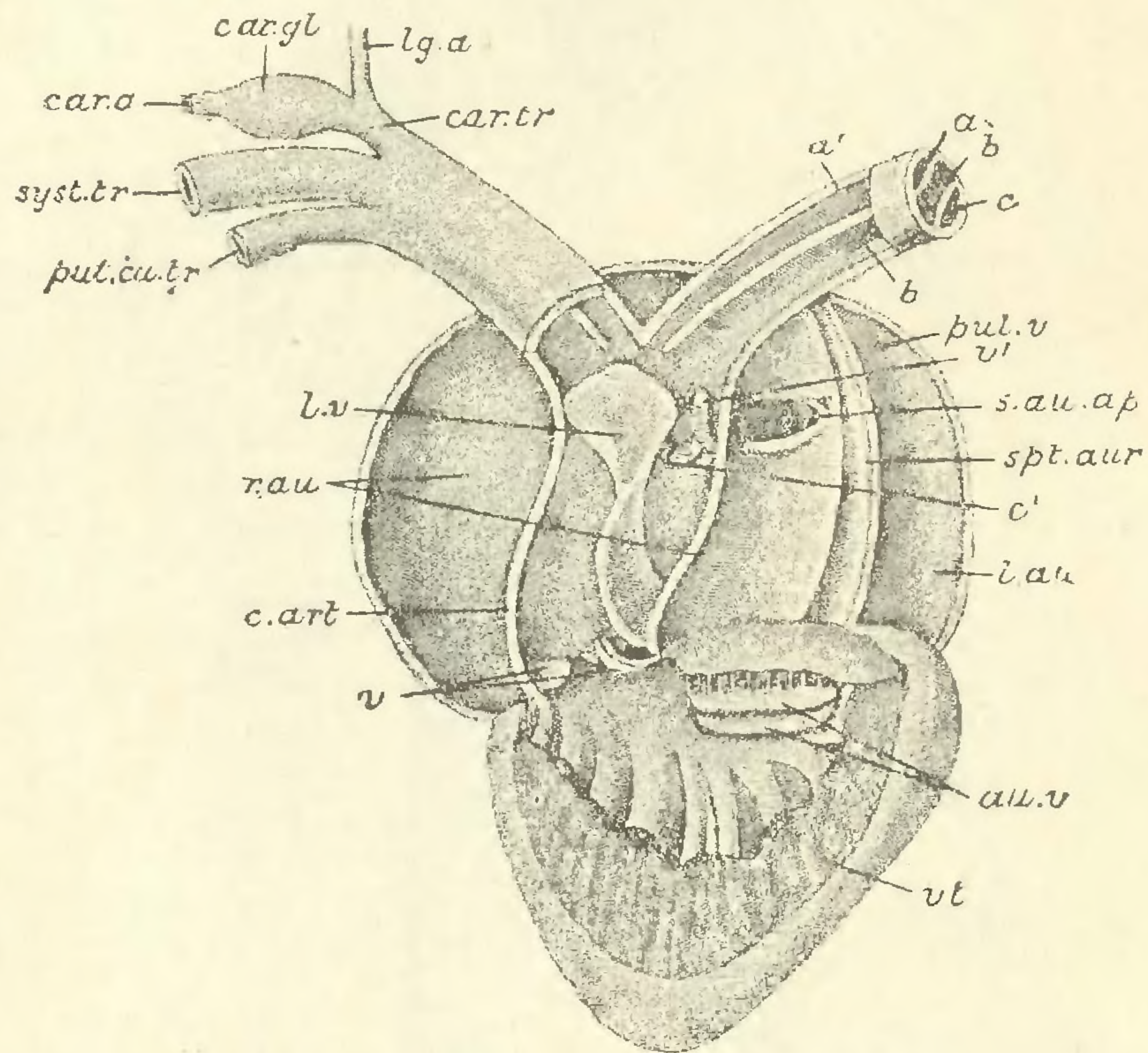


Рис. 514. Сердце лягушки (*Rana temporaria*) со вскрытыми полостями съ брюшной стороны. *a—a'*—щетинка, введенная въ сонную артерію; *au.v*—атріо-вентрикулярные клапаны; *b—b'*—щетинка, введенная въ дугу аорты; *c—c'*—щетинка, введенная въ *a. pneumocutanea*; *car. a.*—сонная артерія; *car. g.*—сонно-артеріальная железа; *c.art*—артеріальный конусъ; *car.tr*—сонная артерія; *l.au*—лѣвое предсердіе; *lg.a*—подъязычная артерія; *l.v*—продольная перегородка артеріального конуса; *pul.ci.tr*—*a. pneumocutanea*; *pul.v*—отверстіе легочныхъ венъ; *r.au*—правое предсердіе; *s.au.ap*—отверстіе венознаго синуса въ предсердіе; *spt.aur*—перегородка предсердій; *v* и *v'*—клапаны; *vt*—желудочекъ. Изъ Паркера и Гасвелли.

которыя соотвѣтствуютъ сосудамъ, идущимъ у другихъ рыбъ отъ задней жаберной вены къ плавательному пузырю (рис. 511) ¹). Эти сосуды получаютъ такимъ образомъ у *Seratodus* болѣе венозную кровь, чѣмъ у прочихъ *Dipnoi*.

¹ У вышеупомянутого *Gymnarchus*, у котораго кровь отъ ячеистаго плавательнаго пузыря идетъ въ лѣвую половину неслозна раздѣленнаго предсердія, а также у нѣкоторыхъ ганойдовъ (*Amia*, *Polypterus*), жаберныя вены третьей и четвертой дуги не доходятъ до корней аорты и несутъ кровь исключительно къ плавательному пузырю (Beaufort, 1909).

Вообще-же результатомъ вышеописанныхъ приспособленій является то, что голова получаетъ кровь артеріальную или, по крайней мѣрѣ, наиболѣе артеріальную, а легкія—венозную или наиболѣе венозную.

Особенностью венозной системы двудышащихъ является присутствіе у нихъ хорошо развитой нижней полой вены, гомологъ которой, впрочемъ, найденъ и у ганоида *Polypterus* (Kerr, 1910). Въ то время какъ лѣвая задняя кардинальная вена, принимающая сосуды воротной системы лѣвой почки, впадаетъ въ Кювьеровъ протокъ своей стороны, правая, принимающая сосуды воротной системы правой почки, продолжается впереди въ стволъ болѣе широкаго калибра, или нижнюю полую вену, тянущуюся по спинному краю печени и открывающуюся самостоятельно въ венозный синусъ. Такимъ образомъ нижняя полая вена у двудышащихъ оказывается составленной изъ задняго почечнаго отдѣла, представленнаго задней частью правой кардинальной вены, и передняго печеночнаго отдѣла, представляющаго новообразование, примкнувшее къ заднему отдѣлу, а передній отдѣлъ правой кардинальной вены оказывается или въ видѣ небольшой вѣтви праваго Кювьерова протока, или же вовсе утраченнымъ (рис. 502). Печеночныя вены (*v. hepaticae*) у *Ceratodus* впадаютъ въ Кювьеровы протоки, а у *Protopterus* уже въ заднюю полую вену, какъ и у амфибій.

Органы кровообращенія амфибій представляютъ собой дальнѣйшее развитіе таковыхъ двудышащихъ рыбъ. Образующее уже характерный изгибъ (рис. 489, А), сердце амфибій является трехкамернымъ (рис. 514), ибо предсердіе раздѣлено перегородкой на два: правое и лѣвое, но раздѣленіе это не совсѣмъ полное и въ перегородкѣ наблюдаются отверстія. Наименѣе полной является перегородка у *Gymnophiona*, а наиболѣе полной у безхвостыхъ амфибій. Вполнѣ отсутствуетъ перегородка у хвостатыхъ амфибій, не имѣющихъ легкихъ (стр. 448). Венозный синусъ еще явственно обособленъ, и его отверстіе въ правое предсердіе, а у безлегочныхъ, наоборотъ, въ лѣвую часть предсердія (Bethge, 1898), снабжено двумя клапанами, какъ и у рыбъ. Перегородка предсердій подходитъ къ атрио-вентрикулярному отверстию, но послѣднее остается не подѣленнымъ и снабжено двумя карманообразными клапанами, сидящими у безхвостыхъ на передней и задней стѣнкѣ отверстія, а у хвостатыхъ—наискось. Клапаны эти прикрѣплены двумя мышечными тяжами къ перегородкѣ предсердія, ихъ же свободные края частью мышечными, частью сухожильными тяжами тоже прикрѣплены къ стѣнкѣ желудочка. Желудочекъ не раздѣленъ, но полость его, вслѣдствіе сильнаго развитія мышечныхъ трабекулъ, представляется подѣленной на мелкія полости, что, естественно, затрудняетъ смѣшеніе крови въ желудочкѣ. Желудочекъ, какъ и у двудышащихъ рыбъ, продолжается въ длинный спирально извитой артеріальный конусъ, причемъ, какъ при основаніи его, такъ и на переднемъ концѣ имѣется по одному ряду клапановъ, а кромѣ того имѣется продольная спиральная складка, дѣлящая конусъ пополамъ и образовавшая, вѣроятно, какъ и у двудышащихъ рыбъ, слияніемъ продольнаго ряда клапановъ (рис. 514),

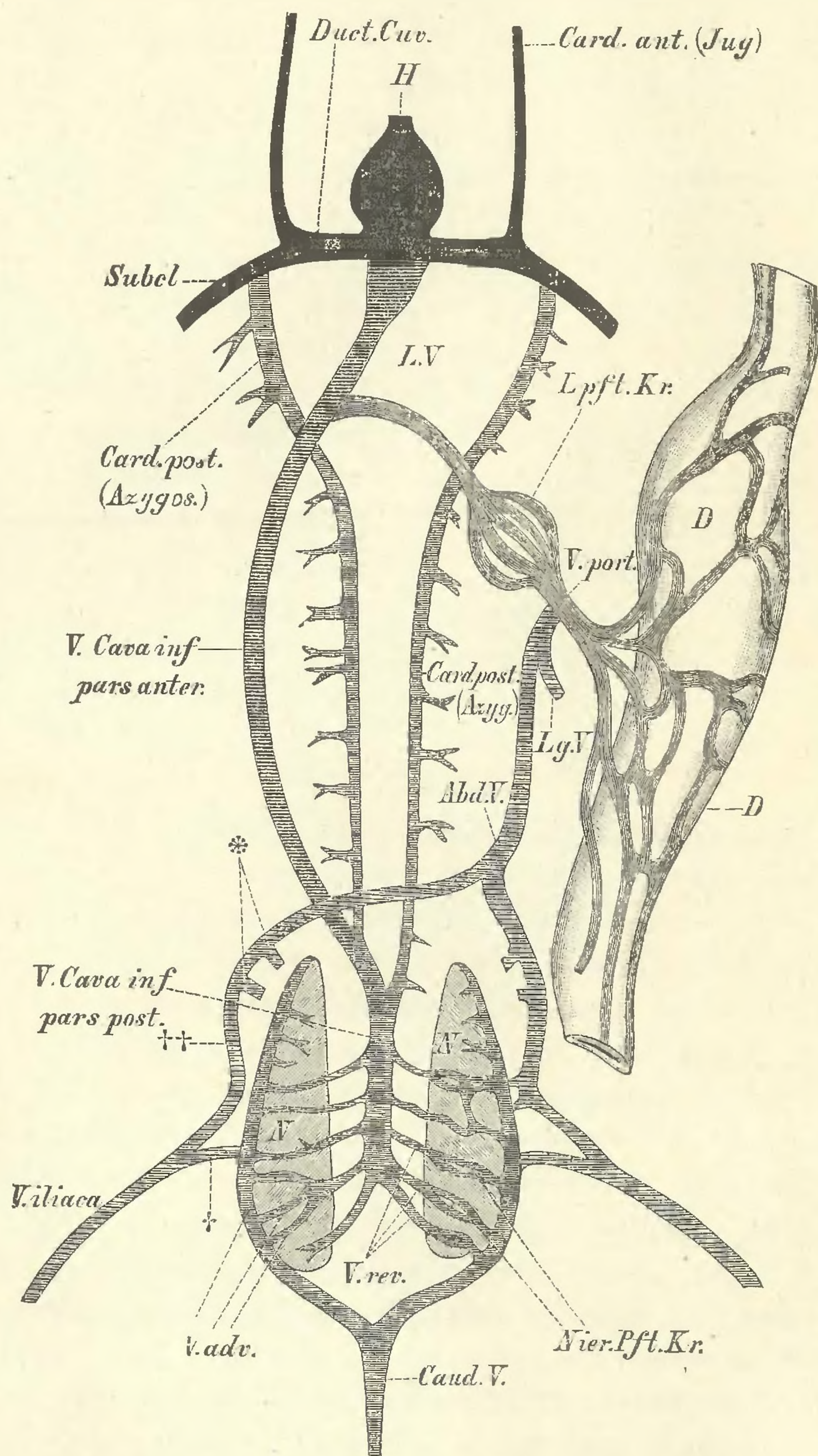


Рис. 515. Схема венозной системы пятництой саламандры (*Salamandra maculosa*). *Caud.v*—хвостовая вена (*vena caudalis*), образующая воротную систему почек (*Nier. Pft. Kr*); *V. iliaca*—подвздошная вена, дѣлящаяся на заднюю (+) и переднюю (++) вѣтви; переднія вѣтви правой и лѣвой стороны образуют *v. abdominalis* (*Abd. V*), принимая въ себя предварительно сосуды (*), идущіе изъ области клоаки, мочевого пузыря и задняго отдѣла кишечника; *V. cava inf. pars anter.* и *post.*—передній и задній отдѣлы нижней полой вены; *Card. ant. (Jug)*—яремная (передняя кардинальная) вена; *Card. post. (Azyg.)*—кардинальная (задняя) вена; *Subcl*—подключичная вена; *Duct. Cuv.*—Кювьеровъ протокъ; *H*—сердце; *D*—часть кишечника, откуда беретъ начало воротная вена печени (*V. port*); *Lg. V*—*v. intestinalis longitudinalis*; *Lpft. kr.*—воротная система печени; *L. V.*—печеночная вена. Изъ Видерсгейма.

а всѣ же прочіе клапаны артеріальнаго конуса исчезли у амфибій. Впрочемъ, у нѣкоторыхъ хвостатыхъ амфибій (*Proteus*, *Menobranchus*) и у *Gymnophiona* конусъ сильно редуцированъ, и иногда удерживается только одинъ находящійся въ переднемъ концѣ конуса рядъ клапановъ, а равно отсутствуетъ и спиральная складка. Впереди артеріальнаго конуса лежитъ короткій и расширенный *truncus arteriosus*, отъ котораго берутъ начало артеріальныя дуги. Полость *truncus arteriosus* подѣлена горизонтальной перегородкой (наиболѣе полной у безхвостыхъ амфибій) на брюшной и спинной отдѣлы. Переднія пары дугъ берутъ начало отъ брюшного отдѣла, а задняя пара отъ спинного отдѣла. Механизмъ распредѣленія крови напоминаетъ двудышащихъ (рис. 478 и 480). Кровь венознаго синуса поступаетъ въ правое предсердіе, правую часть желудочка, въ правый отдѣлъ конуса и, вслѣдствіе расположенія спиральной складки, въ спинной отдѣлъ *truncus arteriosus*, а оттуда берутъ начало заднія дуги, отъ которыхъ кровь идетъ къ легочнымъ артеріямъ. Артеріальная кровь изъ легкихъ поступаетъ по двумъ легочнымъ венамъ, впадающимъ общимъ стволомъ въ лѣвое предсердіе. Эта артеріальная кровь поступаетъ въ лѣвую часть желудочка, въ лѣвый отдѣлъ конуса и въ брюшной отдѣлъ *truncus arteriosus*, а оттуда въ артеріальную систему. Легочныя вены отсутствуютъ у безлегочныхъ хвостатыхъ амфибій, кровь у которыхъ окисляется въ капиллярахъ кожи и глотки. Въ зависимости отъ отсутствія локализаціи окислительныхъ процессовъ, кровь у нихъ, повидимому, смѣшанная во всемъ тѣлѣ. У зародыша амфибій залагается 5 (ѣже 6) жаберныхъ дугъ, изъ коихъ передняя (II) исчезаетъ (рис. 496). Четыре оставшіяся дуги, кромѣ задней, даютъ разбивающіяся на капилляры вѣтви въ жабры. Первая изъ нихъ, слѣдующая за исчезнувшей (III), даетъ начало сонной артерій, дѣлящейся на наружную, и внутреннюю и получающей въ мѣстѣ развѣтвленія особое расширение, описанное ранѣе (стр. 422) подъ именемъ сонно-артеріальной железы (*gl. carotidis*) (рис. 497). Вторая (IV) дуга у всѣхъ амфибій даетъ правую и лѣвую дугу аорты, которая такимъ образомъ начинается у безхвостыхъ амфибій двумя дугами, но у хвостатыхъ можетъ сохраняться еще слѣдующая пара дугъ (V) или одна изъ дугъ этой пары, и тогда аорта начинается четырьмя или тремя дугами. Задняя пара дугъ (VI) даетъ легочную артерію, но иногда у хвостатыхъ амфибій также посредствомъ Боталлова протока остается въ связи съ предыдущей артеріальной дугой (рис. 495). У безхвостыхъ амфибій легочная артерія даетъ вѣтвь къ накожнымъ покровамъ и потому называется *a. pneumo-cutanea* (рис. 498). Хвостовая артерія у безхвостыхъ, естественно, отсутствуетъ. Венозная система амфибій (рис. 515) характеризуется присутствіемъ кардинальныхъ венъ и воротной системы почекъ и одновременнымъ присутствіемъ непарной нижней полой вены, принимающей сосуда печени. Кардинальныя вены, какъ переднія, такъ и заднія, если сохраняются, сохраняютъ симметричное расположеніе, причемъ заднія иногда не совсѣмъ правильно именуется *v. azugos* и въ задней своей части онѣ сливаются съ нижней полой веной, ибо задній отдѣлъ последней образованъ

слияніемъ заднихъ участковъ обѣихъ кардинальныхъ венъ (рис. 502). У *Апига* заднія кардинальныя вены отсутствуютъ, хотя въ видѣ аномаліи могутъ иногда сохраняться (O'Donoghue, 1910). Отъ заднихъ конечностей кровь по абдоминальной венѣ (*v. abdominalis s. epigastrica*) можетъ, минуя воротную систему почекъ, поступать въ воротную вену. Эта абдоминальная вена, принимающая кровь тоже отъ клоаки и мочевого пузыря, является парной въ своей задней части и вообще залагается у зародыша въ видѣ парной вены, почему ее сравниваютъ съ выше-описанными (стр. 513) боковыми венами (*v. laterales*) салахій. Переднія кардинальныя или яремныя вены впадаютъ вмѣстѣ съ задними кардинальными своей стороны въ Кювьеровы протоки. Въ систему переднихъ кардинальныхъ венъ впадаютъ какъ подключичныя вены, такъ и двѣ большихъ подкожныхъ вены

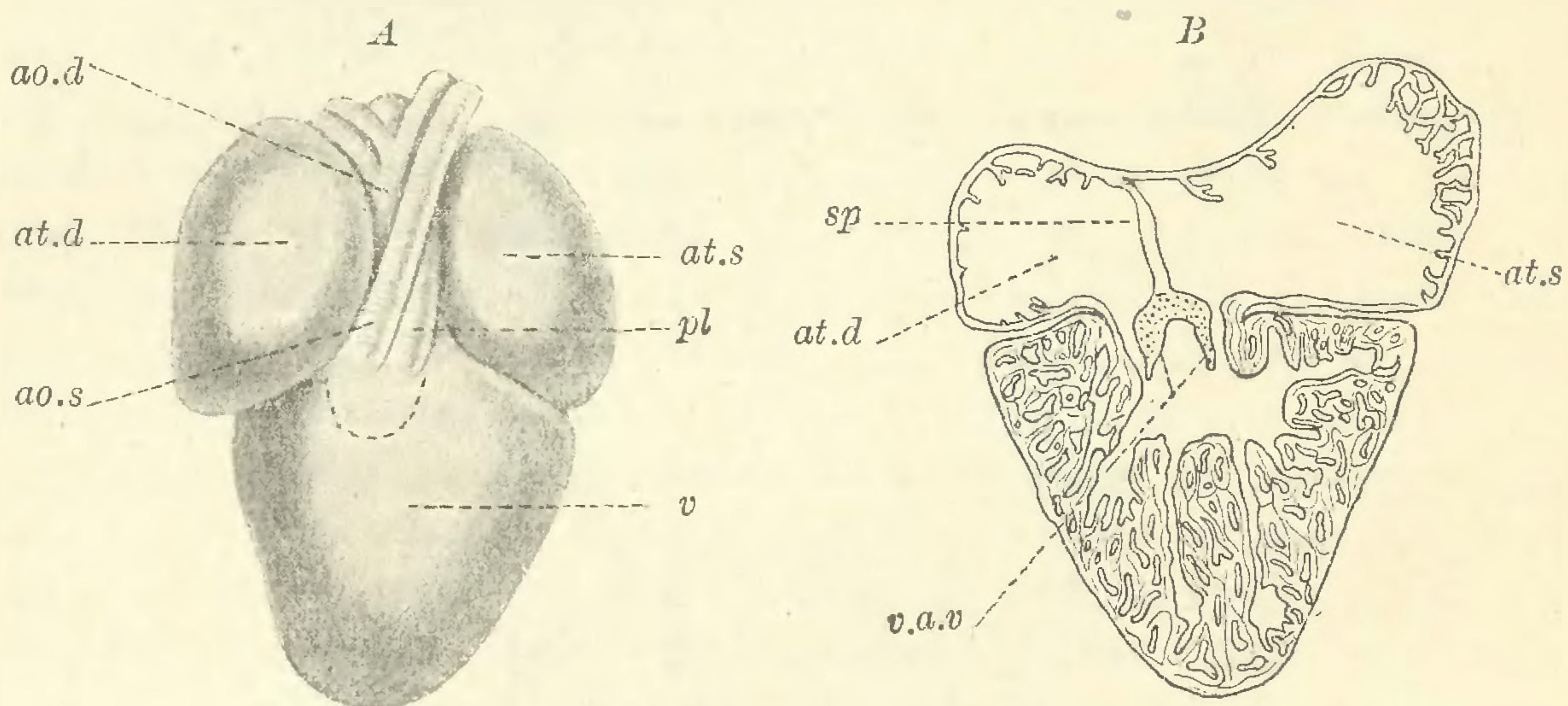


Рис. 516. Сердце ящерицы (*Lacerta agilis*): *A*—съ брюшной стороны; *B*—въ горизонтальномъ разрѣзѣ. *ao.d.* и *ao.s.* правая и лѣвая дуга аорты; *at.d.* и *at.s.* правое и лѣвое предсердіе; *pl*—легочная артерія; *sp*—перегородка между предсердіями; *v*—желудочекъ; *v.a.v.*—атріо-вентрикулярные клапаны. *A*—по Грейлю; *B*—по Гохштеттеру.

(*v. cutanea magna*), приносящихъ кровь отъ покрововъ туловища, а иногда и хвоста.

Переходимъ къ органамъ кровообращенія *Sauropsida*. У черепахъ, ящерицъ и змѣй сердце трехкамерное (рис. 516), такъ какъ, хотя у нихъ и имѣется перегородка, дѣлящая желудочекъ на два отдѣла, но она остается не полной и только у крупныхъ ящерицъ (*Vagans*) при систолѣ сердца достигается разобщеніе правой и лѣвой половины желудочка. У крокодиловъ и птицъ эта перегородка уже полная, и слѣдовательно сердце четырехкамерное (рис. 484). Венозный синусъ ясно сохранился у *Rhynchoserphala*, а у прочихъ рептилій неотличимъ извнѣ, хотя все-же имѣется въ видѣ обособленнаго отдѣла сердца, и отверстіе его снабжено двумя характерными клапанами. У птицъ онъ вполне редуцированъ, и вены открываются непосредственно въ правое предсердіе, причѣмъ возможны различныя комбинаціи въ смыслѣ слиянія отверстій главныхъ венозныхъ стволовъ. Впадающія въ лѣвое предсердіе легочныя вены вливаются въ него общимъ

стволомъ. Предсердія у рептилій и птицъ всегда раздѣлены сполна, а равно въ отличіе отъ амфибій раздѣлены также и атрио-вентрикулярныя отверстія. Въ зародышевомъ состояніи у птицъ перегородка между предсердіями вторично получаетъ отверстіе, дѣлающее возможнымъ смѣшеніе крови праваго и лѣваго предсердія и впоследствии зарастающее вслѣдствіе набуханія эндокардія ¹⁾. Мы видѣли, что у амфибій еще не раздѣленное атрио-вентрикулярное отверстіе снабжено двумя клапанами: переднимъ и заднимъ (рис. 518, А). Когда отверстіе это подраздѣляется подходящей къ нему перегородкой предсердій на два: правое и лѣвое, то передній и задній клапаны сливаются между собой, и образуется такимъ образомъ на внутренней, т. е. обращенной къ срединной линіи, сторонѣ каждаго новообразовавшагося отверстія по одному боковому клапану (рис. 519, В). Эти клапаны у черепахъ еще несутъ слѣды сліянія изъ двухъ частей каждый: передней, образованной соответствующей половиной прежняго передняго клапана, и задней, образованной соответствующей половиной задняго клапана (рис. 519, С). Клапаны эти являются перепончатыми ²⁾. Но у крокодиловъ въ правомъ предсердіи на наружной стѣнкѣ предсердія образуется мускулистая складка, или мускульный клапанъ, дополняющій собой сидящій у внутренняго края отверстія перепончатый клапанъ (рис. 519, D), а у птицъ этотъ послѣдній совсѣмъ редуцируется, и мускульный клапанъ оказывается единственнымъ замыкательнымъ аппаратомъ (рис. 519, E). Отъ его свободнаго края отходятъ сухожильные тяжи (*chordae tendineae*), прикрѣпляющіеся къ мышечнымъ выступамъ сердечной стѣнки, имѣющимъ форму сосочковъ (*musculi papillares*). Клапанъ лѣваго отверстія остается перепончатымъ, но подраздѣляется у птицъ на три створки (рис. 519, А). Полость желудочковъ у большинства рептилій подѣлена на участки, вслѣдствіе сильнаго развитія сѣти мышечныхъ трабекулъ (рис. 516, В), но у крокодиловъ эта сѣть дѣлается весьма рѣдкой и полость желудочковъ значительно объемистѣе, а у птицъ внутренняя стѣнка желудочковъ уже гладкая, но съ вышеупомянутыми сосочками (рис. 519, А). Перегородка желудочковъ отходитъ отъ брюшной стѣнки и только у крокодиловъ и птицъ она прирастаетъ свободнымъ краемъ къ спинной сторонѣ и сполна раздѣляетъ желудочки. У птицъ правый желудочекъ на значительномъ протяженіи охватываетъ собой лѣвый (рис. 519, В).

¹⁾ Овальное углубленіе (*fossa ovalis*) въ перегородкѣ предсердія птицъ, повидимому, не представляетъ остатка этого отверстія, какъ думали прежде.

²⁾ Развитие атрио-вентрикулярныхъ клапановъ у *Saurorpsida* въ общихъ чертахъ повторяетъ этотъ процессъ. Клапаны эти, какъ и вообще клапаны сердца, возникаютъ въ видѣ двухъ набуханій эндокардія, а именно передняго и задняго (ср. амфибій; рис. 518). Затѣмъ они срастаются между собой и съ эндокардіальнымъ утолщеніемъ подрастающей и раздѣляющей первоначально общее атрио-вентрикулярное отверстіе перегородки предсердія и дѣлаются, утончаясь, срединными (медіанными) перепончатыми клапанами, сидящими на этой перегородкѣ. Боковые (латеральные) клапаны этихъ отверстій возникаютъ въ видѣ самостоятельныхъ набуханій эндокардія (Greil, 1903).

Артеріальный конусъ совершенно редуцированъ и, надо думать, вошелъ въ составъ стѣнки желудочка, такъ что остающіеся отъ него клапаны представляютъ собой, вѣроятно, передній (дистальный) рядъ клапановъ. *Truncus arteriosus* сполна раздѣляется на два сосуда, изъ коихъ одинъ беретъ начало отъ лѣваго отдѣла общаго желудочка или отъ лѣваго желудочка и ведетъ въ правую дугу аорты, а другой беретъ начало отъ праваго отдѣла общаго желудочка или отъ праваго желудочка и ведетъ въ легочныя артеріи и лѣвую дугу аорты, если она сохраняется (рис. 484, B). Поэтому обѣ дуги аорты у взрослой формы берутъ начало самостоятельно: лѣвая изъ праваго отдѣла желудочка, а правая—изъ лѣваго (рис. 516, A). При отхожденіи аортальныхъ дугъ имѣются карманообразные клапаны, представляющіе остатки дистального ряда клапановъ артеріального конуса. Метаморфозъ жаберныхъ дугъ идетъ тѣмъ же путемъ, какъ и амфибій. Только у нѣкоторыхъ ящерицъ сохраняются двѣ пары дугъ аорты (IV и V), отходящихъ отъ общаго *truncus arteriosus*, а у всѣхъ прочихъ рептилій сохраняется одна пара дугъ (IV), изъ которыхъ лѣвая беретъ начало отъ праваго отдѣла сердца, правая—отъ лѣваго (рис. 496, D и 484, C); дуги эти, слѣдовательно, перекрещиваются, а у крокодиловъ въ мѣстѣ перекреста полости ихъ соединяются небольшимъ отверстіемъ (*foramen Panizzae*), возникающимъ, повиди-

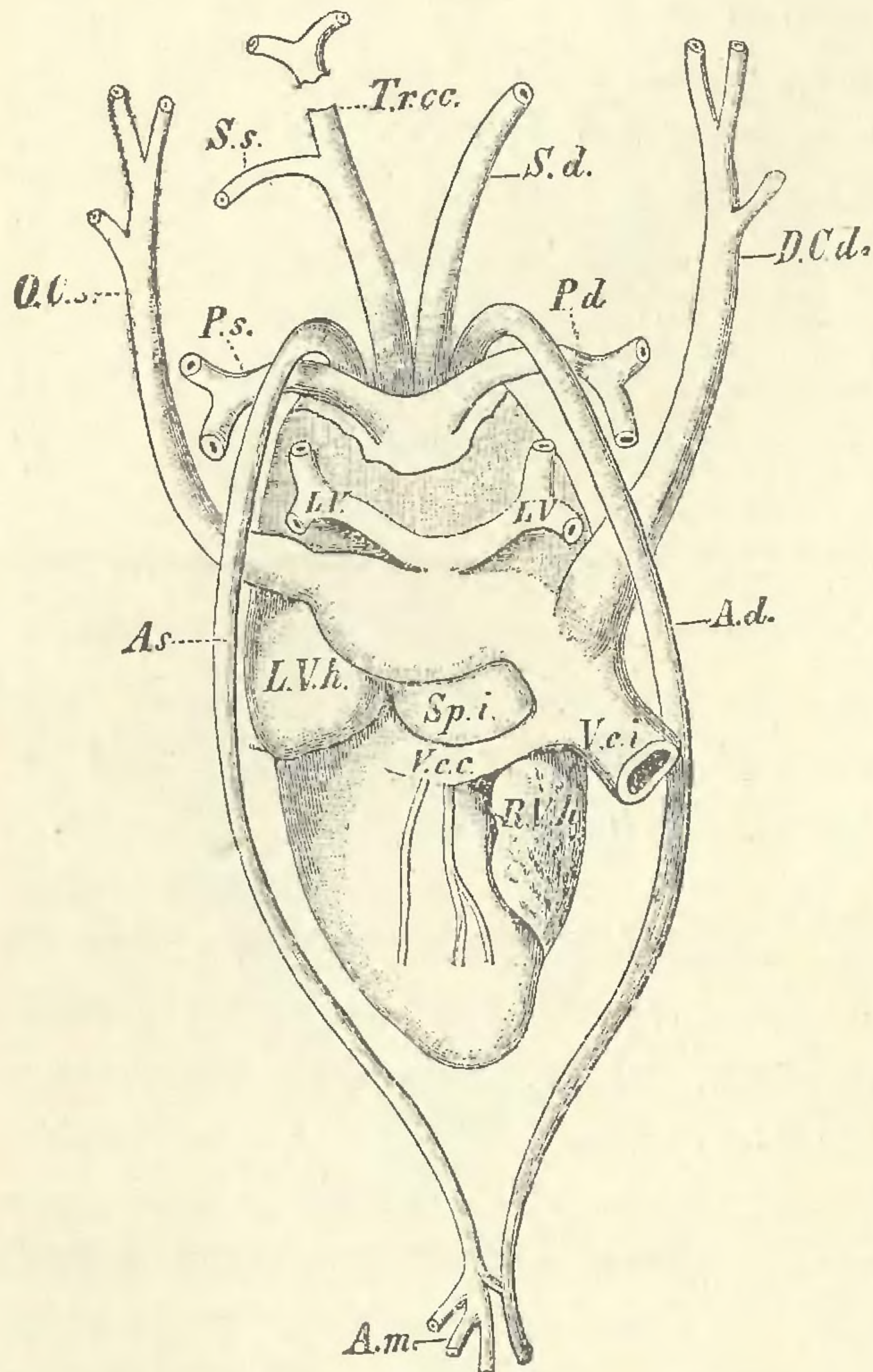


Рис. 517. Сердце нильскаго крокодила (*Crocodylus niloticus*) со спинной стороны. *A.m.*—*arteria mesenterica*; *Ad* и *As*—дуги аорты; *D.C.s.* и *D.C.d.*—Кювьеровы протоки, принимающіе верхнія полая вены; *L.V.*—легочныя вены; *L.V.h.* и *R.V.h.*—лѣвое и правое предсердіе; *P.s.* и *P.d.*—лѣвая и правая легочная артерія; *S.d.*—правая, *S.s.*—лѣвая подключичная артерія; *Sp.i.*—*spatium intersepto-valvulare*; *Tr.cc.*—общій стволъ сонныхъ артерій; *V.c.c.*—вѣнечная вена сердца; *V.c.i.*—нижняя полая вена.

По Рѣзе изъ Видерсгейма.

мому, черезъ прободеніе раздѣляющей дуги стѣнки ¹⁾ Такимъ образомъ, независимо отъ того, имѣются два или одинъ желудочекъ, кровь у рептилій

¹⁾ Черезъ это отверстіе при спокойномъ дыханіи кровь поступаетъ изъ правой дуги въ лѣвую, а при усиленномъ въ обратномъ направленіи (Greil, 1903).

является смѣшанной въ аортѣ, ибо правая дуга ея получаетъ кровь или чисто артеріальную (у крокодиловъ), или наиболѣе артеріальную (у прочихъ рептилій), а лѣвая дуга—получаетъ кровь или чисто венозную (у крокодиловъ), или наиболѣе венозную (у прочихъ рептилій). Однако сонныя артеріи, берущія начало отъ правой дуги до ея соединенія съ лѣвой, получаютъ или чисто артеріальную (у крокодиловъ, если оставить безъ вниманія возможность крайню незначительнаго смѣшенія крови въ мѣстѣ скрещиванія дугъ черезъ *foramen Panizzae*), или наиболѣе артеріальную (у прочихъ рептилій). При этомъ иногда сонная артерія правой и лѣвой стороны отходитъ отъ правой дуги однимъ общимъ стволомъ (*truncus caroticus*), часто отходящимъ въ свою очередь общимъ стволомъ вмѣстѣ съ лѣвой подключичной артеріей

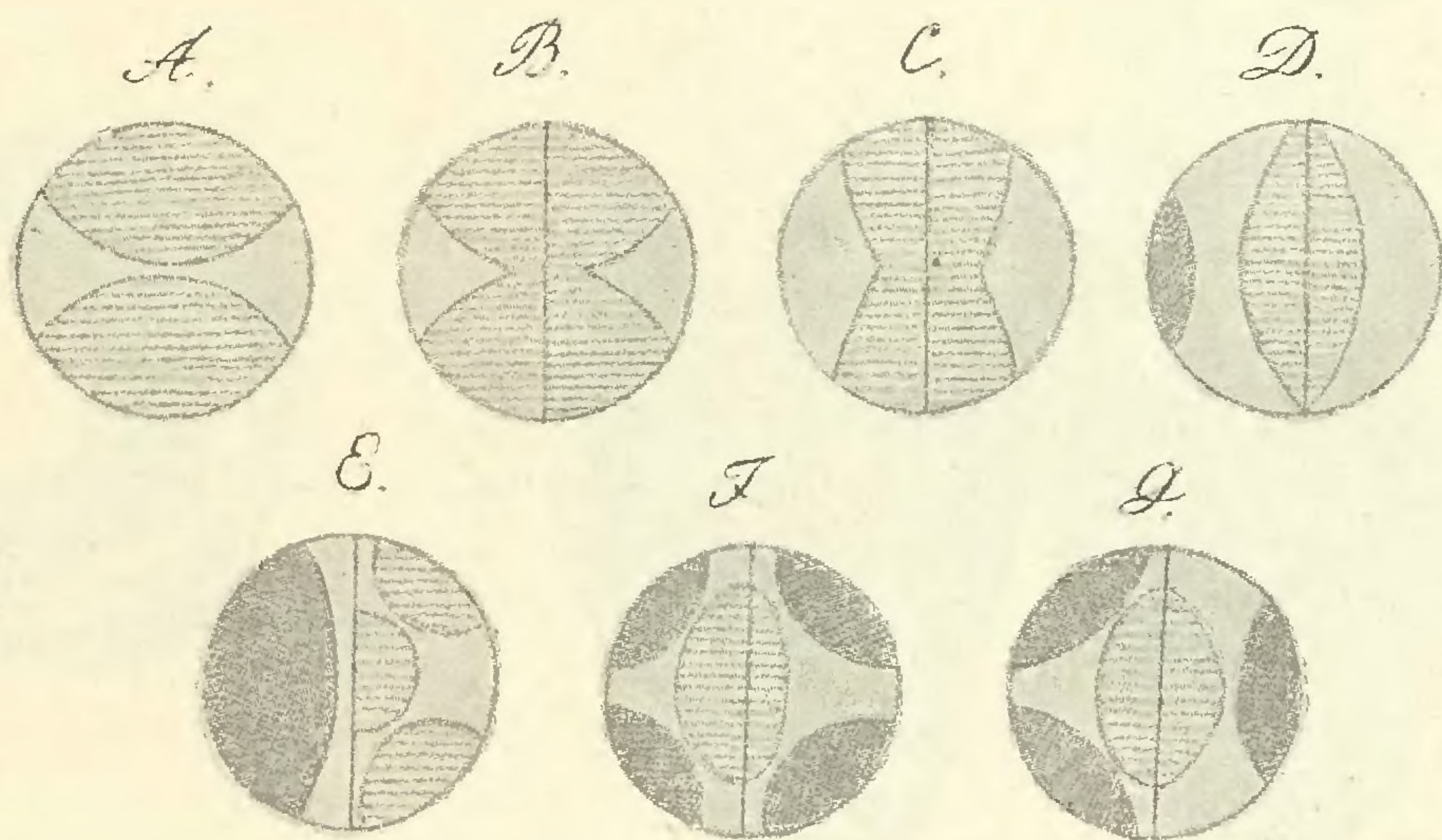


Рис. 518. Схема, изображающая филогенетическое развитіе атрио-вентрикулярныхъ клапановъ (эндокардіальные клапаны заштрихованы поперечно): *A*—амфибій; *B*—переходная форма; *C*—черепаха; *D*—крокодилъ; *E*—птицы; *F*—яйцеродныя млекопитающія; *G*—прочія млекопитающія. (Ориг. рис.).

(*a. subclavia*) (рис. 517). Этотъ послѣдній общій стволъ, какъ и вообще общій для подключичной и сонной, носитъ названіе безымянной артеріи (*a. anonata s. brachiocephalica*). Впрочемъ, въ этомъ отношеніи существуетъ большое разнообразіе. Задняя (VI) дуга представлена легочными артеріями, изъ которыхъ одна у змѣй и змѣевидныхъ ящерицъ (при недоразвитіи одного легкаго) тоже не развивается. При этомъ у рептилій иногда сохраняется тонкій Боталловъ протокъ, связующій легочныя артеріи съ дугами аорты. У птицъ процессъ раздѣленія артеріальнаго и венознаго тока крови обусловливается полнымъ исчезновеніемъ лѣвой дуги аорты, такъ что остается только одна правая дуга (рис. 496, *E* и 484, *D*), получающая чисто артеріальную кровь изъ лѣваго желудочка, и отъ нея берутъ начало двѣ безымянныя артеріи, дающія каждая подключичную и сонную артеріи своей стороны. Вслѣдствіе этого у птицъ раздѣленіе артеріальнаго и венознаго тока является окончательнымъ: правый желудочекъ и отходящія отъ

него общимъ стволомъ двѣ легочныя артеріи получаютъ чисто венозную кровь праваго предсердія, а лѣвый желудочекъ и система аорты получаютъ чисто артеріальную кровь лѣваго предсердія. Особенность венозной системы *Sauropsida* заключается въ преобладаніи нижней полой вены надъ системой заднихъ кардинальныхъ венъ. Послѣднія атрофируются въ своей передней части и теряютъ сообщеніе съ Кювьеровыми протоками. Кровь задней части тѣла только отчасти поступаетъ въ почки (рис. 505), а значительная часть крови задней части

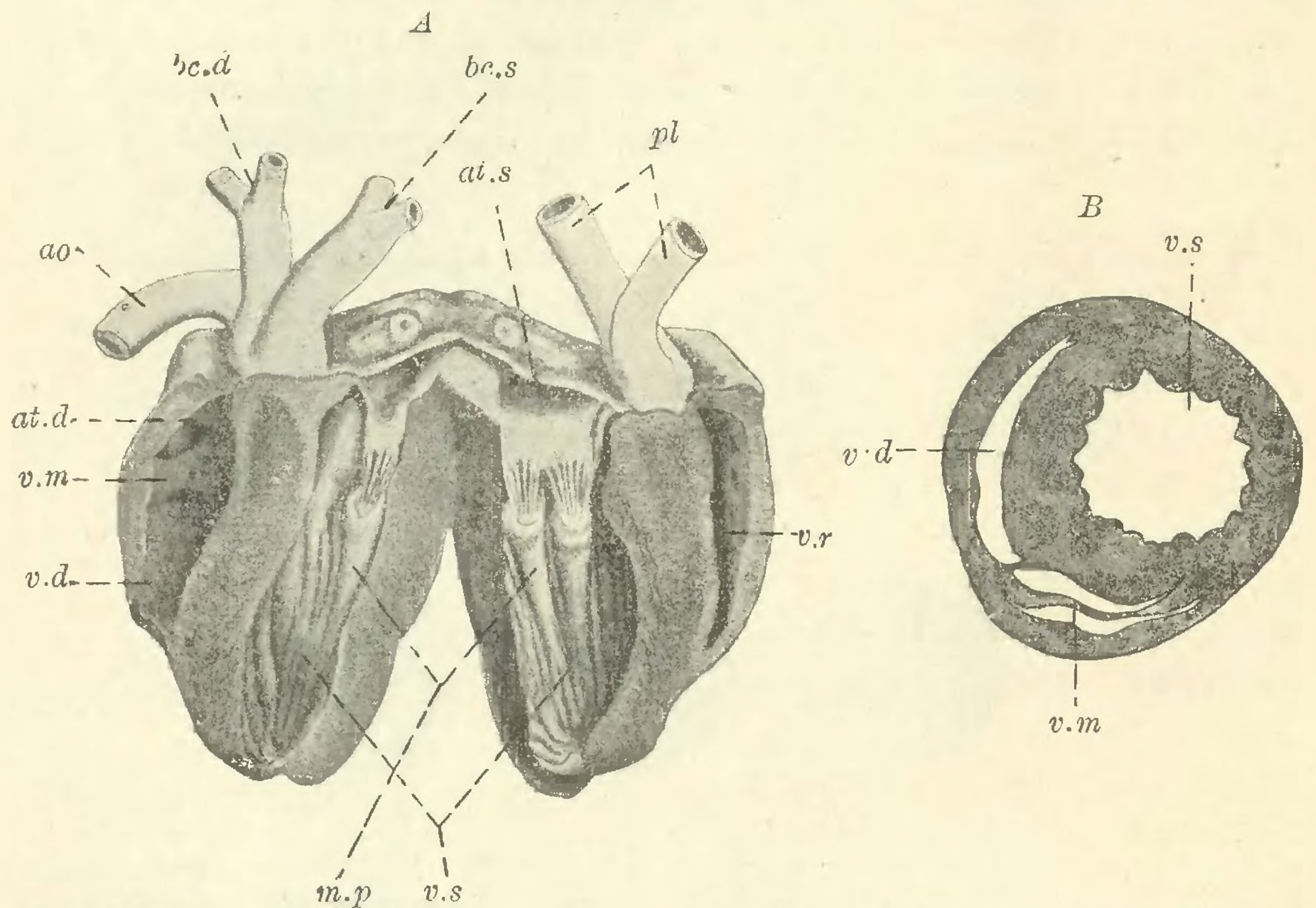


Рис. 519. Сердце домашняго голубя (*Columba domestica*): *A*—разрѣзанное по срединной линіи; *B*—въ поперечномъ разрѣзѣ. На рис. *A* сердце разрѣзано, такъ что справа и слѣва имѣются части, какъ праваго (*v.d.*), такъ и лѣваго (*v.s.*) желудочковъ; въ лѣвомъ желудочкѣ виденъ трехстворчатый клапанъ, съ его *musculi papillares* (*m.p.*), а въ правомъ—мышечный клапанъ праваго атрио-вентрикулярнаго отверстія—*v.m.*; *at.d.* и *at.s.*—правое и лѣвое предсердіе; *ao*—аорта; *bc.d.* и *bc.s.*—правая и лѣвая *arteria brachiocephalica*; *pl.*—*a. pulmonalis*. (Ориг. рис.).

тѣла поступаетъ или непосредственно въ развилку нижней полой вены, или по парной или непарной *v. abdominalis s. epigastrica*, получающей кровь и отъ мочевого пузыря, поступаетъ (какъ и у амфибій) въ воротную систему печени. Система переднихъ кардинальныхъ венъ сохраняетъ симметричное расположеніе. Ближайшіе къ сердцу участки этихъ венъ вмѣстѣ съ соответствующими Кювьеровыми протоками получаютъ наименованіе верхнихъ полыхъ венъ (*v. cavae superiores*). Каждая полая вена составляется изъ яремной и подключичной, а также принимаетъ въ себя позвоночныя вены (*v. vertebrales*) своей стороны. У птицъ, однако, правая яремная гораздо развитѣе лѣвой, иногда зарастающей вовсе.

Затѣмъ, система позвоночныхъ венъ, состоящая изъ пары переднихъ и пары заднихъ, въ задней части тѣла замѣщаетъ собой атрофировавшіяся въ значительной мѣрѣ заднія кардинальныя вены.

Обратимся къ органамъ кровообращенія млекопитающихъ. Сердце млекопитающихъ четырехкамерное, а артеріальный и венозный токи крови сполна раздѣлены (рис. 484, D). Венозный синусъ слить съ правымъ предсердіемъ, и вены впадаютъ въ это послѣднее непосредственно, причемъ два клапана, которые находятся у ниже стоящихъ формъ въ отверстіи венознаго синуса, превращаются одинъ—въ заслонку нижней полой вены (*valvula Eustachii*), а другой—въ заслонку вѣнечнаго синуса, собирающаго венозную кровь сердца (*valvula Thebesi*). Предсердія раздѣлены сполна, а требекулярная структура стѣнки сохраняется только въ переднемъ (брюшномъ) отдѣлѣ предсердій, вытягивающихся въ два выступа, или ушка (*auriculae cordis*).

Въ эмбриональномъ состояніи перегородка предсердій бываетъ прободена однимъ или нѣсколькими отверстіями, которые у яйцеродныхъ и сумчатыхъ млекопитающихъ зарастаютъ, какъ и у птицъ, путемъ набуханія эндокардія (стр. 523), а у прочихъ млекопитающихъ зарастаніе этого отверстія совершается болѣе сложнымъ путемъ. Рядомъ съ этой первичной неполной перегородкой появляется другая, возникающая изъ нѣсколькихъ зачатковъ и принимающая форму кольцевой складки, по сравненію съ которой первичная перегородка является въ видѣ небольшой заслонки, неправильно называвшейся заслонкой овальнаго отверстія (*valvula foraminis ovalis*). Какъ мы уже видѣли по отношенію къ птицамъ, такъ по отношенію къ млекопитающимъ значеніе овальной ямки (*fossa ovalis*), какъ остатка прежняго отверстія, не доказано. Вслѣдствіе разрастанія вышеупомянутой вторичной перегородки раздѣленіе предсердій оказывается полнымъ у взрослого млекопитающаго.

Атріо-вентрикулярный клапанъ праваго предсердія трехстворчатый (*valvula tricuspidalis*) и лѣваго—двустворчатый (*v. bicuspidalis*) (рис. 518, G). Свободные края этихъ клапановъ посредствомъ *chordae tendineae* прикрѣплены къ *musculi papillares* стѣнки желудочка. Однако, у яйцеродныхъ млекопитающихъ отсутствуютъ какъ *musculi papillares*, такъ и *chordae tendineae*, чѣмъ они приближаются къ рептиліямъ. Въ лѣвомъ отверстіи у яйцеродныхъ клапанъ трехстворчатый (рис. 518, F), какъ у птицъ, а не двустворчатый, какъ у прочихъ млекопитающихъ, и весьма вѣроятно, что наружная створка двустворчатаго клапана лѣваго атріо-вентрикулярнаго клапана живородныхъ млекопитающихъ образовалась черезъ сліяніе двухъ наружныхъ створокъ трехстворчатаго клапана яйцеродныхъ. Въ правомъ же атріо-вентрикулярномъ отверстіи у яйцеродныхъ наружные клапаны носятъ, подобно наружному клапану крокодиловъ и птицъ, мускулистый характеръ, а срединный клапанъ перепончатый, но развитъ слабо, а у *Ornithogryncus* можетъ отсутствовать. У сумчатыхъ число заслонокъ трехстворчатаго клапана варьируетъ отъ двухъ до пяти. Исходя изъ того отношенія клапановъ общаго первичнаго атріо-вентрикулярнаго отверстія къ клапанамъ вторичныхъ отверстій, какое было описано выше для *Sauropsida* (стр. 523), надо думать, что срединная створка, обращенная къ перегородкѣ сердца, какъ въ двустворчатомъ, такъ и трехстворчатомъ клапанѣ, является первичной, а двѣ (въ трехстворчатомъ клапанѣ) или одна (въ двустворчатомъ

клапанѣ) боковыя створки этихъ клапановъ представляютъ позднѣйшее приоб- рѣтеніе. Подобно тому, что мы видѣли у большинства *Sauropsida*, *truncus arteriosus* у млекопитающихъ распадается на два отдѣльные артеріальные ствола, при основаніи которыхъ имѣются карманообразные клапаны. Одинъ изъ этихъ стволовъ (VI артеріальная дуга) беретъ начало отъ праваго желу- дочка и представляетъ собой общій стволъ двухъ легочныхъ артерій, а другой (IV дуга)—беретъ начало отъ лѣваго предсердія и составляетъ единственную, и притомъ въ отличіе отъ птицъ лѣвую дугу аорты (рис. 484, *C* и *D*). Цикль кровообращенія тотъ же, что и у птицъ (стр. 525).

Главный артеріальный стволъ образованъ только одной лѣвой дугой аорты и ея продолженіемъ, причемъ берущія начало отъ дуги сонныя и подключичныя артеріи представляютъ большое разнообразіе по способу отхожденія (рис. 520): то онѣ отходятъ всѣ однимъ общимъ стволомъ (*truncus anonymus s. brachio-*

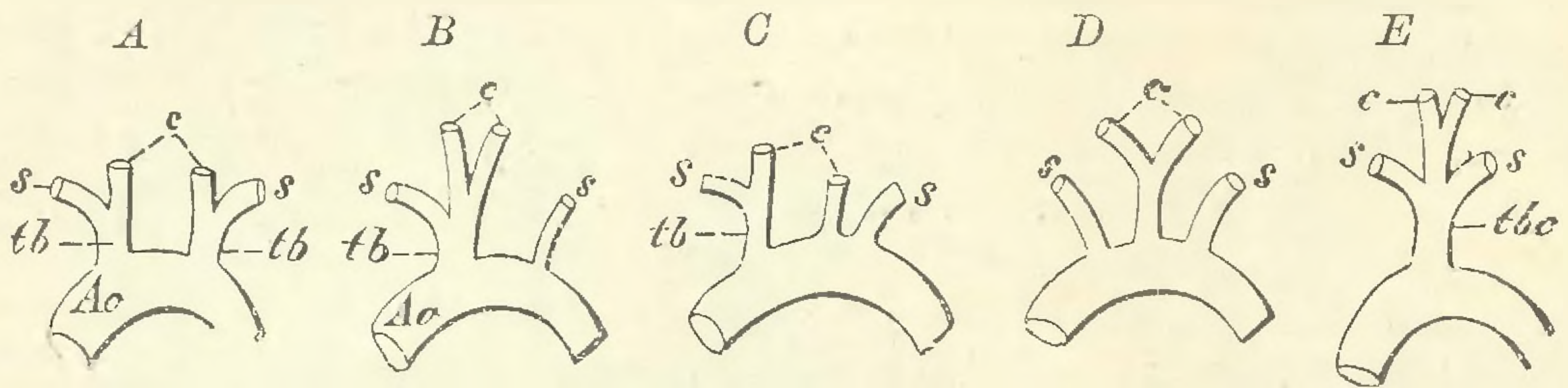


Рис. 520. *A—E*—различныя формы вѣтвленія главныхъ артеріальныхъ стволовъ у млекопи- тающихъ. *tb*—*truncus brachio-cephalicus*; *tbc*—*tr. brachio-cephalicus communis*; *c*—сонная артерія; *s*—подключичная артерія. Изъ Видерстейма.

cephalicus communis); то общимъ стволомъ для каждой половины тѣла (*trun- cus anonymus s. brachio-cephalicus dexter et sinister*); то общій стволъ имѣется только съ одной правой стороны, тогда какъ съ лѣвой сонная и под- ключичная артеріи берутъ начало самостоятельно; то беретъ самостоятельно на- чало только одна лѣвая подключичная, а лѣвая сонная беретъ начало отъ пра- ваго общаго ствола; то, наконецъ, обѣ подключичныя берутъ начало самостоя- тельно, а обѣ сонныя однимъ общимъ непарнымъ стволомъ. У *Odontoceti* внутреннія сонныя артеріи отсутствуютъ, а равно нѣтъ и позвоноч- ныхъ артерій, такъ что кровь къ головному мозгу доставляется исключи- тельно черезъ артеріи спинно-мозговыхъ оболочекъ (*arteriae meningeae spinales*), заключенныя въ спинно-мозговомъ каналѣ и, слѣдовательно, защи- щенныя при ныряніи на большую глубину отъ давленія водяного столба, чему неизбѣжно подвергались бы сонныя артеріи. Венозная система (рис. 521) въ заднемъ отдѣлѣ характеризуется для большинства соединеніемъ *v. azugos* и *v. hemiazugos* въ одну, впадающую въ верхнюю полую вену, и преоблада- ніемъ системы нижней полой вены. Впрочемъ, есть и такія млекопитающія, у которыхъ сохраняется или только *v. azugos* или только *hemiazugos* (рис. 504). Нижняя полая вена то является парной въ задней своей части, то непарной на всемъ протяженіи (стр. 509). Воротная система почекъ отсутствуетъ. Сосуды,

гомологичные абдоминальнымъ венамъ амфибій и боковымъ венамъ салахій (стр. 522 и стр. 513), получаютъ особое значеніе въ зародышевомъ кровообращеніи млечопитающихъ. Подъ именемъ пупочныхъ венъ (*v. umbilicales*), впадающихъ

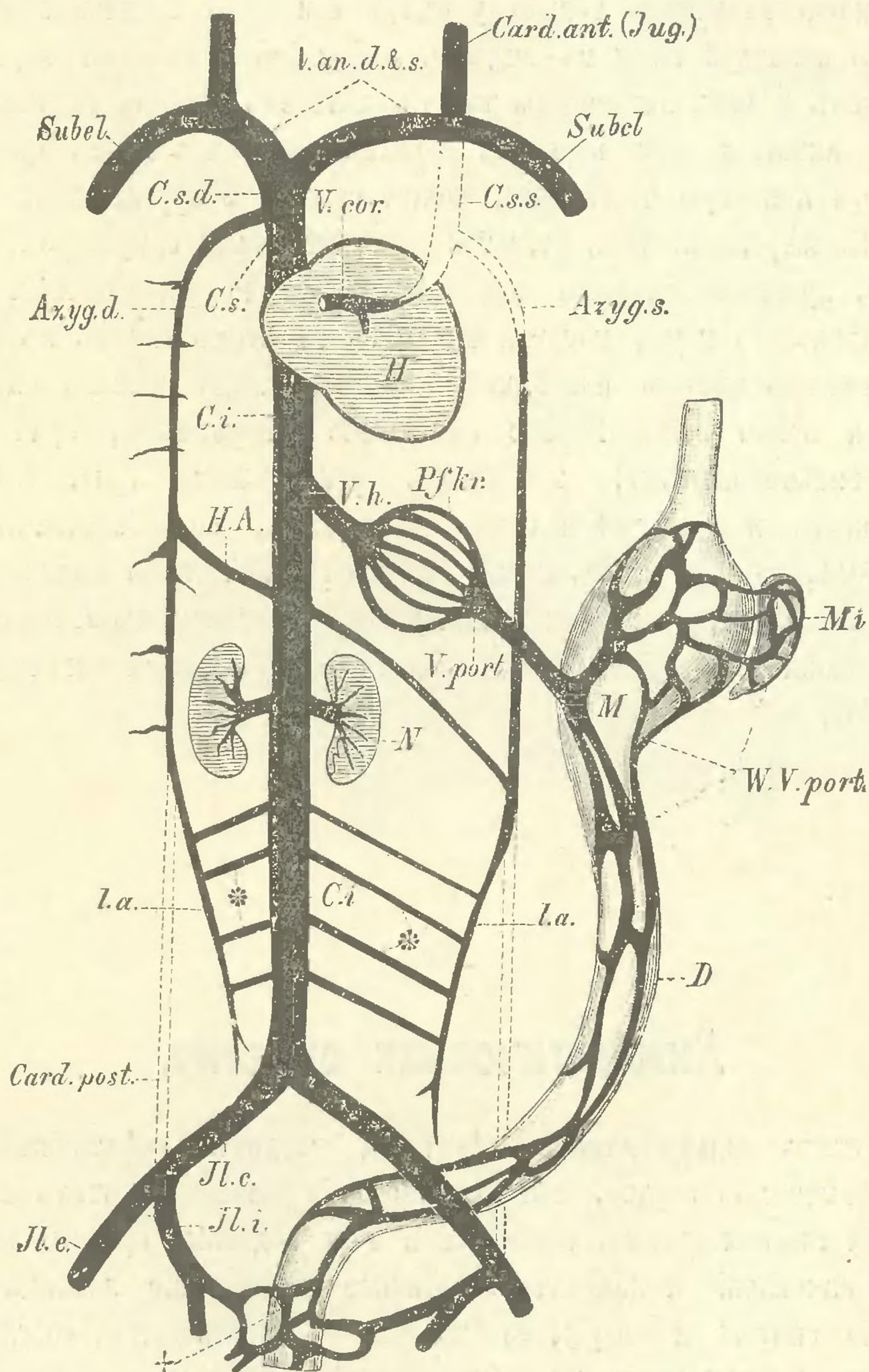


Рис. 521. Венозная система млечопитающихъ, главнымъ образомъ человѣка. Схема. *H*—сердце; *M*—желудокъ; *Mi*—селезенка; *N*—почка; *D*—кишка; †—задняя кишка, сосуды которой въ связи какъ съ воротной, такъ и съ нижней полой веной; *Card. ant. (Jug.)*—*venae cardinales anteriores s. jugulares*; *Subcl*—*v. subclaviae*, слияніемъ съ яремными венами образующія *venae anonymae (V. an d. et s.)*; *C.s.d*—правая верхняя полая вена; *C.s.s.*—редуцирующаяся лѣвая полая вена; *Azyg.d*—*vena azygos dextra*; *Azyg.s*—редуцирующаяся *v. azygos sinistra*; *V.cor.*—*sinus coronarius*; *Ci.*—нижняя полая вена; *Vh*—*vena hepatica*; *W.V.port.*—сосуды, дающіе начало воротной венѣ (*V.port.*); *Pfkr.*—ея развѣтвленіе въ печени; *HA*—*vena hemi-azygos*; *l.a.*—*v. lumbales ascendentes*, **—*venae lumbales*; *Card post.*—редуцирующаяся *v. cardinalis posterior*; *Il. c.*, *Il. e.*, *Il. i.*—*vena iliaca communis, externa et interna*. Изъ Видерсгейма.

первоначально въ венозный синусъ зародышеваго сердца, эти сосуды приносятъ артеріальную кровь изъ плаценты въ сердце (рис. 501, *B*). Лѣвый изъ нихъ принимаетъ участіе, какъ мы уже видѣли, въ образованіи воротной системы печени. Изъ всѣхъ млекопитающихъ только у одной ехидны сохраняется внѣпеченочный участокъ пупочной вены въ видѣ *v. epigastrica*. Система верхнихъ кардинальныхъ венъ у млекопитающихъ часто сохраняетъ двусимметричность въ томъ смыслѣ, что имѣются двѣ верхнихъ полыхъ вены, изъ коихъ правая принимаетъ въ свою конечную часть вены самаго сердца. У другихъ млекопитающихъ отъ лѣваго Кювьерова протока остается лишь вѣчный синусъ (*sinus coronarius cordis*), принимающій вены сердца и совершенно разобщенный отъ лѣвой полый (кардинальной) вены, которая впадаетъ въ этомъ случаѣ въ правую полую вену, являясь вѣтвью послѣдней, и тогда, слѣдовательно, имѣется лишь одна верхняя полая вена. Первое свойственно яйцероднымъ, сумчатымъ, копытнымъ, пасѣкомояднымъ, грызунамъ, рукокрылымъ (рис. 504, *A*), а второе неполнозубымъ, китообразнымъ, хищникамъ, полубезьянамъ и приматамъ (рис. 504, *B* и *C*). Въ систему верхней полый вены впадаетъ, какъ и у птицъ, съ каждой стороны по безымянной венѣ (*v. anonima s. brachio-cephalica*), образованной слияніемъ венъ яремной (*v. jugularis*) и подключичной (*v. subclavia*).

ХІ.

Лимфатическая система

Въ составъ лимфатической системы входятъ лимфатическіе синусы и сосуды, лимфатическія сердца, или пульсирующія расширения этихъ же сосудовъ, лимфатическія железы (узлы), селезенка и тому подобные органы, въ которыхъ происходитъ накопленіе и наиболѣе энергичное размноженіе лейкоцитовъ. Хотя лимфатическіе синусы и сосуды сообщаются съ кровеносными сосудами, но на лимфатическую систему врядъ ли можно смотрѣть, какъ на обособившуюся часть кровеносной системы, ибо точнѣе—обѣ эти системы развились изъ одного общаго источника. Залагается у зародыша лимфатическая система ранѣе кровеносной, кромѣ, однако, млекопитающихъ, у которыхъ ранѣе появляется кровеносная (Huntington 1910). Въ отличіе отъ кровеносной системы позвоночныхъ лимфатическая не является замкнутой, а наоборотъ, ея вѣтвленія стоятъ въ сообщеніи съ межклеточными пространствами кожи, кишечника и другихъ органовъ, а равно при помощи особыхъ отверстій въ перитонеальномъ эпителии (*stomata*) съ вторичной полостью тѣла. Первоначальными мѣстами возникновенія лимфатическихъ сосудовъ надо считать стѣнку кишечника, подкожную соедини-

тельную ткань и стѣнки главныхъ сосудовъ. Въ стѣнкахъ сосудовъ, преимущественно артерій, а также въ стѣнкахъ сердца, главнымъ образомъ желудочка, часто имѣются лимфатическіе сосуды. Лимфатическіе сосуды кишечника представляютъ пріемники переваренной и всосанной пищи (хилуса).

Первоначальную форму лимфатическихъ резервуаровъ составляютъ, повидимому, не сосуды, а болѣе или менѣе обширные синусы. У рыбъ такіе синусы лежатъ частью поверхностно подъ покровами, какъ, напр., между грудными плавниками, на боковой линіи, т.-е. по линіи, дѣлящей туловищную мускулатуру на спинной и брюшной отдѣлы, при основаніи спинного и задне-проходнаго плавниковъ, а также въ хвостѣ, частью же глубоко около внутреннихъ органовъ, какъ напр. подъ позвоночникомъ, около перикардія и т. п. У салахій лимфатическіе синусы наполняются то лимфой, то кровью, и лимфатиче-

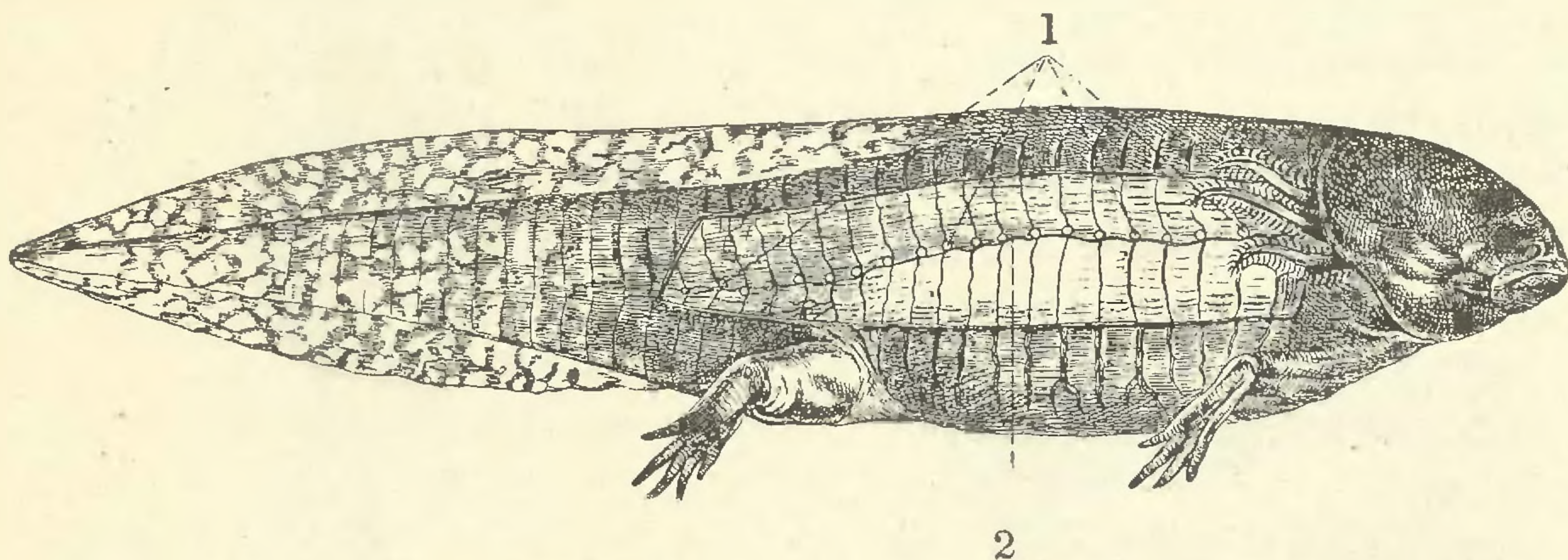


Рис. 522. Аксолотль (*Siredon riseiformis*); часть покрововъ удалена. 1—лимфатическія сердца; 2—боковая вена. По Великому.

ская система у нихъ, повидимому, не вполне обособлена отъ кровеносной. У амфибій хвостатыхъ точно также имѣются синусы на боковой линіи, и вообще у амфибій, особенно у безхвостыхъ, хорошо развиты подкожные синусы, чѣмъ обуславливается у нихъ чрезвычайно легкая снимаемость кожи при препарировкѣ, а также и глубоко лежащіе синусы у нихъ обособляются еще болѣе. Главный лимфатическій резервуаръ является въ видѣ лежащаго непосредственно подъ позвоночникомъ объемистаго синуса, облекающаго аорту и стоящаго въ сообщеніи съ лимфатическимъ синусомъ, находящимся въ мезентеріи. Въ этотъ синусъ открываются лимфатическіе сосуды кишечника и прочихъ внутренностей, а равно конечностей. Самъ онъ изливаетъ свое содержимое съ каждой стороны въ подключичную (*v. subclavia*) или въ яремную вену (*v. jugularis*). По отношенію къ рыбамъ имѣются указанія на связь этого синуса съ хвостовой веной (*v. caudalis*), а по отношенію къ амфибіямъ—съ венами задней части тѣла. Такой же характеръ синуса имѣетъ и подпозвоночный лимфатическій резервуаръ рептилій, но наибольшей обособленности онъ достигаетъ у птицъ, у которыхъ онъ уже имѣетъ форму настоящаго лимфатическаго протока, называемаго груднымъ (*ductus thoracicus*) и парнаго въ передней части тѣла. Этотъ резервуаръ

у *Sauropsida* впереди сообщается съ обѣими безымянными венами (*v. anony-mae s. brachio-cephalicae*), сзади—съ сѣдалищными (*v. ischiadicae*) и почечными. У млекопитающихъ имѣется обыкновенно непарный (лѣвый) грудной протокъ, но бываютъ случаи нахождения двухъ грудныхъ протоковъ (праваго и лѣваго), или раздвоения одного болѣе постояннаго—лѣваго, и вообще перѣдко у одного и того же вида (какъ напр. у кролика) наблюдается значительная разница въ расположеніи даже главныхъ стволовъ. Сообщается-же лимфатическая система съ венозной однимъ или нѣсколькими отверстіями или въ мѣстѣ раздѣленія яремной вены (*v. jugularis*) на наружную и внутреннюю вѣтвь, или въ мѣстѣ отхожденія отъ яремной подключичной (*v. subclavia*), или въ томъ и другомъ изъ этихъ пунктовъ (Mc-Clure а. Silvester, -1909). Въ задней части грудной протокъ часто образуетъ расширение, принимающее сосуда заднихъ конечностей.

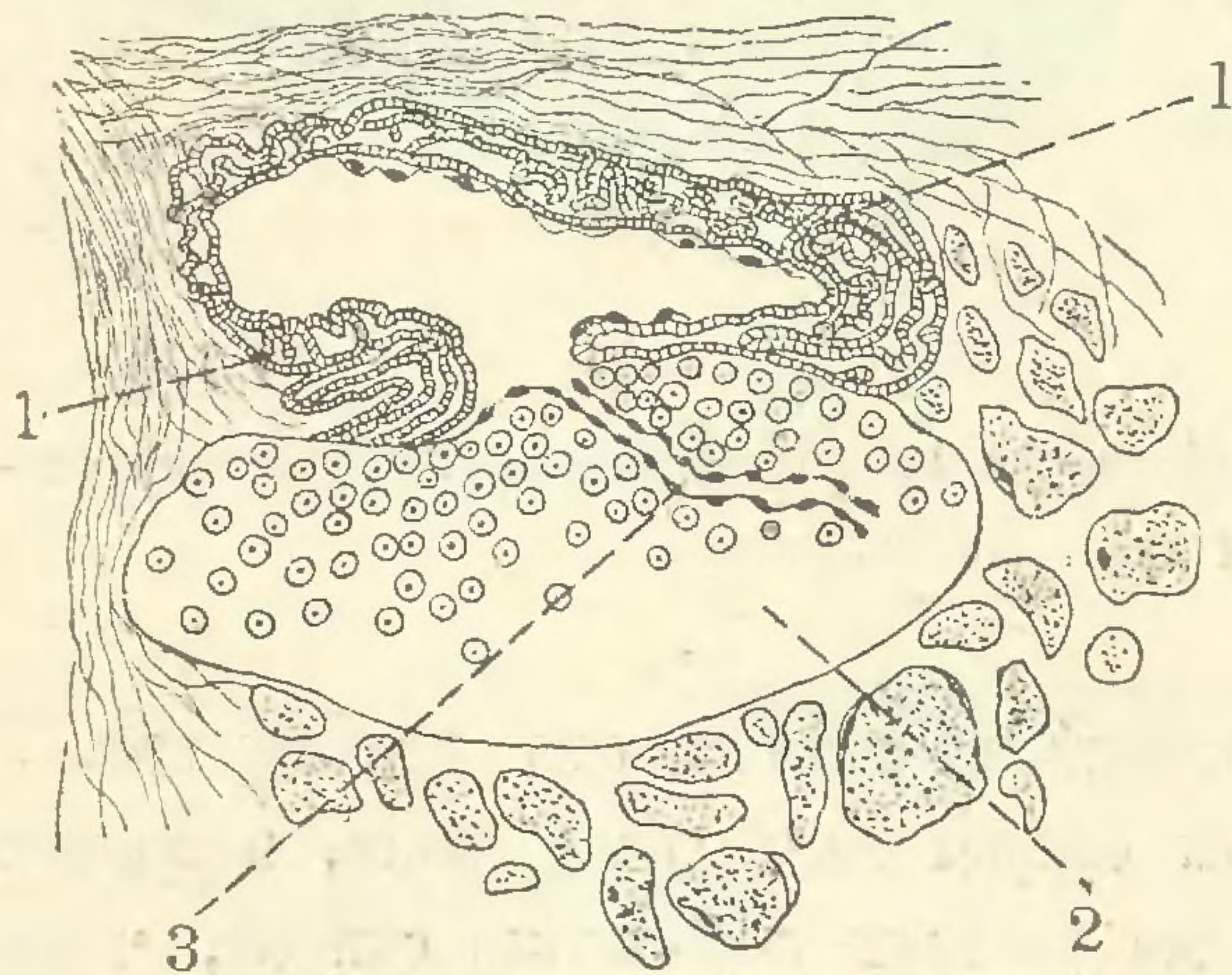


Рис. 523. Разрѣзъ лимфатическаго сердца (1) *Pelobates fuscus*, въ мѣстѣ сообщенія его съ веной (2); въ просвѣтъ послѣдней вдается клапанъ (3). По Веллкому.

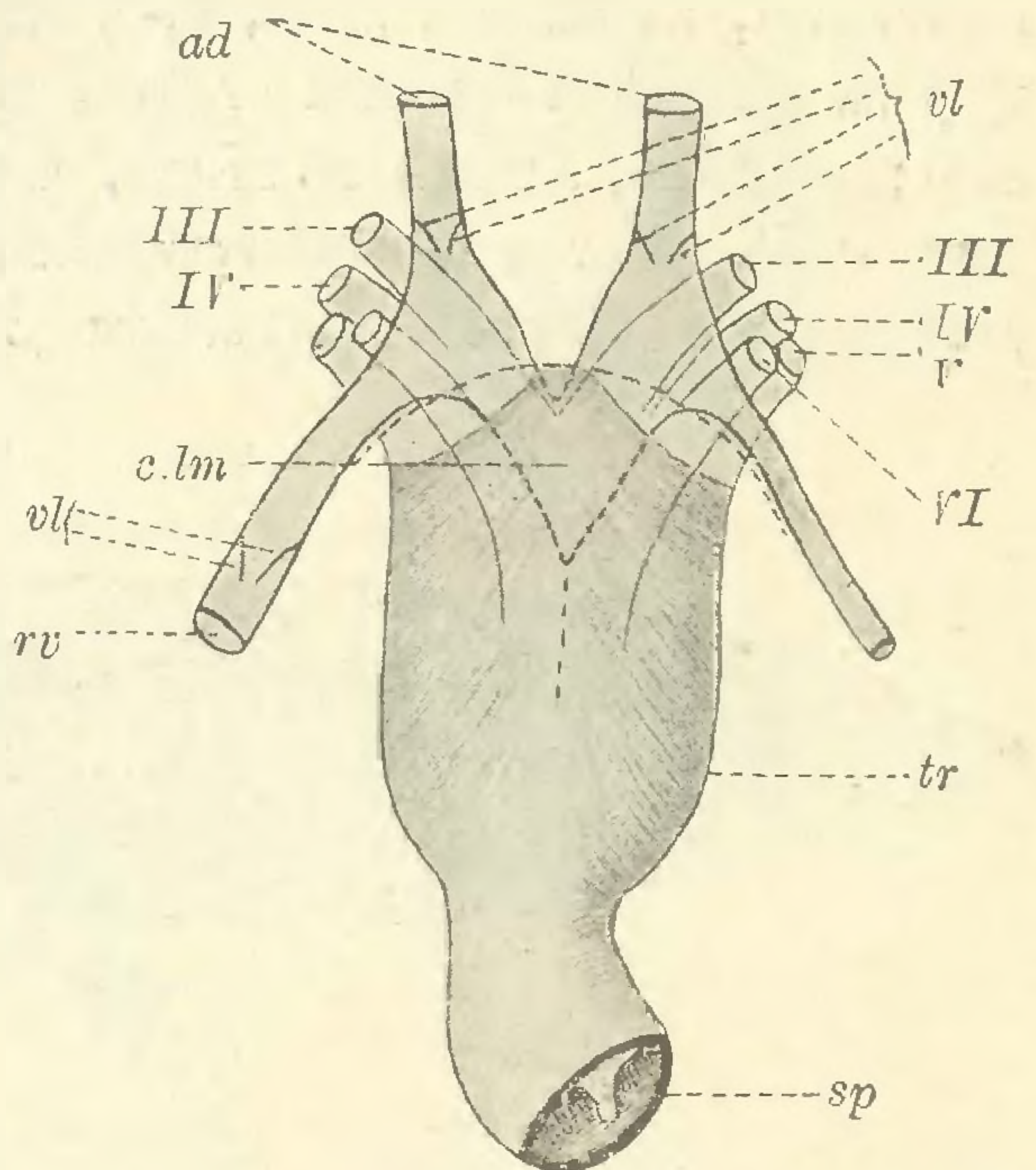


Рис. 524. *Truncus arteriosus* личинки саламандры (*Salamandra*); III—третья дуга, т.-е. начало сонной артерій; IV—четвертая или аортальная дуга; V—пятая или вторая аортальная дуга; VI—шестая дуга, т.-е. начало легочной артерій; ad—стволы, приносящіе лимфу; c.lm—центральное лимфатическое сердце; rv—стволы, уносящіе лимфу изъ сердца; sp—спиральная перегородка артеріальнаго конуса; tr—*truncus arteriosus*; vl—клапаны. По Грейлю.

Стѣнки лимфатическихъ сосудовъ болѣе крупнаго калибра состоятъ изъ тѣхъ же трехъ слоевъ, какъ и стѣнки кровеносныхъ: внутренняго эпителиальнаго, средняго съ преобладаніемъ гладкихъ мышцъ и наружнаго съ преобладаніемъ эластической ткани. На пути лимфатическихъ сосудовъ у млекопитающихъ и въ немногихъ мѣстахъ у птицъ встрѣчаются клапаны, препятствующіе обратному току лимфы.

Лимфатическія сердца представляютъ собой пульсирующія мускулистыя расширения, накачивающія лимфу изъ лимфатическихъ сосудовъ въ венозную систему. У *Murchisonidae* описана въ хвостѣ пара пульсирующихъ расширеній (Retzius, 1891), но они содержатъ кровь, а не лимфу. Впрочемъ нѣкоторые счита-

ютъ хвостовыя сердца и другихъ рыбъ за венозныя (P. Mayer, 1888), а не лимфатическія. Хвостовыя сердца описаны у нѣкоторыхъ изъ *Physostomi* (напр. у сомовыхъ) и лучше всего изучены у угря (*Anguilla*), у котораго въ сердцѣ отличаются два отдѣла: правый, или предсердіе, принимающее лимфу, какъ сзади (изъ хвостоваго синуса), такъ и спереди, и лѣвый, или желудочекъ, изливающий лимфу въ систему хвостовой вены. Какъ входныя, такъ и выходныя отверстія этихъ частей снабжены клапанами (Favao, 1906). У хвостатыхъ амфибій и головастиковъ безхвостыхъ лимфатическія сердца лежатъ въ числѣ нѣсколькихъ паръ метамерно подъ кожей на протяженіи бокового лимфатическаго сосуда (рис. 522), и снабжены трубчатымъ клапаномъ (рис. 523), вдающимся въ полость вены, куда они изливаютъ свое содержимое (Великій, 1884). Особенно многочисленны лимфатическія сердца у безногихъ амфибій (*Gymnophiona*), у которыхъ ихъ бываетъ до 100 паръ и у которыхъ лимфатическая система носитъ явно метамерный характеръ. У безхвостыхъ амфибій одна пара сердець лежитъ въ тазовой области по бокамъ уростиля (стр. 176), а иногда встрѣчается и еще пара сердець въ шейной области (у лягушки между 3—4-мъ позвонкомъ), окруженныхъ каждое въ свою очередь лимфатическимъ синусомъ (рис. 525). Задняя пара сердець часто имѣетъ неполныя перегородки, указывающія на слѣды ея сліянія изъ двухъ или трехъ паръ. По другимъ наблюденіямъ у лягушки мы имѣемъ дѣло не съ перегородками, а съ простыми протоплазматическими перемычками, и заднія сердца соотвѣтствуютъ лишь одной парѣ (Baranski, 1911). Сердца эти тоже сообщаются съ лимфатическими синусами, причемъ имѣются многочисленные клапаны, и изливаютъ свое содержимое въ *v. ischiadica* посредствомъ короткаго ствола, при основаніи коего тоже имѣются полулунные клапаны (Hoyer, 1904). У рептилій имѣется лишь задняя пара сердець, лежащая въ области таза. Эта же пара наблюдается и у нѣкоторыхъ птицъ изъ *Ratitae* (у казуара, страуса), но у большинства *Carinatae* эти сердца имѣются лишь въ эмбриональномъ состояніи. Сократимы они только у зародыша, а во взросломъ состояніи (у *Ratitae*) имѣютъ характеръ синусовъ. Въ исторіи развитія сохранилось указаніе на метамерное происхожденіе этихъ органовъ. У цыпленка они возникаютъ въ видѣ нѣсколькихъ паръ выступовъ *v. cossygea*, потомъ сливающихся (Sala, 1900). У млекопитающихъ лимфатическихъ сердець нѣтъ и въ эмбриональномъ состояніи, хотя всетаки у зародыша наблюдаются рудиментарныя расширенія, но никогда не пульсирующія. Передняя пара этихъ расширеній образуетъ т. наз. яремный мѣшокъ (*saccus jugularis*), черезъ который и устанавливается сообщеніе лимфатической системы съ венозной. Кроме того у безхвостыхъ амфибій, а именно у личинокъ саламандры, наблюдается центральное лимфатическое сердце въ мѣстѣ отхожденія главныхъ сосудовъ отъ *truncus arteriosus*. Мышечная стѣнка послѣдняго образована изъ гладкой собственной мускулатуры, и наружнаго слоя поперечно-полосатыхъ мышцъ, представляющаго продолженіе сердечной мускулатуры. Въ передней части эти слои расходятся, образуя между собой пульсирующій лимфатическій резервуаръ, охватывающій и основанія глав-

ныхъ сосудовъ (рис. 524). Въ него лимфа вливается двумя, снабженными каждой парой клапановъ, стволами, а выливается въ нижнюю пару яремныхъ венъ (*v. jugulares inferiores*) тоже двумя стволами, изъ конхъ лѣвый бѣльшаго калибра и также снабженъ парой клапановъ. Клапаны задерживаютъ обратный оттокъ лимфы (Greil, 1903).

Мы уже видѣли, что, начиная съ рептилїи, въ стѣнкахъ кишечника наблюдаются скопленїя лимфатическихъ фолликулъ, т.-е. богатыхъ лейкоцитами участковъ ретикулярной ткани (Пейеровы бляшки; стр. 463), а равно подобныя же скопленїя наблюдаются въ глоточной области (*tonsillae*; стр. 398). У высшихъ позвоночныхъ (съ полной достовѣрностью только у птицъ и млекопитающихъ; Pensa, 1907) имѣются настоящїя лимфатическія железы, или узлы, представляющїе собой комплексы лимфатическихъ фолликулъ, облеченные общей капсулой и стоящїе въ тѣсной связи съ лимфатическими сосудами. Подходящїе къ узлу или приносящїе лимфатическіе сосуды разбиваются въ немъ на цѣлую сеть анастомозирующихъ сосудовъ или синусовъ, безъ самостоятельныхъ стѣнокъ, причемъ между синусами и залегаютъ отдѣльныя фолликулы, а потомъ полости узла собираются въ уносящїе сосуды. Одна такая железа залегаетъ въ мезентерїи у крокодиловъ; подобныя же многочисленныя железы находятся въ шейной области птицъ, въ мезентерїи и другихъ частяхъ тѣла млекопитающихъ, но онѣ, повидимому, отсутствуютъ у рыбъ, амфибїи и большинства рептилїи.

Селезенка (*lien s. splen*) представляетъ собой у большинства позвоночныхъ компактный, залегающїй въ различныхъ мѣстахъ спинного мезентерїя, органъ. Она тоже должна быть отнесена къ органамъ лимфатической системы, но въ отличїе отъ обычныхъ узловъ она не имѣетъ ни приносящихъ, ни уносящихъ лимфатическихъ сосудовъ, а получаетъ большое количество кровеносныхъ сосудовъ, которые, по мнѣнію нѣкоторыхъ, оказываются незамкнутыми внутри селезенки и стоятъ въ сообщенїи съ полостями, не имѣющими собственныхъ стѣнокъ. У низшихъ позвоночныхъ селезенка имѣетъ нѣсколько иной характеръ. У круглоротыхъ нѣтъ обособленной селезенки, но въ окружности кишечника, какъ около передней, такъ и средней кишки, а особенно въ спиральной складкѣ, имѣется скопленїе кавернозной ткани, стоящее въ связи съ сосудами и, можетъ быть, играющее роль селезенки. Подобныя же отношенїя наблюдаются у *Ceratodus* между двудышащими, тогда какъ у *Protopterus* селезенка является сконцентрированной и виѣдренной въ стѣнку желудка. Селезенка другихъ рыбъ не изучена, но повидимому и у нихъ она то можетъ быть сконцентрированной, какъ напр. у акулъ (*Acanthias*) и форели (*Salmo fario*), то разбивается на отдѣльные участки, залегающїе въ мезентерїи. Вообще же мы можемъ принять, что первоначально селезенка представляла органъ, тянувшїйся вдоль всего кишечника или по крайней мѣрѣ начиная отъ желудка до задней кишки, но у большинства позвоночныхъ селезенка сформировалась путемъ сконцентрированїя въ той или другой части этого первоначально протяженнаго зачатка. Залагается селезенка въ мезентерїи, въ видѣ скопленїя мезенхимы, тянущагося на болѣе или менѣе

значительномъ протяженіи кишечника ¹⁾. У различныхъ позвоночныхъ остаются различные участки этого зачатка, чѣмъ и объясняется разнообразное положеніе селезенки въ различныхъ группахъ. У безхвостыхъ амфибій и черепахъ удерживается задній участокъ зачатка и селезенка лежитъ около задней кишки; у *Hatteria* удерживается средній участокъ и селезенка сохраняетъ удлиненную форму; у хвостатыхъ амфибій, рептилій и птицъ удерживается передній участокъ, почему селезенка лежитъ около желудка. У змѣй рядомъ съ главной селезенкой имѣются еще придаточныя части, представляющія, очевидно, результатъ раздѣленія первоначально общаго зачатка. У яйцеродныхъ млекопитающихъ селезенка состоитъ изъ трехъ лопастей, изъ коихъ передняя тянется къ желудку и представляетъ собой передній отдѣлъ зачатка, а задняя—къ задней кишкѣ и представляетъ задній отдѣлъ зачатка.

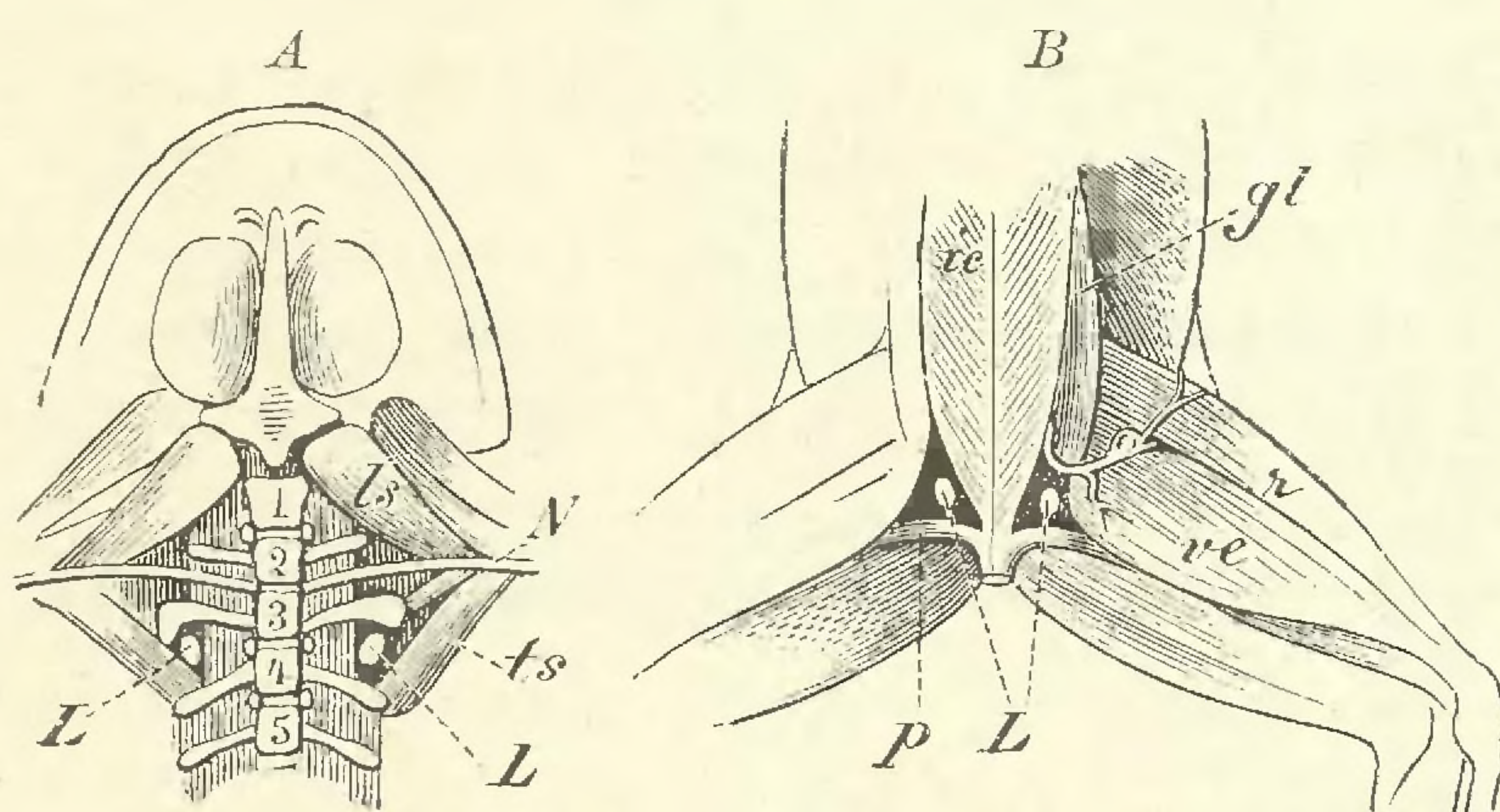


Рис. 525. Передняя пара лимфатическихъ сердецъ лягушки съ брюшной стороны (А) и задняя со спинной (В). *L*—лимфатическое сердце; 1—5—пять первыхъ позвонковъ; *N*—спинномозговой нервъ; *ic*—*m. ileo-coccygeus*; *gl*—*m. glutaeus*; *ls*—*musculus levator scapulae*; *p*—*m. pyriformis*; *r*—*m. vastus*; *ts*—*m. transverso-scapularis major*; *ve*—*m. vastus externus*. По Видерсгейму.

Отъ нихъ по направленію къ средней кишкѣ отходить еще третья лопасть, направляющаяся въ глубь петли, образованной желудкомъ и началомъ средней кишки, и представляющая собою новообразование. У сумчатыхъ эти лопасти въ значительной мѣрѣ редуцированы, а еще далѣе идетъ редукція лопастей у плацентарныхъ, но лопастной характеръ можно замѣтить даже у приматовъ. При редукціи часть, соответствующая передней лопасти, исчезаетъ совершенно. У млекопитающихъ тоже встрѣчаются придаточныя селезенки.

Въ различныхъ частяхъ тѣла млекопитающихъ, а по нѣкоторымъ и у птицъ, найдены такъ называемыя гемолимфатическія железы, которыя отличаются отъ лимфатическихъ присутствіемъ въ нихъ эритроцитовъ. Въ то время какъ одни рассматриваютъ эти органы, какъ наиболѣе близко стоящія къ селезенкѣ (Stöhr), другіе сближаютъ ихъ съ лимфатическими железами, съ которыми они связаны рядомъ переходныхъ формъ (Helly, 1903). Во всякомъ случаѣ, вмѣстѣ съ селезенкой

¹⁾ Описанное Мауреромъ (для амфибій) участіе кишечнаго эпителия въ образованіи селезенки не подтверждается (Kraatz, 1898; Тонковъ, 1900; Kolmann, 1900, и др.).

они, вѣроятно, служатъ главнымъ образомъ для разрушенія эритроцитовъ. Впрочемъ, существуетъ предположеніе, что гемолимфатическія железы имѣютъ двойную функцію сообразно нѣкоторымъ отличіямъ въ строеніи железъ того или другого рода: одни—дѣйствительно служатъ для разрушенія красныхъ кровяныхъ клѣтокъ и связаны переходными формами съ селезенкой, а другія—служатъ мѣстомъ новообразованія бѣлыхъ (а можетъ быть, подобно костному мозгу, и красныхъ) кровяныхъ клѣтокъ и связаны переходными формами съ лимфатическими железами. Гемолимфатическія железы этого послѣдняго рода встрѣчаются сравнительно рѣдко и расположены около аорты и ея главныхъ вѣтвей и около нижней полой вены (Werthin, 1902).

Форменными элементами лимфы являются безцвѣтныя, амебондныя кровяныя клѣтки, или лейкоциты, между которыми различаютъ простые одноядерные лейкоциты съ круглымъ ядромъ, лейкоциты съ довастнымъ ядромъ или даже нѣсколькими ядрами и еще особые зернистые лейкоциты. Встрѣчаются эти элементы и въ другихъ тканяхъ, особенно же въ соединительной ткани. Развиваются они первоначально въ соединительной ткани (мезенхимѣ) зародыша, а потомъ мѣстомъ ихъ размноженія служатъ лимфатическія железы, селезенка и костный мозгъ.

Роль грудной железы, какъ мѣста образованія лейкоцитовъ, сомнительна.

XII.

Полость тѣла

При изложеніи развитія кишечника мы оставили (стр. 357) вторичную полость тѣла, или *целомъ* (*coeloma*), въ видѣ полости, охватывающей кишечный каналъ и раздѣленной выше кишечнаго канала двойной прослойкой, или спиннымъ мезентеріемъ (*mesenterium*), который и служитъ подвѣсочнымъ аппаратомъ, или брызжейкой, для кишечника (*mesogastrium*). Наружная стѣнка целома образована перитонеальнымъ или кожно-волоконистымъ листкомъ мезодермы, а внутренняя—висцеральнымъ или кишечно-волоконистымъ (рис. 358, *B*). Перитонеальная выстилка внутренней поверхности целома имѣетъ характеръ серозной оболочки. Выстилающій ее эпителий, или целотелій, только у круглоротыхъ является мерцательнымъ, а у всѣхъ прочихъ—плоскимъ. Также несетъ мерцательные волоски целотелій безчерепныхъ (стр. 16). Затѣмъ, мы видѣли (стр. 491), что отъ общей полости отдѣляется впереди перикардіальная полость, облегающая кругомъ сердце, и стѣнки ея получаютъ названіе перикардія (рис. 485). Точно также было указано, что отъ общей полости тѣла отдѣляются у млекопитающихъ плевральныя полости, облегающія легкія, и ихъ перитонеальная

выстилка получаетъ названіе плевры (рис. 486). Окончательное обособленіе этихъ полостей происходитъ, какъ мы видѣли, вслѣдствіе развитія діафрагмы (стр. 434). Такимъ образомъ, общая полость тѣла млекопитающихъ дѣлится на грудную (*cavum thoracale*), или плевроперикардіальную, и брюшную (*cavum abdominale*), или перитонеальную въ узкомъ смыслѣ слова. Вслѣдствіе образованія извилинъ кишекъ брызжейка принимаетъ весьма сложное расположеніе. У млекопитающихъ брызжейка отъ большой кривизны желудка спускается кзади въ видѣ двойной складки, образующей сальникъ (*omentum majus s. epiploon*). У Амфиота и амфибій полость тѣла непосредственнаго сообщенія съ наружной средой не имѣетъ, но у рыбъ имѣются особые короткіе каналы въ задне-проходной области, сообщающіе полость тѣла съ наружной средой, или **абдоминальныя поры** (*pori abdominales*). У круглоротыхъ одна пара очень короткихъ каналовъ (рис. 526) открывается или въ мочеполовой синусъ (у *Petromyzontidae*), или наружу у *Murcinidae*; см. стр. 563) одной общей порой, называемой обыкновенно половой (*porus genitalis*), ибо она служитъ для выведенія половыхъ продуктовъ (рис. 527). У селахій (какъ у *Plagiostomi*, такъ у *Holoserali*) имѣется обыкновенно одна пара абдоминальныхъ поръ (рис. 549). У тѣхъ селахій, у которыхъ сохраняются почечныя воронки, сообщающія полость тѣла съ наружной средой инымъ путемъ (черезъ почки и мочеточники), абдоминальныя поры могутъ вовсе отсутствовать (*Cestracion, Squatina*) или являются непостоянными: то обѣ налицо, то одна, то ни одной (*Scyllium*). Этотъ фактъ дѣлаетъ возможнымъ предположеніе, что поры эти служатъ для удаленія жидкости изъ полости тѣла, каковое удаленіе можетъ совершиться и инымъ путемъ (черезъ воронки почекъ), а выведеніе черезъ эти поры половыхъ продуктовъ у круглоротыхъ есть уже вторичная, позднѣе возникшая функція этихъ органовъ. Абдоминальныя поры встрѣчаются и у другихъ рыбъ. Вообще абдоминальныя поры могутъ лежать позади клоакальнаго отверстія подъ складками кожи, оторачивающими послѣднее, какъ у акулъ и скатовъ (рис. 553), или по бокамъ его, какъ у *Serratus* между двумяшащими рыбами, или по бокамъ задняго прохода, какъ у нѣкоторыхъ ганойдовъ (*Amia* и *Spatularia*) и лососевыхъ (*Salmonidae*) изъ костистыхъ (рис. 528), или же позади задняго прохода (но впереди мочеполового отверстія или полового, если оно обособлено), какъ это имѣетъ мѣсто у *Holoserali*, осетровыхъ и нѣкоторыхъ костистыхъ (*Mormyrus*).

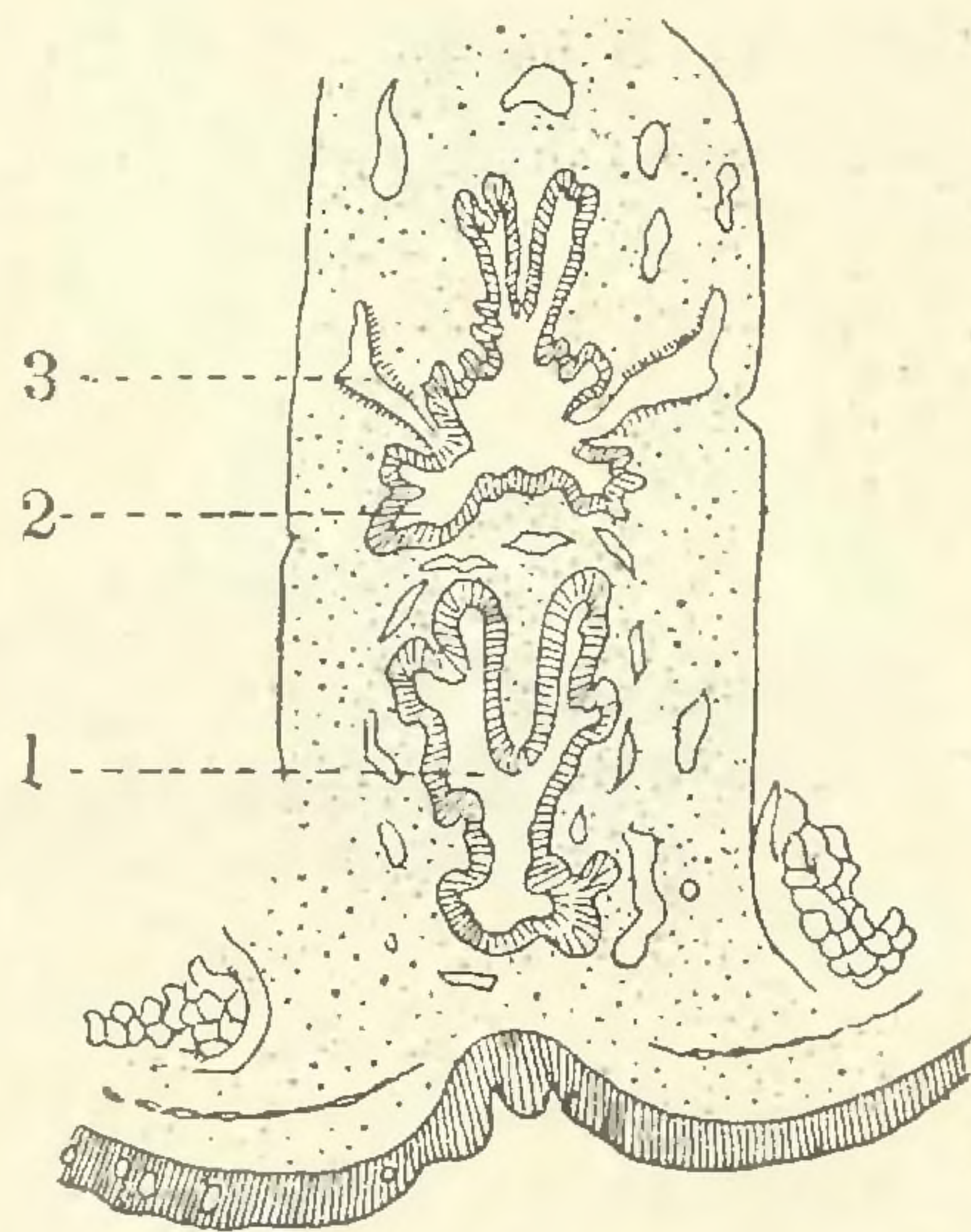


Рис. 526. Поперечный разрѣзъ брюшной стѣнки миноги (*Petromyzon fluviatilis*) впереди задняго прохода. 1 — кишка; 2 — мочеполовой синусъ; 3 — половая пора.

По Г. Шейдеру.

У *Protopterus* позади клоакальнаго отверстія имѣется слѣпой каналъ, лежащій то съ правой, то съ лѣвой стороны отъ клоакальнаго отверстія и открывающійся съ той или другой стороны наружу. На днѣ его открываются абдоминальныя поры (рис. 554). У нѣкоторыхъ костистыхъ (*Salmonidae*, *Mugaenidae* и *Mormyridae*) женское половое отверстие имѣетъ тоже характеръ половой поры, лежащей позади задняго прохода и существующей одновременно съ парными абдоминальными порами (рис. 528). Возможно, что означенная половая пора представляетъ результатъ видоизмѣненія второй пары абдоминальныхъ поръ. Что непарная половая пора костистыхъ рыбъ является результатомъ слиянія двухъ поръ, доказывается присутствіемъ иногда двухъ перитонеальныхъ воронокъ, къ ней ведущихъ (см. стр. 574). Точно также и половая пора круглоротыхъ несетъ слѣдъ двойственнаго происхожденія (рис. 526). Такимъ

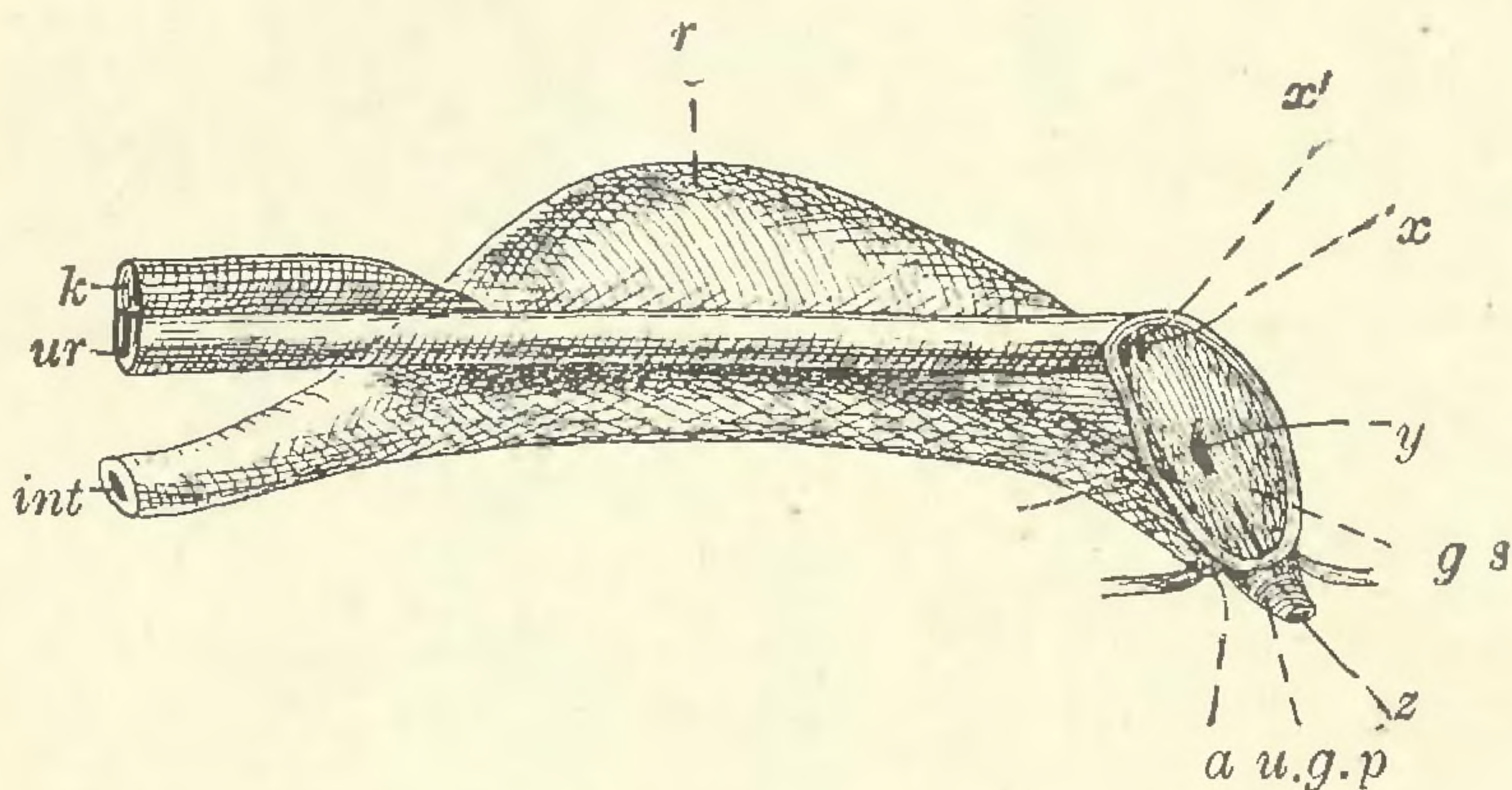


Рис. 527. Мочеполовой синусъ (*u.g.s*) и задняя часть кишечника (*int*) морской миноги (*Petrostomus marginatus*). *a*—задній проходъ; *k*—лѣвая почка; *r*—задняя кишка; *u.g.p*—мочеполовой сосочекъ; *ur*—лѣвый мочеточникъ; *x* и *x'*—отверстія мочеточниковъ въ мочеполовой синусъ; *y*—щетинка, вставленная въ половую пору; *z*—щетинка, вставленная въ мочеполовое отверстие. Изъ Паркера.

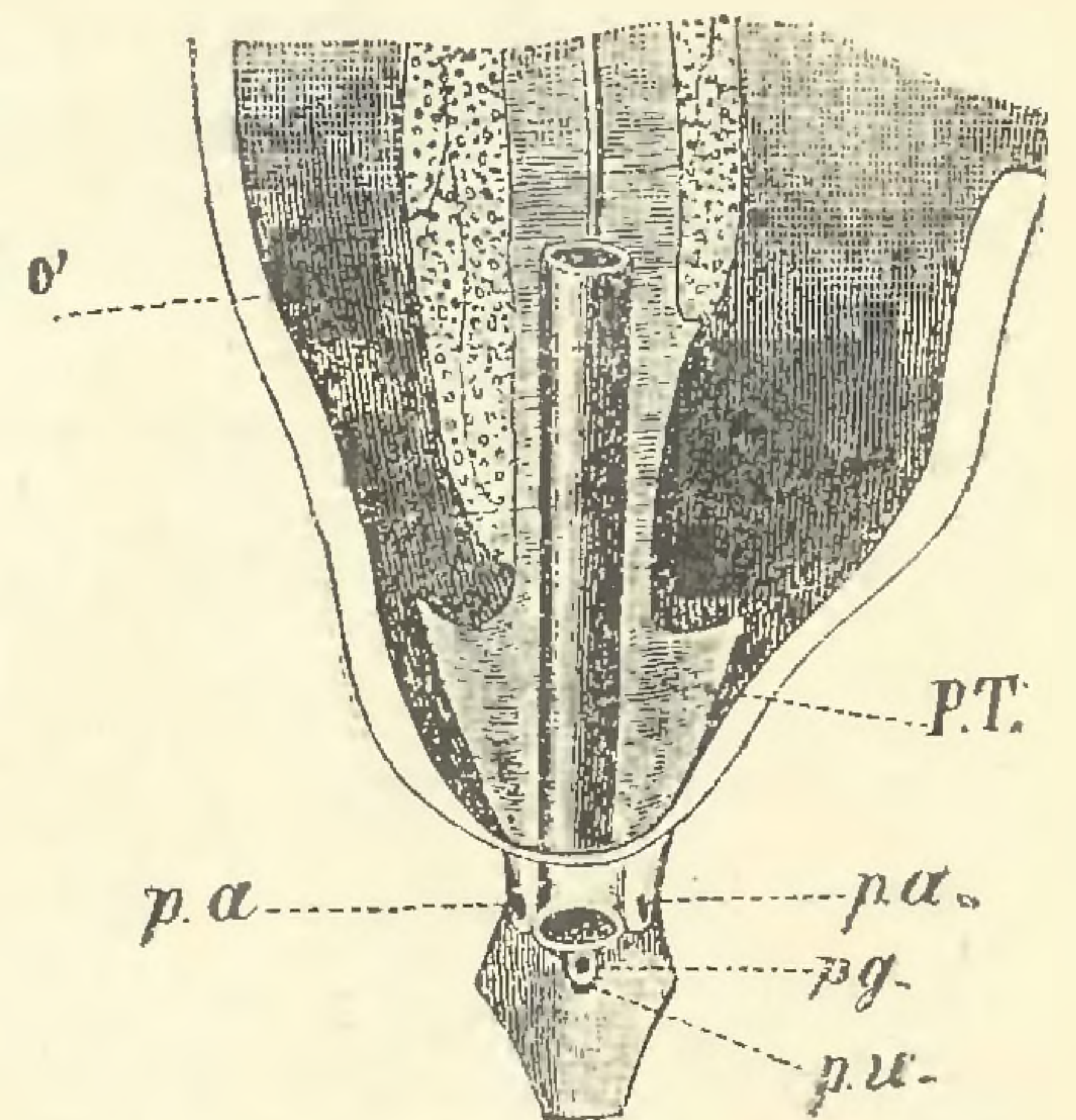


Рис. 528. Вскрытая задняя часть брюшной полости *Argentina silus*. *P.T.*—воронка, образованная складкой перитонеальной выстилки; *p.a.*—абдоминальныя поры; между ними заднепроходное отверстие; *p.g.*—половое отверстие; *p.u.*—мочевое отверстие; *o'*—задняя часть яичника. По Веберу.

образомъ, весьма вѣроятно, что позвоночныя обладали двумя парами абдоминальныхъ поръ, изъ которыхъ у костистыхъ рыбъ передняя пара сохранила свой характеръ, а задняя образовала половую пору. Которой порѣ соответствуетъ половая пора круглоротыхъ—мы сказать не можемъ.

Что касается до морфологическаго значенія этихъ органовъ, то мы можемъ сравнить ихъ съ сегментальными органами червей, но только укороченными до степени отверстій въ накожныхъ покровахъ. Если припомнимъ, что нѣкоторыми допускается сравненіе зачатковъ грудной железы (*gl. thymus*) съ короткими нефридіальными трубками кишечно-жаберныхъ (стр. 421), то, въ случаѣ подтвержденія такого предположенія, мы бы имѣли у позвоночныхъ еще рудиментъ сегментальныхъ трубокъ въ видѣ грудной железы. Въ слѣдующей

главѣ мы увидимъ, что у позвоночныхъ имѣются еще нефридіальныя трубки, открывающіяся не наружу, а во внутренніе парные выводные каналы, и функционирующія въ качествѣ эмбриональныхъ или дефинитивныхъ почекъ. Но какъ абдоминальныя поры, такъ и зачатки грудной железы имѣютъ одну общую черту, а именно ту, что они не стоятъ въ связи съ внутренними выводными каналами, а открываются или непосредственно наружу, подобно сегментальнымъ органамъ безпозвоночныхъ вообще, или примыкаютъ къ жабернымъ мѣшкамъ, подобно нефридіальнымъ трубкамъ кишечножаберныхъ. Очевидно, что это отношеніе болѣе первичное и болѣе древнее. Если бы подтвердилось предположеніе относительно указаннаго значенія грудной железы, то ея зачатки и абдоминальныя поры можно было-бы назвать общимъ именемъ *antenephros* въ отличіе отъ нефридіальныхъ канальцевъ, носящихъ другія наименованія. Надо думать, что целомическая полость позвоночныхъ подверглась значительному укороченію, съ одной стороны вслѣдствіе смѣщенія заднепроходнаго отверстія кпереди и образования хвоста (стр. 360), а съ другой — вслѣдствіе удлиненія черепа путемъ присоединенія къ нему новыхъ метамеръ (стр. 110). Возможно, что число абдоминальныхъ поръ, или антенефридіальныхъ канальцевъ, сзади было гораздо больше и что уменьшеніе ихъ числа стоитъ въ связи съ укороченіемъ общей полости тѣла.

XIII.

Мочеполовые органы

Мочеполовые органы состоятъ изъ мочевыхъ органовъ, околопочечныхъ органовъ (надпочечныхъ железъ человѣческой анатоміи), внутреннихъ половыхъ органовъ, наружныхъ половыхъ или совокупительныхъ органовъ.

А. Общій очеркъ и развитіе.

Говоря вообще, мочевые органы позвоночныхъ представлены нефридіальными трубками (метанефридіями), но трубки эти, въ отличіе отъ таковыхъ безпозвоночныхъ, открываются не наружу и, въ отличіе отъ таковыхъ безчерепныхъ, не въ перибранхіальную полость, а во внутренній боковой каналъ своей стороны, а эти каналы открываются въ заднюю часть кишки или наружу. Въ своемъ окончательномъ видѣ мочевые органы носятъ обыкновенно характеръ болѣе или менѣе компактныхъ органовъ, или почекъ (*renes*), которыхъ выводящіе протоки, мочеточники (*ureteres*), открываются въ заднюю часть кишки, т.-е. въ клоаку (стр. 360) или вмѣстѣ съ половыми путями наружу. Рѣдко они открываются наружу независимо отъ половыхъ путей. Если сравнивать почки *Amphibia* и почки *Amniota*, то на основаніи ихъ эмбриональнаго развитія приходится заключить, что первыя не вполне соотвѣтствуютъ вторымъ. У всѣхъ *Amniota* ранѣе появленія зачатковъ функционирующихъ у нихъ во взросломъ состояніи почекъ, которыя могутъ быть названы дефинитивными, или метанефросомъ (*metanephros*), появляются у зародыша впереди ихъ лежащія про

визорная почки, которые могут быть названы вторичными, или мезонефросомъ (*mesonephros*). Онъ еще носятъ названіе Вольфовыхъ тѣлъ. Почки эти функцио-

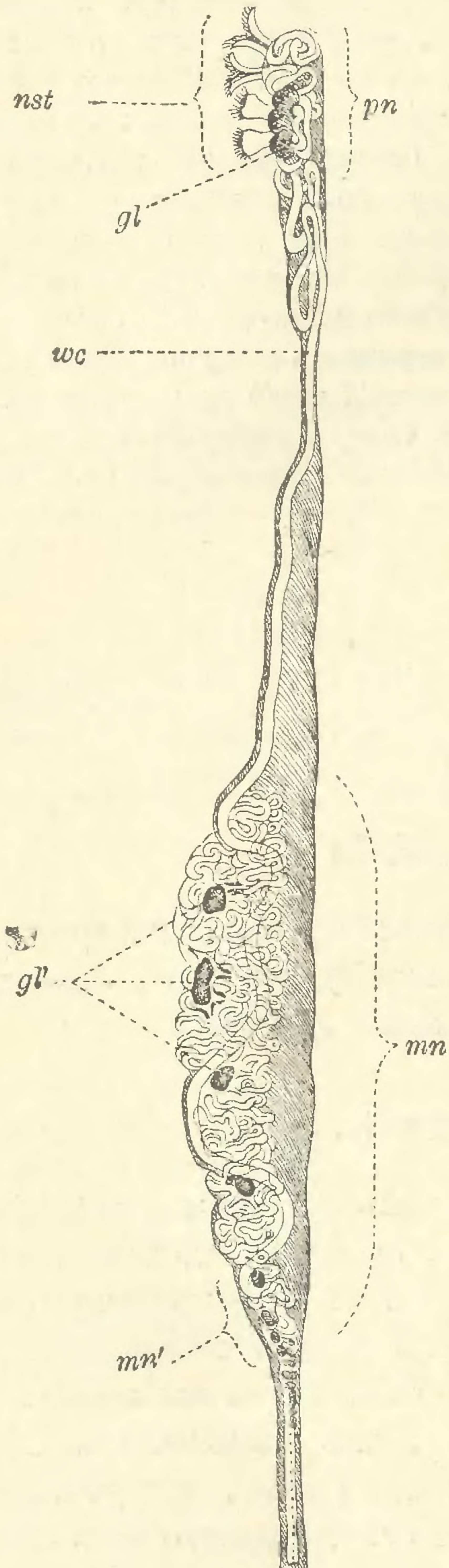


Рис. 529. Выделительная система молодой миноги (*Petromyzon fluviatilis*). *pn* — proneфросъ съ четырьмя воронками (*nst*) и *glomerus* (*gl*); *mn* — мезонефросъ съ его *glomeruli* (*gl'*); *mn'* — вновь возникающіе мезонефридіальные каналцы; *wc* — Вольфовъ каналъ, образующій извилины въ области мезонефроса. По Wheeler.

нируютъ въ теченіи эмбриональной жизни, и ихъ выдѣленія попадаютъ черезъ заднюю часть кишечника въ аллантоисъ, представляющій, какъ мы видѣли (стр. 54), лишь выступъ стѣнки этой части кишечника. У всѣхъ Амниотъ до появленія метанефроса дѣло не доходитъ, а остается на всю жизнь въ видѣ функционирующихъ почекъ — мезонефросъ. Хотя, по своему развитію и отчасти по строенію, метанефросъ и мезонефросъ представляютъ отличія, но тѣмъ не менѣе возможно допустить, что метанефросъ Амниотъ есть обособившаяся задняя часть мезонефроса. У всѣхъ позвоночныхъ, ранѣе появленія мезонефроса, впереди его имѣется еще различное число нефридіальныхъ каналцевъ, составляющихъ вмѣстѣ первичную почку, или proneфросъ (*pronephros*). Пронефросъ является почти всегда провизорнымъ органомъ. Такимъ образомъ, вся нефридіальная система представляетъ рядъ парныхъ трубокъ, появляющихся и атрофирующихся постепенно, начиная отъ передняго конца къ заднему (рис. 529). Впрочемъ представляютъ ли трубки proneфроса лишь наиболее раннія и слегка обособившіяся трубки мезонефроса — не вполне ясно. Вообще говоря, трубки proneфроса и мезонефроса первоначально появляются по одной парѣ въ каждой метамерѣ, но потомъ число трубокъ мезонефроса возрастаетъ, такъ что метамерность ихъ расположенія почти всегда теряется. Метанефросъ — не обнаруживаетъ этого расположенія и во время своего развитія.

Говоря вообще, мы были бы въ правѣ ожидать, что при первоначальной закладкѣ въ

каждой метамерѣ будетъ наблюдаться лишь одна пара трубокъ, будетъ ли она пронефридальная, или мезонефридальная. Такъ оно и бываетъ въ громадномъ большинствѣ случаевъ. Обыкновенно даже пронефросъ отдѣленъ отъ мезонефроса нѣсколькими метамерами, вовсе лишенными нефридальныхъ трубокъ, и иногда число такихъ метамеръ можетъ быть довольно значительно (у *Amia* 16—17). Но въ другихъ случаяхъ (у *Salmo ichtys*, черепахъ, крокодиловъ) заднія пронефридальныя и переднія мезонефридальныя трубки лежатъ въ однихъ и тѣхъ же метамерахъ. Это обстоятельство, какъ и то, что пронефридальныя и мезонефридальныя трубки могутъ развиваться нѣсколько отличнымъ другъ отъ друга образомъ,—какъ будто говорить противъ принадлежности тѣхъ и другихъ къ одному и тому же ряду. Однако, нахожденіе тѣхъ и другихъ трубокъ въ одной и той же метамерѣ можетъ быть объяснено позднѣйшимъ смѣщеніемъ зачатковъ и сближеніемъ заднихъ зачатковъ пронефроса съ передними зачатками мезонефроса. Точно также и разница въ строеніи и развитіи этихъ двухъ типовъ можетъ имѣть

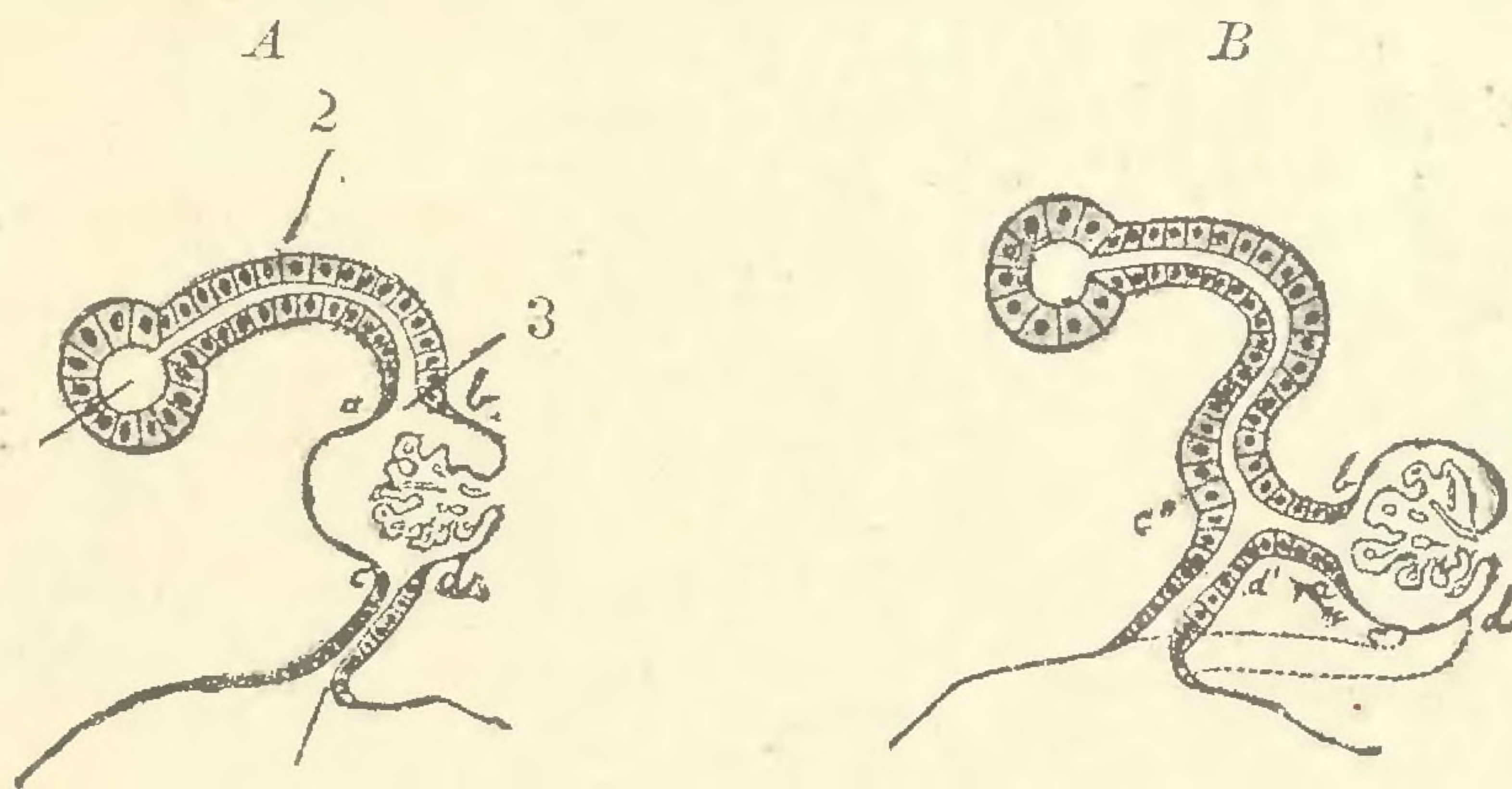


Рис. 530. Схемы развитія пронефридальныхъ канальцевъ по Феликсу. *A*—схема, близкая къ представленію Сэмопа (стр. 543). 1—первично-почечный протокъ; 2—конечная (выводная) часть нефридального канальца; 3—его сообщеніе съ Боумановой капсулой, иначе внутренняя воронка (*a—b*); 4—нефридальная (наружная) воронка; *c—d*—отверстіе наружной (входной) части нефридального канальца въ Боуманову капсулу. На схемѣ *B*—первичное сообщеніе Боумановой капсулы съ полостью тѣла (*c—d*), обозначенное пунктиромъ, исчезаетъ, а вмѣсто него возникаетъ вторичное сообщеніе (*c'—d'*) (см. примѣч. стр. 544); сама Боуманова капсула соединена стебелькомъ съ нефридальнымъ канальцемъ.

объясненіе въ томъ, что мезонефросъ появляется значительно позже пронефроса, когда расположеніе мезодермы, насчетъ которой развивается нефридальная система, значительно измѣняется. Поэтому объ эти особенности не могутъ считаться препятствіемъ для разсматриванія всѣхъ трубокъ нефридальной системы, какъ различныхъ поколѣній одного и того же многометамерного органа. Дѣйствительно у *Murchinidae* провести границу между пронефридальными и мезонефридальными трубками оказывается невозможнымъ.

И такъ, необходимыми элементами нефридальной системы являются нефридальные канальцы и принимающій ихъ съ каждой стороны общій выводящій протокъ.

Что касается до нефридальныхъ канальцевъ, то въ своей наиболѣе типичной формѣ они представляютъ слѣдующія части (рис. 530): 1) мерцательную воронку, при помощи которой каналецъ открывается въ полость тѣла; 2) самую трубку, которая другимъ концомъ открывается въ выводящій протокъ и у низшихъ формъ тоже имѣетъ мерцательный эпителий; 3) выступъ, образо-

ванный стѣнкой трубки и соединенный съ ней стебелькомъ, тоже снабженный рѣсничками у низшихъ позвоночныхъ. Выступъ этотъ носитъ названіе Боумановой или нефридіальной капсулы. Его выстланная плоскимъ эпителиемъ стѣнка вворачивается внутрь и заключаетъ внутри этого заворота чудесное сосудистое сплетеніе (*rete mirabile*) (стр. 510), называемое клубочкомъ—*glomerulus* (рис. 533). Клубочекъ, къ которому подходитъ приносящій сосудъ и отъ кото-

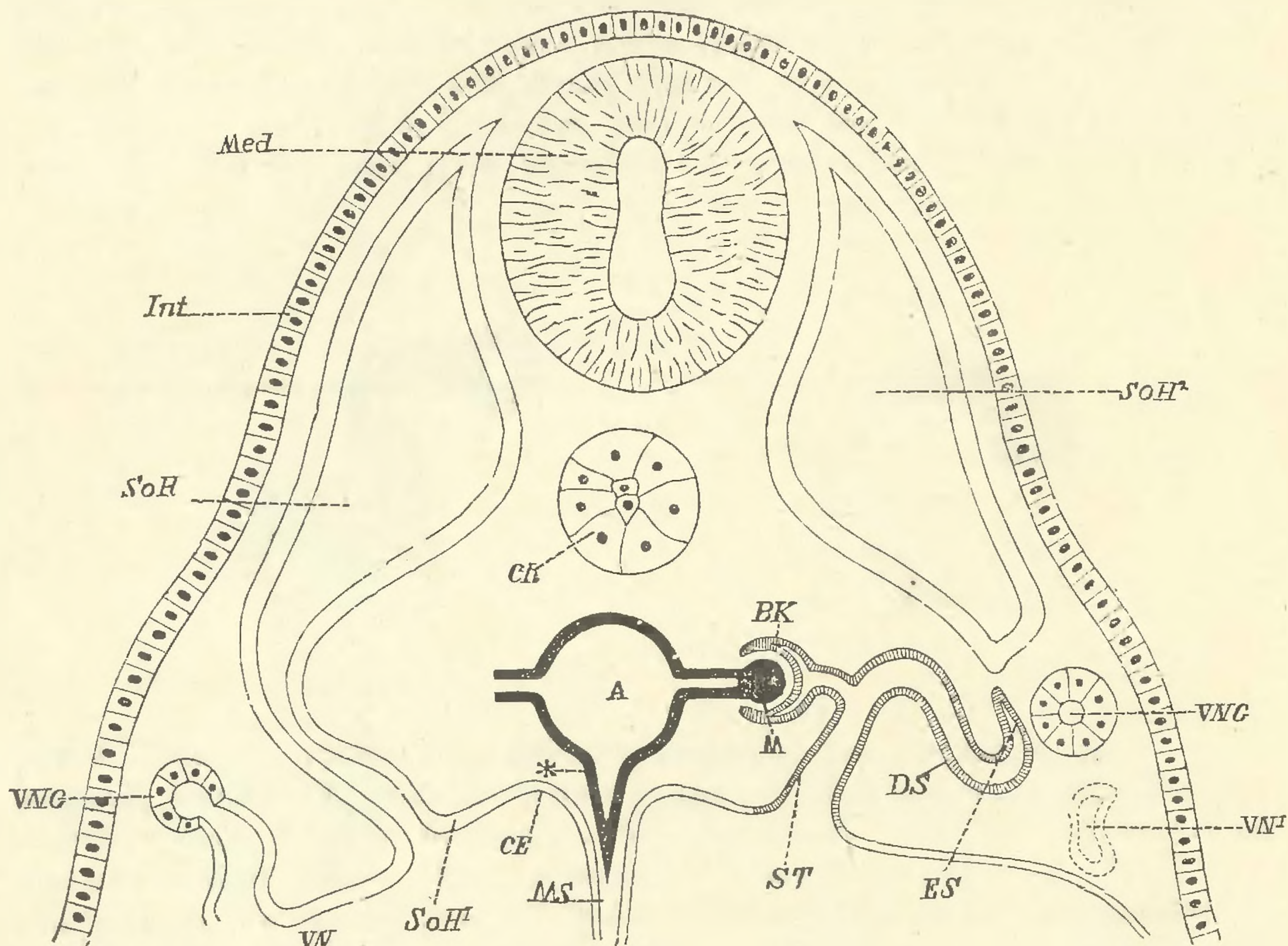


Рис. 531. Схематическій поперечный разрѣзъ черезъ туловище зародыша позвоночнаго; въ основу взято развитіе акулы: лѣвая половина рисунка изображаетъ пронефросъ, а правая мезонефросъ. *Med*—спинной мозгъ; *Int*—кожный покровъ; *SOH*—миоцель, при *SOH*¹ сообщающійся съ общей полостью; *SOH*²—миоцель, обособившійся въ общей полости тѣла; *CE*—эпителий послѣдней; *Ch*—хорда; *A*—аорта; отъ нея справа отходитъ сосудъ, образующій Мальпигиево тѣльце—*M*, а при * между листками мезентерія (*MS*) *arteria mesenterica*; *VNG*—первично-почечный и вторично-почечный протоки; *VN*—пронефридіальная трубка; *DS*—мезонефридіальная трубка; *ST*—ея мерпательная воронка; *ES*—ея дистальный отдѣлъ, имѣющій придти въ сообщеніе съ вторично-почечнымъ протокомъ; *VN*¹ участокъ атрофирующагося пронефроса. Изъ Видерсгейма.

раго отходитъ уносящій, является аппаратомъ для просачиванія жидкости изъ крови въ просвѣтъ капсулы и канальца. Боуманова капсула вмѣстѣ съ клубочкомъ именуется Мальпигиевымъ тѣльцемъ.

Мы рассматриваемъ Боуманову капсулу, какъ часть самого нефридіального канальца. Есть другой взглядъ (Semon, 1891), по которому она является отшнуровавшейся частью вторичной полости тѣла (рис. 530, *A*). По этому взгляду первоначальное отверстіе нефридіальной трубки въ полость тѣла, вслѣдствіе образованія Боумановой капсулы, дѣлается отверстіемъ, ведущимъ

въ эту послѣднюю (рис. 530, *A*; *a—b*) и получаетъ названіе внутренней воронки, тогда какъ вновь образовавшееся отверстіе, сообщающее эту капсулу съ полостью тѣла (внизъ отъ *c—d*), получаетъ названіе наружной воронки. Этотъ взглядъ однако не нашелъ безусловнаго подтвержденія, но наименованіе наружной и внутренней воронки иногда удерживается и примѣнительно къ схемѣ, взятой нами за исходную. Наружной воронкой называютъ собственно воронку, а внутренней—сообщеніе трубки съ Боумановой капсулой. Впрочемъ различіе этихъ взглядовъ далеко не такъ рѣзко, какъ это кажется на первый взглядъ (см. стр. 545).

Далеко не всегда всѣ описанныя части нефридіальнаго канальца имѣются на лицо. Воронки атрофируются часто въ мезонефросѣ и не залагаются вовсе въ метанефросѣ. Тогда канальцы являются замкнутыми со стороны полости тѣла, и Боуманова капсула оказывается конечной частью канальца (рис. 533). Самый

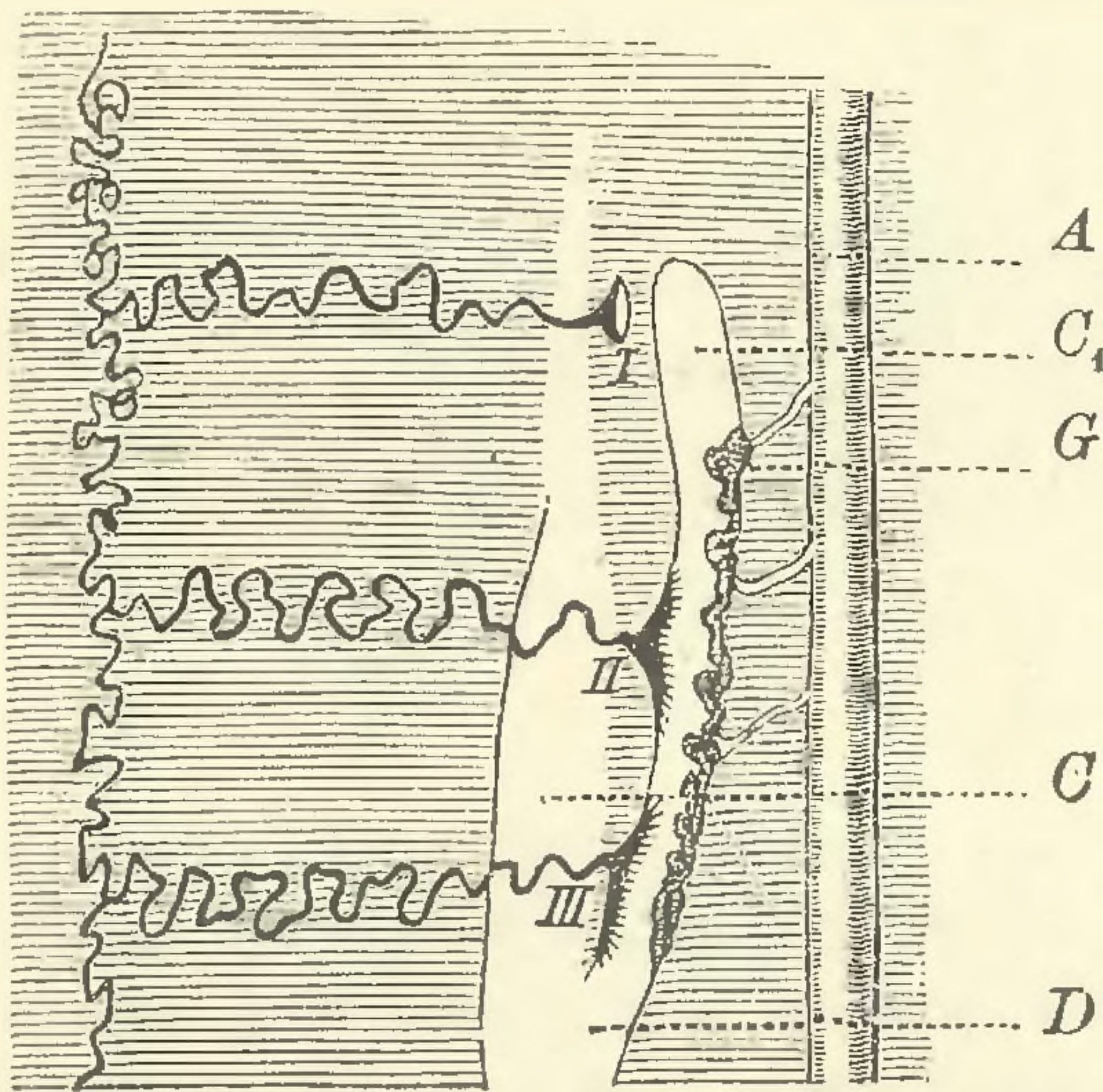


Рис. 532. Схема строения пронефроса пятнистой саламандры (*Salamandra maculosa*) въ горизонтальномъ разрѣзѣ. *A*—аорта; *C*—целомъ; *C*₁—нефридіальная камера, находящаяся въ сообщеніи съ целомомъ при *D*; *G*—*glomerulus*; *W*—первично-почечный протокъ; *I—III*—пронефридіальныя трубки съ ихъ воронками. По Сэмону.

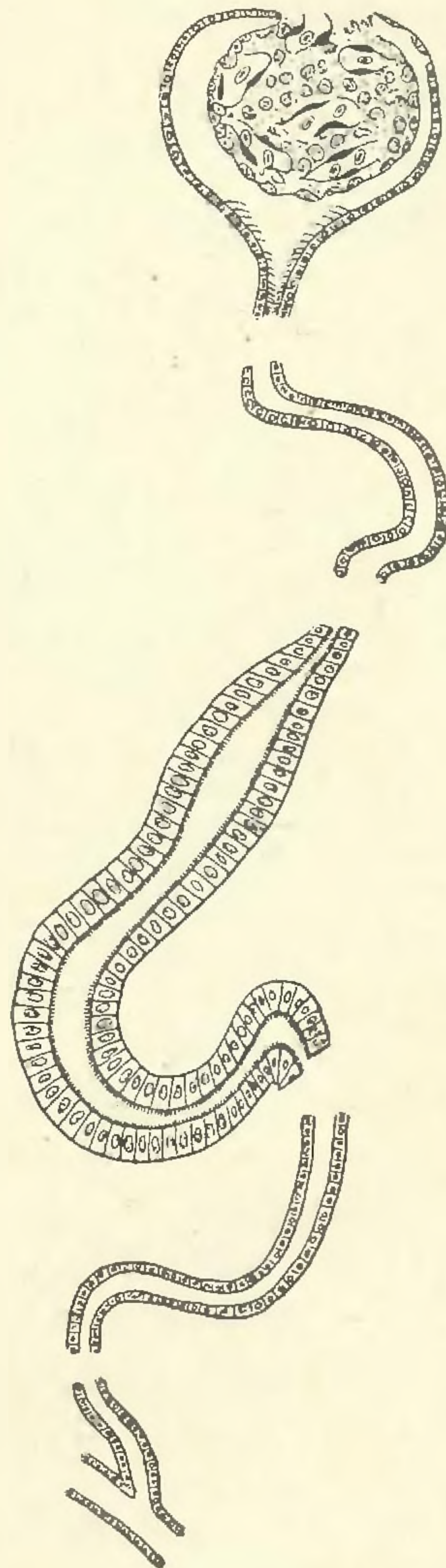


Рис. 533. Схематическое изображеніе почечнаго канальца селакій, состоящаго изъ трехъ отдѣловъ, изъ коихъ верхній образуетъ Боуманову капсулу. По Борсеа.

каналецъ можетъ осложняться вслѣдствіе образованія на пути его извилинъ и обособленія различныхъ по функции и строенію участковъ. Высшее выраженіе этой особенности мы видимъ въ мочевыхъ канальцахъ дефинитивной почки *Ampiota* (рис. 538). Наконецъ, нѣсколько отдѣльныхъ сосѣднихъ канальцевъ могутъ имѣть общія части. Такъ нѣсколько канальцевъ могутъ имѣть общій сосудистый клубокъ—*glomerulus*, образованный слияніемъ отдѣльныхъ *glomeruli*, или при этомъ еще и Боумановы капсулы отдѣльныхъ канальцевъ сливаются вмѣстѣ

въ одну общую нефридіальную камеру. То и другое наблюдается на канальцахъ пронефроса (рис. 532 и 535).

Обратимся теперь къ разсмотрѣнію развитія нефридіальной системы. Пронефросъ залагается въ видѣ отдѣльныхъ зачатковъ въ области нефротомовъ, т.-е. тѣхъ участковъ или стебельковъ мезодермы, которыя соединяють сомиты съ соотвѣтствующими имъ боковыми пластинками. Рѣже развиваются пронефридіальные канальцы насчетъ паріетального листа боковыхъ пластинокъ, какъ то имѣеть мѣсто напр. у *Murichidae*, костистыхъ рыбъ и амфибій. Послѣдній случай легко можетъ быть объясненъ тѣмъ предположеніемъ, что нефротомный участокъ остается при этомъ не обособленнымъ отъ боковыхъ пластинокъ. Зачатокъ каждаго канальца обозначается или въ видѣ полаго (какъ напр. у

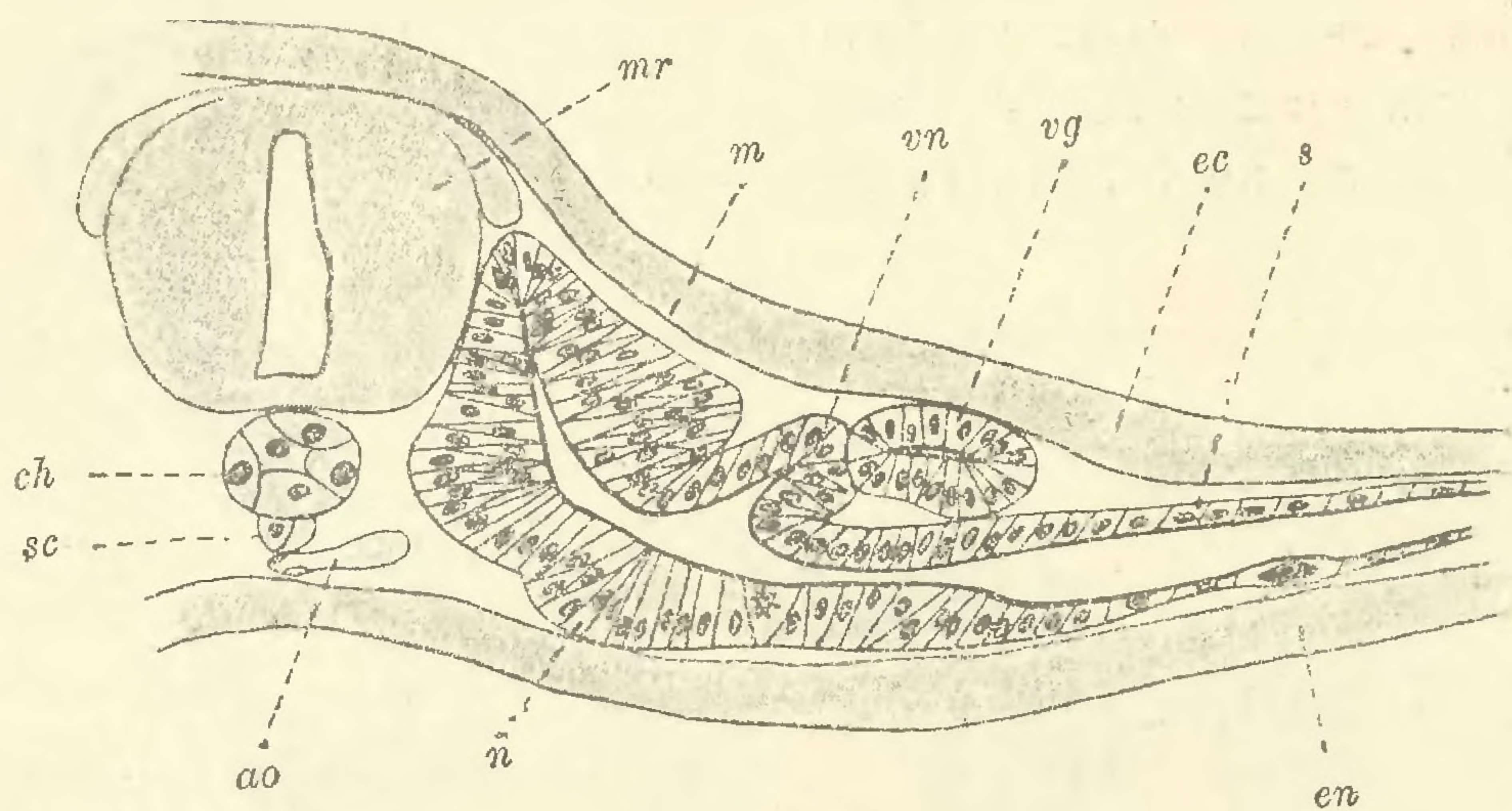


Рис. 534. Поперечный разрѣзъ черезъ зародыша безногой амфибіи (*Hypogeophis rostratus*). *ao*—аорта; *ch*—хорда; *ec*—эктодерма; *ep*—эпидерма; *m*—миотомъ; *mr*—нервная трубка; *n*—нефротомъ; *s*—висцеральный листокъ мезодермы; *sc*—*hypochorda*; *vn*—пронефридіальный каналецъ; *vg*—первично-почечный протокъ. По Брауэру изъ Циглера.

Gymnophiona), или въ видѣ первоначального плотнаго (какъ напр. у селадхий и *Amniota*) выступа, направляющагося къ наружной сторонѣ и къ заднему концу зародыша (рис. 534). Во всякомъ случаѣ этотъ зачатокъ потомъ дѣлается полымъ и принимаетъ характеръ трубки, однимъ концомъ открывающейся въ нефротомъ или въ полость тѣла, смотря по способу развитія, а другимъ первоначально заканчивающейся слѣпо. Отверстіе нефротомъ въ полость тѣла или отверстие самой трубки въ послѣднюю представляетъ собой будущую (наружную) воронку нефридіального канальца¹⁾, а прочая часть зачатка (включая и самый нефротомъ) представляетъ самый каналецъ съ Боумановой кап-

¹⁾ Впрочемъ для другихъ формъ (ганойды, *Gymnophiona*) доказываютъ, что первоначальное сообщеніе Боумановой капсулы съ полостью тѣла исчезаетъ, а потомъ возникаетъ новое вторичное сообщеніе, которое образуетъ входную часть нефридіального канальца (рис. 530, В).

сулой ¹⁾. Число пронефридiальныхъ канальцевъ различно у различныхъ позвоночныхъ, но обыкновенно ихъ немного: чаще три, четыре пары или наконецъ до 6 паръ, хотя у *Gymnophiona* число ихъ достигаетъ 8—12 паръ, а у некоторыхъ ганондовъ (*Amia*) и костистыхъ рыбъ низводится до одной пары. Заднія пары могутъ возникать тогда, когда переднія уже подверглись редукиціи. На болѣе поздней стадіи нефридiальные канальцы своими слѣпыми концами впадаютъ въ продольный каналъ — первично-почечный протокъ (рис. 535, А). Осложненіе нефридiальныхъ трубокъ выражается въ томъ, что къ каждой изъ нихъ аорта даетъ вѣтвь, и эта послѣдняя около той стороны трубки, которой она обращена къ срединной линіи, образуетъ *glomerulus* (рис. 535, В). Такимъ образомъ, приносящій сосудъ послѣдняго въ этомъ случаѣ отходитъ отъ аорты непосредственно, а уносящій сосудъ впадаетъ въ кардинальную вену, а потомъ *glomerulus* впадаетъ въ полость расширеннаго слегка нефротомъ или вновь образованнаго трубкой расширенія. Это расширеніе и представляетъ собой Боуманову капсулу. *Glomerulus*, вдаваясь внутрь ея, вдавлиываетъ часть стѣнки капсулы внутрь ея (рис. 531). Такимъ путемъ формируется Мальпигіево тѣльце. Наконецъ, отдѣльныя капсулы всего ряда могутъ сливаться вмѣстѣ и образовать одну общую нефридiальную камеру, а равно и отдѣльныя *glomeruli*—могутъ при этомъ соединяться въ общій для всего ряда *glomerus* (рис. 535, С) ²⁾. Пронефросъ сохраняется на всю жизнь лишь у круглоротыхъ и немногихъ костистыхъ рыбъ и притомъ чаще въ упрощенной формѣ, а у всѣхъ прочихъ позвоночныхъ онъ атрофируется, за исключеніемъ некоторыхъ его воронокъ, а именно, у многихъ позвоночныхъ нѣсколько пронефридiальныхъ воронокъ сливаются вмѣстѣ, чтобы образовать одну большую, или одна изъ воронокъ получаетъ наибольшее развитіе. Эта большая воронка сохраняется, какъ увидимъ, въ видѣ выводного пути для женскихъ половыхъ продуктовъ, или воронки яйцевода.

Обратимся къ развитію первично-почечнаго протока или первичнаго мочеточника. Этотъ протокъ слагается, повидимому, въ своей передней части такимъ

¹⁾ Такъ какъ нефротомъ, заключающій участокъ эмбриональной полости тѣла, входитъ въ составъ нефридiальнаго канальца, именно той его части, которая образуетъ Боуманову капсулу, то очевидно, что въ данномъ случаѣ возможно нѣкоторое примиреніе двухъ вышеизложенныхъ взглядовъ на значеніе Боумановой капсулы (стр. 542).

²⁾ Впрочемъ для другихъ случаевъ Фаликсъ (1897) допускаетъ, что нефридiальная камера представляетъ собой, дѣйствительно, неполна обособившійся участокъ полости тѣла, сохраняющій сообщеніе съ общей полостью то на переднемъ, то на заднемъ концѣ своемъ. Таковое значеніе, можетъ быть, имѣетъ обособленный участокъ полости тѣла около нефридiальныхъ трубокъ *Murice*, нефридiальная камера амфибій (рис. 532) и др. Эта камера называется наружной, въ отличіе отъ образованной слияніемъ Боумановыхъ капсулъ или внутренней камеры ганондовъ и костистыхъ рыбъ. У *Lepidosteus* существуютъ, повидимому, обѣ камеры одновременно. *Glomeruli* пронефроса часто лежатъ около стѣнки полости тѣла, не образуя Мальпигіевыхъ тѣлецъ (рис. 532), и тогда называются наружными. Такіе *glomeruli* (или даже *glomerus*) наблюдаются при наружной камерѣ и въ пронефросѣ *Amiota* вообще.

образомъ, что слѣбые концы пронефридiальныхъ трубокъ образуютъ рядъ метамерно расположенныхъ плотныхъ набуханiй, которыя вытягиваются и сливаются въ продольномъ направленiи, получаютъ просвѣтъ и превращаются въ концевъ-концовъ въ каналъ. Этотъ каналъ растетъ своимъ заднимъ концомъ и откры-

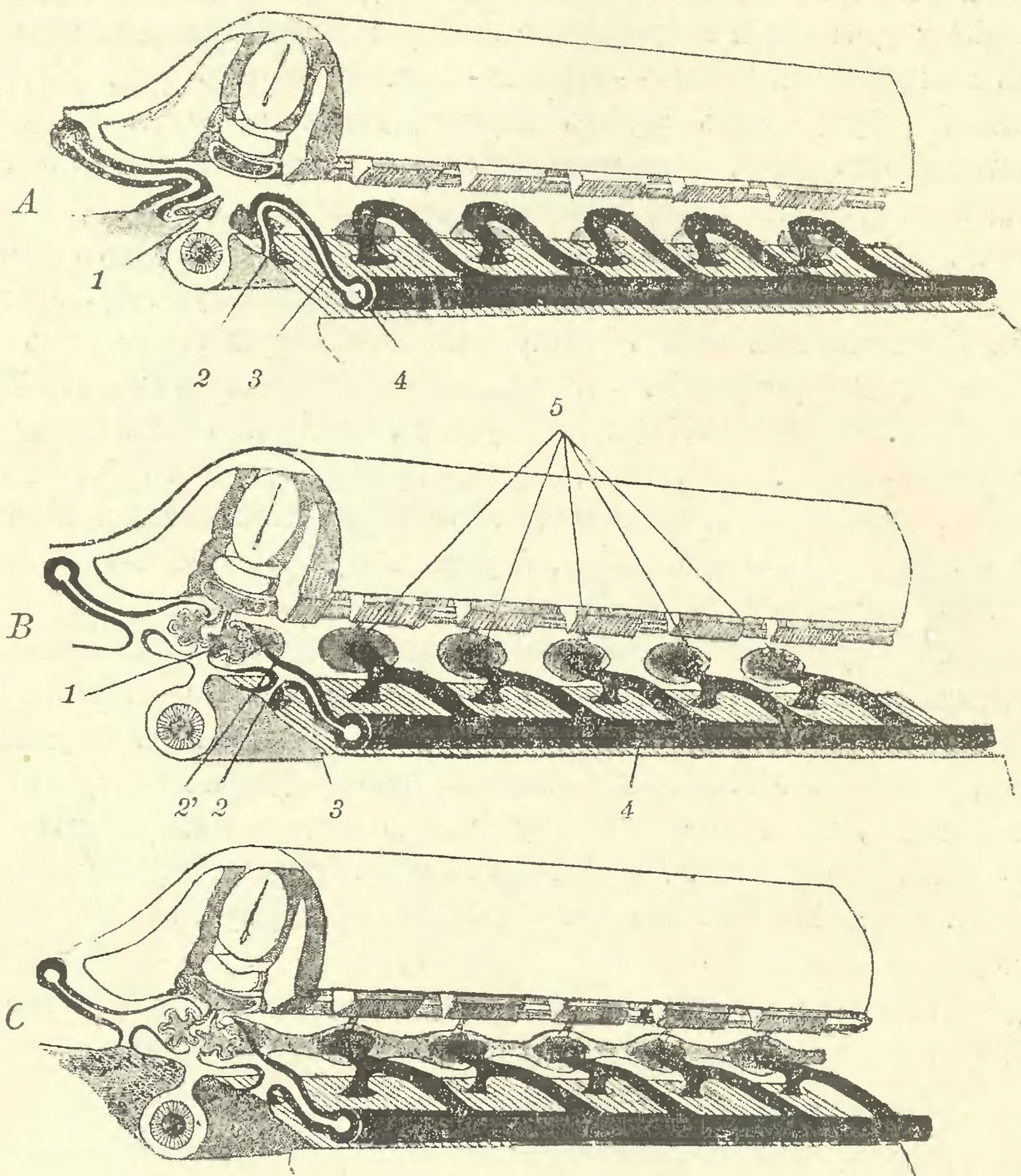


Рис. 535. А, В, С. Схемы развитiя пронефроса. 1—*glomerulus*; 2—воронка; 2'—отверстiе канальца въ Боуманову капсулу (внутренняя воронка); 3—пронефридiальный каналецъ; 4—первично-почечный протокъ; 5—Боумановы капсулы, сливающiяся на рис. С въ пронефридiальную камеру. По Феликсу.

вается или непосредственно наружу, или въ заднюю часть кишки ¹⁾). Такимъ образомъ происходитъ развитiе всего первично-почечнаго протока въ нѣкоторыхъ

¹⁾ Наружу почечный протокъ открывается у многихъ рыбъ, а у большинства въ заднюю часть кишки, но эта особенность прiобрѣтается потомъ, а первоначально даже и у млекопитающихъ почечный протокъ открывается наружу.

случаяхъ (напр. у *Gymnophiona*), но обыкновенно задняя часть протока развивается насчетъ мезодермы, а именно ея паріетальнаго листка, и ростъ передней части кзади совершается лишь при участіи послѣдняго. Въ другихъ случаяхъ, а именно для селахій и млекопитающихъ, цѣлый рядъ изслѣдователей утверждаетъ, что задняя часть протока (у селахій ¹⁾ довольно значительная) развивается насчетъ эктодермы, которая образуетъ на внутренней своей поверхности съ каждой стороны продольное набуханіе, потомъ превращающееся въ каналъ. Повидимому, задній конецъ мезодермическаго первично-почечнаго протока при-мыкаетъ къ эктодермѣ и дальнѣйшій ростъ его иногда можетъ происходить на-

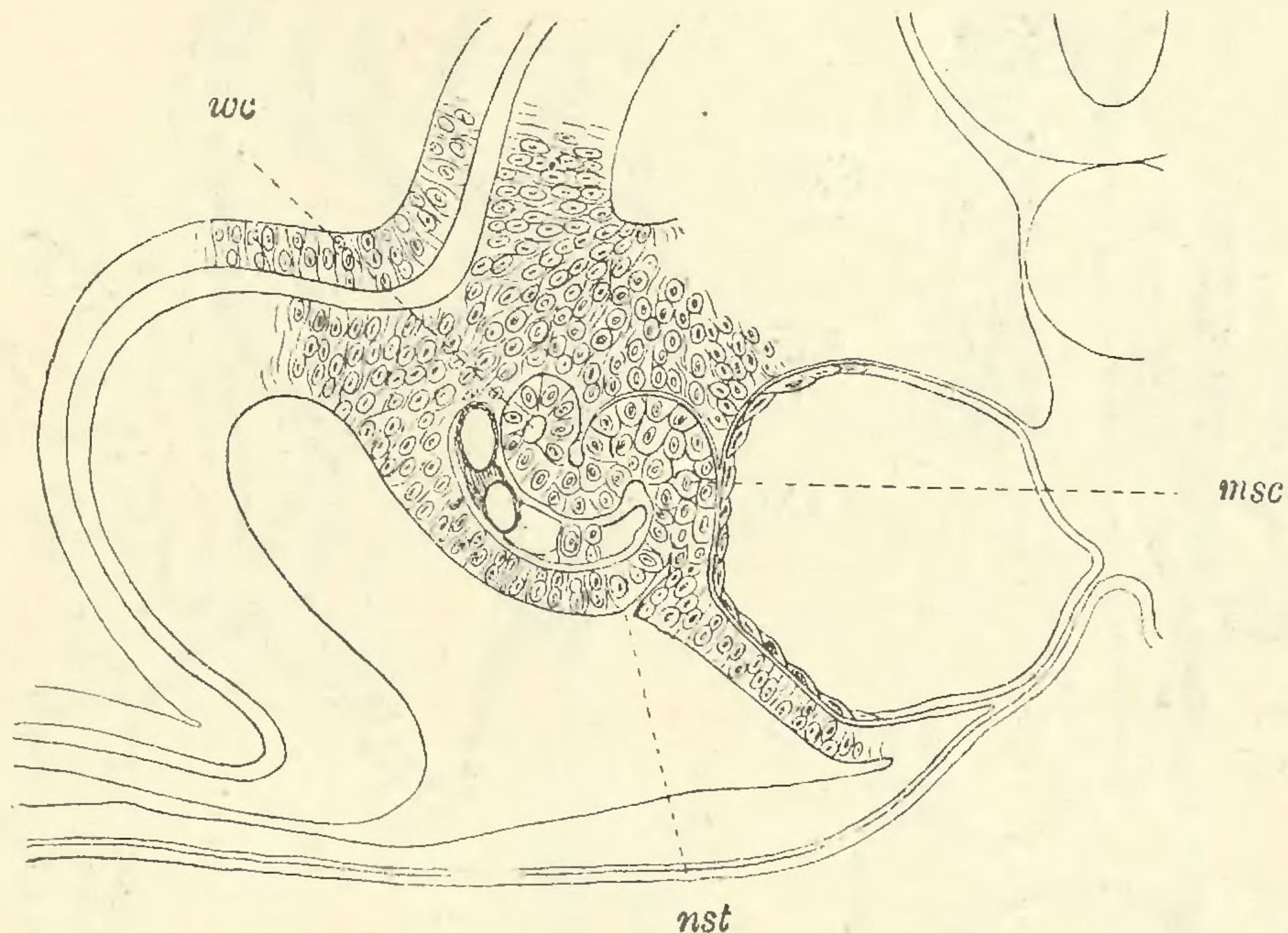


Рис. 536. Часть поперечнаго разрѣза 54- часового зародыша цыпленка. *mso*—плотный мезонефридальный каналецъ, достигшій своимъ концомъ Вольфова канала—*mso*; ¹⁾ *nst*—воронка канальца. По Келликеру.

счетъ этой послѣдней. Мы увидимъ, что этому обстоятельству, нѣкоторыми отрицаемому, другими придается большое теоретическое значеніе.

Развитіе мезонефроса въ общихъ чертахъ сходно съ развитіемъ пронефроса. Первоначальный зачатокъ канальца представленъ у *Ampibia* нефротомомъ. Когда нефротомъ отдѣлится отъ міотома и замкнется сверху, то онъ принимаетъ форму слѣпного выступа, который даетъ выростъ снаружи по направленію къ первично-почечному протоку. Кѣтки стѣнокъ этого выроста настолько сближены, что полость между ними первоначально бываетъ невыражена, но потомъ она образуется расхожденіемъ стѣнокъ выроста и приходитъ въ сообщеніе съ полостью первично-почечнаго протока (рис. 531). Такъ же, какъ и при одномъ типѣ развитія пронефридальныхъ канальцевъ, отверстіе нефротомы

¹⁾ По отношенію къ селахіямъ Рабль (Rabl, 1896), однако, отрицаетъ участіе эктодермы въ образованіи первично-почечнаго протока.

въ полость тѣла дѣлается воронкой, самый нефротомъ—Боумановой капсулой и получает свой *glomerulus*, а прочая часть зачатка—канальцемъ, впадающимъ въ первично-почечный протокъ, который уже получаетъ названіе вторично-почечнаго, или Вольфова канала, иначе первичнаго мочеточника. У *Amphibia* плотный нефротомъ тоже образуетъ трубку, первоначально открывающуюся однимъ концомъ въ полость тѣла, а потомъ и другимъ концомъ достигающую до Вольфова канала (рис. 536). Боуманова капсула образуется въ этомъ случаѣ разрастаніемъ стѣнки самой трубки. Метамерное расположеніе

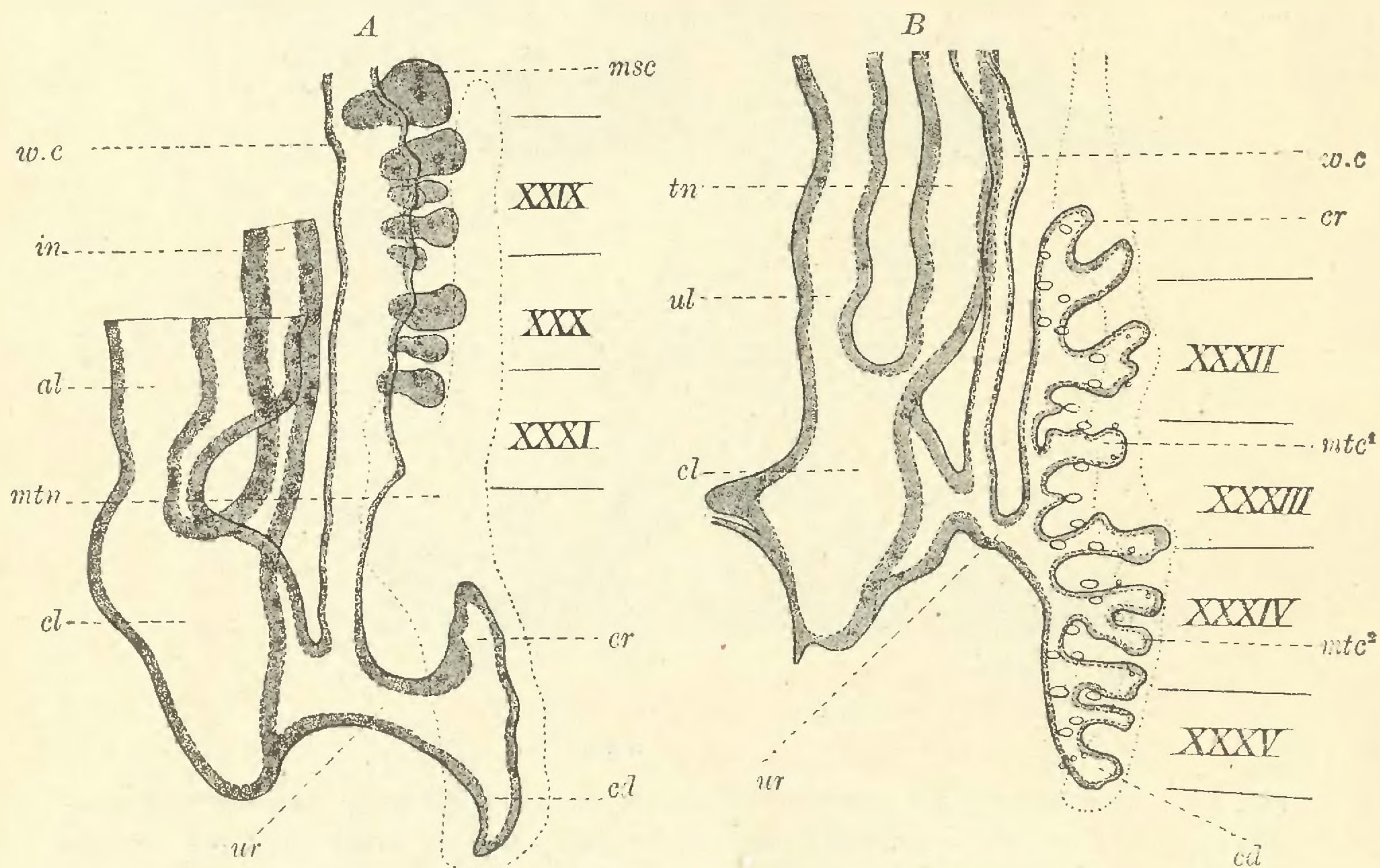


Рис. 537. Двѣ стадіи закладки метанефроса у ящерицы (*Lacerta agilis*) въ продольномъ оптическомъ разрѣзѣ; римскія цифры обозначаютъ послѣдовательность метамеръ. *al*—аллантоисъ; *cd* и *cr*—задній (каудальный) и передній (краниальный) конецъ первичной лоханки, т.-е. расширенія, образованнаго первичнымъ мочеточникомъ; *cl*—клоака; *in*—кишка; *msc*—мезонефридальные капальцы; *mtn*—почечная бластема (границы обозначены пунктиромъ); *mtc*¹ и *mtc*²—первичный и вторичный метанефридальный каналець; *ur*—мочеточникъ; *w.c.*—Вольфовъ каналъ. По Шрейнеру.

мезонефросъ сохраняетъ на всю жизнь только у *Muricidae* изъ круглоротыхъ, а у всѣхъ прочихъ число мезонефридальныхъ канальцевъ увеличивается, какъ вслѣдствіе образованія новыхъ зачатковъ, такъ и вѣтвленіемъ ранѣе образовавшихся, и мезонефросъ получаетъ характеръ болѣе или менѣе компактнаго органа. Воронки у большинства облитерируются, но у нѣкоторыхъ изъ салахій, ганонидовъ и амфибій онѣ, однако, остаются на всю жизнь. У *Amphibia* мезонефросъ остается въ такомъ видѣ на всю жизнь, причемъ обыкновенно передній отдѣлъ мезонефроса вступаетъ въ связь съ сѣменни-

ками и служить для выведенія сѣмени наружу (рис. 540, А). У *Amniota* главнымъ образомъ остается только эта часть мезонефроса и еще нѣсколько рудиментовъ его второстепеннаго значенія, а прочая часть атрофируется. Такимъ образомъ, мезонефросъ, какъ и его выводящій Вольфовъ каналъ, служатъ у *Amniota* для выведенія сѣмени. Остатокъ мезонефроса образуетъ систему трубокъ, соединяющихъ сѣменные трубки съ выводящими протоками и называемыхъ сѣменными протоками (*vasa efferentia*), а Вольфовъ каналъ получаетъ

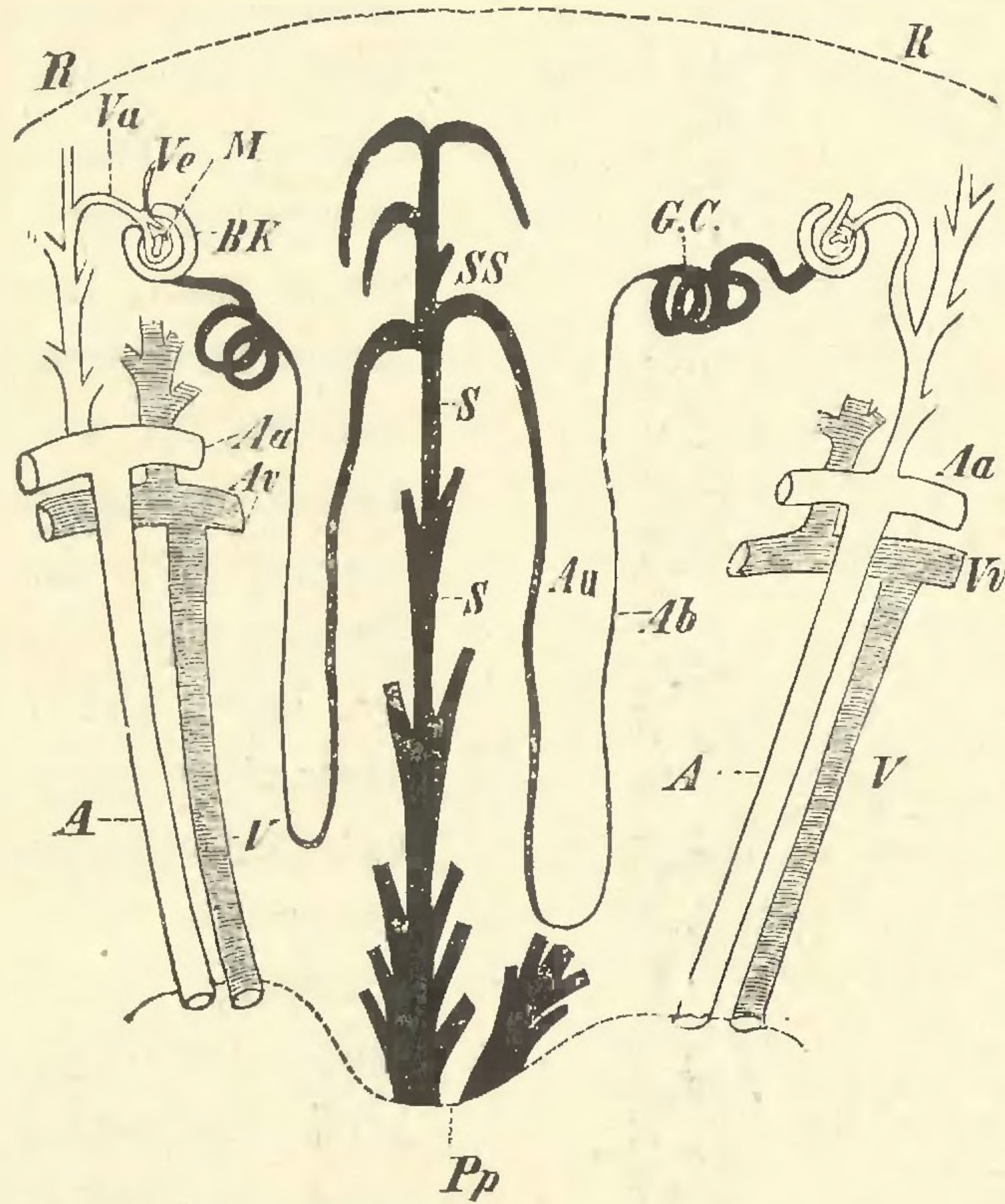


Рис. 538. Каналы и сосуды почки человѣка; схематично. *R* — корковое вещество почки; *Pr* — сосочекъ, на которомъ открывается выводящій протокъ; *S* — *tubuli recti* (собирательные протоки); *GC* — *tubuli contorti*; *Au* и *Ab* — восходящій и нисходящій участки Генлевской петли; *BK* — Боуменова капсула съ *glomerulus* — *M*; *Va* и *Ve* — приносящій и уносящій сосуды послѣдняго; *A* — почечная артерія; *V* — почечная вена; *Aa* и *Vv* — дугообразно идущія вѣтви почечной артеріи (*a. arciformes*) и вены (*v. arciformes*). Изъ Видерсгейма.

названіе сѣмяпровода (*vas deferens*). На мѣсто атрофирующагося обыкновенно еще у зародыша мезонефроса возникаетъ метанефросъ. Лишь у немногихъ ящерицъ, скихидны и сумчатыхъ (*Orossum*) нѣкоторое время мезонефросъ остается и въ постэмбриональный періодъ, а съ другой стороны у млекопитающихъ въ мезонефросѣ иногда *glomeruli* недоразвиты, какъ напр. у морской свинки, или иногда ихъ не залагается вовсе, какъ напр. у мышей, и выдѣлительная функція переносится въ этомъ случаѣ на аллантоисъ и пуовину. Развивается метанефросъ слѣдующимъ образомъ: отъ выводной части Вольфова канала образуется въ видѣ отростка новый протокъ, или вторичный, иначе дефинитивный, мочеточникъ (*ureter*) (рис. 537), который разрастается

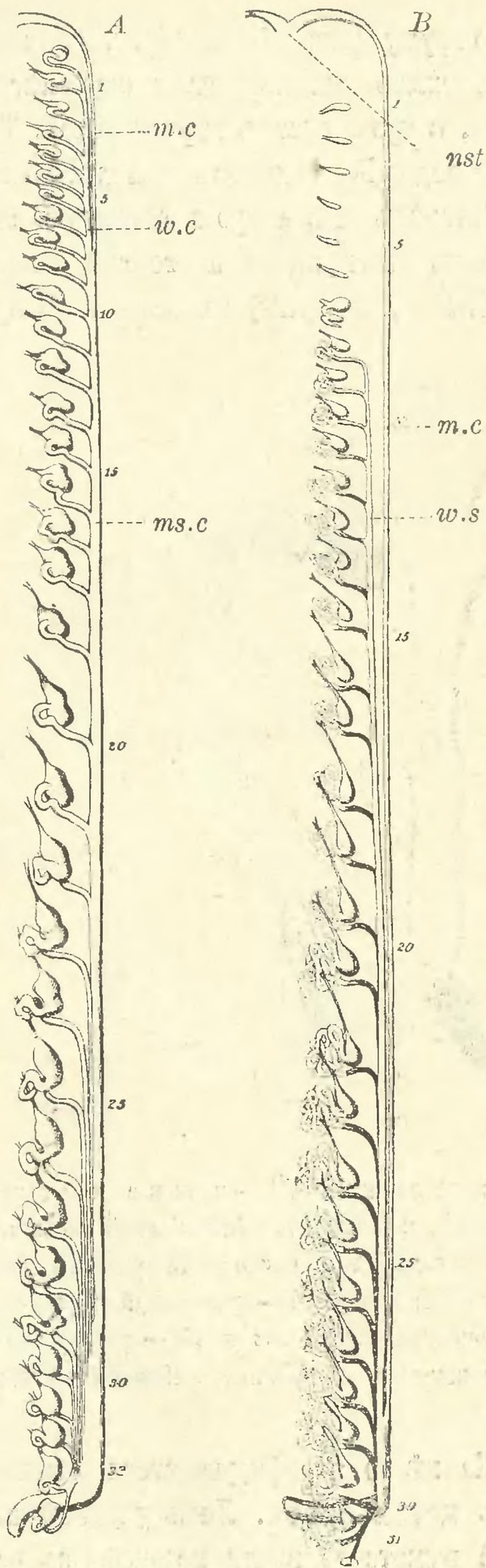


Рис. 539. Зачаток мезонефроса у акулы *Pristiurus*: *A* — у самца; *B* — у самки. Мюллеровъ каналъ (*m.c.*) у самки отдѣлился отъ Вольфова (*w.c.*) вплоть до 28-ой воронки; *nst* — воронка Мюллерова канала, у самки сливающаяся вмѣстѣ съ воронкой противоположной стороны; *ms.c.* — мезонефридiальные каналцы; 1—31 — ихъ воронки. По Раблю.

впередь (краниально), а иногда (у рептилій) и кзади (каудально). Около этой части лежащее скопленіе мезодермы, образованное слияніемъ нѣсколькихъ участковъ или стebelковъ, соединяющихъ сомиты съ боковыми пластинками, т.-е. нефротомовъ, представляетъ собой зачатокъ наиболее важной части метанефроса, или метанефрогенную ткань, иначе почечную бластему. Изъ этой ткани и формируются мочевые каналцы почекъ, тогда какъ выводныя части, т.-е. постепенно вѣтвящiеся собирательныя протоки, въ которые эти каналцы впадаютъ, развиваются какъ отростки образованной разрастаніемъ части дѣфинитивнаго мочеточника (рис. 537). Эта часть мочеточника можетъ быть названа эмбриональной или первичной почечной лоханкой, которая существуетъ и въ почкахъ такихъ животныхъ, у которыхъ почки взросло и не содержатъ внутри расширенiя, или дѣфинитивной лоханки (*pelvis*). Ни закладки воронокъ, ни метамернаго расположенiя при развитiи каналцевъ не наблюдается, и конечной частью каждаго каналца является Боуманова капсула (рис. 538). *Glomeruli* метанефроса, какъ и мезонефроса, получаютъ кровь отъ нѣсколькихъ почечныхъ артерій (*a. renales*), и отдають въ почечныя вены (*v. renales*), и только у млекопитающихъ эти иногда довольно многочисленныя почечныя артерiи и вены замѣняются одиночнымъ сосудомъ большаго калибра. Такимъ образомъ у *Amniota* мочевая и половая (проведеніе сѣмени) функции являются раздѣленными между различными орга-

нами. Мочевая функція принадлежитъ метанефросу, а половая — мезонефросу. Выше мы видѣли, что воронки пронефроса иногда удерживаются по одной съ каждой стороны, но тѣмъ не менѣе онѣ ведутъ уже не въ Вольфовъ каналъ, ибо послѣдній расщепляется вдоль на двѣ части: одну собственно Вольфовъ каналъ (иногда его по обособленіи называютъ Лейдиговымъ), а другую Мюллеровъ каналъ, и вышеупомянутыя воронки остаются въ связи съ Мюллеровымъ каналомъ, сообщая его просвѣтъ съ полостью тѣла (рис. 539). Другимъ концомъ онъ открывается первоначально въ заднюю кишку. Мюллеровъ каналъ у самцовъ остается въ рудиментарномъ состояніи, а у самокъ играетъ обыкновенно роль яйцевода (*oviductus*) и его воронка дѣлается воронкой яйцевода (*ostium abdominale tubae*)¹⁾. У *Amniota*, однако, Мюллеровъ каналъ залагается самостоятельно въ видѣ впяченія перитонеального эпителия въ мезодермическую подъ нимъ лежащую массу (рис. 542). Впяченіе дѣлается воронкой, а кзади она растетъ въ видѣ сначала плотнаго, а потомъ получающаго полость канала подъ перитонеальнымъ эпителиемъ и достигаетъ до задней кишки.

Впрочемъ, имѣются указанія съ одной стороны на то, что сказанный зачатокъ Мюллера канала и у *Amniota* принадлежитъ все-таки не перитонеальному эпителию, а образуется разрастаніемъ воронки пронефроса, а съ другой — на то, что конечная часть Мюллера канала даже у млекопитающихъ образуется расщепленіемъ Вольфова. Какъ бы то ни было, различіе въ развитіи этого органа у большинства *Amniota*, гдѣ онъ возникаетъ расщепленіемъ Вольфова протока, и у *Amniota*, гдѣ онъ на большей части своего протяженія развивается самостоятельно, остается въ силѣ. На этомъ основаніи мы должны считать Мюллеровъ каналъ *Amniota* не вполне гомологичнымъ таковому *Amniota*. Однако возможно предположеніе, что первоначально *Amniota* имѣли такой же Мюллеровъ каналъ, возникавшій черезъ обособленіе отъ Вольфова и служившій для выведенія яицъ наружу. Затѣмъ, на нашъ взглядъ, возможно допустить, что протокъ этотъ постепенно укорачивался на своемъ переднемъ концѣ, можетъ быть, въ связи съ удлиненіемъ кзади яичника, ясно выраженнымъ у высшихъ рыбъ, а при послѣдующемъ укороченіи и концентраціи яичника, характерномъ для *Amniota*, на смѣну протока возникъ на перитонеальной выстилкѣ полости тѣла желобокъ, по которому яйцо и подвигалось къ переднему концу укороченнаго Мюллера канала. Дальше, желобокъ этотъ замкнулся въ каналъ, но сохранилъ отверстіе, сообщающее его съ полостью тѣла в служащее для поступленія въ каналъ яйцо, и примкнулъ непосредственно къ Мюллерову каналу. Такимъ образомъ Мюллеровъ каналъ *Amniota*, вѣроятно, двойственнаго происхожденія. Конечная болѣе древняя его часть соответствуетъ Мюллерову каналу *Amniota* и формируется, какъ и каналъ этихъ послѣднихъ, черезъ расщепленіе Вольфова канала, а передняя его часть составляетъ новобразование и возникаетъ, какъ таковое, самостоятельно. При дальнѣйшей редукціи конечной части, весь Мюллеровъ каналъ *Amniota* можетъ закладываться самостоятельно. Въ пользу этого предположенія говорятъ и тѣ колебанія, которыя замѣчены Раблемъ (Rabl, 1903) въ развитіи Мюллера канала у амфибій (у *Salamandra maculosa*), у которыхъ замѣчается различіе не только у разныхъ экземпляровъ одного и того же вида, но и у одного и того же экземпляра на правой и лѣвой сторонѣ. Передняя (краниальная) часть Мюллера канала можетъ возникать то слияніемъ воронокъ пронефроса, то въ видѣ самостоятельнаго, берущаго начало отъ перито-

¹⁾ У млекопитающихъ въ видѣ аномаліи можетъ сохраниться на яйцеводѣ нѣсколько воронокъ, а иногда яйцеводъ дѣлится на два яйцевода, каждый со своей воронкой.

неальнаго эпителия, зачатка. Это предположеніе, построенное на уже неоднократно упоминавшемся нами принципѣ меторизиса, позволяет, какъ мнѣ кажется, обобщить факты, казавшіеся доселѣ противорѣчащими. Вообще-же говоря, значеніе Мюллера канала, какъ выводящаго аппарата половыхъ продуктовъ, вѣроятно, представляетъ особенность весьма древняго происхожденія. Феликсъ высказалъ предположеніе, что весь пронефросъ нѣкогда служилъ для выведенія половыхъ продуктовъ у предковъ позвоночныхъ, когда они имѣли полость тѣла, еще подѣленную на изолированные метамерные участки. Съ исчезновеніемъ этого раздѣленія означенная функція удержалась за передними пронефридальными воронками и притомъ только у самокъ, такъ какъ половые продукты самцовъ, какъ увидимъ, выводятся иными путями.

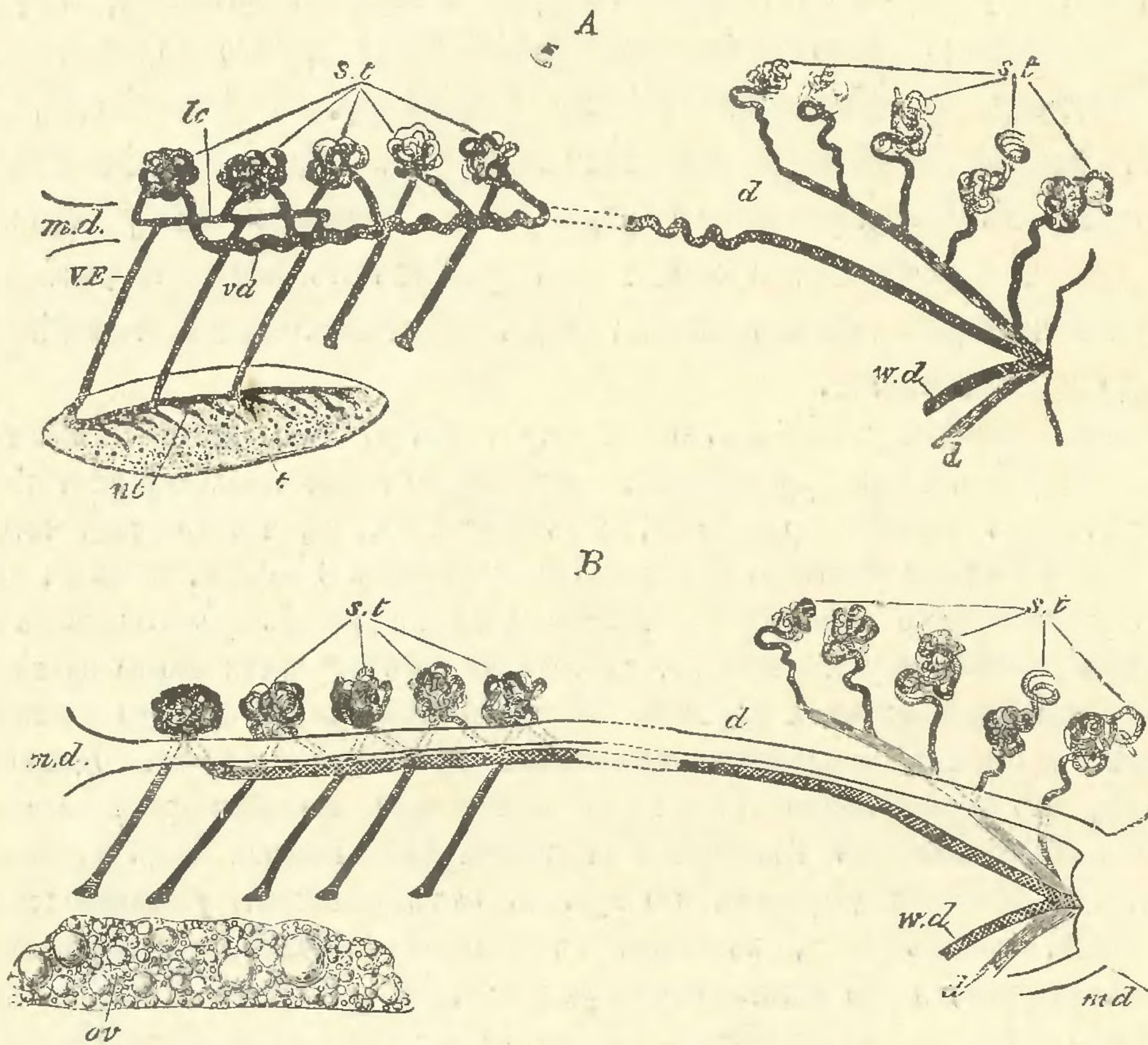


Рис. 540. Схема мочеполовыхъ органовъ зародыша акулы: *A*—самца; *B*—самки. *t*—сѣменникъ; *ov*—яичникъ; *nt*—собирающій продольный протокъ сѣменника; *v.e.*—сѣменные протоки; *s.t.*—нефридальныя трубки мезонефроса; *w.d.*—Вольфовъ каналъ у самца, при *v.d.* функционирующій, какъ сѣмяпроводъ; *d.*—выводящій протокъ задняго отдѣла почки; *m.d.*—Мюллеровъ каналъ и его рудиментъ у самца. По Бальфуру.

Такимъ образомъ нефридальная система въ ея простѣйшей формѣ представляетъ собой совокупность просто устроенныхъ канальцевъ, снабженныхъ каждый воронкообразнымъ отверстіемъ въ полость тѣла и Мальпигіевымъ тѣльцемъ и впадающихъ въ продольный протокъ, или мочеточникъ. Затѣмъ мочевые канальцы открываются уже не непосредственно въ мочеточникъ, а сначала впадаютъ по нѣскольку въ собирательные мочевые протоки, которые въ свою очередь могутъ соединяться по нѣскольку и потомъ впадаютъ въ мочеточникъ. Въ своей наиболѣе сложной формѣ нефридальная система представл на почкахи млекопитающихъ (рис. 538).

Почка послѣднихъ всегда содержитъ внутри небольшую полость—почечную лоханку (*pelvis*), въ которую обыкновенно на сосочкахъ открываются вѣтвящіяся собирательные протоки (рис. 541), а въ нихъ впадаютъ длинные мочевые канальцы; начинающіеся каждый въ периферическомъ или корковомъ слоѣ почки Мальпигіевымъ тѣльцемъ. Выходящій изъ Боумановой капсулы каналецъ образуетъ извилистую часть (*tubulus contortus*), а затѣмъ въ видѣ петли, называемой петлею Генле, спускается въ центральную или сердцевинную часть почки, чтобы вернуться опять въ корковый слой, а потомъ впадаетъ уже въ собирательные мочевые протоки (*tubuli recti*) (рис. 538). Отличіе почекъ млекопитающихъ отъ таковыхъ *Sauropsida* сводится главнымъ образомъ къ присутствію у млекопитающихъ почечной лоханки и въ болѣе рѣзкомъ разграниченіи между корковымъ и сердцевиннымъ слоемъ, что зависитъ отъ разницы въ расположеніи мочевыхъ канальцевъ. У млекопитающихъ собирательные протоки принимаютъ мочевые канальцы только въ своей периферической части, т.-е. въ корковомъ слоѣ, а у *Sauropsida* на всемъ своемъ протяженіи, т.-е. какъ въ корковомъ, такъ и въ сердцевинномъ слоѣ. Есть и еще одно отличіе: у *Reptilia* новообразование мочевыхъ трубокъ происходитъ въ теченіи всей жизни, а у млекопитающихъ только въ эмбриональный періодъ, кромѣ, впрочемъ, ехидны, у которой мочевые канальцы образуются тоже въ теченіи всей жизни, и вообще ея почки несутъ нѣкоторыя черты сходства съ таковыми рептилій (Zarnik, 1910).



Рис. 541. Почечная лоханка однолѣснаго человѣческаго зародыша съ четырьмя собирательными трубками перваго порядка. По Hauch.

Посмотримъ теперь, какъ устанавливается сравненіе нефридіальной системы позвоночныхъ съ таковой безчерепныхъ. Нефридіальные канальцы послѣднихъ не имѣютъ Боумановой капсулы, но около каждаго изъ нихъ соотвѣтствующій жаберный сосудъ образуетъ небольшое сплетеніе, представляющее зачатокъ *glomerulus* (стр. 17). У *Bdellostoma* между круглотыми пронефридіальными трубками закладываются первоначально и въ жаберной области, но тамъ онѣ атрофируются, а лежащія позади этой области остаются (Price, 1897). Изъ этого мы вправѣ заключить, что нефридіальные канальцы безчерепныхъ, лежащіе въ жаберной области, въ сущности соотвѣтствуютъ пронефросу, но представляютъ въ то же время существенное отъ него отличіе, а именно они открываются не во внутренней общій каналъ, а въ перибранхіальную полость, которая въ сущности ограничена наружной стѣнкой тѣла, углубленной внутрь. Можно думать, что первоначально нефридіальные канальцы, какъ безчерепныхъ, такъ и позвоночныхъ открывались наружу на бокахъ тѣла. Затѣмъ у безчерепныхъ, вслѣдствіе образованія перибранхіальной полости, они оказались открывающимися въ эту послѣднюю. Какъ совершился такой же переходъ у позвоночныхъ—мы не знаемъ и можемъ строить только предположенія. Бовери высказалъ гипотезу, что первично- и вторично-почечный протоки позвоночныхъ являются гомологами перибранхіальной полости безчерепныхъ. Дѣйствительно, можно думать, что первоначальный боковой рядъ наружныхъ отверстій нефридіальныхъ канальцевъ у предковъ хордовыхъ оказался лежащимъ на днѣ продольнаго желобка, коего края потомъ ссыались, и онъ превратился въ боковой лежащій подъ эктодермой каналъ. Образованіе этого канала у позво-

почныхъ не распространилось однако на жаберную область, гдѣ къ этому времени нефридіальныя каналцы были уже редуцированы, и жаберныя отверстія остались снаружи; тогда какъ у безчерепныхъ означенный процессъ имѣлъ мѣсто главнымъ образомъ въ жаберной области и вызвалъ образованіе перибранхіальной полости. У позвоночныхъ этотъ боковой каналъ сохранилъ меньшій калибръ и достигъ своимъ заднимъ концомъ до задняго прохода, куда онъ и открывается. Затѣмъ, повидимому, происходило укорачиваніе этого эктодермическаго канала и замѣна его передней части мезодермическимъ, образовавшимся главнымъ образомъ черезъ сліяніе самихъ нефридіальныхъ каналцевъ, а у большинства позвоночныхъ эктодермическая часть подверглась полной редукціи, и боковой каналъ сталъ исключительно мезодермическимъ.

При изложенномъ взглядѣ нами объясняется то обстоятельство, что задняя болѣе древняя часть вторично-почечнаго протока иногда возникаетъ изъ эктодермы и этимъ даетъ намъ указаніе на свое происхожденіе, а передняя новѣйшая — возникаетъ изъ мезодермы и указываетъ на свое возникновеніе инымъ путемъ, иногда же весь протокъ оказывается мезодермическимъ. Иначе говоря, мы здѣсь имѣемъ дѣло, какъ и при развитіи Мюллерава капала (стр. 551), съ меторизисомъ, т. е. съ перемѣщеніемъ границы двухъ частей различнаго происхожденія при преобладаніи одной части насчетъ другой, и притомъ съ замѣщеніемъ зачатка, возникающаго изъ одного эмбриональнаго пласта, зачаткомъ изъ другого эмбриональнаго пласта. Сопоставивъ изложенныя соображенія съ тѣмъ, что мы говорили относительно абдоминальныхъ поръ (стр. 538), мы приходимъ къ заключенію, что нефридіальному поколѣнію сегментальныхъ трубокъ, представленному у безчерепныхъ его нефридіальными каналцами, у позвоночныхъ предшествовало еще антенефридіальное поколѣніе, состоявшее изъ короткихъ каналцевъ, построенныхъ по типу нефридіальныхъ трубокъ кишечножаберныхъ: Тѣ трубки этого поколѣнія, которыя лежали позади задняго прохода, не вошли въ составъ общей нефридіальной системы, ибо образованіе собирательнаго бокового желобка, а потомъ капала, не распространилось за задній проходъ. Онѣ сохранились въ видѣ абдоминальныхъ поръ, сообщающихъ полость тѣла непосредственно съ наружной средой, т.-е. удержали свои первоначальныя отношенія. Весьма вѣроятно, что къ той же антенефридіальной системѣ, какъ мы уже указали, должны быть отнесены нефридіальныя трубки кишечножаберныхъ, а равно зачатки грудной железы позвоночныхъ, если будетъ доказано ея эктодермическое происхожденіе (стр. 421).

Возникновеніе половыхъ зачатковъ происходитъ у позвоночныхъ въ зародышевомъ состояніи насчетъ ближайшаго къ нефротому отдѣла боковыхъ пластинокъ, у низшихъ формъ, повидимому, неясно сегментированнаго и носящаго у нихъ названіе гонотома (стр. 100). Въ то время, какъ эпителий прочихъ частей полости тѣла уплощается, эпителий въ означенныхъ частяхъ остается высокимъ, цилиндрическимъ, а между клѣтками его появляются крупныя округлыя половыя клѣтки (рис. 358, В).

Впрочемъ, эти клѣтки у селажій сначала появляются и въ другихъ частяхъ перитонеального эпителия, но потомъ концентрируются только на двухъ боковыхъ складкахъ, образующихся при основаніи спинного мезентерія и представляющихъ собой зачатокъ пары гонадъ, лежащей около передняго конца Мюллерава канала (рис. 542). У двухъ живородящихъ костистыхъ рыбъ, а именно у *Micrometrus aggregatus* (Eigenmann, 1896) и у *Zoarcetes viviparus*, или бельдюги (Jungersen, 1889), наблюдали, что половыя клѣтки обособляются весьма рано (у *Micrometrus* въ стадіи дробленія на 32), но при формированіи зародыша онѣ все-таки попадаютъ на соответственное мѣсто въ перитонеальный эпителий, и дальнѣйшее развитіе идетъ тѣмъ же путемъ. Точно также сравнительно раннее появленіе половыхъ клѣтокъ, чаще всего въ энтодермѣ, наблюдалось и у другихъ рыбъ, а именно у скатовъ (Beard, 1902), ганойдовъ (Allen, 1909) и костистыхъ (у *Lophius*; Dodds, 1910), а въ иныхъ случаяхъ было замѣчено, что онѣ мигрируютъ между энтодермой и висцеральнымъ листкомъ мезодермы.

Раннее обособление половых клетокъ въ эпидермѣ наблюдалось у амфибій и рептилій (у черепахъ и ящерицъ), причемъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ описываютъ, что половыя клетки, возникшая первоначально на счетъ богатой желткомъ эпидермы, располагаются сначала однимъ срединнымъ рядомъ и двумя боковыми, а потомъ элементы этихъ зачатковъ идутъ на образованіе парныхъ definitivoныхъ зачатковъ (Allen, 1906; Jarvis, 1908; Кушакевичъ, 1909; Dustin 1910). Наконецъ, имѣются указанія на раннее обособленіе половых клетокъ у птицъ и млекопитающихъ. У млекопитающихъ наблюдалось мигрированіе половых клетокъ изъ-подъ эпителия задней кишки черезъ мезентерій въ перитонеальный эпителий (Рубашкинъ, 1909).

Вообще, какъ по отношенію къ беспозвоночнымъ, такъ и по отношенію къ позвоночнымъ, все болѣе и болѣе накапливается данныхъ въ пользу того взгляда, что половыя клетки,

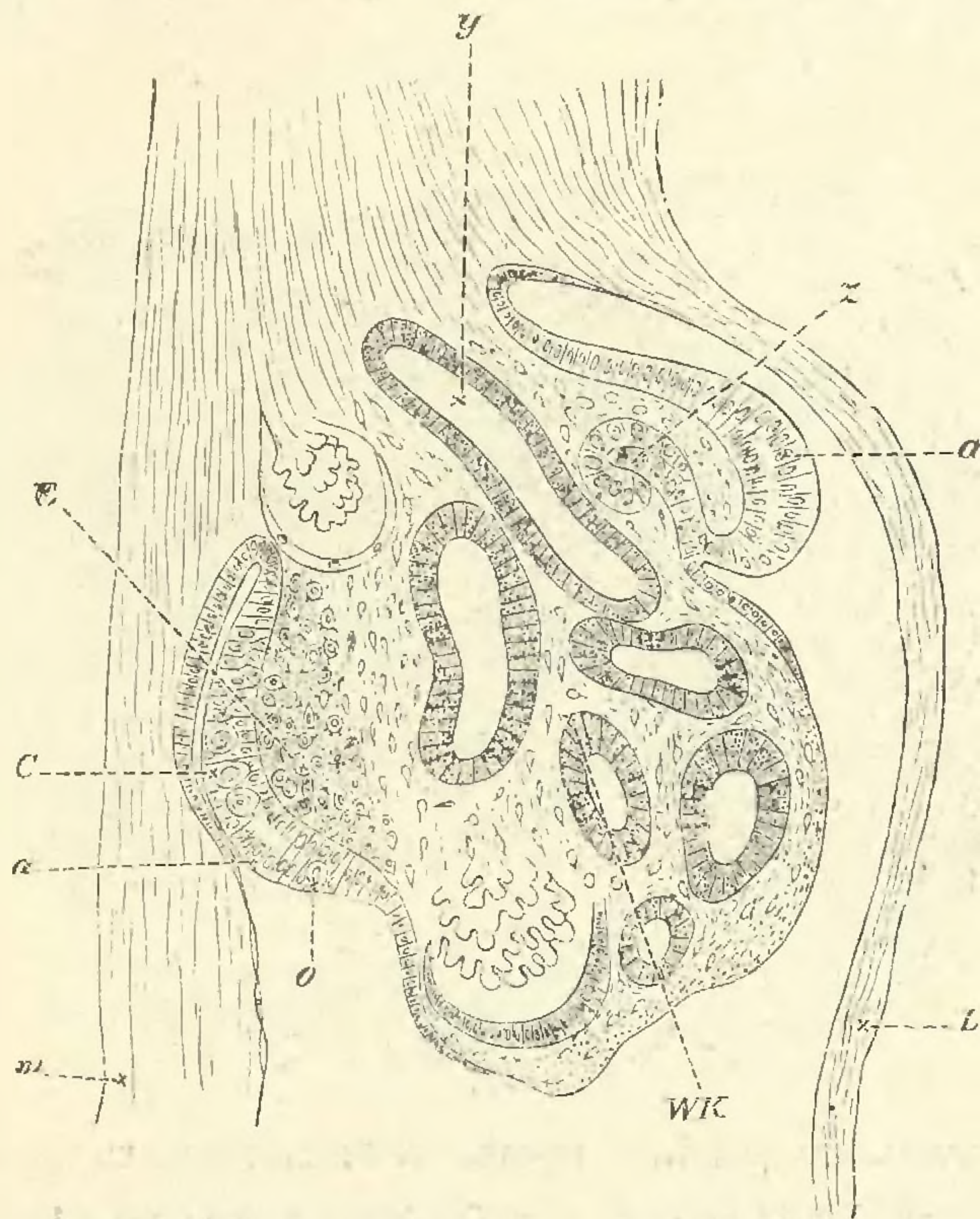


Рис. 542. Поперечный разрѣзь черезъ мезонефросъ и половой зачатокъ куриного зародыша. *WK*—мезонефросъ; *y*—Вольфовъ протокъ; *a*—участокъ перитонеального эпителия, дающій начало Мюллерову каналу—*ε*; *a'*—зачатковый эпителий съ первичными половыми клетками *C* и *o*; *E*—принадлежащая къ нему ткань—впослѣдствіи строма гонады; *m*—мезентерій; *L*—париетальный листокъ мезодермы. Изъ Гертвига по Вальдейеру.

не принадлежатъ ни къ одному изъ трехъ эмбриональныхъ пластовъ, составляютъ особый зачатокъ—генитодерму и лишь потомъ перемѣщаются въ перитонеальный эпителий. Впрочемъ, многіе изслѣдователи допускаютъ, что половой зачатокъ можетъ разрастаться на счетъ клетокъ этого эпителия, хотя съ другой стороны возможно, что клетки перитонеальнаго происхожденія идутъ на образованіе окружающихъ половыхъ клетокъ фолликулярныхъ клетокъ, а не самихъ половыхъ, развивающихся, можетъ быть, исключительно изъ элементовъ генитодермы.

Такимъ образомъ, какъ яичники (*ovaria*), такъ и сѣменники (*testes*) представляютъ сначала парное набуханіе перитонеальной соединительной ткани, покрытое особымъ эпителиемъ, называемымъ зачатковымъ, и подвѣшенное къ спинной стѣнкѣ полости тѣла обыкновенно на брызжейкѣ: яичникъ на *mesogarium*, сѣменникъ на *mesorchium*. Если яичникъ и сѣменникъ отличаются по

строению, то это уже результатъ позднѣйшей дифференцировки, а первоначально половой зачатокъ бываетъ индифферентнымъ. Развитие одной части полового зачатка въ сторону мужскую и другой—въ сторону женскую можетъ привести къ образованію гермафродитныхъ гонадъ и гермафродитныхъ особей, встрѣчающихся нормально лишь у немногихъ позвоночныхъ, но въ видѣ аномаліи встрѣчающихся во всѣхъ классахъ. Если яичникъ и сѣменникъ развиты съ той и другой стороны, гермафродитизмъ носитъ названіе двусторонняго, но въ видѣ аномаліи зачатокъ одной стороны можетъ дать яичникъ, другой—сѣменникъ, и получается односторонній гермафродитизмъ, наблюдаемый у птицъ

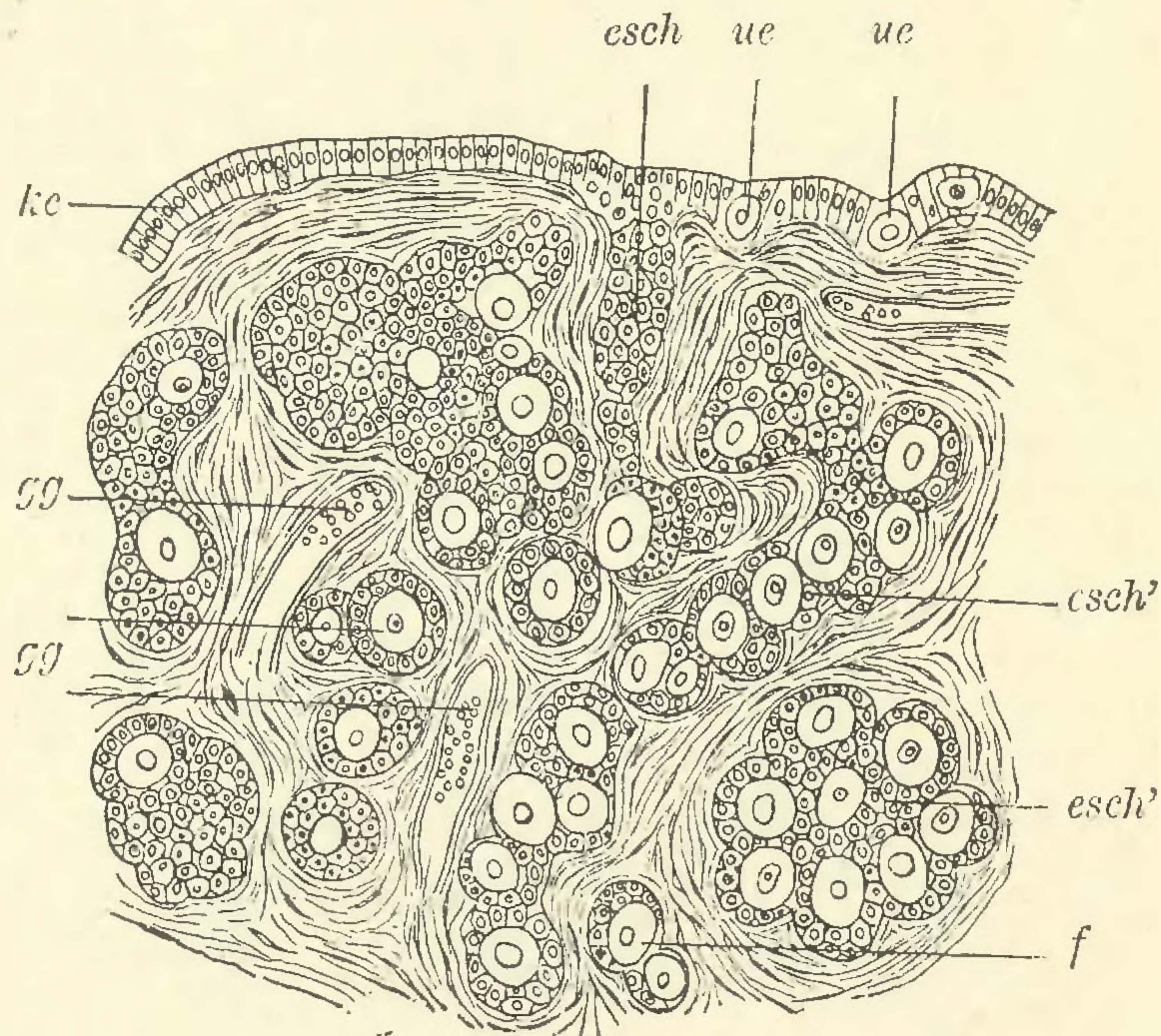


Рис. 543. Часть сагиттальнаго разрѣза черезъ яичникъ новорожденной дѣвочки. *ke*—зачатковый эпителий; *esch*—яйцевые шнуры; *ue*—первичныя половыя клѣтки, лежащія въ зачатковыхъ эпителии; *esch'*—шнуры, начинающіе распадаться на фолликулы; *f*—фолликулы, начинающія обособляться отъ шнуровъ; *gg*—сосуды. Изъ Гертвига по Вальдейеру.

и млекопитающихъ. Наконецъ, у вполне нормальныхъ самцовъ раздѣльнополыхъ рыбъ и амфибій въ сѣменникахъ находятъ крупныя клѣтки, похожія на молодыя яйца (Dean, 1899).

Гонады залагаются первоначально парными и, если наблюдаются непарныя гонады, то онѣ представляютъ результатъ сліянія парнаго зачатка или развитія зачатка одной стороны въ ущербъ зачатку другой. Такъ у *A m m o s o e t e s* повидимому залагается пара гонадъ, но, вслѣдствіе отсутствія синнаго мезентерія, обѣ онѣ сливаются у взрослой миноги въ одну (рис. 549). Это наблюдается и у другихъ рыбъ. У *M u x i n e* наоборотъ обыкновенно развивается одна правая гонада, лѣвая-же по большей части вовсе не развивается. Такое одностороннее развитіе гонадъ тоже наблюдается у нѣкоторыхъ рыбъ, у птицъ и др. Первоначальная закладка половыхъ продуктовъ тоже происходитъ одинаково у обоихъ половъ. Эпителий гонады зрѣеетъ въ ея внутреннюю соедини-

тельно-тканную опору, или строму, въ видѣ плотныхъ многоклеточныхъ шнуровъ, которые потомъ разбиваются на отдѣльные округлые комплексы клетокъ, или фолликулы.

Въ яичникѣ фолликулы эти содержатъ въ себѣ одну большей величины клетку — яйцевую, происшедшую изъ первично-половой клетки (рис. 543). Иногда яйцевыхъ клетокъ можетъ быть въ одной фолликулѣ двѣ или болѣе, но вѣроятно такая фолликула потомъ распадается на двѣ или большее число. Снаружи фолликула одѣвается содержащей сосуды и иногда прииѣсь гладкихъ мышцъ соединительно-тканной оболочкой—*theca folliculi*. У млекопитающихъ (рис. 544) внутри фолликулы образуется полость, содержащая въ себѣ серозную жидкость—*liquor folliculi*, а яйцо лежитъ въ небольшомъ клеточномъ выступѣ, вдающемся

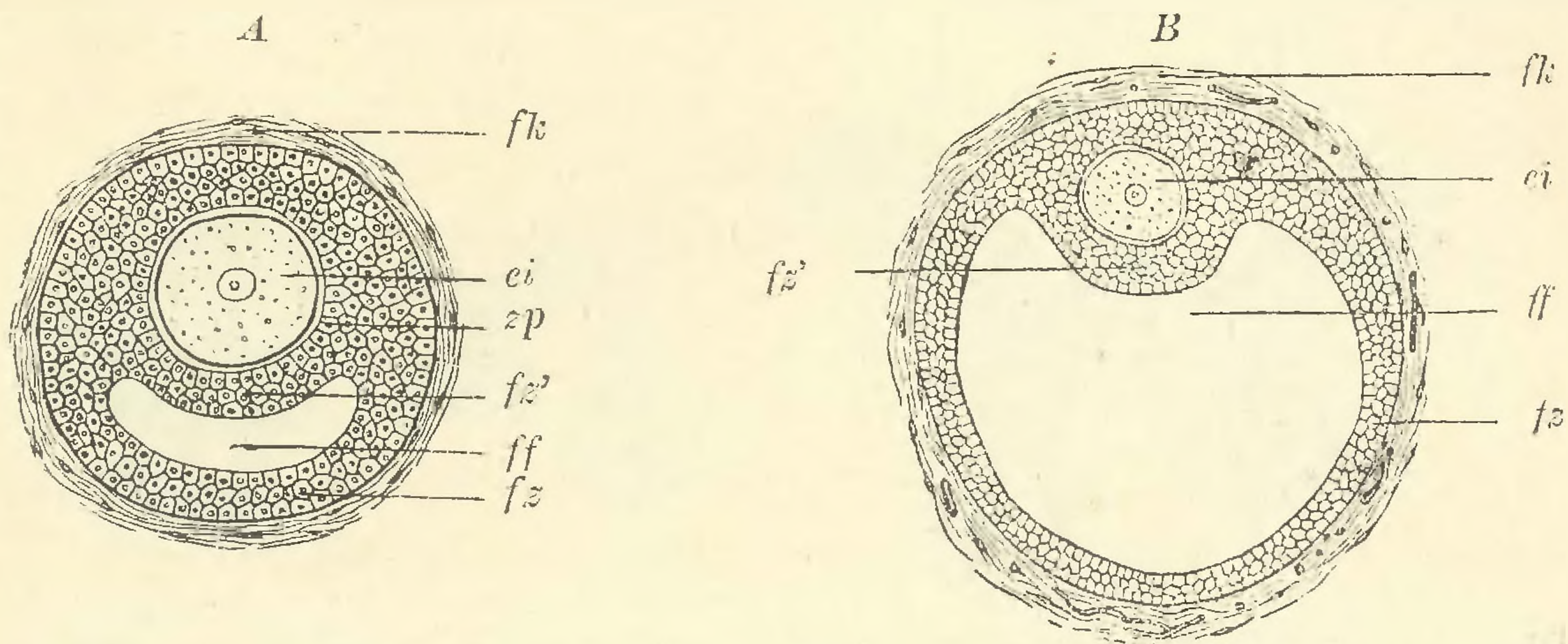


Рис. 544. Двѣ стадіи развитія Граафова пузырька. *ei*—яйцо; *fz*—клетки фолликулы; при *fz'* послѣднія образуютъ *cumulus oophorus*; *ff*—*liquor folliculi*; *fk*—*theca folliculi*; *zp*—*zona pellucida*. Изъ Гертвига.

въ эту полость и называемомъ *cumulus oophorus s. discus proligerus*, тогда какъ прочая часть фолликулярныхъ клетокъ получаетъ названіе *stratum granulosum*. Яйцо окружено прозрачной оболочкой—*zona pellucida s. radiata* (стр. 36). Весь этотъ комплексъ называется Граафовымъ пузырькомъ и при выходѣ яйца онъ лопається. Яйцо по выходѣ изъ яичника или падаетъ въ полость тѣла, а оттуда въ воронки яйцеводовъ, т.-е. Мюллеровыхъ каналовъ, или непосредственно подхватывается воронками яйцеводовъ. Выстилающимъ яйцеводы мерпательнымъ эпителиемъ и мышечными сокращеніями ихъ стѣнки яйцо гонится наружу, часто одѣваясь по пути различными оболочками, выделяемымъ железами, залегающимъ въ стѣнкахъ яйцевода. Впрочемъ этотъ путь свойственъ не всѣмъ позвоночнымъ. Иногда яйца изъ полости тѣла, какъ было указано выше, выходятъ наружу черезъ половую пору (стр. 537). Иныя отношенія представляютъ сѣменники (рис. 545). Образовавшіяся въ нихъ фолликулы не содержатъ центральной клетки и представляютъ собой настоящіе пузырьки. Въ формѣ пузырьковъ фолликулы сѣменниковъ сохраняются глав-

нымъ образомъ у низшихъ рыбъ, а именно у круглоротыхъ и селахій и лишь немногихъ костистыхъ, обыкновенно же онѣ принимаютъ форму вытянутыхъ мѣшечковъ, или сѣменныхъ трубочекъ (*tubuli seminiferi*), слѣпыхъ съ одного конца, а другимъ направляющихся къ той части сѣменника, къ которой прилежитъ мезонефросъ. Эти трубочки, какъ и фолликулы селахій и др., вступаютъ въ связь съ канальцами мезонефроса, имѣющими мерцательный эпителий, и такимъ образомъ съ Вольфовымъ каналомъ, играющимъ роль сѣмяпровода (*vas deferens*). При атрофii мезонефроса у Amniota часть его удерживается, какъ мы видѣли, въ видѣ выводящихъ сѣменныхъ протоковъ (*vasa efferentia*). Эпителиальная клѣтка сѣменныхъ трубокъ образуетъ частью сѣмяобразовательныя клѣтки, изъ которыхъ и развиваются живчики, частью залегающія между ними опорныя. У круглоротыхъ рыбъ впрочемъ сѣменники не при-



Рис. 545. *A*—часть мужского полового зачатка зародыша акулы въ 17 см. въ стадii образования шнуровъ; *B*—сѣменная фолликула изъ полового зачатка зародыша акулы въ 25 см. *us*—первичныя сѣменные клѣтки; *sc*—выводящій каналецъ, кончающійся у фолликулы слѣпо и приходящій съ ней въ связь лишь впоследствии. Изъ Гертвига по Семлеру.

ходятъ въ связь съ протоками, и живчики попадаютъ въ полость тѣла и выводятся черезъ половую пору. Вѣроятно, у предковъ прочихъ позвоночныхъ живчики тоже попадали въ полость тѣла и оттуда выводились черезъ воронки мезонефроса, но потомъ, надо думать, возникли желобки на поверхности перитонеальной выстилки, проводившіе живчики отъ сѣменныхъ трубокъ, сначала метамерно расположенныхъ, къ соотвѣтственнымъ воронкамъ мезонефроса, а затѣмъ желобки замкнулись въ трубки и такимъ образомъ установилась непосредственная связь между сѣменными трубками и мезонефридiальными (рис. 562). Такимъ образомъ, пути мужскіе и женскіе являются различными у громаднаго большинства позвоночныхъ, а потому у нихъ, при одновременномъ сохраненiи тѣхъ и другихъ путей, возможенъ гермафродитный характеръ половыхъ путей. Иногда Мюллеровъ каналъ сохраняется у самцовъ нормально (рис. 551, 554, 564, 565), а иногда только въ видѣ аномалии, причемъ эта аномалия вовсе можетъ быть и не связана съ гермафродитизмомъ гонадъ.

Точно также возможно сохраненіе частей мужскихъ половыхъ путей у самки. Это же обстоятельство объясняетъ намъ, почему возможенъ у позвоночныхъ

полный гермафродитизмъ. Если половой зачатокъ раздѣляется на мужской и женскій, то стоитъ сохраниться мужскимъ и женскимъ путямъ, чтобы получился случай полного гермафродитизма.

Околопочечные органы¹⁾ или железы (*gl. adrenales*) (рис. 548) не только по своему отправленію, но и по морфологическому значенію представляются весьма загадочными. Околопочечныя железы у *Amniota* представляются органами сложными. У млекопитающихъ онѣ составлены изъ двухъ частей: периферической, или коркового вещества, и центральной, или мозгового вещества. Последнее содержитъ многочисленныя гангліозныя клѣтки. Главная особенность строения этого органа та, что кровеносные сосуды его незамкнуты. Въ корковомъ веществѣ кровь циркулируетъ, какъ между клѣтками, такъ и внутри клѣтокъ, подвергаясь, вѣроятно, очищенію отъ токсиновъ. Въ мозговомъ веществѣ, представляющемъ какъ-бы железу, состоящую изъ замкнутыхъ трубокъ, содержимое послѣднихъ просачивается въ кровеносные сосуды, и эта часть, слѣдовательно, представляетъ железу съ внутреннимъ выдѣленіемъ. Такимъ образомъ корковое и мозговое вещество имѣютъ не только различное строеніе, но и различную функцію (Lydia Félicine, 1904). Кромѣ того, клѣтки коркового и мозгового вещества отличаются по весьма характерному содержимому. Въ клѣткахъ коркового вещества находятся особыя жироподобныя зернистости, по составу близкія къ лецитину, а въ клѣткахъ мозгового вещества характерныя хромофильныя зернистости, которыя мы уже видѣли въ клѣткахъ симпатической нервной системы и другихъ (стр. 294). Но у *Amniota*, а именно съ наибольшей наглядностью это видно при сравненіи селажій и амфибій, околопочечные органы представлены

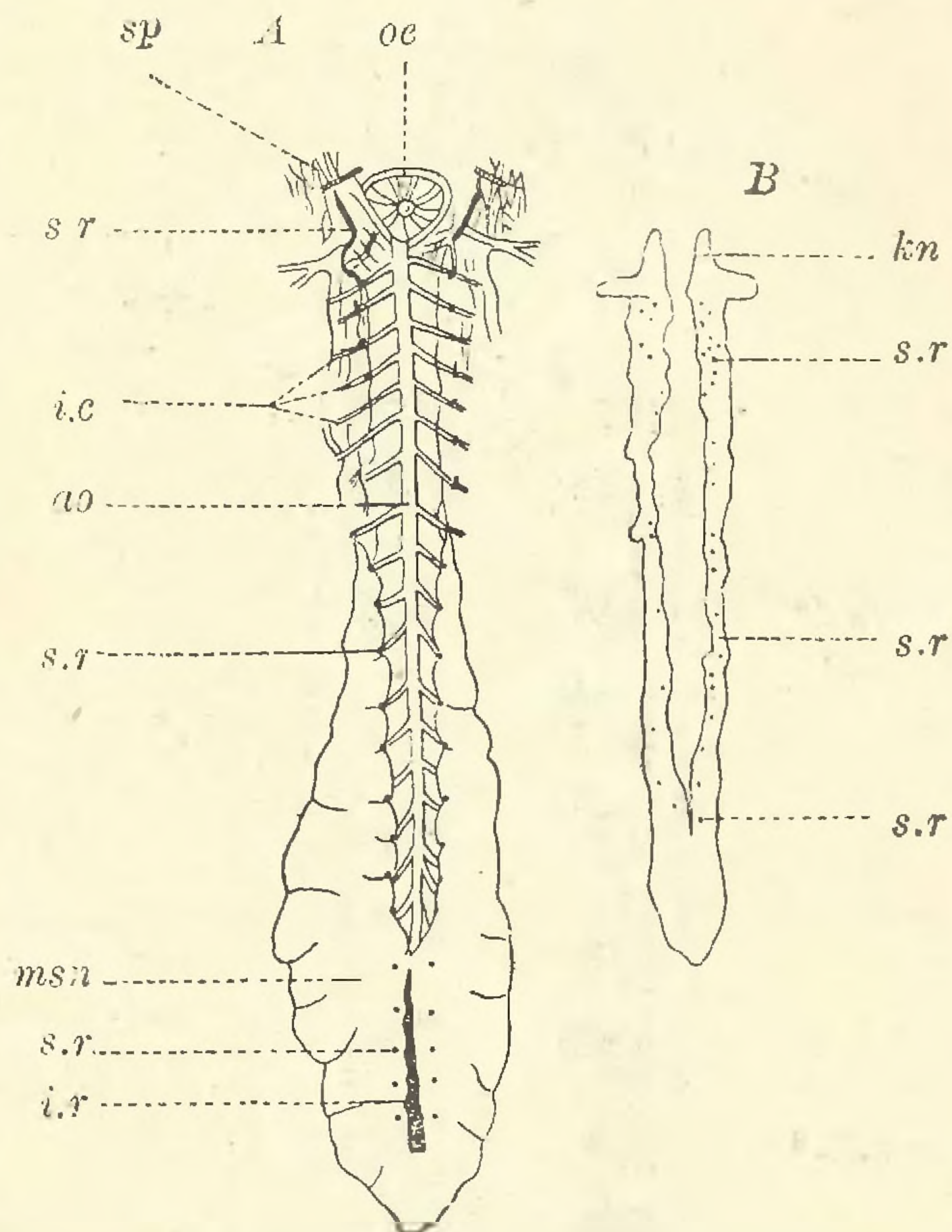


Рис. 546. Околопочечные органы: *A* — акулы (*Scyllium catulus*); *B* — осетра (*Acipenser sturio*). *ao* — аорта; *ic* — межреберныя артеріи (*a. intercostales*); *i.r* — межпочечныя органы (*gl. interrenales*); *kn* — головной отдѣлъ почек (мезонефроса); *msn* — почки (мезонефросъ); *sp* — симпатическія гангліи; *s.r.* — надпочечныя органы (*gl. suprarenales*). По Vincent.

¹⁾ Наименованіе этихъ органовъ надпочечными железами уже потому неудобно, что оно вѣрно только по отношенію къ вертикально ходящимъ приматамъ и, кромѣ того, ведетъ къ смѣшенію съ надпочечными органами.

органами двоякаго рода. Во-первыхъ, у нихъ имѣются органы межпочечные (*gl. interrenales*), которые возникаютъ, какъ это было первоначально доказано Брауэромъ для *Gymnophiona*, а потомъ другими и для другихъ позвоночныхъ, въ видѣ боковыхъ метамерно расположенныхъ набуханий перитонеального эпителия, впоследствии отщипывающихся и лежащихъ чаще въ видѣ непарнаго или рѣже парнаго ряда между внутренними краями обѣихъ по-

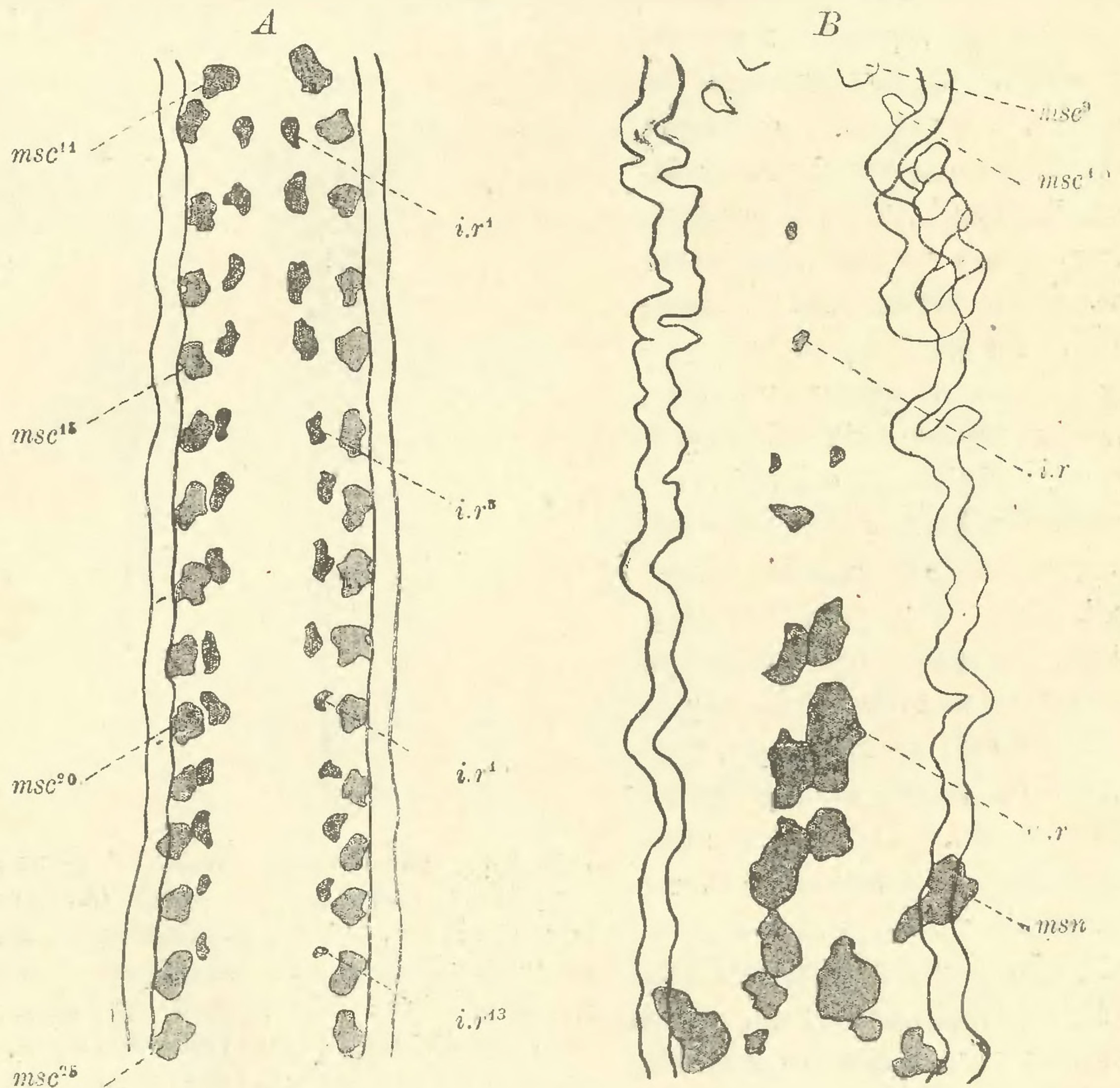


Рис. 547. Околопочечные органы зародыша безполой асфибии (*Nurogeophis rostratus*): *A*—въ болѣе молодой, *B*—въ болѣе развитой стадіи. *msn* — мезонефридальные каналцы; *msc*¹¹—*msc*²⁵—нефротомы соответствующихъ метамеръ; *i.r*¹—*i.r*¹³—межпочечные органы (*gl. interrenales*). По Брауэру.

чекъ, откуда и ихъ названіе (рис. 547). Потому эти зачатки обыкновенно соединяются въ одинъ непарный или рѣже парный удлинненный органъ, причемъ значительная часть зачатковъ можетъ подвергаться редукиці. Во вторыхъ, у тѣхъ же формъ существуютъ тоже метамерно располагающіеся органы, представляющіе комплексы хромофильныхъ клѣтокъ, отдѣлившихся отъ симпатической системы, и лежащіе у салахій обыкновенно надъ почками (т.-е. вдоль ихъ спин-

ной поверхности; рис. 546), а у амфибій уже тѣсно прилегающіе безъ особаго порядка къ межпочечнымъ органамъ. Эти органы, у акулъ сохраняющіе метамерное расположеніе, получили наименованіе надпочечныхъ (*gl. suprarenales*). Такимъ образомъ, сконцентрированные околопочечные органы *Amniota* являются результатомъ соединенія первоначально метамерныхъ межпочечныхъ и надпочечныхъ органовъ, а у млекопитающихъ и результатомъ обрастанія первыми вторыхъ. Самый зачатокъ околопочечныхъ органовъ пытались связать и съ мезо-

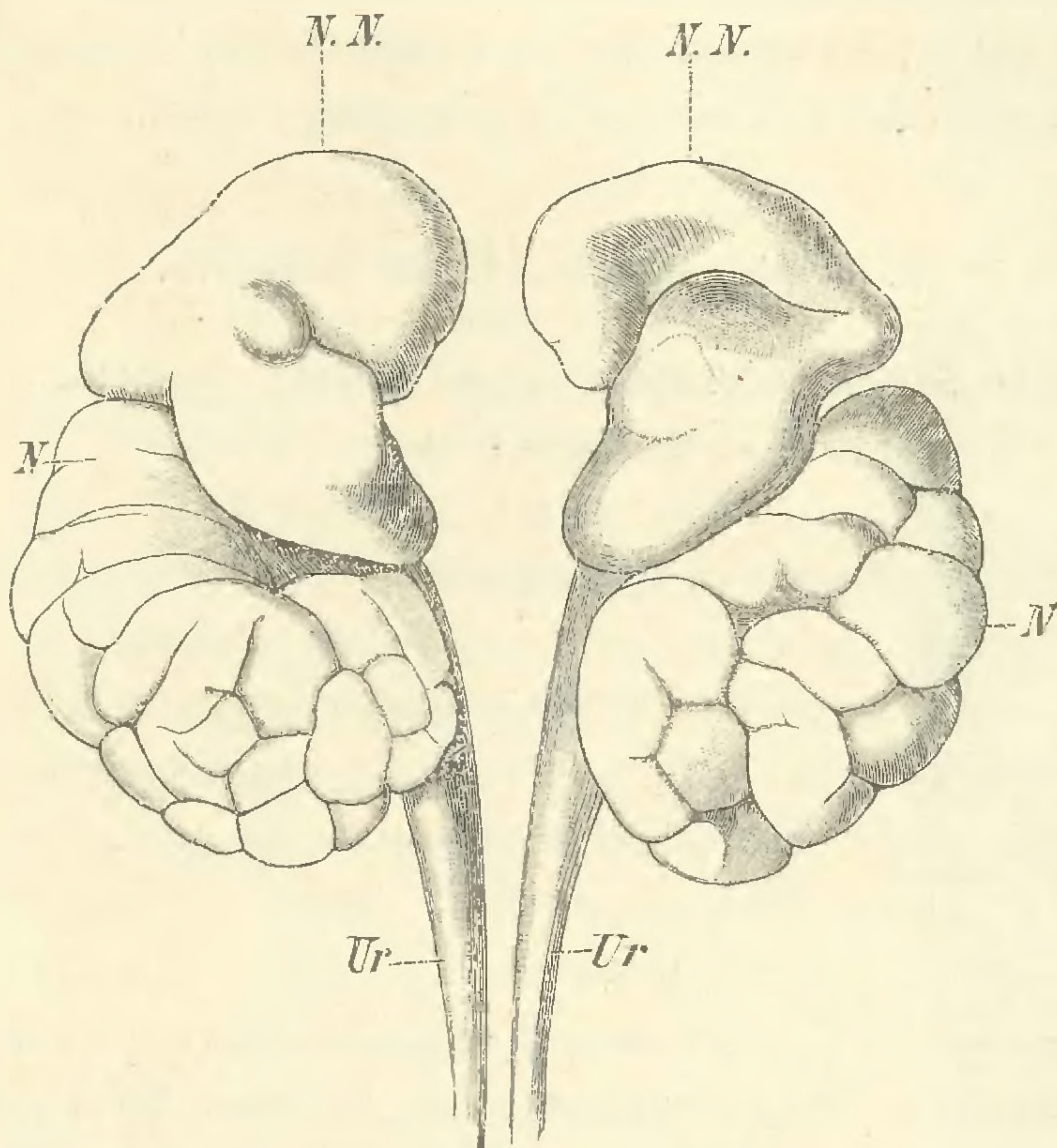


Рис. 548. Почки и околопочечныя железы человеческого зародыша. *N*—почки, раздѣлившіяся на лопасти; *Ur*—мочеточники; *NN*—околопочечныя железы. Изъ Вилерстейма.

нефридiальнымъ (у селахій) и съ половымъ (у *Sauropsida*) зачатками, но можно считать доказаннымъ, что эти органы залагаются независимо отъ того и другого.

Органы самца и самки, имѣющіе непосредственное отношеніе къ наружнымъ половымъ отверстиямъ и служащіе для спариванія, называются **наружными половыми**. Мы видѣли, что открываются половые протоки первоначально въ заднюю часть кишки, или клоаку, но у многихъ рыбъ (круглоротыхъ, ганоидовъ и костистыхъ) и у живородящихъ млекопитающихъ мочеполовое отверстіе является отдѣленнымъ отъ заднепроходнаго, а у многихъ костистыхъ и мочево-е обособлено отъ полового. Если половые и мочевые выводящіе протоки открываются въ общій резервуаръ, то онъ получаетъ названіе мочеполового синуса (*sinus urogenitalis*; стр. 360). Такъ у млекопитающихъ мочеточники и половые протоки открываются въ общій мочеполовой синусъ, а этотъ уже въ клоаку

или чаще наружу. Что касается до наружныхъ половых органовъ, то они могутъ имѣть весьма разнообразное морфологическое значеніе. Въ качествѣ совокупительныхъ органовъ являются то брюшные плавники (у селахій), то анальный плавникъ (нѣкоторыя костистыя), то пара особыхъ придатковъ клоаки (змѣи и ящерицы), то непарный органъ (*penis*), помѣщающійся на брюшной стѣнкѣ клоаки (черепахи, крокодилы, птицы, яйцеродныя млекопитающія), а при полномъ раздѣленіи послѣдней на мочеполовой синусъ и прямую кишку помѣщающійся снаружн впереди задняго прохода (живородныя млекопитающія). У формъ, не имѣющихъ совокупительныхъ органовъ, оплодотвореніе яицъ по большей части происходитъ внѣ тѣла матери.

В. Мочеполовая система Anamnia.

Мочеполовая система круглоротыхъ во многихъ отношеніяхъ представляется своеобразной. Функционирующими почками (*renes*) является мезонефросъ, который въ видѣ двухъ удлинненныхъ тѣлъ лежитъ на спинной сторонѣ полости тѣла и даетъ два мочеточника (*ureteres*), представляющіе собой морфологически вторично-почечные или Вольфовы протоки (рис. 529). Они впадаютъ позади въ мочеполовой синусъ (*sinus urogenitalis*), открывающійся позади задняго прохода на особомъ сосочкѣ (рис. 527). У *Muxinidae* мезонефросъ имѣетъ ту особенность, что его каналцы коротки и не образуютъ сплошного органа, а лежатъ другъ за другомъ на нѣкоторомъ разстояніи, у молодыхъ особей даже метамерно. Но почечные каналцы ни у *Petromyzontidae*, ни у *Muxinidae* не сохраняютъ воронокъ и заканчиваются Мальпигіевыми тѣльцами. Пронефросъ сохраняется у обѣихъ группъ круглоротыхъ въ видѣ нѣсколькихъ воронокъ, открывающихся въ перикардіальную полость, которая у круглоротыхъ сохраняетъ сообщеніе съ общей полостью тѣла (стр. 491), но у *Muxinidae* пронефридальныя воронки лишены связи съ почечнымъ протокомъ и отчасти подвергаются дегенерации. Сосудистыя сплетенія заднихъ воронокъ пронефроса образуютъ *glomus*. Гонады, какъ мужская (*testis*), такъ и женская (*ovarium*) у круглоротыхъ обыкновенно въ видѣ непарнаго левосторонняго органа (рис. 549), подвѣшеннаго на брызжейкѣ къ спинной стѣнкѣ полости тѣла, непосредственно надъ кишечникомъ, хотя у *Muxinidae* иногда на нѣкоторомъ протяженіи бываютъ развиты гонады на обѣихъ сторонахъ.

Въ яичникѣ яйца развиваются безъ образованія явственныхъ фолликулъ, а сѣменники сохраняютъ фолликулярное строеніе. Такъ какъ они лишены выводящихъ протоковъ, то живчики поступаютъ прямо въ полость тѣла. У *Muxinidae* самцы рѣдки и, повидимому, задняя часть яичника у молодыхъ самокъ функционируетъ какъ сѣменникъ, т.-е. *Muxinidae* является протандрически гермафродитной. Впрочемъ по другому представленію (Schreiner, 1904) гермафродитизмъ *Muxinidae* рудиментарный. У самцовъ передняя часть гонады представляетъ собой рудиментарный и, слѣдовательно, бесплодный яичникъ, а у самокъ задняя такой

же рудиментарный и бесплодный сѣменикъ. Кроме того встрѣчаются совершенно бесплодныя особи. Нѣкоторая тенденція къ гермафродитизму выражена и у *Athysanetes*, тогда какъ взрослые многи вполне раздѣльнопопы. Яйца и живчики выводятся черезъ половую пору (*porus genitalis*), несущую слѣды парнаго происхожденія (особенно у *Bdellostoma*) (рис. 526). Удлиненно-овальные яйца *Bdellostoma* снабжены твердой оболочкой съ нѣсколькими крючками на каждой полюсѣ, которыми яйца сѣпляются въ видѣ цѣпочки, помещающейся сзади въ студенистомъ чехлѣ, выдѣляемомъ кожными железами матери, которая сидитъ въ той-же студенистой массѣ. Эта оболочка образуется кругомъ яйца, когда оно поступаетъ въ особое углубленіе брызжейки, изъ коего уже попадаетъ въ полость тѣла. У *Petromyzontidae* половая пора открывается въ мочеполовой синусъ (рис. 527), а у *Muxinidae* — между заднепроходнымъ и мочевымъ отверстіемъ, лежащимъ тоже на сосочкѣ, какъ и выводящее отверстіе синуса у *Petromyzontidae*. Заднепроходное и половое отверстіе у *Muxinidae* оторочены общей складкой, слабо выраженной у *Petromyzontidae*, такъ что нѣкоторые изслѣдователи (Bourne, 1898) говорятъ по отношенію къ *Muxinidae* о клоакѣ. Межпечечные органы (*gl. interrenales*), не найденные у *Muxinidae*, у *Petromyzontidae* развиты и притомъ также въ хвостовой и головной области въ видѣ двухъ рядовъ тѣлецъ, нерѣдко лопастныхъ и лежащихъ вдоль заднихъ кардинальныхъ венъ и другихъ сосудовъ, а надпочечные (*gl. suprarenales*), развиты у круглоротыхъ и въ хвостовой области, въ видѣ двухъ рядовъ скопленій, лежащихъ вдоль аорты и ея нѣкоторыхъ вѣтвей (Giassini, 1902).

Почки селакій представлены мезонефросомъ. Рудиментарный пронефросъ, состоящій изъ небольшого числа трубочекъ безъ клубочковъ, рано редуцируется, образуя сля-

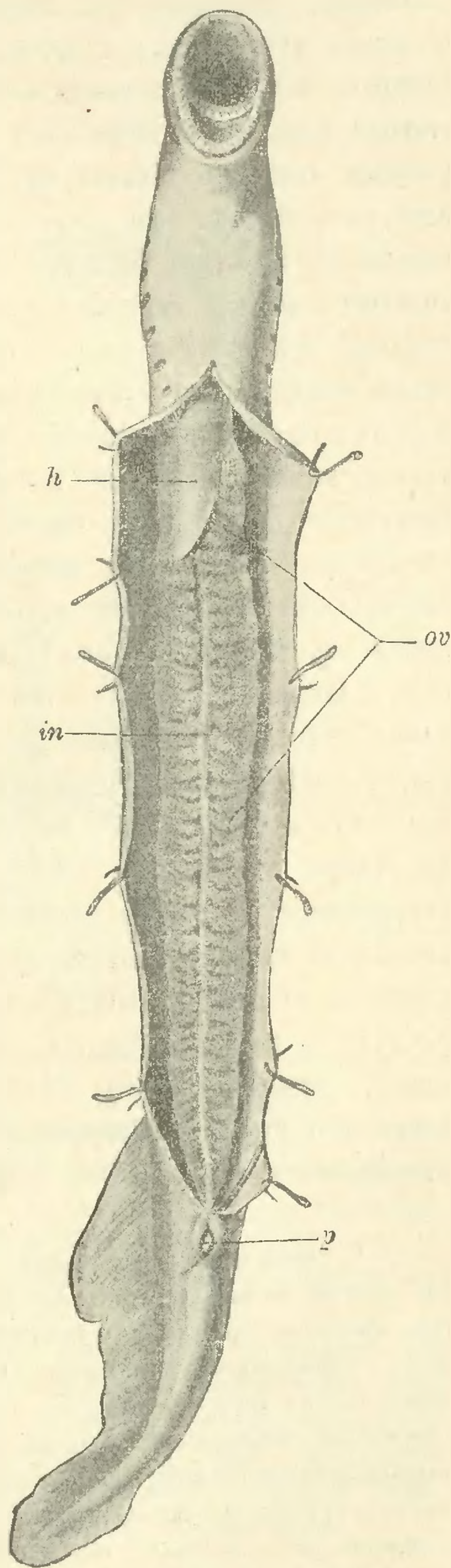


Рис. 549. Минога (*Petromyzon marinus*) вскрытая. *h*—печень; *in*—кишечникъ; *ov*—яичникъ; *p*—мочеполовой сосочекъ. По Panizza.

ніемъ своихъ воронокъ воронку Мюллера канала, тогда какъ мезонефросъ у многихъ селакій въ теченіи всей жизни или же только въ молодости сохраняетъ воронки. Въ передней части почекъ эти воронки иногда расположены метамерно, но вообще число ихъ съ возрастомъ уменьшается и подвержено большимъ индивидуальнымъ колебаніямъ. Почки, лежащія на спинной сторонѣ подь перитонеальнымъ слоемъ и связанныя съ нимъ упомянутыми воронками, состоятъ у самки изъ двухъ отдѣловъ: передняго лентовиднаго и задняго расширеннаго (рис. 550, В). Лентовидный отдѣлъ почки отдаетъ свои канальцы въ Вольфовъ каналъ, который въ своей задней части расширяется и образуетъ мочевой синусъ, а этотъ, соединившись съ синусомъ противоположной стороны, открывается на сосочкѣ въ клоаку. Въ этотъ же синусъ открывается задній отдѣлъ почки однимъ или нѣсколькими отдѣльными протоками¹⁾. У самокъ *Poloserrhali*, у которыхъ передній отдѣлъ почки съ возрастомъ редуцируется, имѣется непарный мочевой пузырь, котораго морфологическое значеніе неизвѣстно. У взрослыхъ самцовъ селакій передній отдѣлъ почки, тѣсно примыкающій къ сѣменникамъ, перестаетъ функционировать какъ мочеотдѣлительный, теряетъ свои Мальпигіевы тѣльца и пріобрѣтаетъ характеръ железы, открывающейся въ Вольфовъ каналъ посредствомъ метамерно расположенныхъ канальцевъ. Вольфовъ каналъ при этомъ дѣлается сѣмяпроводомъ (*vas deferens*), котораго ближайшая къ лентовидному отдѣлу почки извитая часть образуетъ одѣтый общей оболочкой клубокъ, или эпидидимисъ (*epididymis*), а лентовидная часть почки, выдѣляющая бѣловатую жидкость, примѣшивающуюся къ сѣмени, является въ видѣ особой железы (железа Лейдига). Сѣмяпроводы открываются въ особый отдѣлъ клоаки—мочеполовой синусъ, въ который открываются мочевые протоки задняго отдѣла почки, нерѣдко первоначально соединяющіеся въ одинъ общій мочеточникъ (рис. 550, А). У самцовъ *Poloserrhali*, у которыхъ заднія части почекъ могутъ сливаться въ непарный органъ (у химеры; Burlend, 1910), мочевые протоки задней части почки остаются другъ отъ друга обособленными и лишь впадаютъ общимъ съ каждой стороны отверстиемъ въ мочеполовой синусъ (рис. 551).

¹⁾ Относительно этого задняго отдѣла почки селакій давно указывалось на его нѣкоторое сходство съ метанефросомъ *Amniota*. По позднѣйшимъ изслѣдованіямъ (Worcea, 1906) есть нѣкоторая аналогія и въ развитіи почекъ селакій съ метанефросомъ, а именно выводныя части нефридіальныхъ канальцевъ образуются отъ Вольфоваго канала, подобно тому, какъ собирательныя трубки метанефроса образуются отъ мочеточника (рис. 537); затѣмъ, на ряду съ первичными, снабженными воронками и метамерно расположенными мезонефридіальными трубками, сохраняющимися сравнительно у немногихъ селакій, образуются комплексы вторичныхъ и третичныхъ трубокъ безъ воронокъ (рис. 533), причемъ эти трубки уже возникаютъ не какъ отпрыски метамерно расположенныхъ первичныхъ трубокъ, а въ ткани самой почки (образованной разрастаніемъ лишь небольшихъ участковъ отдѣльныхъ первичныхъ трубокъ), т.-е. въ нефрогенной ткани. Сама почка тоже распадается на метамерно расположенныя участки, между которыми и залегаютъ метамерно расположенныя первичныя трубки. Вообще, вопросъ о гомологіи почекъ различныхъ позвоночныхъ далекъ отъ окончательнаго рѣшенія.

Женские половые органы селакій (рис. 550, *B*) представлены двумя подвѣшенными на брызжейкахъ (*mesovaria*) яичниками и двумя яйцеводами (*oviductus*), т.-е. Мюллеровыми каналами, впадающими вмѣстѣ или порознь въ клоаку. Иногда развивается только одинъ лѣвый яичникъ (у скатовъ сем.

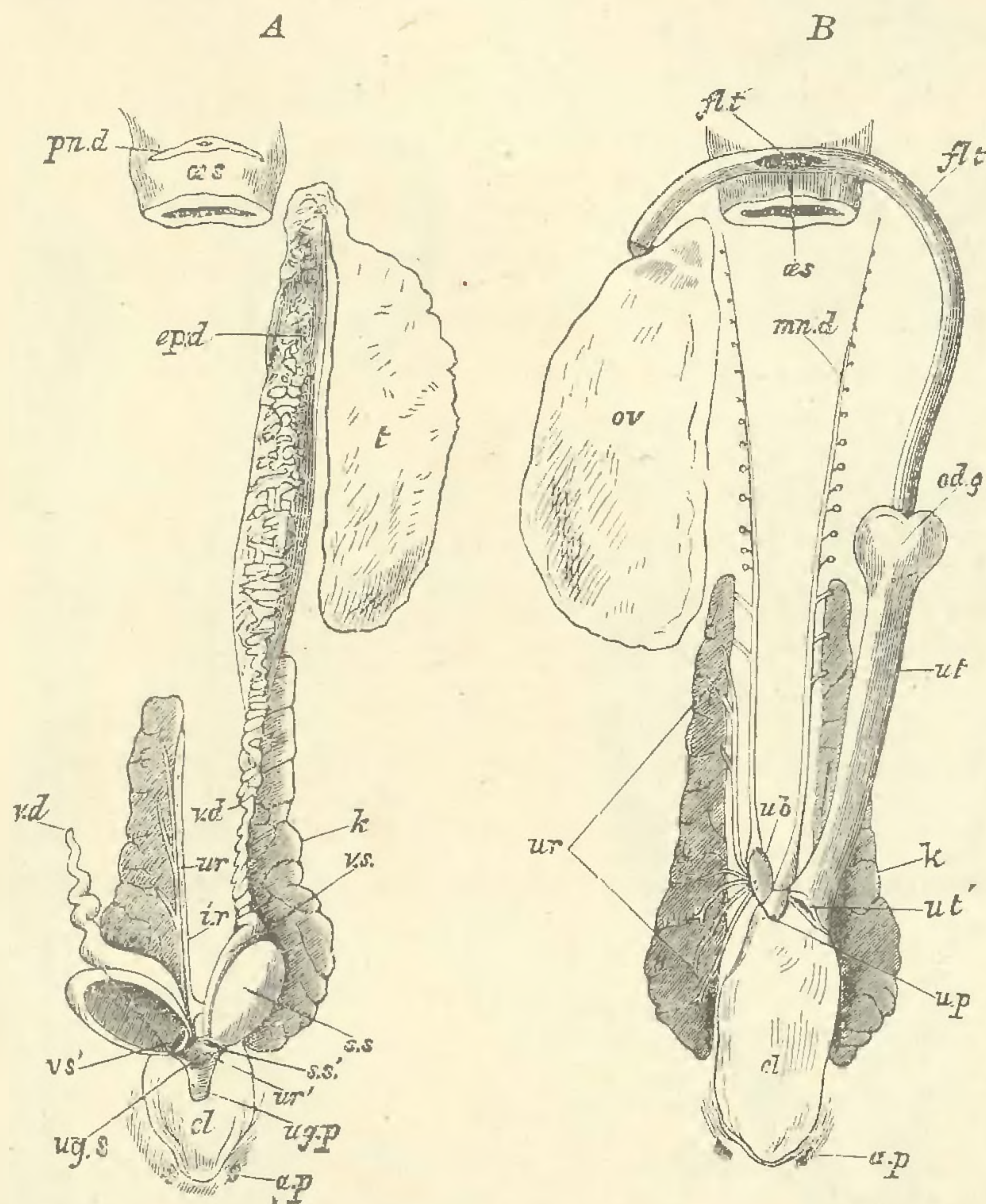


Рис. 550. *A* — мужские мочеполовые органы ската (*Raja batia*); сѣменникъ, эпидимисъ и часть сѣмяпровода правой стороны удалены и правый сѣменной пузырь вскрытъ. *a.p*—абдоминальныя поры; *cl*—клоака; *epd*—эпидимисъ; *k*—почка; *oes*—пищеводъ; *pn.d*—рудиментъ Мюллера канала; *s.s*—сѣменной мѣшокъ; *s.s'*—его отверстіе въ мочеполовой синусъ—*ug.s*; *t*—сѣменникъ; *ug.p*—мочеполовой сосочекъ; *ur*—мочеточникъ; *ur'*—его отверстіе въ мочеполовой синусъ; *v.d*—сѣмяпроводъ; *v.s*—сѣменной пузырь; *v.s'*—его отверстіе въ сѣменной мѣшокъ (ср. схему рис. 540, *A*). По Паркеру.

B—женские органы того-же ската; лѣвый яичникъ и часть праваго яйцевода удалены; клоака и лѣвая половина мочевого синуса вскрыты. *fl.t*—яйцеводы; *fl.t'*—общее для обоихъ яйцеводовъ отверстіе въ полость тѣла; *mn.d*—Вольфовъ каналъ; *od.g*—скорлуповая железа; *ov*—яичникъ; *ut*—маточный отдѣлъ яйцевода; *ut'*—его отверстіе въ клоаку; *ub*—мочевой синусъ; *ur*—сосочекъ, которымъ онъ открывается наружу; остальные обозначенія тѣ же, что и въ предыдущемъ рисункѣ (ср. схему рис. 540, *B*). По Паркеру.

Trigonidae и *Muliobatidae*). Происходитъ это, вѣроятно, въ зависимости отъ сильнаго развитія у этихъ формъ участка кишки, содержащаго спиральный клапанъ (стр. 472) и вытѣсняющаго правый яичникъ. Яйцеводы остаются лишь

въ рѣдкихъ случаяхъ раздѣленными своими передними концами (у р. *Echinorhinus* изъ акулъ, а равно при неравномѣрномъ развитіи яйцеводовъ правой и лѣвой стороны у скатовъ), обыкновенно же ихъ воронки соединены попе-

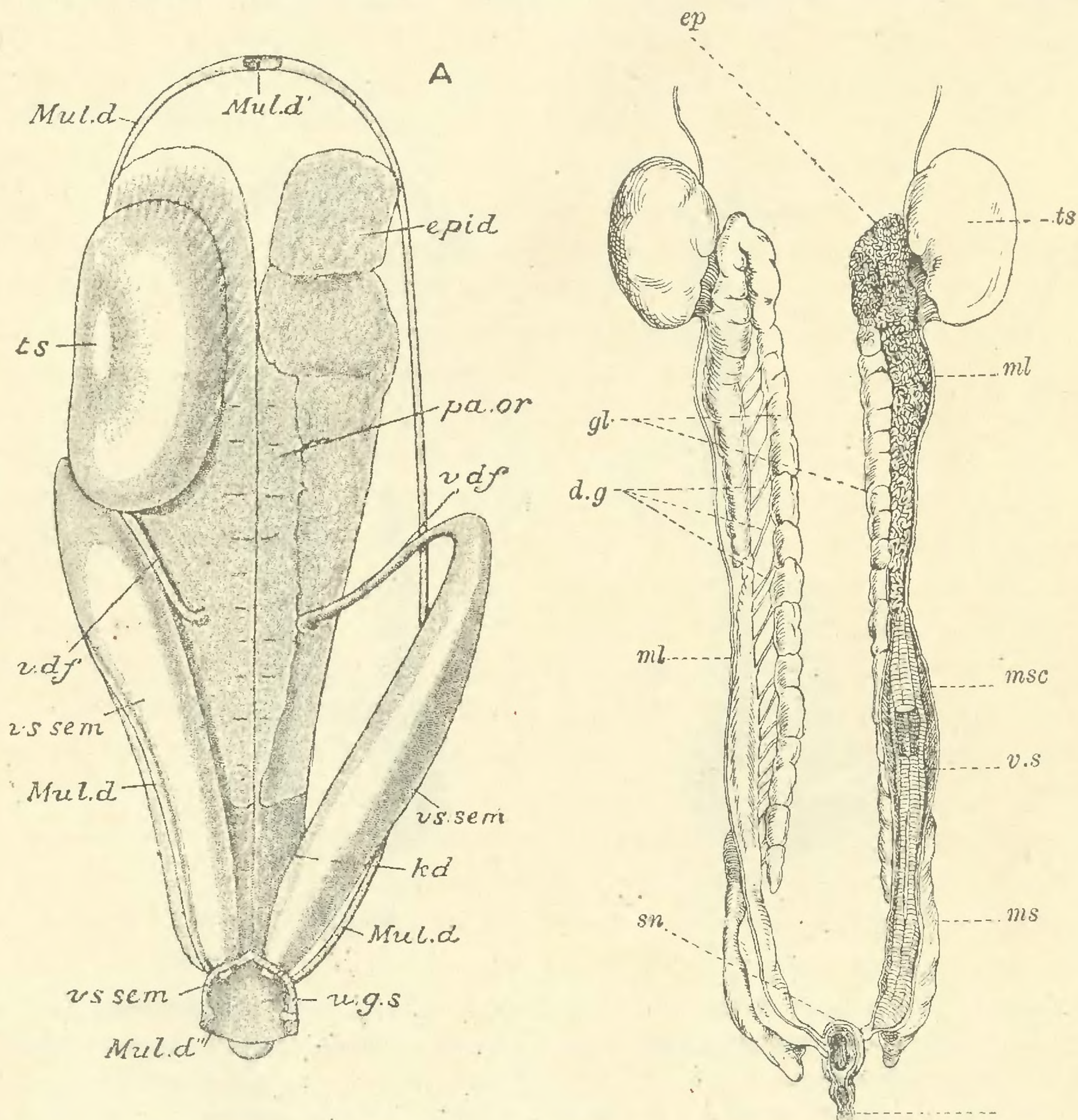


Рис. 551, А. Мочеполовые органы самца *Salparrhynchus antarcticus*. *epid*—эпидидимисъ; *kd*—почка; *Mul.d*—Мюллеровы каналы съ общимъ отверстіемъ въ полость тѣла — *Mul.d'* и отверстіемъ въ мочеполовой синусъ — *Mul.d''*; *ts*—сѣменники; *pa. or*—передній железистый отдѣлъ почки или Лейдигова железа; *v.df*—сѣмяпроводъ; *vs.sem*—сѣменной пузырь; *u.g.s*—мочеполовой синусъ. Изъ Паркера.

Рис. 551, В. Мужской половой аппаратъ химеры (*Chimaera monstrosa* съ брюшной стороны: *d.g*—протоки Лейдигова железа; *ep*—эпидидимисъ; *gl*—Лейдигова железа; *ml*—рудиментъ Мюллерова канала; *msc*—мезонефросъ; *msc*—мышечный слой вскрытаго сѣменного пузыря; *p*—мочеполовой сосочекъ; *sn*—мочеполовой синусъ; *ts*—сѣменники; *vs*—камеры сѣменного пузыря. По Диссельдорфу.

речной перитонеальной складкой и образуютъ одно общее отверстіе (*ostium abdominale*). Задній отдѣлъ яйцеводовъ образуетъ расширение, въ которомъ

у живородящихъ акулъ развивается зародышъ и которое не совсѣмъ правильно называютъ маткой (*uterus*). Во время беременности матка замкнута, какъ со стороны полости тѣла, такъ и со стороны клоака (съ этой послѣдней стороны сфинктеромъ; Widakowicz, 1908). Впереди этого расширенія въ стѣнкахъ яйцевода залегаетъ кольцевидная или рѣже двулопастная скорлуповая железа, состоящая изъ многочисленныхъ слѣпыхъ трубокъ и выдѣляющая скорлупу яйца. Эта послѣдняя слабо развита у живородящихъ формъ и даже вовсе исчезаетъ у большинства изъ нихъ къ концу развитія, но она отличается чрезвычайной плотностью и состоитъ изъ рогового вещества у яйцеродныхъ. Въ большинствѣ случаевъ яйцевая скорлупа, внутри коей лежитъ окруженное слоемъ бѣлка яйцо, имѣетъ форму четверугольной пластинки, углы которой вытянуты въ длинныя нити, служащія для прикрѣпленія яйца (рис. 552). Бѣлокъ выдѣляется стѣнками передняго отдѣла яйцевода, гдѣ происходитъ обыкновенно и оплодотвореніе. У очень юныхъ самокъ просвѣтъ яйцевода въ его заднемъ концѣ замкнутъ и, вѣроятно, прорывается при первомъ оплодотвореніи (Widakowicz, 1908). **Мужскіе половые органы селакій** (рис. 550, А) представлены двумя подвѣшенными на брызжейкахъ (*mesorchia*) сѣменниками, сохраняющими фолликулярное строеніе, двумя эпидидимисами и сѣмяпроводами, впадающими, какъ мы видѣли, въ мочеполовой синусъ. Выводящіе пути сѣменниковъ образованы передними мезонефридальными трубками и Вольфовымъ каналомъ.

Расположеніе этихъ путей обыкновенно таково, что позволяетъ отличить поперечные сѣменные протоки, сообщающіе сѣменные фолликулы съ продольнымъ собирающимъ каналомъ, идущимъ по краю сѣменника параллельно съ сѣмяпроводомъ (Вольфовымъ каналомъ)¹⁾ и соединеннымъ съ этимъ послѣднимъ поперечными сѣменными протоками, образованными мезонефридальными трубками (рис. 540, А). Передъ впаденіемъ въ мочеполовой синусъ сѣмяпроводы образуютъ каждое небольшое расширеніе—сѣменной пузырь (*vesicula seminalis*), а равно въ тотъ же синусъ впадаютъ у нѣкоторыхъ селакій съ каждой стороны по слѣпому мѣшку, тоже называемому сѣменнымъ и служащему, вѣроятно, для храненія сѣмени.

У *Holo serphali* собирающій каналъ сѣменника сообщается съ мочеточникомъ не многими поперечными протоками, а всего однимъ, находящимся на переднемъ концѣ и непосредственно продолжающимся въ сѣмяпроводъ (Вольфовъ каналъ). Кроме того у нихъ эпидидимисъ, образованный извилинами послѣдняго, достигаетъ громадной величины, а сѣмяпроводъ принимаетъ метамерно расположенные протоки Лейдиговой железы, т.-е. видоизмѣненнаго передняго участка почки, коей выдѣленія примѣшиваются къ сѣмени и, можетъ быть, служатъ для его питанія (Burlend, 1910) (рис. 551, А и В). Живчики *Holo serphali* собираются въ сперматофоры, т.-е. капсулы, одѣтыя плотной

¹⁾ Впрочемъ, самый передній, принимающій поперечные протоки участокъ сѣмяпровода, можетъ имѣть различное происхожденіе, а слѣдовательно, и различное морфологическое значеніе.

оболочкой и наполнены студенистымъ веществомъ, а нижніе концы сѣмяпроводовъ образуютъ каждый большой сѣменной пузырь, подѣленный на камеры вслѣдствіе образованія складокъ на его внутренней стѣнкѣ. У самцовъ селакій имѣются рудименты (наиболѣе развитые у *Holoserrhali*) Мюллеровыхъ каналовъ. Чаще всего отщепляется отъ Вольфова протока лишь передній участокъ Мюллерова канала, каковой и сохраняется въ видѣ рудиментарнаго участка съ воронкой.

Межпочечные органы селакій въ видѣ парнаго (у скатовъ) или непарнаго (у акулъ и *Holoserrhali*) тѣла или непрерывнаго ряда тѣлецъ, лежащихъ между задними отдѣлами почекъ (рис. 546, А). Вслѣдствіе присутствія жира межпочечные органы желтаго цвѣта.

Надпочечные органы представлены на значительномъ протяженіи расположенными (у акулъ метамерно, а у скатовъ безъ метамеріи) капсулами и стоятъ въ

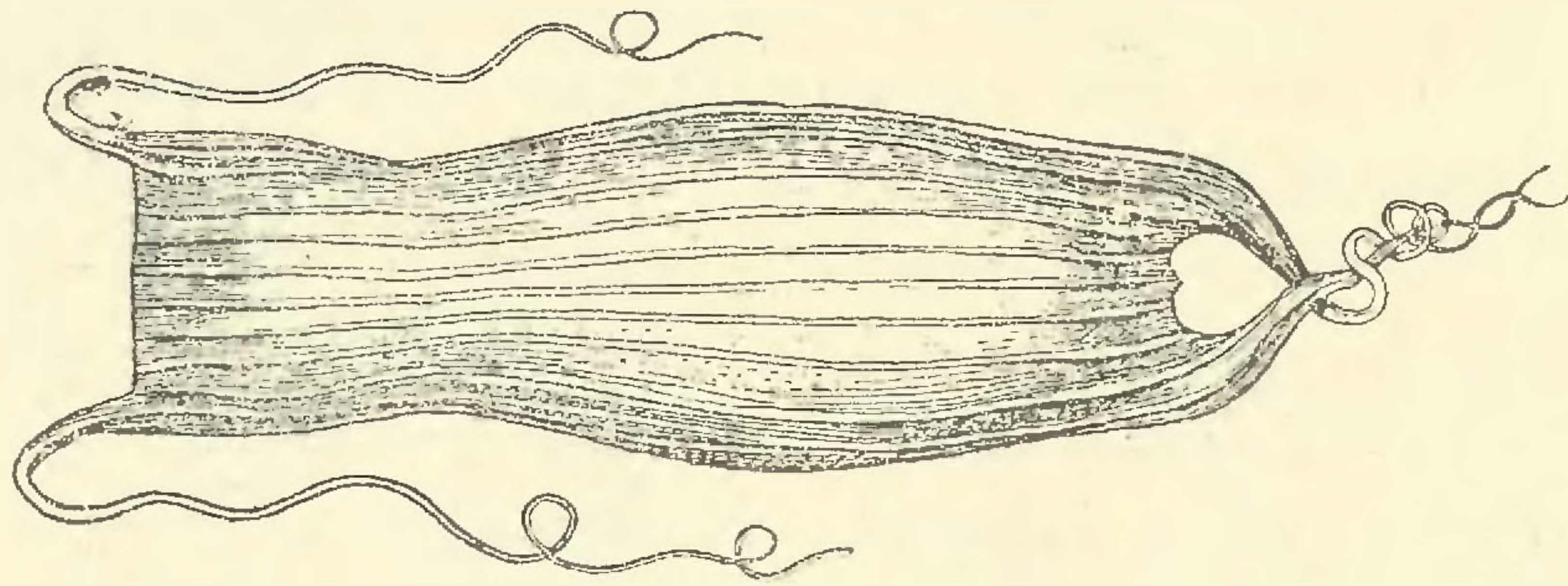


Рис. 552. Яйцо акулы *Scyllium*. Изъ Dean.

тѣсной связи съ симпатической системой. Въ задней части они вѣдены въ массу почекъ.

Внутреннее оплодотвореніе селакій стоитъ въ связи съ присутствіемъ **совокупительныхъ органовъ**, роль которыхъ у самца играютъ части плавниковъ задней пары, иначе птеригоподіи (*pterygopodia*), своеобразно устроенныя (рис. 553). На внутреннемъ краѣ каждого плавника имѣется особый придатокъ, у *Holoserrhali* болѣе обособленный отъ плавника, чѣмъ у другихъ селакій. Придатокъ этотъ подпирается нѣсколькими хрящами, сидящими на *metapterygium* (рис. 253, В). На внутренней поверхности означеннаго придатка имѣется желобокъ, а находящіеся въ дистальной части придатка хрящи могутъ при помощи мышцъ раздвигаться на подобіе акушерскихъ щипцовъ и расширять такимъ образомъ женское клоакальное отверстіе, въ которое они вставляются. На концѣ совокупительнаго органа имѣются особые органы чувствъ, иногда подвижные шипы, а равно открывается железа, у акулъ имѣющая видъ мѣшкообразнаго углубленія покрововъ, а у скатовъ вѣтвисто-трубчатая. У *Holoserrhali* впереди каждого плавника имѣется по ямкѣ, изъ которой можетъ выставляться различно устроенная пластинка съ зубовидными чешуями на краяхъ (рис. 253, В). Эта пластинка, подпираемая хрящемъ, причленяемымъ къ заднему поясу, и иногда тоже снабженная железой (*Callorhynchus*), также имѣетъ, повиди-

мому, отношеніе къ совокупленію и, можетъ быть, является органомъ для раздраженія самки.

Мочеполовой аппаратъ двудышащихъ рыбъ построенъ, повидимому, по тому же типу, какъ у селахій (рис. 554). Почки представлены мезонефросомъ, но воронки отсутствуют, а мочеточники представлены Вольфовыми каналами. Пронефросъ изъ немногихъ канальцевъ существуетъ лишь у зародыша. Число его трубокъ не велико (2—3; сравн. амфібій), и *glomus* не образуется, хотя

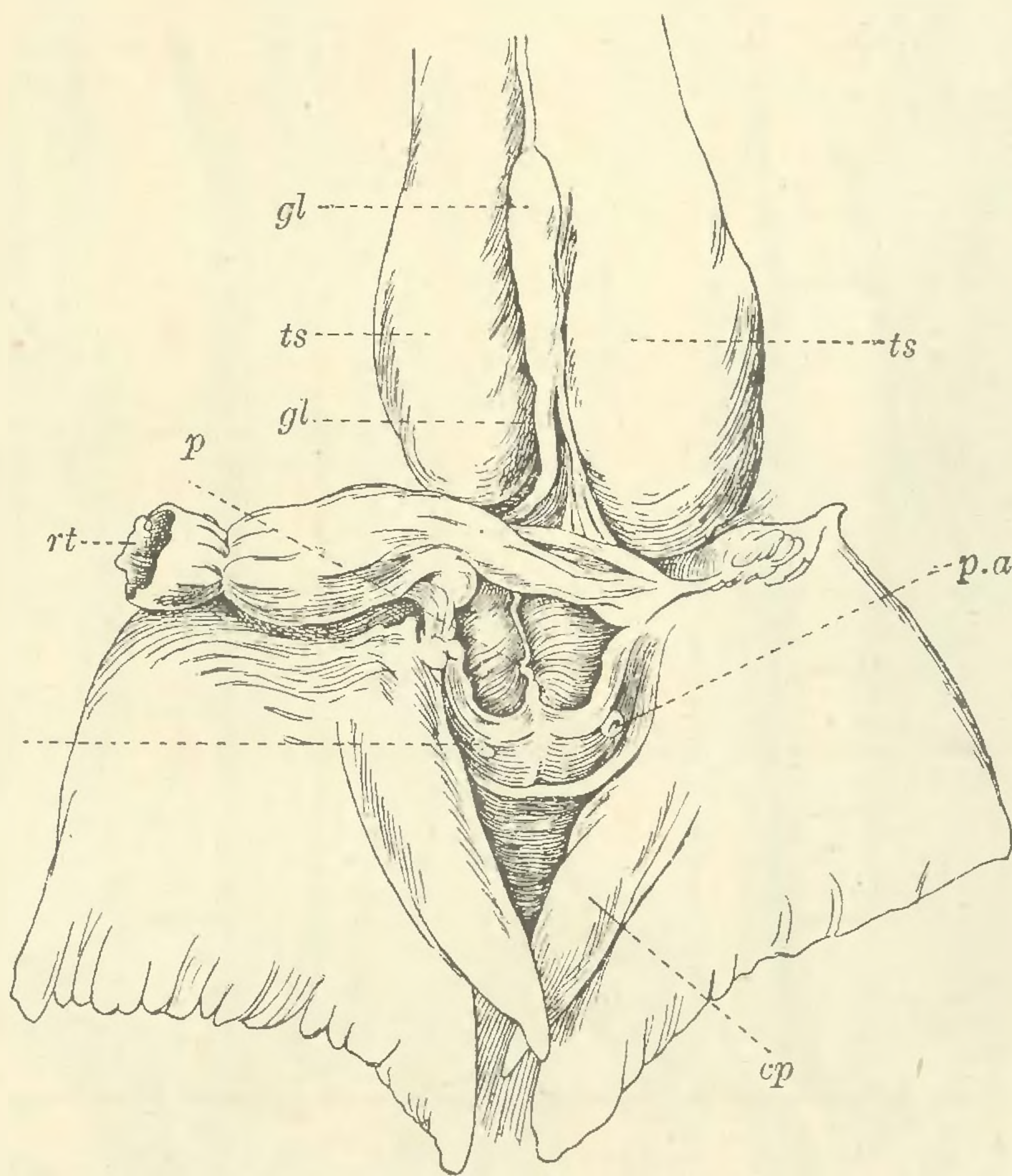


Рис. 553. Совокупительный аппаратъ самца млатъ-рыбы (*Zugmayeria maleus*). *cp*—совокупительный органъ; *gl*—пальцевидная железа и ея протокъ; *p*—мочеполовой сосочекъ; *p.a*—абдоминальные поры; *rt*—задняя кишка; *ts*—сѣменники. По Бруку.

имѣется наклонность къ образованію общей камеры. Почки въ видѣ длинныхъ тѣлъ, лежащихъ на спинной сторонѣ, и прикрыты у самцовъ снизу вмѣстѣ съ сѣменниками скопленіемъ богатой лимфатическими элементами и жиромъ ткани. Мочеточники открываются въ клоаку, куда открывается и слѣпой придатокъ ея. Яичники парные. Между яичникомъ и почкой тянутся два извилистыхъ яйцевода, представленные Мюллеровыми каналами, каждый съ своей воронкой, лежащей впереди около сердца. Яйцеводы впадаютъ въ непарный отдѣлъ, вѣроятно, образованный слияніемъ концовъ Мюллеровыхъ каналовъ и открывающійся на сосочкѣ въ клоаку. Яйца въ яйцеводѣ облекаются слоемъ студенистаго вещества.

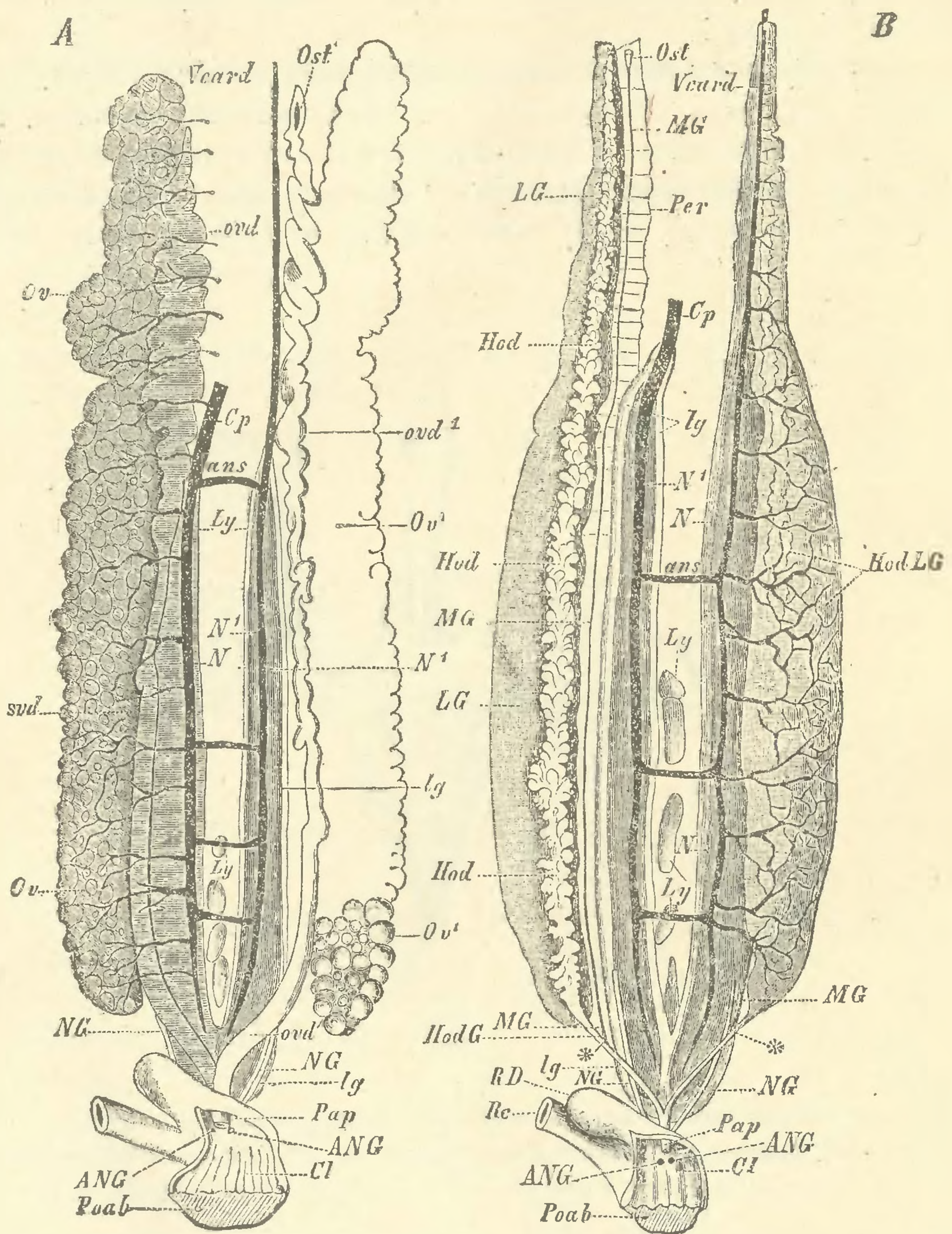


Рис. 554. Мочеполовые органы *Protoperus annectens*: *A* — самки, *B* — самца. На рис. *A* яичник (*Ov*), яйцевод (*ovd*) и почка (*N*) правой стороны изображены *in situ*, т.е. подъ перитонеальной оболочкой, а тѣ-же органы лѣвой (*Ov'*, *ovd'* и *N'*) — по удаленіи перитонеальной оболочки; *Ost* — отверстие яйцевода. На рис. *B* сѣменники съ прилежащей къ нимъ лимфоидной тканью (*Hod LG*), и почка (*N*) лѣвой стороны прикрыты перитонеальной оболочкой (*Per*), а тѣ-же органы правой (*Hod*, *LG* и *N'*) — изображены по удаленіи ея; въ мочеточникъ (*NG*) при * впадаетъ Мюллеровъ каналъ (*MG*); *Ost* — отверстие Мюллерова канала; *ANG* — отверстие мочеточника въ клоаку (*Cl*); *lg* — лимфоидная ткань около почек; *Lg* — она же между почками; *Pap* — сосочекъ въ клоакѣ; *Poab* — отверстие канала абдоминальныхъ поръ; *Re* — задняя кишка; *RD* — слѣпой придатокъ задней кишки; *C* — задняя полая вена; *V. card* — заднія кардинальныя вены; *ans* — поперечныя анастомозы, соединяющія эти сосуды. По Паркеру изъ Видерсгейма.

Сѣменники тянутся по нижней поверхности почекъ въ видѣ удлиненаго многолопастиаго органа. Связь сѣменниковъ съ Вольфовымъ каналомъ устанавливается (по толкованію Керра) нѣсколько своеобразно. У *Lepidosiren* каждый сѣменникъ 5—6 поперечными косо идущими мезонефридiальными канальцами связанъ съ Мальпигіевыми тѣльцами задняго отдѣла почки, но связана не дѣятельная

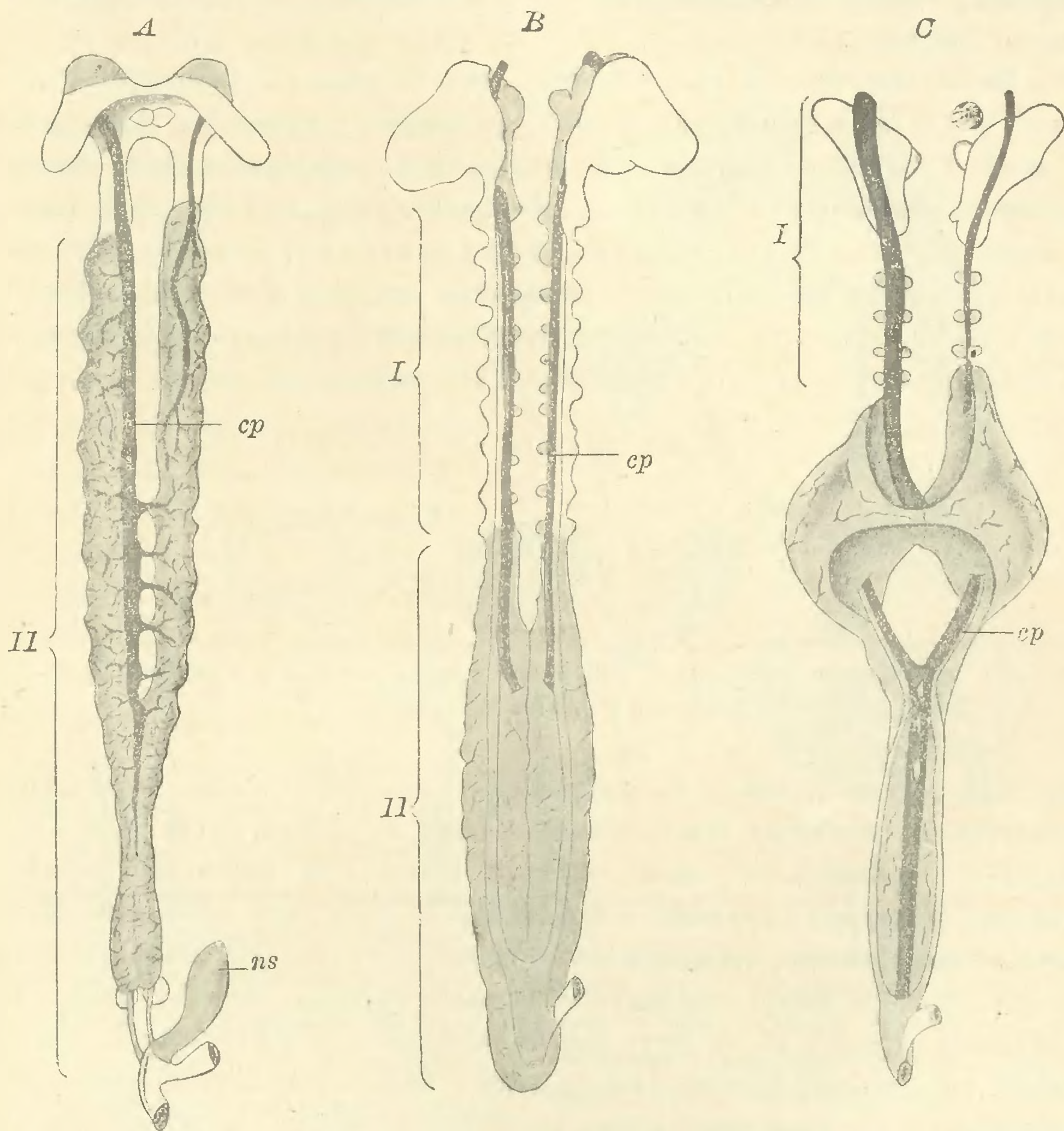


Рис. 555. Почки костистыхъ рыбъ: *A*—окупи (*Perca fluviatilis*); *B*—судака (*Lucioperca sandra*); *C*—каря (*Cyprinus auratus*). *I*—недѣятельная, *II*—дѣятельная часть почекъ; *c.p.*—*v. cardinales posteriores*; *ns*—мочевой синусъ. По Галлеру.

передняя часть сѣменника, а вовсе не развивающа живчиковъ задня, имѣющая характеръ канала то съ гладкими стѣнками, то наполненаго губчатой массой трабекулъ. Эта часть сѣменника ошибочно принималась прежде за самостоятельный сѣмяпроводъ, коего значеніе казалось загадочнымъ. У *Protopterus* эта трубчатая часть сѣменниковъ получаетъ еще большее сходство съ самостоятельными протоками, такъ какъ стоитъ въ связи только съ одной парой мезонефридiаль-

ныхъ канальцевъ, утравшей свои Мальпигіевы тѣльца и составляющей какъ-бы непосредственное продолженіе трубчатой части сѣменниковъ (рис. 562, *B* и *C*). У самцовъ *Dipnoi* имѣются рудиментарные остатки передняго и задняго участка Мюллеровыхъ каналовъ (рис. 554, *B*).

Мочеполовой аппаратъ ганоидныхъ и костистыхъ рыбъ представляетъ измѣненія, отчасти параллельныя съ тѣмъ, что мы видѣли у двудышащихъ, а отчасти совершенно своеобразныя.

Почки представлены мезонефросомъ, лишь въ рѣдкихъ случаяхъ (у осетровыхъ и *Amia*) сохраняющимъ воронки. Пронефросъ, имѣющійся у зародыша въ числѣ 1—6 паръ канальцевъ, съ тенденціей къ образованію общей камеры и *glomus*, обыкновенно атрофируется, но сохраняется однако у немногихъ формъ во взросломъ состояніи (*Piegasfer*, *Lepadogaster*, *Zoarces*). Это послѣднее обстоятельство стоитъ въ зависимости отъ отсутствія Мальпигіевыхъ тѣлецъ въ почкахъ этихъ рыбъ. Почки представляютъ у разныхъ представителей различную степень протяженія и обыкновенно обѣ соединяются вмѣстѣ въ задней

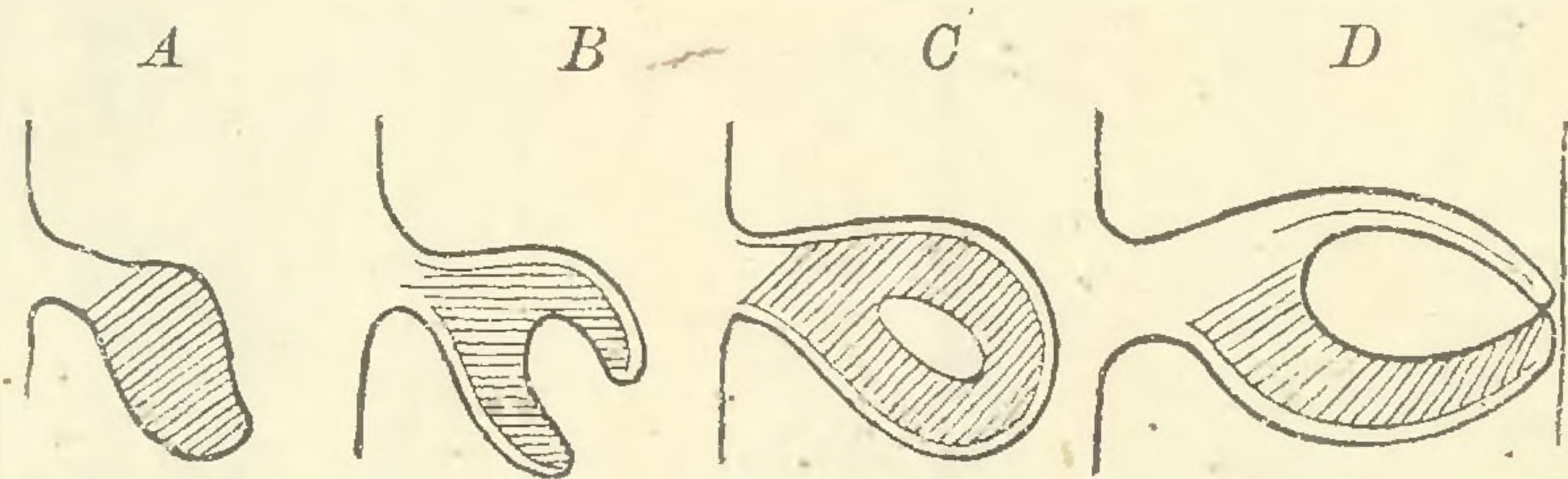


Рис. 556. Схематическое изображеніе образованія полости яичника у костистыхъ рыбъ въ поперечномъ разрѣзѣ. По Галлеру.

части тѣла, а также нерѣдко и въ передней (рис. 555, *A* и *B*). Рѣже наблюдается соединительная перемычка между обѣими почками въ средней части тѣла (*C*). Передній, прилежащій къ черепу участокъ почекъ, по положенію соответствующій пронефросу, а также и ближайшая къ нему часть почки мезонефридальнаго происхожденія превращаются въ своеобразную, богатую лимфатическими клѣтками ткань и носятъ неправильное названіе головныхъ почекъ. Ткань эта развивается впрочемъ не на счетъ самихъ почекъ, а на счетъ стѣнокъ прилежащихъ къ почечному протоку кардинальныхъ венъ. Эта недѣятельная часть почки можетъ иногда подраздѣляться на отдѣльно лежащіе участки или можетъ лежать совсѣмъ обособленной отъ функционирующей части (рис. 555) ¹⁾.

Почечные протоки собираются въ два мочеточника, у костистыхъ рыбъ внѣдренныхъ въ толщу почки и образующихъ въ конечной части парное (рис. 559) или непарное (рис. 560) расширеніе—мочевой синусъ. Непарный синусъ, иногда именуемый мочевымъ пузыремъ, образуется частью черезъ слияніе выводныхъ участковъ мочеточниковъ, частью черезъ отшнуровываніе спинного участка задней

¹⁾ Какъ по отношенію къ селахіямъ, такъ и по отношенію къ костистымъ, есть попытки разсматривать задній, заходящій иногда въ хвостовую область, отдѣлъ почки за мета-нефросъ (Audigé, 1910).

кишки. Такимъ образомъ, открываются мочеточники или въ вышеназванный мочеполовой синусъ, или совершенно самостоятельно позади полового отверстия на сосочкѣ. Однако у пучкожаберныхъ (*Lophobranchii*) мочеполовой сосочекъ помѣщается въ анальномъ отверстіи, напоминая такимъ образомъ отношенія, существующія при наличности клоаки. Во всякомъ случаѣ мочеточники ганойдовъ и костистыхъ представляютъ собой Вольфовы каналы. По отношенію къ строенію женскаго полового аппарата мы имѣемъ слѣдующія типичныя формы между ганоидами и костистыми (рис. 558). Яичники могутъ имѣть форму парныхъ пластинчатыхъ, иногда складчатыхъ лентъ, подвѣшенныхъ по бокамъ позвоночника на мезоваріяхъ, а развивающіяся обыкновенно на ихъ наружной складчатой поверхности яйца попадаютъ въ полость тѣла, откуда могутъ выводиться различными путями. У ганойдовъ для выведенія яицъ служатъ два иногда весьма короткихъ яйцевода, открывающихся каждый воронкой въ полость тѣла, а другимъ концомъ вмѣстѣ съ мочеточниками наружу (рис. 558, В). Это послѣднее обстоятельство заставляетъ нѣкоторыхъ предполагать, что означенные яйцеводы представляютъ собой, какъ и таковыя селакій, настоящіе Мюллеровы каналы, коихъ укороченіе произошло въ зависимости отъ разрастанія и удлиненія яичника къзади, что въ свою очередь стоитъ въ связи съ увеличеніемъ численности развивающихся яицъ, тѣмъ болѣе, что эти Мюллеровы каналы наблюдаются и у самцовъ ганойдовъ. У *Lepidosteus* между всѣми ганоидами мы находимъ особенность, съ которой встрѣтимся еще только у костистыхъ, а именно яйцеводы составляютъ непосредственно продолженіе самаго яичника, являющагося въ формѣ содержащаго внутри полость мѣшковиднаго органа (рис. 558, А). Отношенія, представляемыя женскими половыми органами костистыхъ рыбъ, являются еще болѣе разнообразными и болѣе сложными. У нѣкоторыхъ лососевыхъ (*Mallotus, Argentina*)

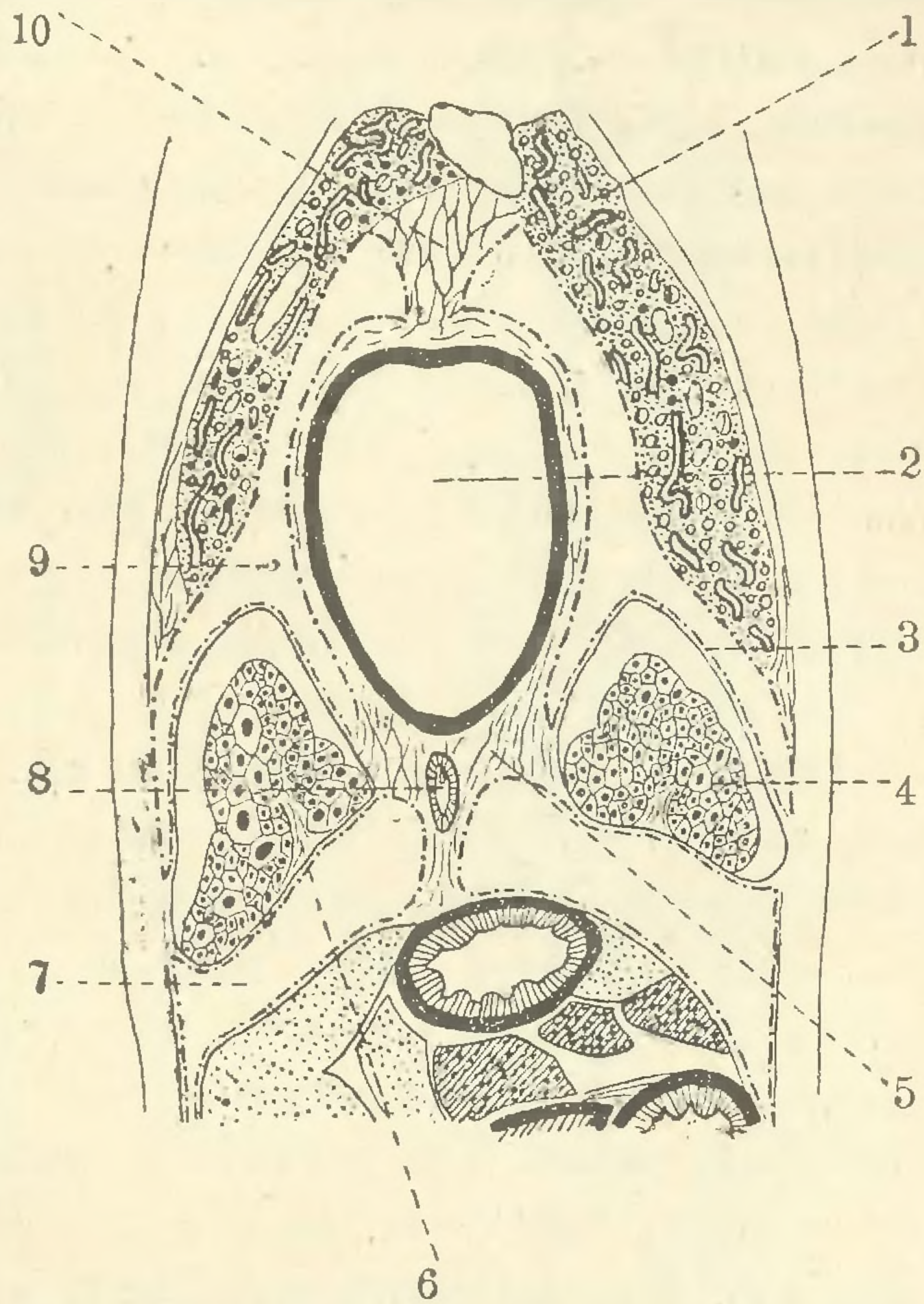


Рис. 557. Поперечный разрѣзъ *Surginus auratus*. 1—почка; 2—плавательный пузырь; 3—верхняя стѣнка мѣшковиднаго яичника; 4—яичникъ; 5—его подвѣсокъ (*mesovarium*); 6—соединительная ткань, врастающая въ яичникъ; 7—нижній участокъ полости тѣла; 8—аорта; 9—верхній участокъ полости тѣла; 10—мезентерій. По Галлеру.

яичники сохраняют первоначальную лентовидную форму, у других лососевых на ихъ наружномъ свободномъ краѣ замѣчается желобокъ, а у большинства костистыхъ края этого желобка срастаются и онъ превращается въ полость яичника (рис. 556), причемъ яичникъ своимъ свободнымъ краемъ прирастаетъ къ стѣнкѣ полости тѣла, отдѣляя такимъ образомъ ея верхній участокъ отъ прочихъ частей (рис. 557). Яйца при этомъ назрѣваютъ только на внутренней поверхности мѣшковиднаго яичника, и притомъ чаще только на опредѣленномъ участкѣ ея, напр. только на брюшной сторонѣ внутренней поверхности яичника, а ради ея увеличенія, могутъ возникать складки, какъ поперечныя, такъ продольныя, на коихъ и развиваются яйца. Выводныя пути костистыхъ представляютъ наибольшее затрудненіе для пониманія ихъ значенія. Въ одномъ случаѣ, а именно у *Muraenidae*, *Mormyridae* и большинства лососевыхъ (*Salmonidae*), яйца удаляются изъ полости тѣла черезъ непарную лежащую позади задняго прохода половую пору (рис. 528), которую мы разсматриваемъ какъ видоизмѣненіе абдоминальныхъ поръ (стр. 437). Къ половой порѣ могутъ вести два короткихъ воронковидныхъ углубленія перитонеальной выстилки. Въ другомъ случаѣ, а именно тоже у нѣкоторыхъ лососевыхъ (*Osmegus*, *Malloctus*) къ этой порѣ примыкаютъ два короткихъ яйцевода, открывающіеся воронками въ полость тѣла. Яйцеводы эти, хотя и напоминаютъ собой Мюллеровы каналы, но, надо думать, представляютъ лишь дальнѣйшее развитіе вышеупомянутыхъ перитонеальныхъ углубленій, которыя, вѣроятно, сначала удлинились впередъ въ видѣ двухъ желобковъ, помогавшихъ прохожденію яицъ, а потомъ замкнулись въ каналы съ отверстиями въ видѣ воронокъ передними концами, служащими для поступленія яицъ¹⁾. Во всякомъ случаѣ, при этомъ яичникъ не имѣетъ непосредственной связи съ яйцеводомъ, что замѣчается у всѣхъ прочихъ костистыхъ, какъ и у *Lepidosteus* (рис. 558, А) между ганоидами, и не замѣчается нигдѣ болѣе между позвоночными. У большинства костистыхъ полость яичника продолжается къзади въ короткій яйцеводъ, вмѣстѣ съ яйцеводомъ другой стороны открывающійся наружу позади задняго прохода. Иногда оба яичника могутъ сливаться, но полости ихъ раздѣлены перегородкой (*Ammodytes*, *Anableps*), а иногда слияніе является полнымъ, какъ на примѣръ у окуня (*Perca*), бельдюги (*Zoarces*), *Ophidium* и др. Яйцеводы при этомъ могутъ быть разсматриваемы какъ приросшіе къ яичнику перитонеальные выводные каналы предыдущаго типа, хотя и задняя часть яичника, не развивающая яицъ, принимаетъ участіе въ ихъ образованіи. Возможно, что и у *Lepidosteus* сообщеніе воронкообразныхъ концовъ яйцеводовъ, т.-е. Мюллеровыхъ каналовъ, съ полостью яичниковъ устанавливается не непосредственно, а тоже при помощи перитонеальныхъ складокъ, дополняющихъ собой промежутокъ и устанавливающихъ такимъ путемъ непрерывность сообщенія яйцеводовъ и яични-

¹⁾ Если разсматривать половую пору, какъ остатокъ антенефроса (стр. 438), то и яйцеводы костистыхъ надо тоже считать за дальнѣйшее осложненіе антенефридальной поры.

ковъ. Такимъ образомъ, у этой группы возникаютъ отношенія, которыхъ мы не встрѣтимъ нигдѣ болѣе между позвоночными. У живородящихъ формъ полость мѣшкообразнаго яичника или его фолликулы служатъ мѣстомъ развитія зародышей. У нихъ, а равно у нѣкоторыхъ другихъ, оплодотвореніе является внутреннимъ, но у большинства обыкновенно оно происходитъ внѣ тѣла матери. У ганноидовъ яйца бывають окружены слизистымъ слоемъ, иногда (у стерляди)

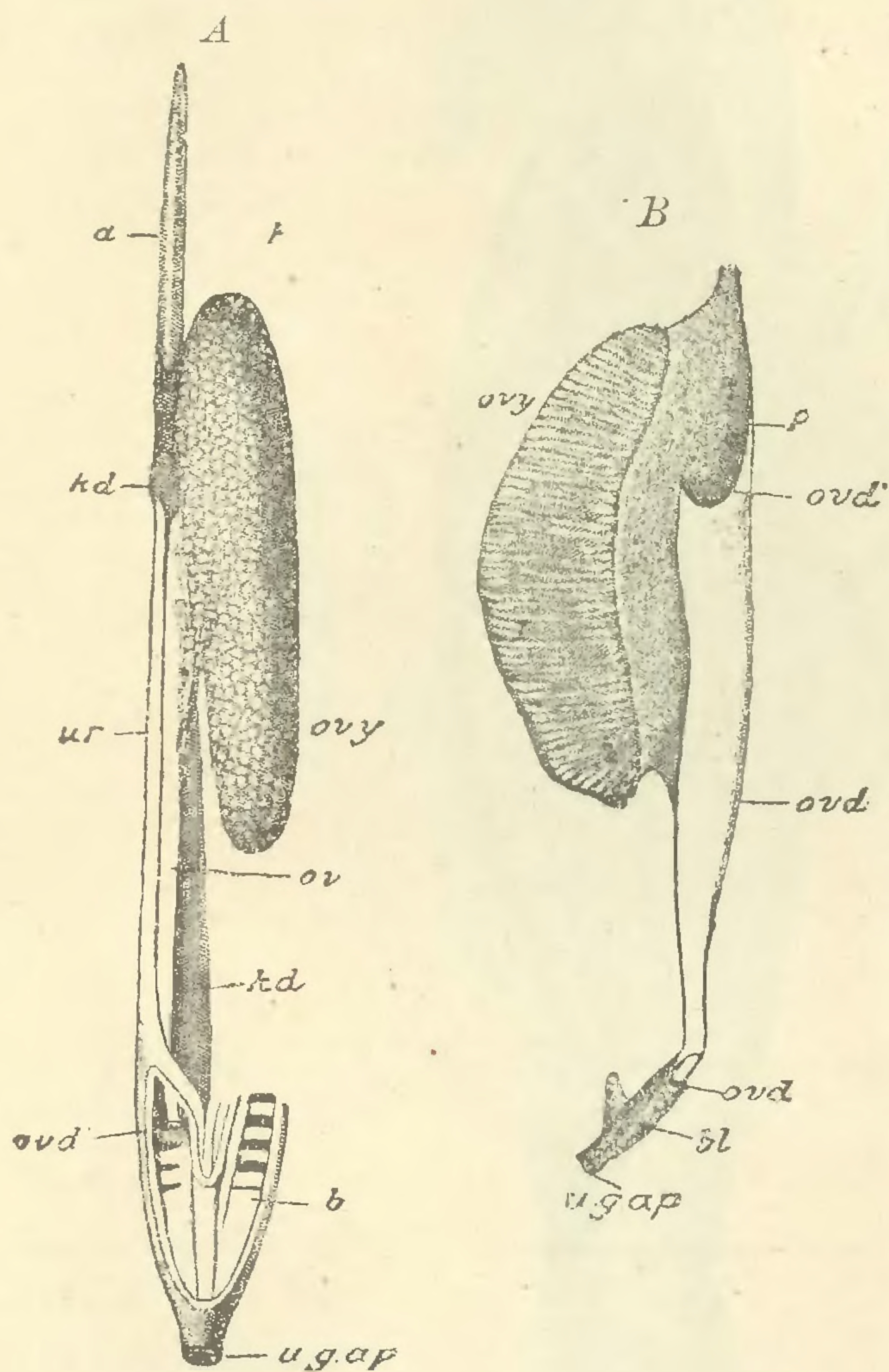


Рис. 558. Женскіе половые органы ганноидовъ: *A*—*Lepidosteus*, *B*—*Amia*. *a* и *kd*—почка; *ur*—мочеточникъ; *bl*—мочеполовой синусъ; *ovy*—яичники; *ovid*—яйцеводъ; *ug.ap*—мочеполовое отверстие; *p*—перитонеальная выстилка. По Бальфуру и Паркеру.

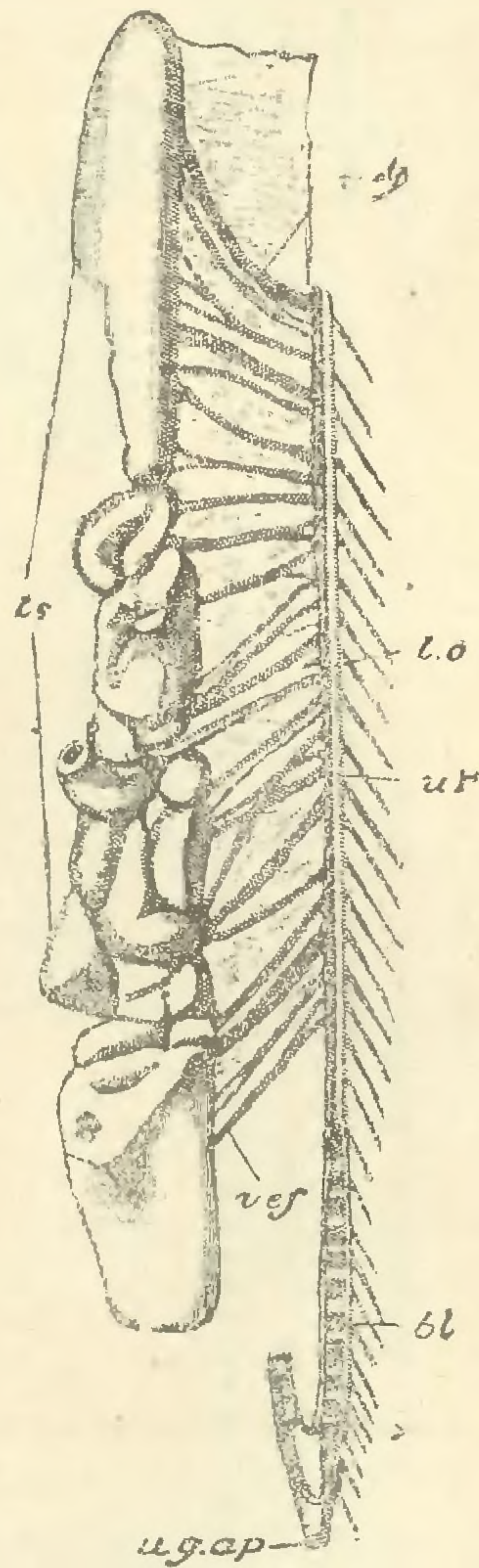


Рис. 559. Мужскіе половые органы *Lepidosteus*. *ts*—сѣменники; *vef*—сѣменные протоки; *lc*—продольный, собирающій протокъ, лежащій рядомъ съ мочеточникомъ—*ur*, *bl*—мочевой синусъ; *ug.ap*—мочеполовое отверстие. По Бальфуру.

происходящимъ черезъ перерожденіе остающихся на яйцѣ фолликулярныхъ клетокъ, а иногда, въроятно, выдѣляемымъ яйцеводомъ.

Мужскіе половые органы ганноидныхъ и костистыхъ рыбъ представляютъ тоже не меньшее затрудненіе для сравненія какъ между собой, такъ и съ таковыми другихъ рыбъ. Сѣменники въ видѣ двухъ лентовидныхъ (рис. 560), иногда лопастныхъ или складчатыхъ (рис. 559) тѣлъ, состоящихъ изъ радіально

расположенныхъ сѣменныхъ канальцевъ (*Acanthopterygii*) или даже иногда сохраняющихъ фолликулярное строение. У большинства ганойдовъ сѣменные про-

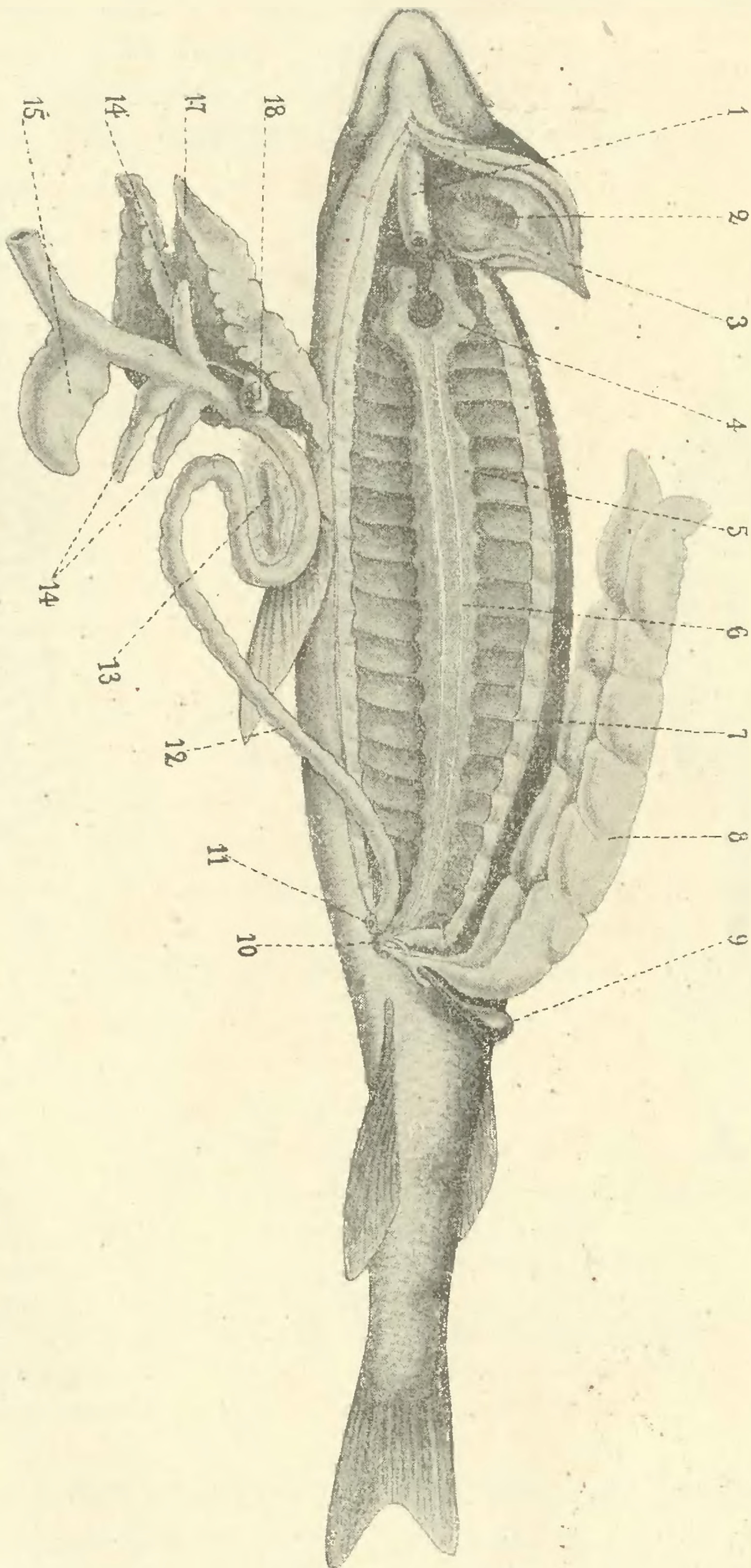


Рис. 560. Открытый и положенный на спину окунь самецъ (*Pogonias cromis*); часть внутреннихъ органовъ вынута и расположена. 1—перерѣзанный пищеводъ; 2—ложная жабра; 3—жаберная крышка; 4—подъязычная часть почки; 5—почка; 6—мочеточникъ; 7—ребра; 8—два сѣменника; 9—мочевой пузырь; 10—отверстие мочеточника и впереди его половое; 11—кишка; 12—сѣменная придатки; 13—сѣменная выстилка желудка; 14—слѣпой выстилки желудка; 15—желудочный пузырь. (Ориг. рисун.)

токи въ видѣ ряда поперечныхъ канальцевъ впадаютъ въ продольный, идущій вдоль мочеточника собирающій протокъ, а этотъ послѣдній при помощи новаго ряда поперечныхъ сѣменныхъ протоковъ отрывается въ мочевые канальцы по-

чекъ или даже прямо въ Вольфовъ протокъ, какъ это наблюдается на нѣкоторыхъ сѣменныхъ протокахъ у *Astia* и, слѣдовательно, сѣмя идетъ черезъ мезонефрось—отношенія, напоминающія намъ селахій и сходныя съ тѣмъ, что мы увидимъ ниже у амфибій.

У *Crossopterygii* изъ ганондовъ и у костистыхъ, даже и у тѣхъ, у которыхъ яйца удаляются черезъ половую пору, всетаки у самцовъ имѣются обособленные сѣмяпроводы, причемъ съ сѣменными канальцами они связаны сѣтью анастомозирующихъ промежуточныхъ канальцевъ (*rete testis*). Открываются сѣмяпроводы на непарномъ сосочкѣ то вмѣстѣ съ мочеточниками, то отдѣльно

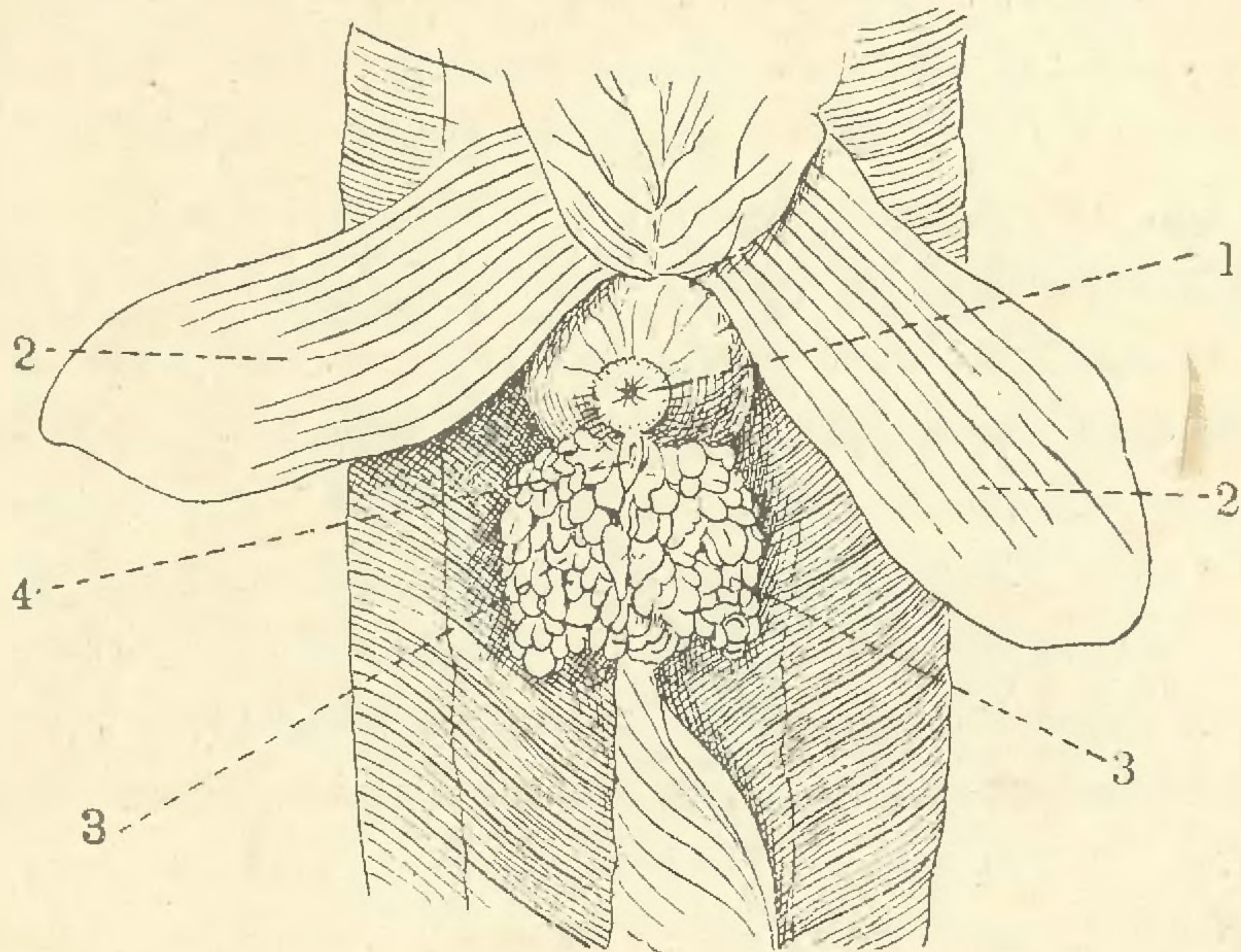


Рис. 561. Околозональная область самца *Plotosus anguillaris*. 1—заднепроходное отверстие; 2—брюшные плавники; 3—придатки позади задняго прохода; 4—мочеполовой сосочекъ. По Broek.

впередъ ихъ. Морфологическое значеніе этихъ сѣмяпроводовъ, повидимому, то-же, какъ и у двудышащихъ рыбъ (стр. 571), т.-е. они представляютъ собой трубчатую часть самихъ сѣменниковъ, а конечная часть ихъ, можетъ быть, также представляетъ собой видоизмѣненіе послѣдней пары мезонефридальныхъ канальцевъ. Между костистыми рыбами встрѣчаются гермафродиты. Къ числу ихъ принадлежатъ *Serranus* (морской окунь) и *Chrysophrys*. Случайный гермафродитизмъ наблюдался у трески (*Gadus morhua*), скумбрии (*Scomber scomber*), сельдки (*Clupea harengus*) и др. У *Serranus* въ одной и той же перитонеальной складкѣ развиваются съ каждой стороны снабженные полостью яичникъ и сѣменникъ, такъ что послѣдній кажется какъ бы развившимся въ толщѣ стѣнки перваго. Точно также рядомъ съ яйцеводомъ тянется иногда состоящій изъ ряда лакунъ сѣмяпроводъ, какъ бы залегающій въ толщѣ стѣнки яйцевода. У ганондовъ (рис. 546, B) и костистыхъ по однимъ имѣются только межпочечные органы, разсѣянные около почекъ то со спинной, то съ брюшной стороны или даже внѣдренные въ толщу почекъ (т. наз. тѣльца Станніуса), а

по другимъ (Giacomini, 1902) у нихъ имѣются въ стѣнкѣ кардинальныхъ венъ (особенно правой стороны) и надпочечные органы.

Совокупительный аппаратъ имѣютъ лишь немногія костистыя рыбы, а у громаднаго большинства оплодотвореніе наружное. Этотъ аппаратъ можетъ быть устроенъ двояко. Въ одномъ случаѣ совокупительный аппаратъ представляетъ собой видоизмѣненіе мочеполового сосочка, являясь въ видѣ трубчатого органа, пронизаннаго мочеполовымъ каналомъ и содержащаго кругомъ послѣдняго скопленіе фиброзной ткани (*Clivus*). Въ другомъ случаѣ совокупительный аппаратъ представляетъ видоизмѣненіе заднепроходнаго плавника (*gonopodium*). Такой аппаратъ свойственъ бразильской прѣсноводной живородящей рыбкѣ *Girardinus* и другимъ представителямъ сем. *Cyprinodontidae* и иногда бываетъ снабженъ на концѣ крючками для захватыванія полового сосочка самки. Для прикрѣпленія мускулатуры аппарата служатъ видоизмѣненные нижнія дуги, вдающіяся въ основаніе органа (*Philippi, 1908*). Впрочемъ, возможно, что и аппаратъ перваго типа, представляетъ видоизмѣненіе части заднепроходнаго плавника, такъ какъ мочеполовой сосочекъ у *Vieppius* лежитъ позади перваго короткаго луча этого плавника и вѣроятно тоже представляетъ видоизмѣненіе части этого плавника (*Rauther, 1909*). Развитие гоноподія сопровождается перемѣщеніемъ мочеполового и анальнаго отверстія впереди, что влечетъ за собой укороченіе полости тѣла, а вообще рядомъ измѣненій. Живчики, склеенные въ пакеты, въ родѣ сперматофоровъ, переносятся гоноподіемъ и прикрѣпляются къ половому отверстию самки. Имѣется набухающій железистый придатокъ позади задняго прохода у одного представителя сомовыхъ (*Siluridae*), а именно *Plotosus anguillaris* (рис. 561). Возможно, что и этотъ органъ имѣетъ отношеніе къ совокупленію.

Прилагаемъ краткую таблицу вышеупомянутыхъ отношеній внутреннихъ половыхъ органовъ рыбъ.

Cyclostomi. Непарная гонада. Половые продукты выводятся черезъ половую пору.

Selachii. Чаще парныя гонады. Продукты выводятся у самокъ черезъ Мюллеровы каналы, у самцовъ же черезъ Вольфовы, въ которые они поступаютъ по нѣсколькимъ или по одному переднему (*Holoscephali*) мезонефридальному каналцу.

Dipnoi. Гонады парныя и продукты выводятся у самокъ черезъ Мюллеровы каналы, а у самцовъ черезъ трубчатую часть сѣмениковъ, сообщающуюся немногими или только однимъ заднимъ мезонефридальнымъ каналцемъ съ конечной частью Вольфова канала.

Ganoidaei. Парныя гонады. Яичникъ съ полостью внутри только у *Lepidosteus*. Продукты выводятся у самокъ черезъ отверстия въ полость тѣла яйцеводы, можетъ быть, соответствующіе Мюллеровымъ каналамъ. У *Lepidosteus* яйцеводы непосредственно примыкаютъ къ полому яичнику. У самцовъ продукты выводятся черезъ почки и Вольфовы каналы, сообщающіеся посредствомъ мезонефридальныхъ каналцевъ (у *Crossopterygii*), или же какъ у *Teleostei* (см. далѣе).

Teleostei. Парныя или непарныя гонады. Яичники чаще съ полостью внутри. Продукты выводятся у самокъ или черезъ половую пору (*Salmonidae, Mormyridae, Muraenidae*), или черезъ короткіе отверстия въ полость тѣла яйцеводы, но, по видимому, не соответствующіе Мюллеровымъ каналамъ (нѣкоторыя *Salmonidae*), или же яйцеводы непосредственно примыкаютъ къ полому яичнику (прочія *Teleo-*

stei). У самцовъ половые продукты выводятся черезъ трубчатую часть сѣменниковъ, сообщающуюся съ конечной частью Вольфова канала, вѣроятно, черезъ видоизмѣненный задній мезонефридальный каналецъ.

Мочеполовая система амфибій, по присутствію воронокъ въ мезонефросѣ и по отношенію сѣменниковъ къ нему, напоминаетъ то, что мы видѣли у салахій и стчасти у гапондовъ. Начнемъ съ почекъ. Пронефросъ у амфибій обыкновенно состоитъ изъ трехъ, рѣже изъ двухъ, паръ канальцевъ съ слабо развитыми клубочками, и только у *Guthorhion* а число ихъ достигаетъ до 10—13 паръ. У всѣхъ амфибій замѣчается тенденція къ образованію общей пронефридальной камеры и общаго *glomus*, наиболее рѣзко выраженная у *Guthorhion* а. Пронефросъ является чисто эмбриональнымъ органомъ. Мезонефросъ

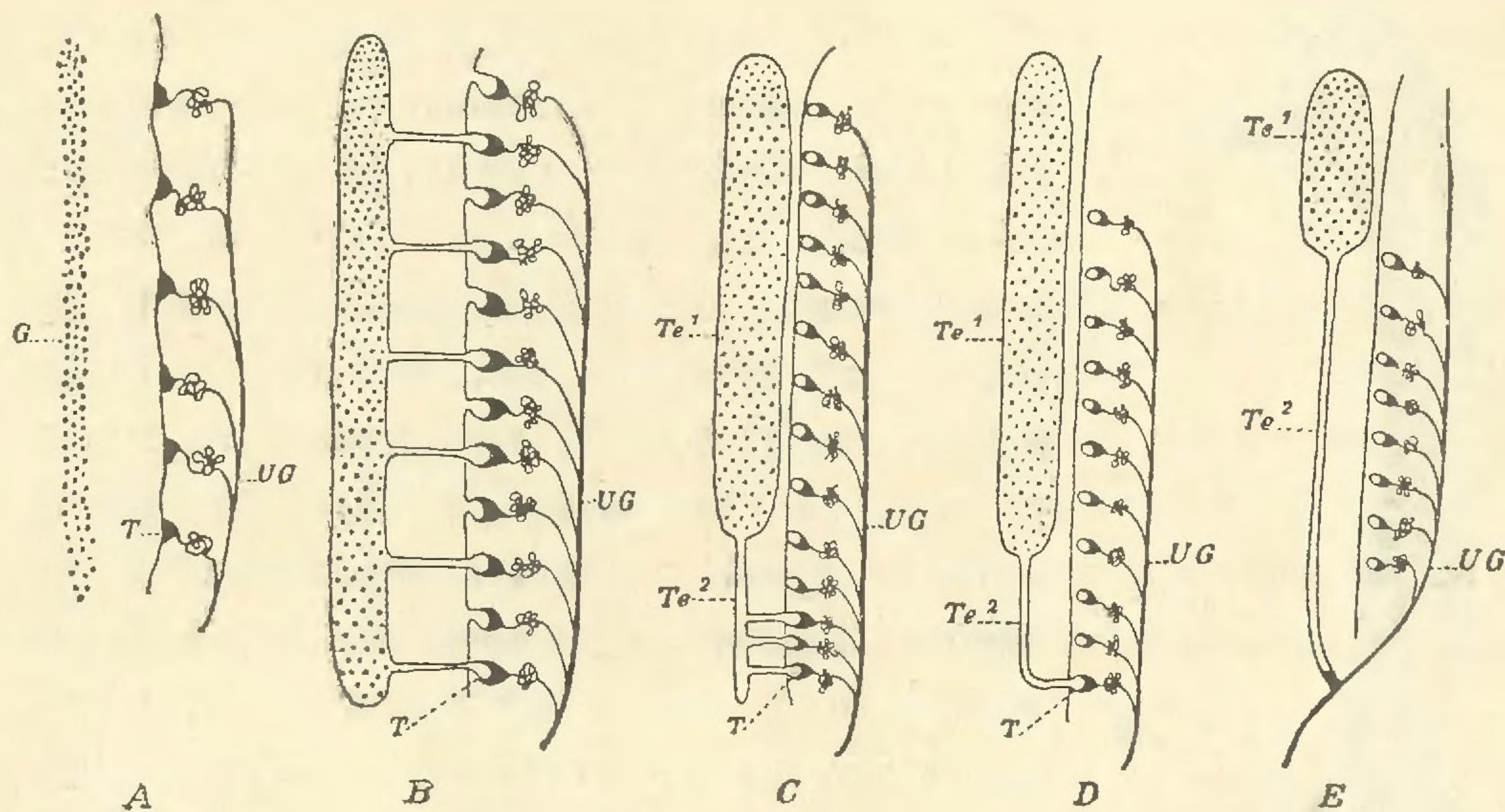


Рис. 562. Схематическое изображеніе взаимоотношенія сѣменниковъ и мезонефроса у рыбъ. *A*—гипотетическая исходная стадія, когда для выведенія сѣмени служили воронки мезонефроса; *B*—слѣдующая гипотетическая стадія, когда сѣменникъ при помощи поперечныхъ канальцевъ (сначала, вѣроятно, возникшихъ въ видѣ желобковъ перитонеальной выстилки) соединяется съ Мальпигіевыми тѣльцами почки (ганонды *Acipenser* и *Lepidosteus*); *C*—слѣдующая стадія, когда выведение сѣмени происходитъ черезъ трубчатую заднюю часть сѣменника и нѣсколько мезонефридальныхъ капальцевъ (*Lepidosiren*); *D*—слѣдующая стадія, когда для той же цѣли служитъ одинъ мезонефридальный каналецъ (*Protopterus*). *E*—конечная стадія, когда этотъ каналецъ видоизмѣняется въ конечную часть трубчатого отдѣла сѣменника (*Holoserrhalis*, *Crossopterygii*, *Teleostei*). *G*—гонада; *T*—воронки и Мальпигіевы тѣльца мезонефроса; *Te¹*—сѣменникъ; *Te²*—его трубчатая часть; *Ug*—Вольфовъ каналъ. По Керру изъ Видерсгейма.

сохраняетъ воронки и имѣетъ форму двухъ удлиненныхъ тѣлъ (рис. 565, 566) и только у *Guthorhion* а въ видѣ двухъ узловатыхъ лентъ (рис. 564), тянущихся по бокамъ спинного мезентерія отъ сердца до клоаки. Первоначально мочевые канальцы почекъ *Guthorhion* а залагаются метамерно, но потомъ въ задней части почекъ число ихъ увеличивается (до 20 на каждую метамеру), и метамерное расположеніе сохраняется лишь въ передней части. У *Guthorhion* а мочевые канальцы впадаютъ непосредственно въ мочеточникъ, который пред-

ставленъ тянущимся по боковому краю почки Вольфовымъ каналомъ, а у прочихъ амфибій въ него открываются многочисленные мочевые протоки, принимающіе въ себя мочевые канальцы почекъ. Воронки мезонефроса сохраняются въ теченіи всей жизни у *Gymnophiona* и *Urodela*, а также и *Anura*, но у послѣднихъ онѣ отшнуровываются отъ мочевыхъ канальцевъ и открываются въ почечныя вены, представляя такимъ образомъ подобіе лимфатическихъ отверстій (*stomata*), сообщающихъ лимфатическую систему съ полостью тѣла (рис. 563).

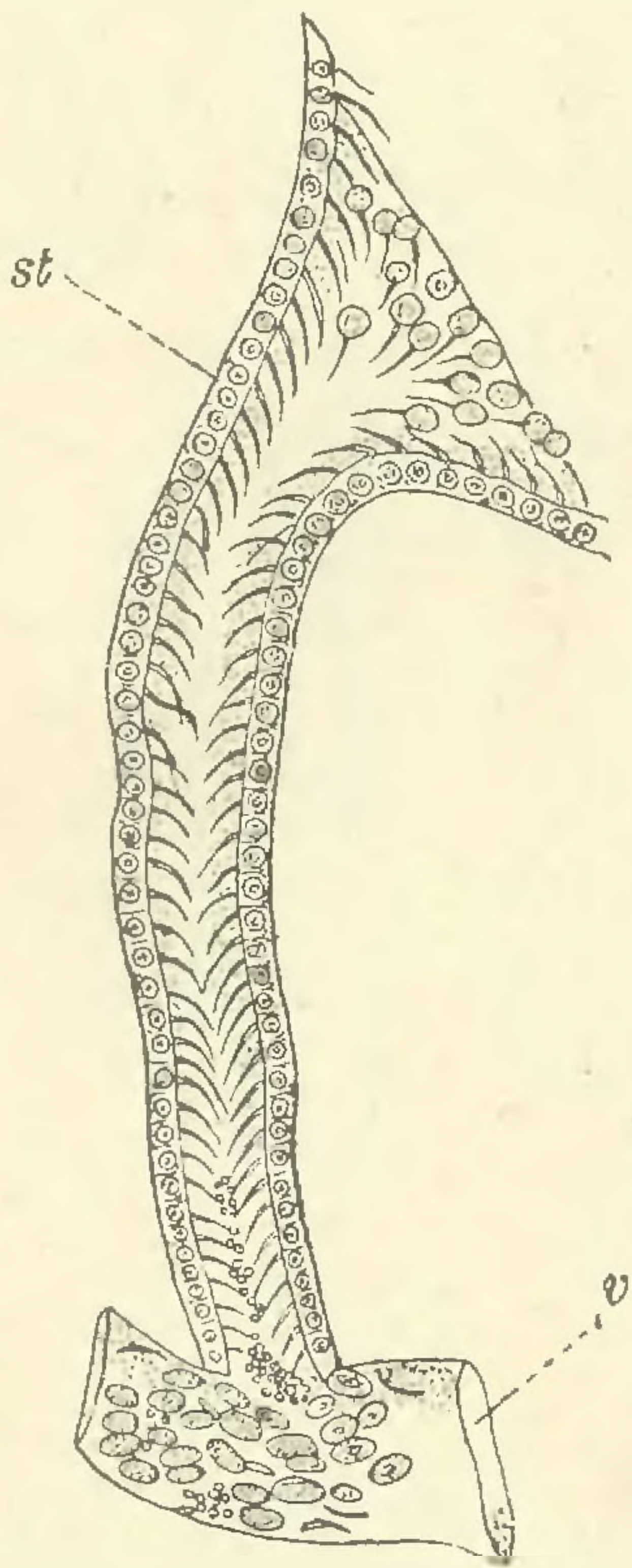


Рис. 563. Почечная воронка (*st*) лягушки (*Rana fusca*), сообщающая полость тѣла съ почечной веной (*v*). По Нусбауму.

Такъ какъ почка и мочеточникъ у амфибій въ то же время служатъ и для проведенія сѣмени, то въ зависимости отъ этого возникаетъ цѣлый рядъ видоизмѣненій.

Во-первыхъ, мочеточники передъ своимъ впаденіемъ въ клоаку у безхвостыхъ амфибій въ періодъ спариванія образуютъ расширения — сѣменные пузыри; во-вторыхъ, въ самой почкѣ у безхвостыхъ амфибій, а еще чаще у хвостатыхъ, можно отличать два отдѣла: болѣе узкій передній, или половой, и болѣе широкій задній, или тазовой. Только первый изъ нихъ приходитъ въ связь съ сѣменниками, а Вольфовъ каналъ въ одно и то же время служитъ и мочеточникомъ, и сѣмяпроводомъ. Впрочемъ у безхвостыхъ амфибій мочевые протоки тазовой части почки могутъ собираться въ особый мочеточникъ, впадающій въ конечную часть Вольфова канала, а такъ какъ половая часть почки теряетъ при этомъ мочеотдѣлительную функцію, то Вольфовъ каналъ на большей части своего протяженія играетъ въ этихъ случаяхъ роль сѣмяпровода. Вообще же сѣменные протоки могутъ впадать непосредственно въ мочевые канальцы, продолжающіе функционировать, какъ таковые; или же тѣ канальцы передней части почки, которые принимаютъ сѣменные протоки, утрачиваютъ свои клубочки (*Rana fusca*) и служатъ исключительно для проведенія сѣмени; или же, наконецъ, сѣменные протоки вѣдряются въ почку и передніе изъ нихъ оканчиваются слѣпо въ ней, а задніе впадаютъ непосредственно въ Вольфовъ каналъ. Последнее наблюдается у жерлянокъ (*Combicator*) и повитухъ (*Alytes*). У всѣхъ амфибій въ клоаку впадаетъ (независимо отъ мочеточниковъ) мочевой пузырь (*vesica urinaria*), который иногда достигаетъ громадной величины (*Gymnophiona*, *Amphiuma* и др.), а вообще имѣетъ форму небольшого слѣпого придатка задней кишки, часто раздвоеннаго на вершинѣ или даже почти раздѣленнаго на два мѣшка, впадающихъ однако въ клоаку общимъ отверстіемъ (*Alytes*, *Combicator*). Образуется мочевой пузырь, какъ выступъ брюшной стѣнки клоаки.

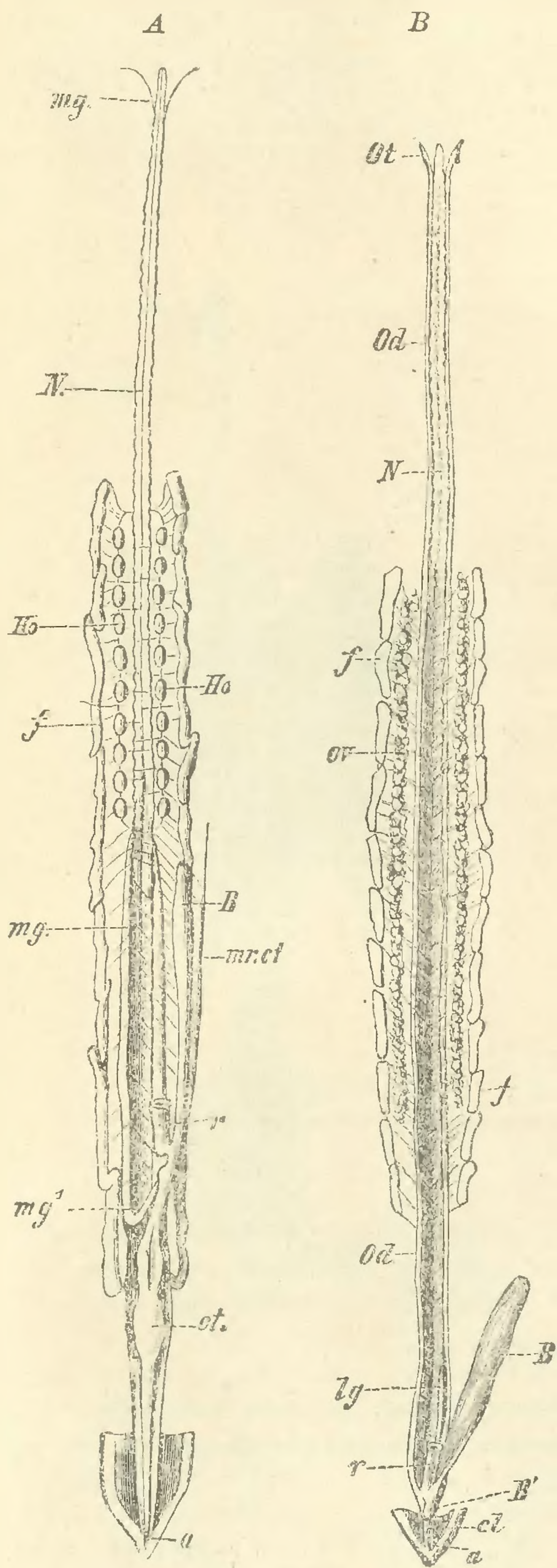


Рис. 564. Мочеполовая система безногой амфибии (*Ichthyophis glutinosus*): *A*—самца; *B*—самки. *a*—наружное отверстие клоаки; *B*, *B'*—мочевой пузырь; *ct* и *cl*—клоака; *f*—жировое тѣло; *Ho*—яичники; *lg*—Вольфовъ каналъ или мочеточникъ; *mg* и *mg'*—Мюллеровъ каналъ, соответствующій яйцеводу самки; *mr. ct*—мускуль ретракторъ клоаки; *NN*—почка; *Od*—яйцеводъ; *Ot*—воронка яйцевода; *ov*—яичникъ; *r*—задняя кишка. По Шпенгелю изъ Видерсгейма.

Женскіе половые органы амфибій (рис. 364, 365, 366; *B*) представлены парными яичниками, а ихъ яйцеводы—Мюллеровыми каналами, сохраняющимися въ мало развитой формѣ и у самцовъ. Яичники представляютъ собой два весьма длинныхъ (у *Gymnophiona*) или болѣе или менѣе удлинненныхъ (у *Urodela*

и А и г а) тѣла, подвѣшенныхъ на брызжейкахъ къ спинной стѣнкѣ полости тѣла. Внутри яичниковъ имѣется полость, выстланная плоскимъ эпителиемъ и у безхвостыхъ амфибій подѣленная на рядъ (отъ 3 до 20) камеръ. Эта полость, возникающая расщепленіемъ мезодермы внутри полового зачатка, не служитъ для

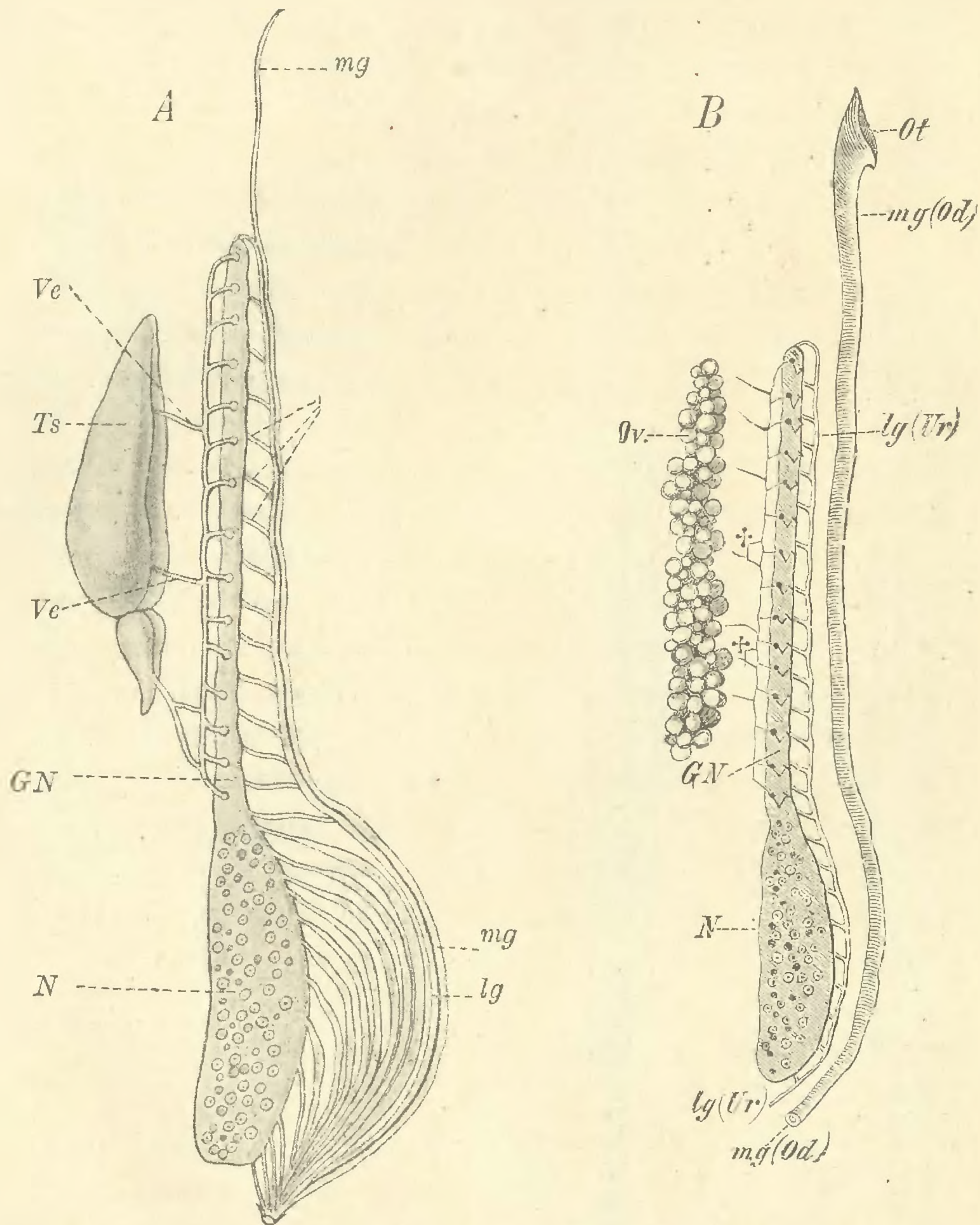


Рис. 565. Схема мочеполового аппарата хвостатыхъ амфибій. *A*—самца; *B*—самки. *Ts*—сѣменникъ; *Ov*—яичникъ; *Ve*—сѣменные протоки, впадающіе въ общій протокъ; *a*—выводные протоки мочевыхъ канальцевъ; *lg*—Вольфовъ каналъ у самца; *lg (Ur)*—онъ-же у самки, функционирующій исключительно какъ мочеточникъ; *mg*—Мюллеровъ каналъ у самца; *mg (Od)*—онъ-же у самки, функционирующій какъ яйцеводъ; *Ot*—его воронка; *N*—почка; *GN*—ея половой участокъ. Изъ Виде; сгейва по Шпенгелю.

принятія яицъ, а вѣроятно играетъ роль лимфатическаго синуса и съ полостью яичниковъ костистыхъ рыбъ никоимъ образомъ не можетъ быть сравниваема. Яйца падаютъ въ полость тѣла, а потомъ черезъ лежація въ передней части

тѣла воронки яйцеводовъ и по извилистымъ длиннымъ яйцеводамъ, открывающимся обыкновенно каждый своимъ отверстіемъ на особомъ сосочкѣ въ клоаку, попадаютъ въ послѣднюю. Впрочемъ иногда яйцеводы въ конечной части то сливаются въ небольшой непарный отдѣлъ, какъ это бываетъ у жабъ (*Bufo*) и повитухъ (*Alytes*), то открываются на общемъ сосочкѣ, какъ это бываетъ

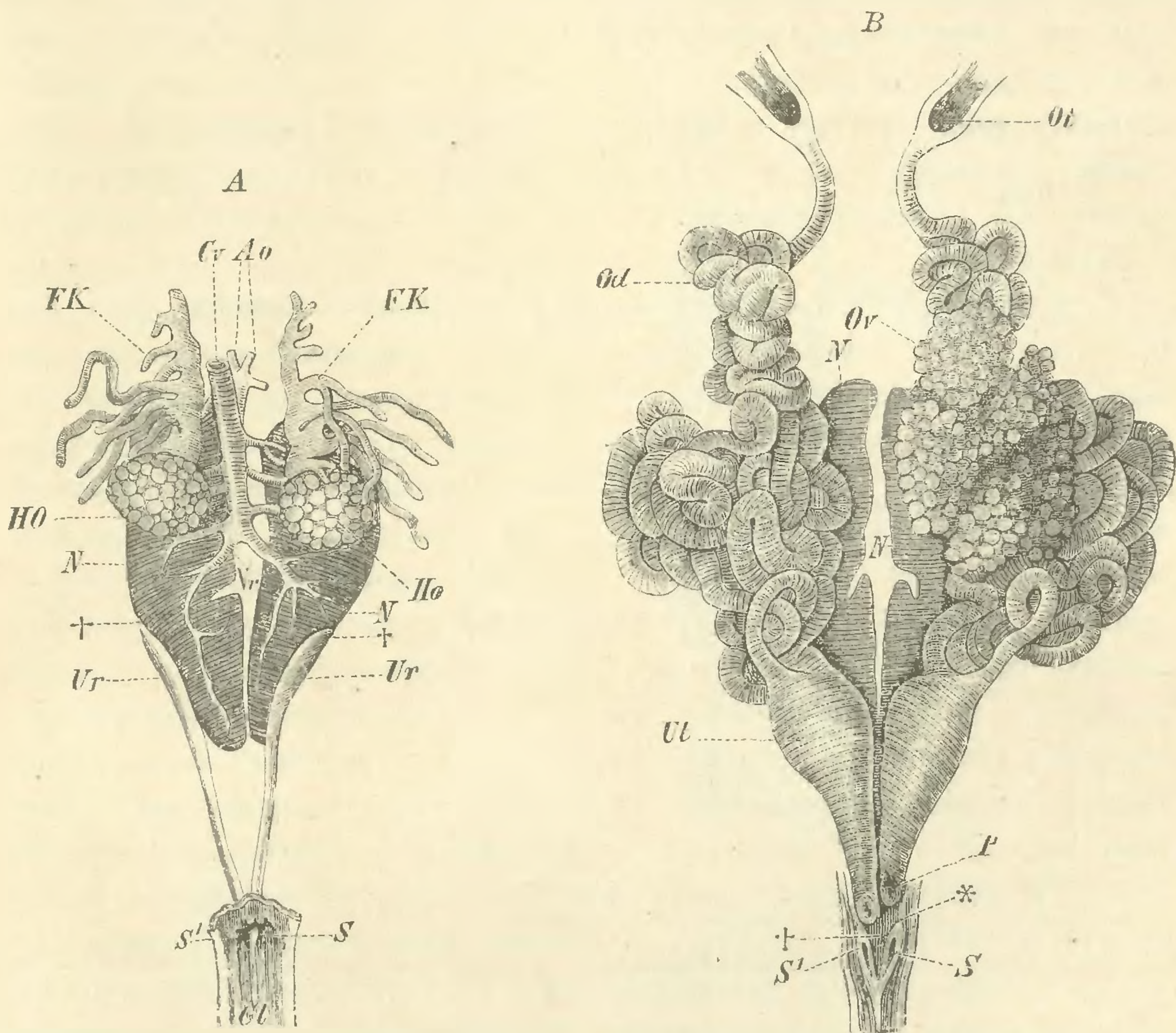


Рис. 566. Мочеполовые органы лягушки (*Rana esculenta*). *A* — мужской аппаратъ. *N* — почка; *Ur* — мочеточники, выходящіе на поверхность почки при † и при *S*, *S'* впадающіе въ клоаку (*Cl*); *HO* — сѣменники; *FK* — жировыя тѣла; *Cr Do* — нижняя полая вена; *Do* — аорта; *Vr* — уносящіе сосуды воротной системы почек.
B — женскій аппаратъ. *Ov* — яичникъ (слѣва не изображенъ); *Od* — яйцеводъ, вздувающійся при *Ut* на подобіе матки и открывающійся при *P* въ клоаку; *Ot* — его воронка; *N* — почка; *S*, *S'* — мѣста впаденія мочеточниковъ въ клоаку, лежащія на сосочкѣ *. Оба рисунка изъ Видерсгейма.

у древесныхъ лягушекъ (*Hyla*). Пока яйцо идетъ по яйцеводу, оно одѣвается студенистымъ слоемъ, выдѣляемымъ железами яйцевода. Крупныя, богатыя желткомъ яйца *Gymnophiona* облечены слоемъ бѣлка, выдѣляемого тоже железами яйцевода и образующаго на полюсахъ яйца по завитку, или халазѣ (*chalaza*). При помощи этихъ халазъ яйца сдѣпляются въ общій комокъ.

Конечная часть яйцеводовъ у безхвостыхъ амфибій служитъ для формировація комковъ и шнуровъ, образуемыхъ яйцами. Оплодотвореніе у безхвостыхъ амфибій наружное, а у хвостатыхъ и *Gymnophiona* внутреннее, причемъ у хвостатыхъ сама самка движеніями мускулистой клоаки захватываетъ сѣмя, выпускаемое самцомъ въ воду¹⁾, а для храненія сѣмени на стѣнкахъ клоаки у самки имѣются мѣшковидныя углубленія, въ которыхъ у саламандры живчики могутъ жить 1—2 года. У нѣкоторыхъ хвостатыхъ (*Molge s. Triton* и др.) живчики склеиваются студенистыми выдѣленіями железъ клоаки самца въ видѣ сперматофоровъ, имѣющихъ форму пакетовъ и колоколовъ, наполненныхъ живчиками. У живородящихъ саламандръ—у пятнистой (*Salamandra maculosa*) эмбриональное развитіе, а у черной (*Salamandra atra*) и превращеніе происходитъ въ яйцеводѣ.

Обратимся къ мужскимъ половымъ органамъ амфибій (рис. 364, 365, 366; А). Сѣменники имѣютъ форму двухъ овально удлиненныхъ, или округлыхъ (у нѣкоторыхъ *Amphibia*) тѣлъ, подвѣшенныхъ на брызжейкахъ ко-внутри отъ почекъ, но у *Gymnophiona* они состоятъ изъ ряда отдѣльныхъ соединенныхъ продольнымъ протокомъ и четковидно расположенныхъ тѣлецъ (рис. 564, А). Соединеніе съ почками напоминаетъ то, что мы видѣли у селахий и ганойдовъ (стр. 567, 575), а именно, отъ сѣменниковъ отходятъ поперечные сѣменные протоки, которые впадаютъ въ продольный собирающій протокъ; этотъ послѣдній опять при помощи поперечныхъ сѣменныхъ протоковъ соединяется съ почками или же непосредственно съ Вольфовымъ каналомъ, какъ у жерлянокъ (*Combimator*) и повитухъ (*Alytes*), причемъ у первыхъ только передніе протоки достигаютъ до Вольова канала, а прочіе оканчиваются слѣпо (рис. 567)²⁾. У жабъ (*Bufo*) наблюдается одна особенность въ строеніи гонадъ, а именно передній конецъ яичниковъ, равно и сѣменниковъ, состоитъ изъ индифферентныхъ похожихъ на молодыя яйца клѣтокъ. У самки этотъ участокъ носитъ названіе Биддерова органа. По мѣрѣ развитія половыхъ клѣтокъ Биддеровъ органъ подвергается редукаціи, служа, вѣроятно, запаснымъ питательнымъ матеріаломъ для ихъ развитія, и съ іюня мѣсяца—опять регенерируетъ (Огневъ, 1908). Половыя клѣтки, изъ которыхъ онъ составленъ, никогда не достигаютъ зрѣлости, хотя въ нѣкоторыхъ случаяхъ въ немъ рядомъ съ клѣтками, похожими на яйцевыя, развиваются и живчики, но за отсутствіемъ

¹⁾ У пятнистой саламандры (*Salamandra maculosa*) самецъ выпускаетъ сперматофоръ на землю, а самка садится на это же мѣсто и захватываетъ сперматофоръ клоакой (van Leeuwen, 1907). Впрочемъ, у саламандръ, какъ у пятнистой (*S. maculosa*), такъ и у черной (*S. atra*) оплодотвореніе можетъ происходить, какъ на сушѣ, такъ и на водѣ (Kammerer, 1907).

²⁾ Совершенно исключительнымъ образомъ передніе поперечные сѣменные протоки у *Alytes* открываются въ Мюллеровъ каналъ, а у *Molge s. Triton taeniatus* въ видѣ аномаліи наблюдалось, что Мюллеровъ, а не Вольфовъ каналъ принимаетъ на себя функцію сѣмяпровода.

протоковъ, погибають (Ceruti, 1904). У самцовъ этотъ участокъ нѣкоторыми разсматривается, какъ зачаточный яичникъ и въ его присутствіи видятъ наклонность жабъ къ гермафродитизму. Однако при возникновеніи случайнаго гермафродитизма, наблюдаемаго у родовъ *Rana*, *Pelolates*, а также и *Bufo*, если и наблюдаются яйцевыя клѣтки въ сѣменникѣ, то именно въ его вполне развитой, дѣятельной части. Дѣйствительно, исторія развитія показываетъ, что передній участокъ полового зачатка представляетъ собой не развивающій половыхъ клѣтокъ (стерильный) участокъ гонады, причемъ, какъ и вся гонада, такъ и этотъ участокъ по природѣ своей являются гермафродитными. Гермафродитный характеръ полового зачатка амфибій доказывается тѣмъ, что съ одной стороны въ аномальныхъ случаяхъ такіе же участки индифферентно-гермафродитнаго характера наблюдаются въ другихъ частяхъ сѣменника, а съ другой тѣмъ, что въ другихъ тоже аномальныхъ случаяхъ наблюдается настоящій *ovotestis*, т.-е. гонада, одна часть которой (спинная) производитъ яйца, а другая (брюшная)—живчикъ (Yungman, 1909). Наконецъ, въ пользу этого говорятъ наблюденія надъ обособленіемъ пола у амфибій. По этимъ наблюденіямъ полъ зародыша и даже головастика можетъ измѣняться въ теченіи развитія. Такъ, напр., личинки, проявляющія тенденцію къ развитію яицъ, дѣлаются въ концѣ концовъ самцами (R. Hertwig, 1906; Кушакевичъ, 1910). При аномальномъ гермафродитизмѣ Мюллеровъ каналъ, если онъ нормально и отсутствуетъ у самца, какъ напримѣръ у лягушки, все же является развитымъ.

Около каждой гонады находится лентовидное (*Urodela*) или лопастное (*Apuga*) скопленіе богатой жиромъ и лейкоцитами ткани, или **жировое тѣло** (*corpus adiposum*) (рис. 566). У *Gymnophiona* эти тѣла лежатъ вдоль половой железы и подѣлены на участки (рис. 567). Эти тѣла возникаютъ изъ общаго зачатка съ гонадами и у *Apuga* развиваются изъ стерильнаго передняго участка полового зачатка (Кушакевичъ, 1910).

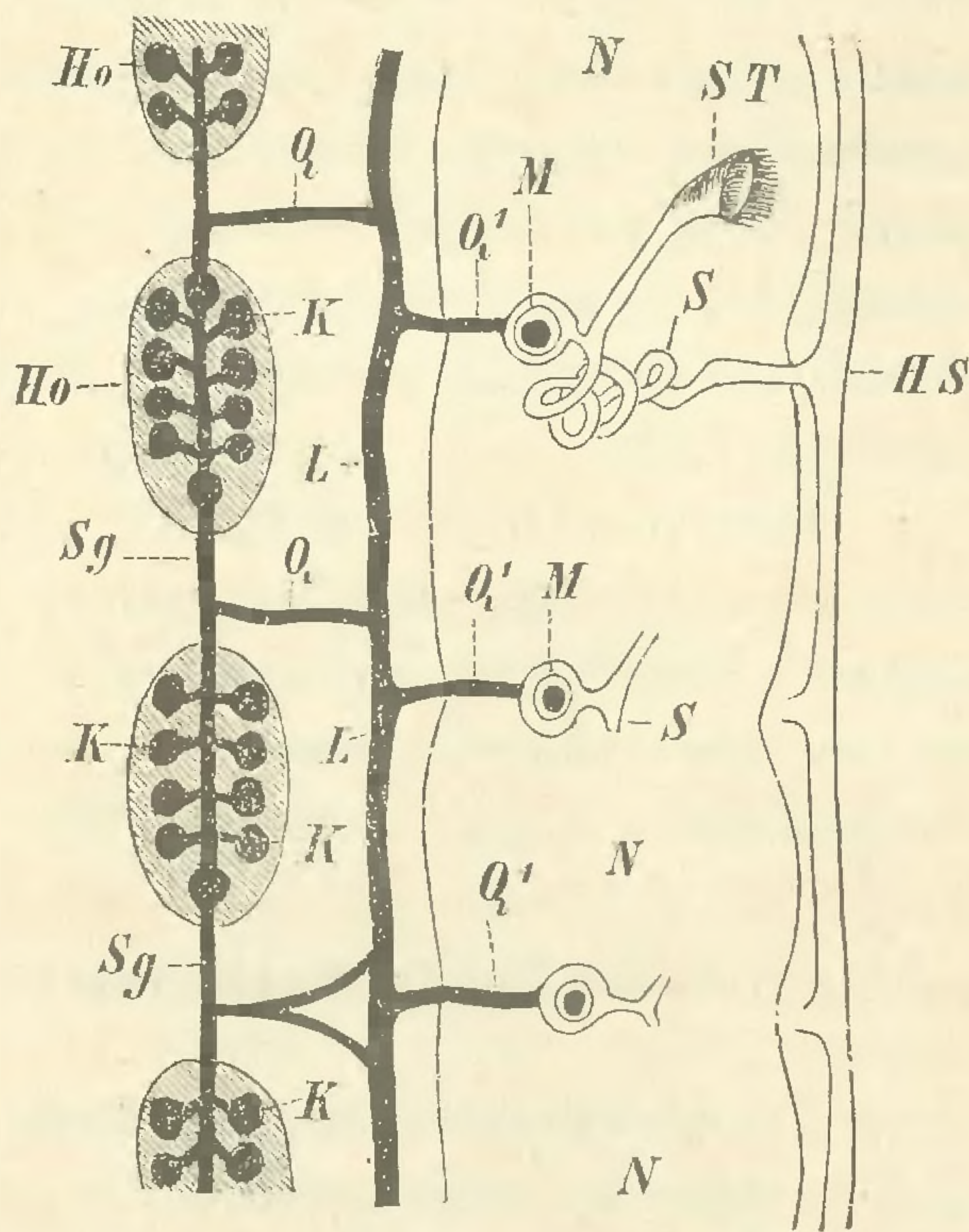


Рис. 567. Часть мужского мочеполового аппарата *Gymnophiona*; схема. *Ho*—сѣменники; *K*—сѣменные капсулы; *Sg*—продольный сѣменной протокъ; *Q*, *Q'*—отходящіе отъ него поперечные каналы, впадающіе въ продольный собирающій протокъ—*L*; *Q'*, *Q'*—второй рядъ поперечныхъ каналовъ; *M*, *M*—Мальпигіевы тѣльца; *N*—почка; *ST*—нефридiальная воронка; *S*—извитая часть нефридiальнаго канала; *HS*—Вольфовъ каналъ. Изъ Видерстейма.

Около каждой гонады находится лентовидное (*Urodela*) или лопастное (*Apuga*) скопленіе богатой жиромъ и лейкоцитами ткани, или **жировое тѣло** (*corpus adiposum*) (рис. 566). У *Gymnophiona* эти тѣла лежатъ вдоль половой железы и подѣлены на участки (рис. 567). Эти тѣла возникаютъ изъ общаго зачатка съ гонадами и у *Apuga* развиваются изъ стерильнаго передняго участка полового зачатка (Кушакевичъ, 1910).

Съ физиологической точки зрѣнія эти органы представляютъ собой, вѣроятно, запасъ питательнаго вещества для гонадъ, необходимый для возобновленія дѣятельности послѣднихъ весной, послѣ спячки. Поэтому весной эти органы подвергаются сильной редуциіи.

Межпочечные и надпочечные органы у амфибій, хотя и различны, но впервые представляются соединенными вмѣстѣ, такъ что можно говорить объ **оклопочечныхъ органахъ**. Они имѣютъ видъ желтыхъ (вслѣдствіе присутствія жира въ клѣткахъ) различной формы отдѣльныхъ скопленій на внутреннемъ краѣ почек (*Urodela*) или видъ развѣтвленныхъ полосокъ на брюшной сторонѣ почек (*Anura*). У *Gymnophiona* межпочечные органы лежатъ въ передней части на внутренней сторонѣ почек въ видѣ общаго скопленія, а въ задней—на брюшной сторонѣ почек въ видѣ отдѣльныхъ участковъ, какъ у *Urodela*. Около нихъ залегаютъ то по одиночкѣ, то кучками хромофильные элементы надпочечныхъ органовъ (рис. 547).

Совокупительный аппаратъ имѣется только у *Gymnophiona*, а именно ихъ клоака весьма длинна и у самцовъ позволяетъ отличить нѣсколько различно устроенныхъ отдѣловъ (рис. 564, А). Благодаря присутствію мускулистаго влагалища она можетъ выворачиваться. Выпячивающаяся при этомъ часть представляетъ довольно длинную трубку, вводимую въ клоаку самки.

С. Мочеполовая система *Amniota*.

Для мочеполовой системы *Amniota* является характернымъ признакомъ то, что функцію почек (*renes*) у взрослого организма принимаютъ на себя метанефросъ съ его мочеточниками (*ureteres*) (стр. 549), а мезонефросъ съ его вторично-почечнымъ или Вольфовымъ протокомъ, функционирующій во время эмбриональной жизни, сохраняется въ видѣ половыхъ путей и нѣкоторыхъ рудиментарныхъ органовъ. Пронефросъ, существующій лишь въ эмбриональномъ состояніи и притомъ весьма короткое время, развитъ вообще весьма слабо у всѣхъ *Amniota*. Мочеточники метанефроса, не имѣющаго воронокъ, открываются или въ клоаку, или въ мочевой пузырь (*vesica urinaria*), представляющій собой то выступъ стѣнки клоаки, то ближайшую къ кишкѣ часть аллантоиса, то органъ, образующійся при участіи, какъ клоаки, такъ и аллантоиса (стр. 54). Въ то время какъ виѣзародышевый участокъ аллантоиса отпадаетъ, внутризародышевый участокъ своей ближайшей къ кишкѣ частью принимаетъ участіе въ образованіи мочевого пузыря; отстоящая же далѣе отъ кишки часть, имѣющая форму шнура (*urachus*), редуцируется или, какъ это происходитъ у млекопитающихъ (кроме сумчатыхъ), образуетъ связку, на которой мочевой пузырь подвѣшенъ къ пупку. Яйцеводы (*oviductus*), какъ и у амфибій, представлены у *Amniota* Мюллеровыми каналами, но обособленіе ихъ на различныя по строенію и отправленію отдѣлы идетъ у *Amniota* гораздо далѣе, чѣмъ у амфибій. Другую характерную особенность мочеполовой системы *Amniota* составляетъ

дальнѣйшее обособленіе половыхъ путей самца отъ мочевыхъ, ибо Вольфовъ каналъ въ видѣ сѣмяпровода (*vas deferens*) и остатки мезонефроса въ видѣ сѣменныхъ протоковъ служатъ исключительно для проведенія сѣмени, а у млекопитающихъ обособляется отъ задней кишки и мочеполовой синусъ (*sinus urogenitalis*), въ который впадаютъ мочевые и половые протоки. Сѣмяпроводъ въ своей ближайшей къ сѣменнику части образуетъ сильно извилистый участокъ — эпидидимисъ (*epididymis*), который облеченъ общей съ сѣменникомъ оболочкой и имѣетъ железистый характеръ.

Околопочечные органы (*gl. adrenales*) представляютъ уже соединеніе межпочечныхъ и надпочечныхъ органовъ Amphibia. Въ клоакѣ обособляется у большинства Amphibia непарный совокупительный органъ (*penis*), поддерживаемый какъ фиброзной тканью, такъ и кавернозной, т.-е. способной набухать отъ притока крови. У самокъ обыкновенно имѣется соответственный органъ — клиторъ (*clitoris*). У живородящихъ млекопитающихъ, съ исчезновеніемъ клоаки, мужской органъ становится наружнымъ.

Начнемъ съ почекъ **Sauropsida**. Почки рептилій представляютъ два удлиненныхъ или округлыхъ (у черепахахъ), иногда съ лопастевидными выступами тѣла, спускающихся со спинной стороны. У нѣкоторыхъ ящерицъ почки правой и лѣвой стороны соединяются между собой нѣсколькими поперечными перемычками (*Varanus*) или сливаются въ задней, лежащей въ основаніи хвоста части (*Lacerta, Iguana*). У змѣй, въ зависимости отъ удлиненной формы тѣла, лентовидныя почки лежатъ одна впереди другой, а у змѣевидныхъ ящерицъ (напр. у мѣдяницы — *Anguis*) одна почка развита сильнѣе другой. У птицъ почки заполняютъ собой полость крестца, повторяя форму ея поверхности. Часто при этомъ каждая почка подѣлена на три неравныя лопасти (рис. 568, B), а иногда, напр. у воробьиныхъ (*Passeres*), почки сближены и даже слиты одна съ другой своими задними частями, какъ у ящерицъ. Мочевые каналцы впадаютъ у **Sauropsida** не непосредственно въ мочеточникъ, а собираются сначала въ развѣтвленные мочевые протоки. У черепахахъ и крокодиловъ конечныя части мочевыхъ протоковъ, идущихъ отъ каждой лопасти, не будучи вѣдрены въ почку, находятся внѣ ея и являются поэтому какъ бы вѣтвями мочеточника. У птицъ не только протоки, но иногда и самый мочеточникъ вѣдрены въ толщу почки. Мочеточники открываются у самокъ на двухъ особыхъ сосочкахъ, сидящихъ кнаружи отъ отверстія яйцеводовъ на спинной сторонѣ клоаки. У самцовъ рептилій на сосочкахъ обыкновенно имѣется общее отверстіе для мочеточника и для сѣмяпровода и только у самцовъ птицъ эти отверстія сѣмяпроводовъ и мочеточниковъ открываются отдѣльно. Однако, у самокъ змѣй и ящерицъ въ конечную часть мочеточника впадаетъ слѣпой каналецъ — рудиментъ Вольфова канала, представленнаго у самцовъ сѣмяпроводомъ. Аллантоисъ имѣется въ зародышевомъ состояніи у всѣхъ **Sauropsida**, но мочевой пузырь далеко не у всѣхъ: его нѣтъ у нѣкоторыхъ ящерицъ (*Monitor, Amphisbaenidae*), у змѣй и крокодиловъ имѣется рудиментарный пузырь, а у птицъ провизорный

въ эмбриональномъ и молодомъ состояніи (у курицы до 1 году) и только у большинства ящерицъ и у черепахъ онъ развитъ вполне. Однако, мочевой пузырь различныхъ *Sauropsida* имѣеть, повидимому, неодинаковое морфологическое значеніе: змѣи и нѣкоторыя ящерицы имѣють спинной пузырь, образуемый черезъ выпячиваніе клоака. У другихъ ящерицъ, черепахъ, крокодиловъ и провизорно у птицъ имѣется брюшной, образуемый расширеніемъ аллантоиса, мочевой пузырь, но въ то же время нѣкоторые изъ нихъ имѣють рудиментарный спинной пузырь. Послѣдній иногда закладывается сначала въ видѣ пары выступовъ, потомъ соединяющихся въ одинъ. Моча *Sauropsida*, состоящая глав-

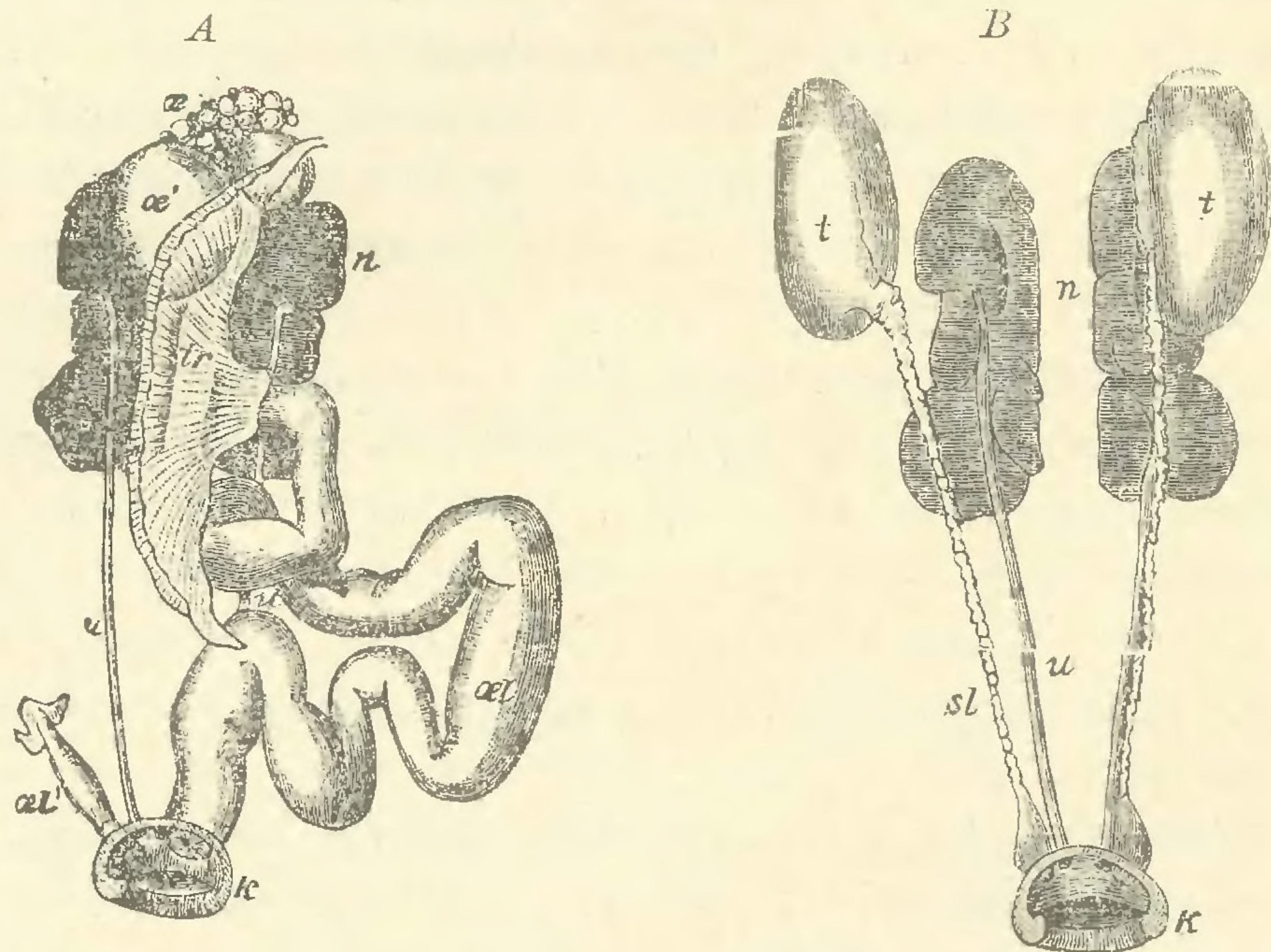


Рис. 568. Мочеполовой аппаратъ голубя (*Columba domestica*): *A*—самки, *B*—самца. *a*—яичникъ; *a'*—зрѣлое яйцо; *tr*—воронка яйцевода; *ael*—лѣвый яйцеводъ; *ael'*—рудиментъ праваго; *k*—клоака; *n*—почка; *u*—мочеточникъ; *sl*—сѣмяпроводъ; *t*—сѣменникъ.

По Паркеру.

нымъ образомъ изъ мочевой кислоты, а не мочевины, какъ у млекопитающихъ, еще въ мочевыхъ канальцахъ имѣеть видъ твердой кашицеобразной массы и извергается наружу подобно испражненіямъ, такъ что мочевой пузырь являлся бы излишнимъ. Но у формъ, имѣющихъ этотъ органъ, повидимому, и моча является жидкой, какъ это доказано для черепахъ. Обратимся къ женскимъ половымъ органамъ *Sauropsida*. Яичники представляютъ мѣшковидные съ лимфатическими полостями внутри и богатые сосудами органы. Они подвѣшены на брызжейкахъ (*mesovaria*) къ спинной стѣнкѣ полости тѣла и лежатъ въ задней части послѣдней, но впереди почекъ, а у змѣй правый яичникъ лежитъ впереди лѣваго. Форма яичниковъ стоитъ въ зависимости отъ формы тѣла. Вполнѣ зрѣлые яичники принимаютъ видъ гроздевидныхъ скопленій яицъ въ различной степени развитія. У змѣй и змѣевидныхъ ящерицъ, а равно и нѣкоторыхъ другихъ ящерицъ, правый яичникъ развитъ сильнѣе лѣваго. У птицъ

(рис. 568, А) правый яичникъ является или рудиментарнымъ, или, какъ у большинства, не развитъ вовсе, и яйца назрѣваютъ только въ лѣвомъ яичникѣ. Точно также и яйцеводы птицъ развиты неравномѣрно, и правый яйцеводъ рудиментаренъ или можетъ вовсе отсутствовать. Яйцеводы, начинаясь щелевидной, обращенной въ бокъ воронкой, представляютъ извилистые съ продольными складками внутри каналы, въ которыхъ можно различить нѣсколько отдѣловъ, отличающихся по строенію и отправленію. У *Rhynchoserphala*, черепахъ, крокодиловъ и птицъ ближайшая къ воронкѣ часть яйцевода выдѣляетъ бѣлокъ, тогда какъ яйца змѣй и ящерицъ лишены бѣлка. У птицъ ближайшій къ желтку и болѣе густой слой бѣлка образуетъ спиральные завитки на полюсахъ яйца, или халазы (*chalazae*) (рис. 570). Слѣдующая за этой частью яйцевода, съ болѣе развитой мускулатурой, выдѣляетъ богатую порами пергаментную или пропи-

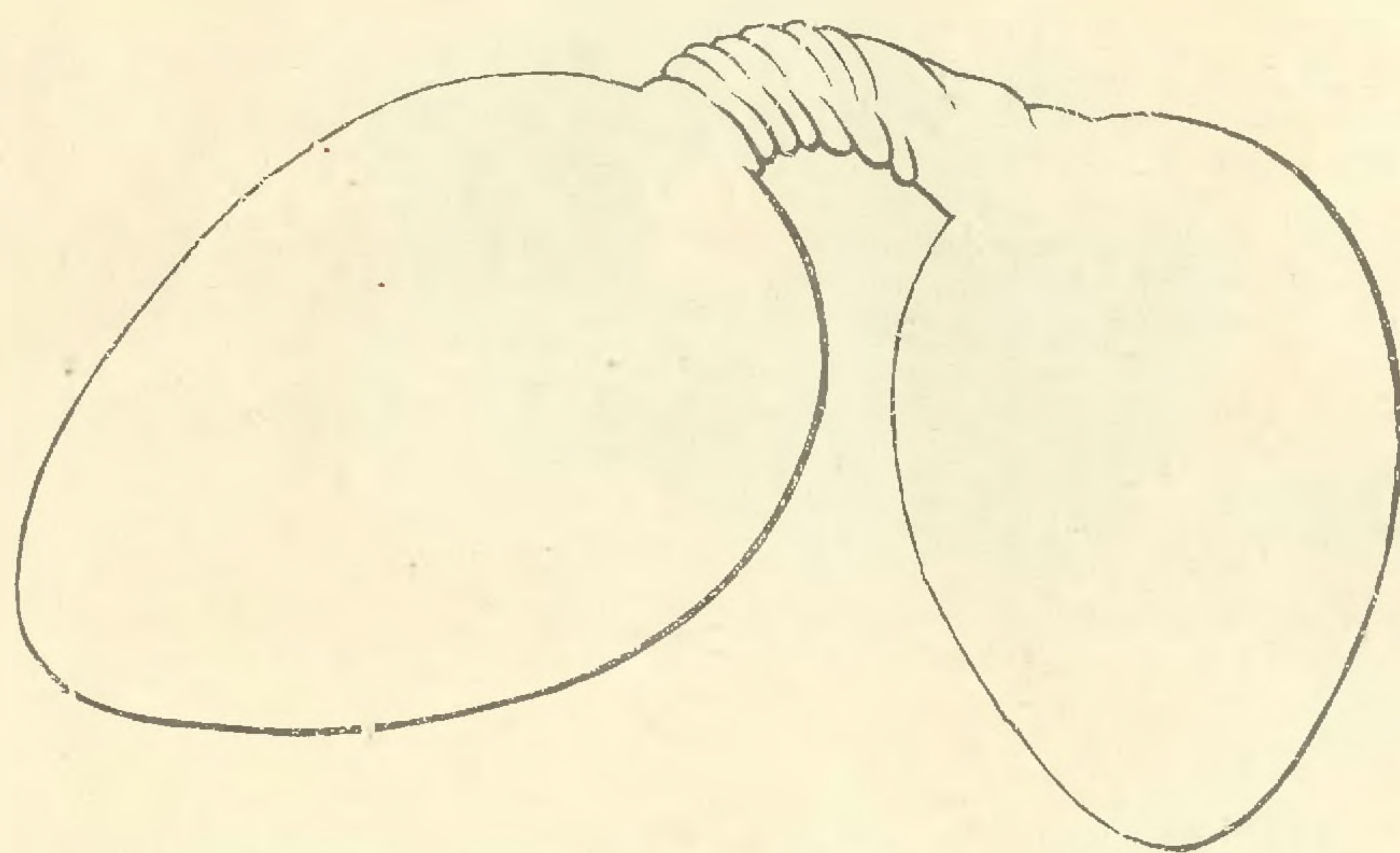


Рис. 569. Два соединенныхъ перемычкой куриныхъ яйца (аномалія). По Никольскому.

танную известковыми солями скорлупу и носить названіе матки (*uterus*), тогда какъ самый конечный короткій его участокъ называется влагалищемъ (*vagina*). Яйцо растягиваетъ складки яйцевода и лежитъ во временномъ его расширеніи—камерѣ, которая, однако, у нѣкоторыхъ ящерицъ можетъ оставаться и послѣ удаленія яйца въ видѣ расширенія яйцевода, но для созрѣванія другого яйца все-таки не служитъ. Оплодотвореніе у *Sauropsida* внутреннее и совершается, конечно, до выдѣленія облекающихъ яйцо оболочекъ.

Скорлупа птичьяго яйца (рис. 570) пронизана порами, которыхъ въ куриномъ яйцѣ насчитывается до 7.000. Пory у *Ratitae* имѣютъ характеръ вѣтвящихся каналовъ. Подъ скорлупой лежатъ двѣ волокнистыя, плотно прилежащія одна къ другой оболочки—скорлуповыя или бѣлковыя. Онѣ позже расходятся на тупомъ концѣ яйца и между ними образуется наполненное воздухомъ пространство—воздушная камера. Подъ внутренней оболочкой описываютъ кое-гдѣ лежащія клѣтки (Schüller, 1899), считаемыя за фолликулярныя, но отошедшія отъ поверхности желтка и разошедшіяся вслѣдствіе проникновенія подъ нихъ бѣлка. Подобныя же указанія относительно сохраненія фолликулярныхъ клѣтокъ имѣются и по отношенію къ рептиліямъ. Бѣлокъ состоитъ изъ трехъ слоевъ: наружнаго—болѣе жидкаго, средняго—плотности мягкаго желе и внутреннаго—опять болѣе жидкаго. Кругомъ желтка имѣется обо-

лочка изъ наиболѣе уплотненнаго бѣлка, продолжающаяся на полюсахъ яйца въ два спирально завитыхъ волокнистыхъ шнура, или халазы, концы коихъ свободно плаваютъ въ бѣлкѣ. На халазахъ желтокъ какъ бы подвѣшенъ въ бѣлкѣ и при вращеніи яйца поворачивается, вследствие положенія центра тяжести желтка въ нижней или вегетативной его половинѣ, вмѣстѣ съ халазами такимъ образомъ, что анимальной половиной желтокъ всегда обращенъ вверхъ. Возможно, что эти шнуры отчасти предохраняютъ желтокъ отъ сотрясенія при толчкахъ, испытываемыхъ яйцомъ. Кругомъ желтка имѣется оболочка, называемая желточной, хотя по происхожденію, какъ мы видѣли (стр. 37), она скорѣе представляетъ собой хоріонъ. Желтокъ съ его оболочками представляютъ собой собственно яйцевую клѣтку. Желтокъ состоитъ изъ двоякаго рода слоевъ: бѣлаго и желтаго желтка, отличающихся по цвѣту и строенію входящихъ въ нихъ составъ желточныхъ шариковъ. Тотъ и другой желтокъ распределены въ яйцѣ

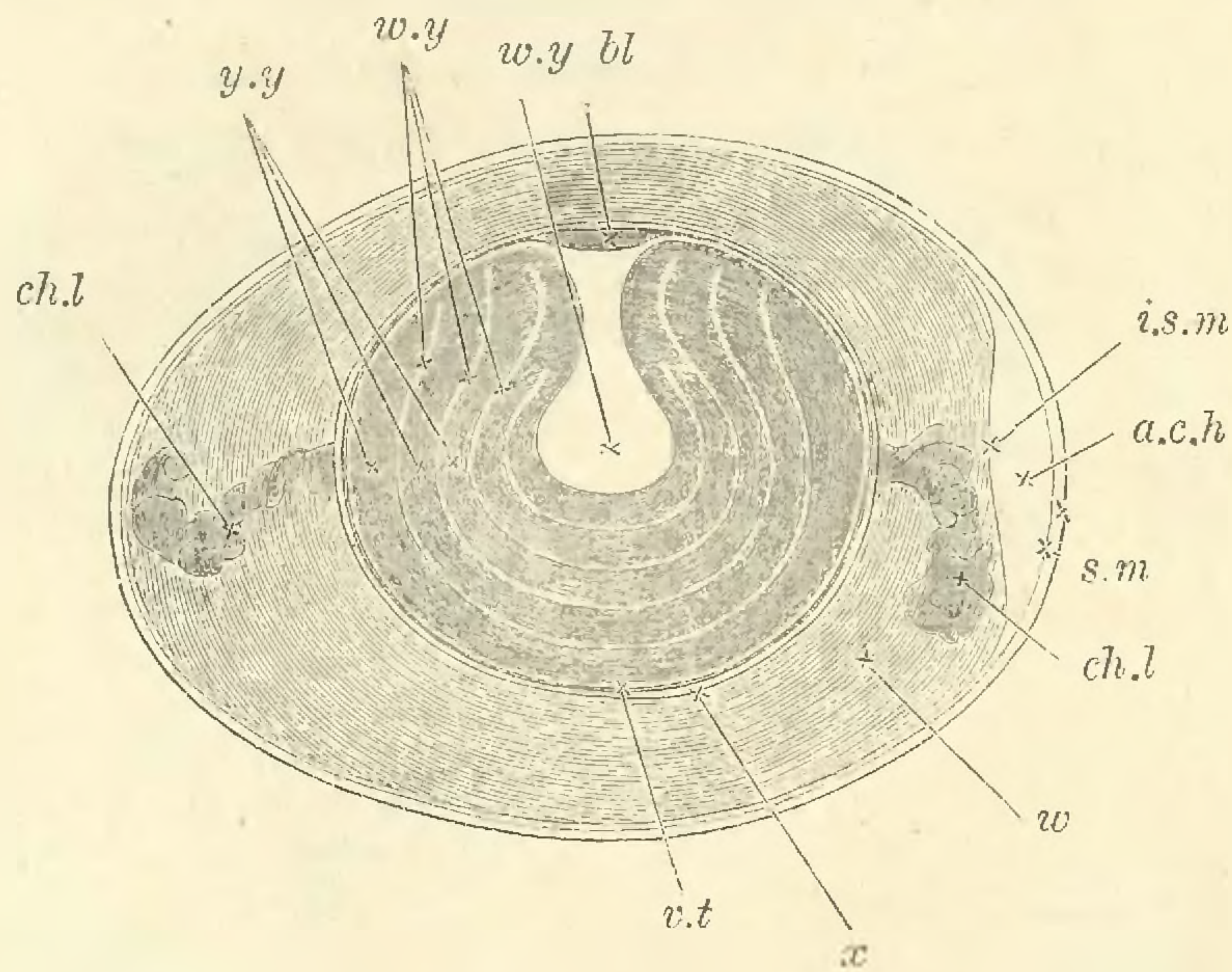


Рис. 570. Схематическій разрѣзъ черезъ ненасыщенное куриное яйцо. *ch.l* — халазы; *у.у* — желтый желтокъ; *w.y* — бѣлый желтокъ; *bl* — зародышевый дискъ; *i.s.m* — внутренній слой бѣлковой оболочки; *a.ch.* — воздушная камера у тупого полюса яйца; *s* — скорлупа; *s.m.* — наружный слой бѣлковой оболочки; *w* — бѣлокъ; *x* — его болѣе жидкій внутренній слой; *u.t* — желточная оболочка. Изъ Бальфура.

чередующимися концентрическими слоями, а бѣлый желтокъ одѣваетъ еще наружную поверхность желтка, а равно углубляется на томъ мѣстѣ, гдѣ закладывается зародышъ, внутрь желтка и образуетъ въ центрѣ его скопленіе. На анимальномъ полюсѣ, которымъ желтокъ обращенъ всегда вверхъ, лежитъ небольшое вѣтнышко — это протоплазматическая часть яйца (*cicatricula*), которая въ снесенномъ яйцѣ уже прошла первыя стадіи дробленія и образовала зародышевый дискъ. Можно думать, что у предковъ *Amniota* бѣлокъ облекалъ яйца въ видѣ шнуровъ, какъ у нѣкоторыхъ амфибій, причемъ бѣлокъ отдѣльнаго яйца сдѣплялся съ бѣлкомъ сосѣднихъ яицъ при помощи халазъ, въ родѣ того, какъ это наблюдается у *Gymnophiona*. Наконецъ, съ появленіемъ скорлупы каждое яйцо стало откладываться отдѣльно, но халазы сохранились. Иногда и у курицы скорлупа двухъ яицъ бываетъ соединена стебелькомъ, представляющимъ остатокъ первоначальной связи яицъ (рис. 569).

Переходимъ къ мужскимъ половымъ органамъ *Sauropsida* (рис. 568, В). У самокъ многихъ ящерицъ Вольфовъ каналъ сохраняется иногда не только въ своей конечной части, какъ мы видѣли выше, но и вдоль брызжейки, на которой подвѣшенъ яичникъ. У самцовъ Вольфовъ каналъ образуетъ сѣмяпроводъ, а мезонефросъ сохраняется лишь въ своей передней примыкающей къ сѣмени-

камь части, которая принимаетъ форму сѣменныхъ протоковъ. Присыкающая къ сѣменнику часть сѣмяпровода образуетъ извилистый, облеченный общей оболочкой клубокъ—эпидидимисъ, а потомъ уже идетъ свободно. У рептилій часто эпидидимисъ превышаетъ величиной сѣменникъ. У птицъ онъ небольшой. Сѣменники въ видѣ двухъ удлинненныхъ или овальныхъ (крокодилы и птицы) тѣлъ, подвѣшенныхъ на брызжейкахъ (*mesorchia*). У птицъ они лежатъ болѣе впередъ, чѣмъ у рептилій, и набухаютъ периодически во время спариванія. У самцовъ рептилій наблюдается иногда рудиментъ Мюллера канала съ заросшимъ мѣстами просвѣтомъ, но иногда съ открытыми воронками. Въ видѣ аномаліи онъ можетъ быть развитъ такъ-же, какъ и у самки, что наблюдалось у зеленой ящерицы (*Lacerta viridis*). У птицъ наблюдается настоящій односторонній гермафродитизмъ, причемъ въ рѣдкихъ случаяхъ (Weber, 1890; Poll, 1909) оперение

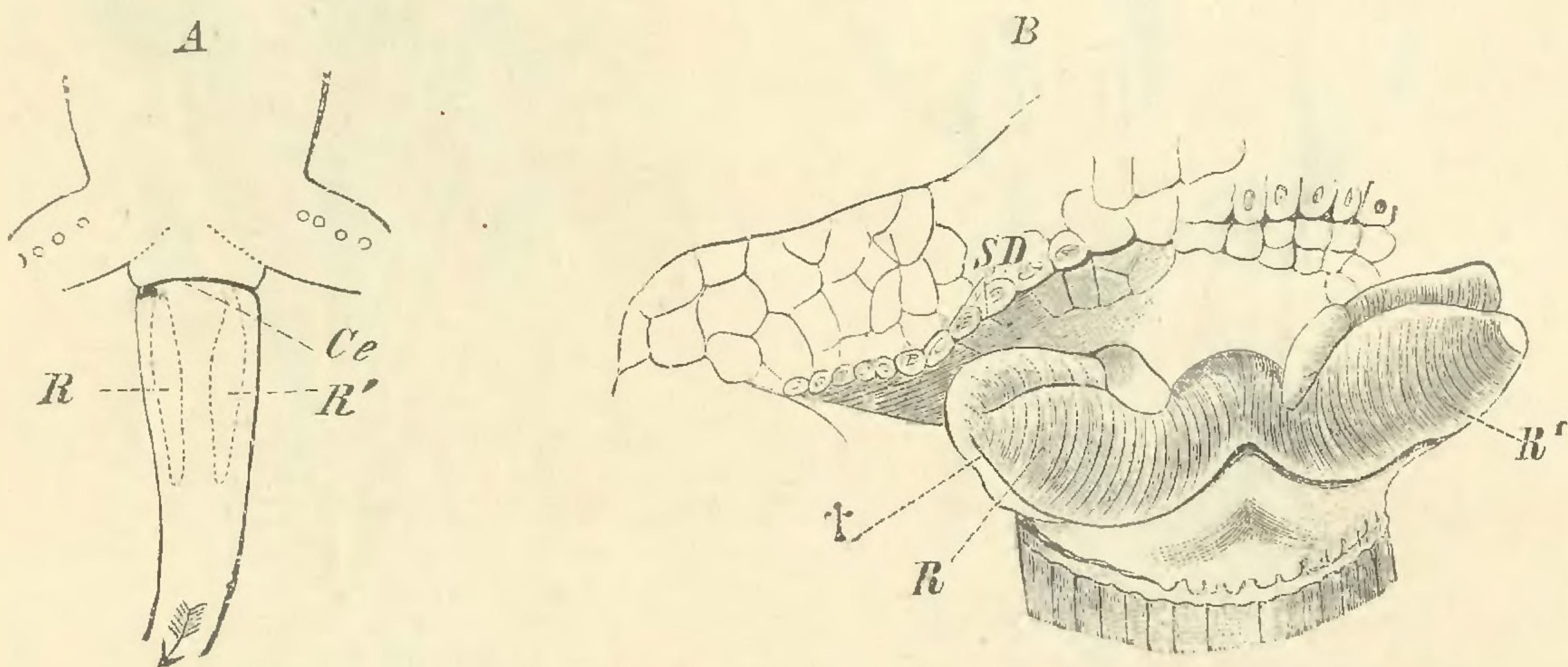


Рис. 571. Соположительные органы ящерицы: *A* — въ состояніи покоя; *B* — выгяченные наружу. *R, R'* — соположительный органъ; *Ce* — поперечное отверстіе клоаки; *SD* — бедренныя поры; † — бороздка для стеканія сѣмени; стрѣлка на рис. *A* обращена по направленію къ концу хвоста. Изъ Видерсгейма.

обѣихъ половинъ соотвѣтствуетъ полу этой половины. Кроме того иногда самки птицъ пріобрѣтаютъ опереніе, гребни, шпоры, голосъ самцовъ (пѣтухоперость или андрогинія), но яичники при этомъ вовсе не развиваютъ яйцевыхъ клѣтокъ.

Околопочечные органы въ видѣ удлинненныхъ такъ называемыхъ золотисто-желтыхъ тѣлъ лежатъ около гонадъ и представляютъ собой соединеніе межпочечныхъ и надпочечныхъ органовъ *Ampulla*. У большинства *Sauropsida* элементы межпочечныхъ органовъ, т.-е. корковое вещество, и хромофильная ткань надпочечныхъ, т. е. мозговое вещество, пронизываютъ другъ друга, такъ что сѣтъ коркового вещества переплетается съ сѣтью мозгового и трабекулы одной сѣти залегаютъ въ ячеяхъ другой. У ящерицъ и черепахъ главная масса коркового вещества лежитъ на спинной сторонѣ мозговой массы.

У *Natteria* между рептиліями нѣтъ соположительныхъ органовъ. У змѣй и ящерицъ эти органы имѣютъ совершенно своеобразное строеніе, а именно они представляютъ собой два мѣшка, лежащіе подъ кожей

хвоста, по краямъ имѣющаго видъ поперечной щели задняго прохода и могущіе выпячиваться наружу (рис. 571). Органы эти, хотя лежатъ позади клоаки, но берутъ начало отъ ея передней стѣнки. Мѣшки эти имѣются и у самокъ, но гораздо меньшей величины. На внутренней стѣнкѣ выпяченнаго на концѣ слегка раздвоеннаго мѣшка имѣется бороздка для стеканія сѣмени, а въ конечной части мѣшка скопленіе кавернозной ткани. Втягивается внутрь мѣшокъ мускуломъ-ретракторомъ, прикрѣпленнымъ къ его верхушкѣ. Въ клоаку же

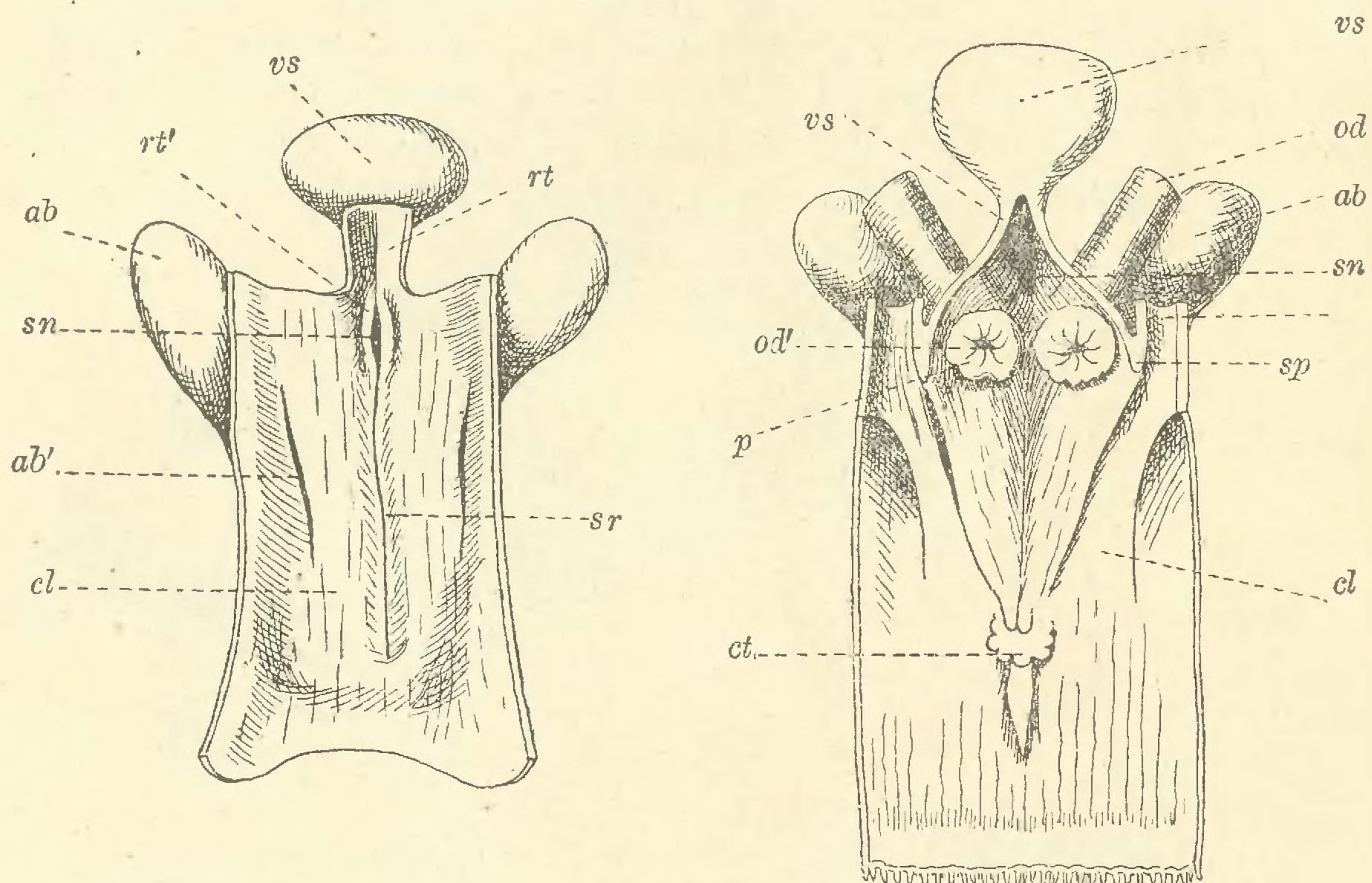


Рис. 572. Вскрытая клоака черепахи (*Emys lutaria*): А—самца; В—самки. *ab*—анальный пузырь; *ab'*—его отверстіе въ мочеполовой синусъ; *cl*—клоака; *ct*—клиторъ; *od*—яйцеводъ; *od'*—его отверстіе въ мочеполовой синусъ; *p*—мочеполовой сосочекъ; *rt*—задняя кишка; *rt'*—ея отверстіе въ клоаку; *sn*—мочеполовой синусъ; *sp*—перегородка, отдѣляющая мочеполовой синусъ отъ задней кишки; *sr*—бороздка на поверхности совокупительнаго органа; *vs*—мочевой пузырь; *vs'*—его выводная часть (шейка). По Мѣллеру.

открывается одна (змѣи) или двѣ (ящерицы) пары железъ: одна пара, свойственная какъ ящерицамъ, такъ и змѣямъ, лежитъ на спинной стѣнкѣ клоаки, а другая, свойственная только ящерицамъ—на брюшной. Интересно, что у крокодиловъ, у которыхъ совокупительный органъ является непарнымъ, имѣется съ каждой стороны клоаки крупная железа, называемая мускусной, и конечная часть ея протѣка тоже можетъ выпячиваться. Подобныя же железки имѣются и у *Hatteria* (Ossawa, 1898). Железки эти соотвѣтствуютъ не совокупительнымъ органамъ, а вышеописаннымъ железкамъ-же ящерицъ и змѣй (Gadow, 1899). У черепахъ, крокодиловъ и нѣкоторыхъ птицъ имѣется на брюшной стѣнкѣ клоаки непарный совокупительный органъ (*penis*) (рис. 573). Онъ представляетъ собой утолщеніе стѣнки клоаки, обозначенное на ея внутренней поверхности

желобкомъ для стеканія спермы. Подъ этимъ желобкомъ лежитъ скопленіе кавернозной ткани, при набуханіи котораго желобокъ, вѣроятно, замыкается въ трубку и подъ которымъ помѣщается еще фиброзное тѣло (*corpus fibrosum*), раздвояющееся въ основаніи органа. Верхушечный конецъ органа, гдѣ желобокъ заканчивается болѣе глубокой ямкой, является обособленнымъ отъ стѣнки клоаки и

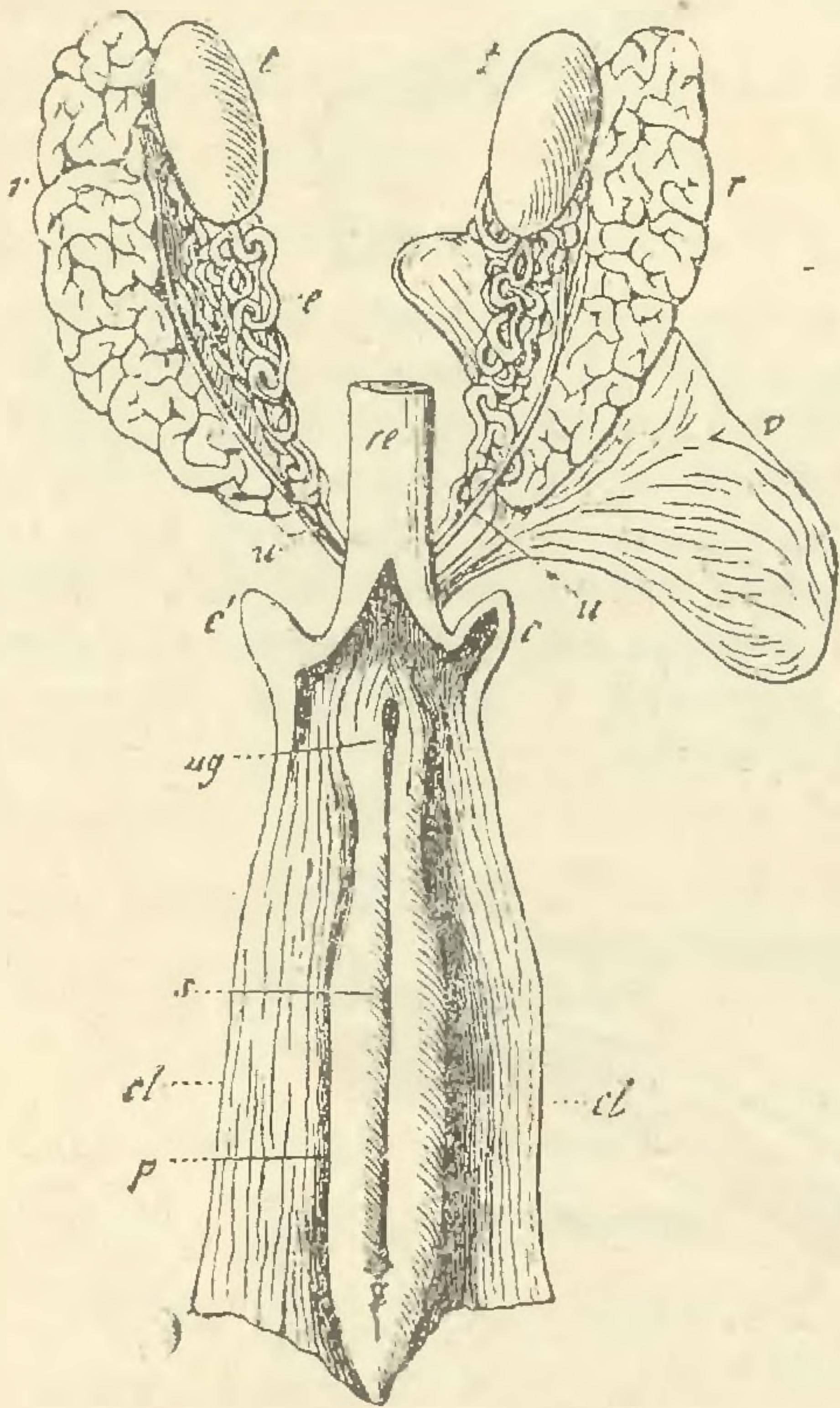


Рис. 573. Мочеполовые органы черепахи (*Chelydra serpentina*). *r*—почки; *u*—мочеточникъ; *v*—мочевой пузырь; *t*—сѣменники; *e*—эпидидимисъ; *s*—сѣмяпроводъ; *ug*—отверстіе мочеполового синуса въ клоаку (*cl*), вскрытую сверху; *p*—членъ; *s*—его бороздка; *re*—прямая кишка; *c* и *c'*—слѣзные придатки кишки. Изъ Гегенбаура.

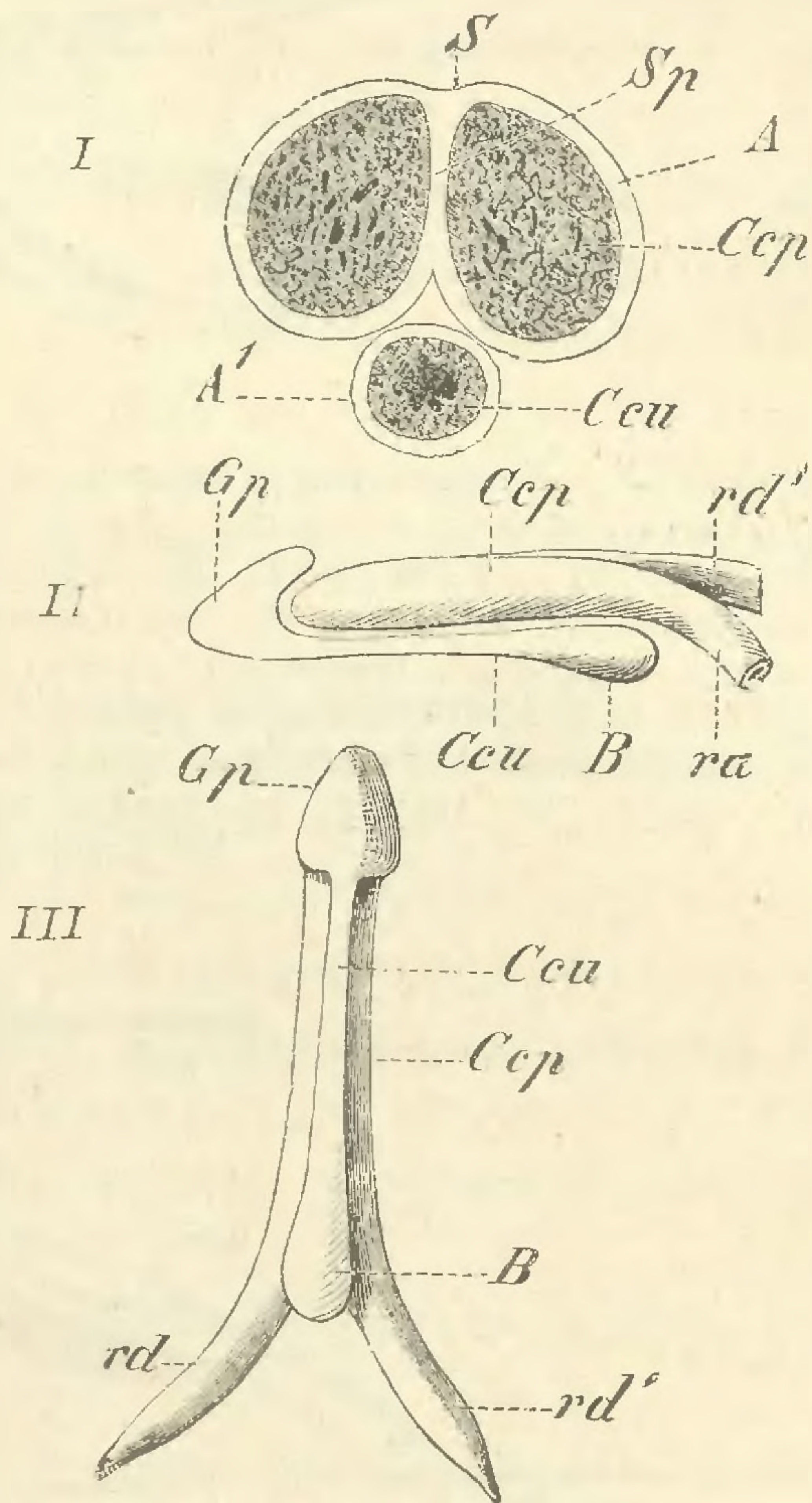


Рис. 574. Половой членъ человѣка (схематично): *I*—въ поперечномъ разрѣзѣ, *II*—сбоку, *III*—съ брюшной стороны. *A*—оболочка ствола; *A'*—оболочка мочеполового канала, образующая при *Sp* перегородку; *S*—спинная бороздка; *Ccp*—парное пещеристое тѣло; *Ccu*—непарное пещеристое тѣло, которое при *Gp* утолщается въ *glans penis*, а при *B* образуетъ луковицеобразное расширеніе (*bulbus*); *rd*, *rd'*—*radices penis*, т.-е. проксимальныя части пещеристыхъ тѣлъ. Изъ Видергейма.

можетъ выставляться на подобіе головки (*glans penis*). У черепахъ, у которыхъ имѣется мочевой пузырь, соединенный съ клоакой стебельчатымъ участкомъ, въ этотъ участокъ открываются мочевые и половые протоки, такъ что возникаетъ впервые мочеполовой синусъ, который обособляется вполнѣ у млекопита-

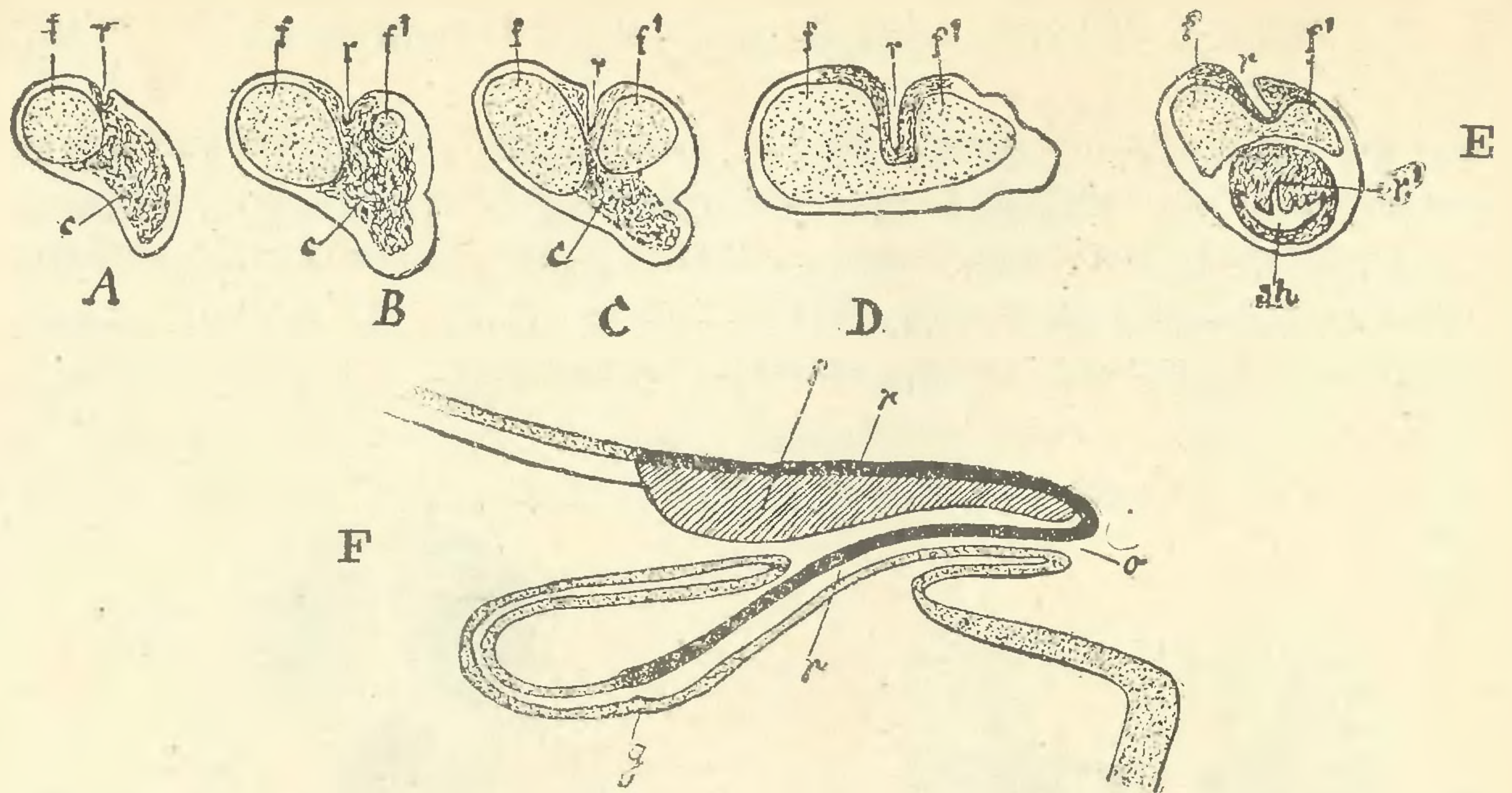


Рис. 575. *A—D*—рядъ поперечныхъ разрѣзовъ черезъ мужской членъ африканскаго страуса (*Struthio*), начиная отъ конца (*A*)—до основанія (*D*); *E*—поперечный разрѣзъ конечной части члена эму (*Dromaeus*); *F*—схематическій продольный разрѣзъ члена нанду (*Rhea*). *c*—эластическая ткань; *f* и *f'*—двѣ половинки фибрознаго тѣла; *r*—желобокъ для стеканія спермы съ кавернозною тканью подъ нимъ; *sh*—полость внутренней втянутой части (ср. *F*), окруженная кавернозною тканью и имѣющая на верхней стѣнкѣ желобокъ—*r'*, который при выворачиваніи этой части дѣлается продолженіемъ желобка наружной части—*r*; *o*—отверстіе этой полости (*sh*) наружу; *g*—граница между вытяжной и невытяжной частью органа. По Боасу изъ Видерсгейма.

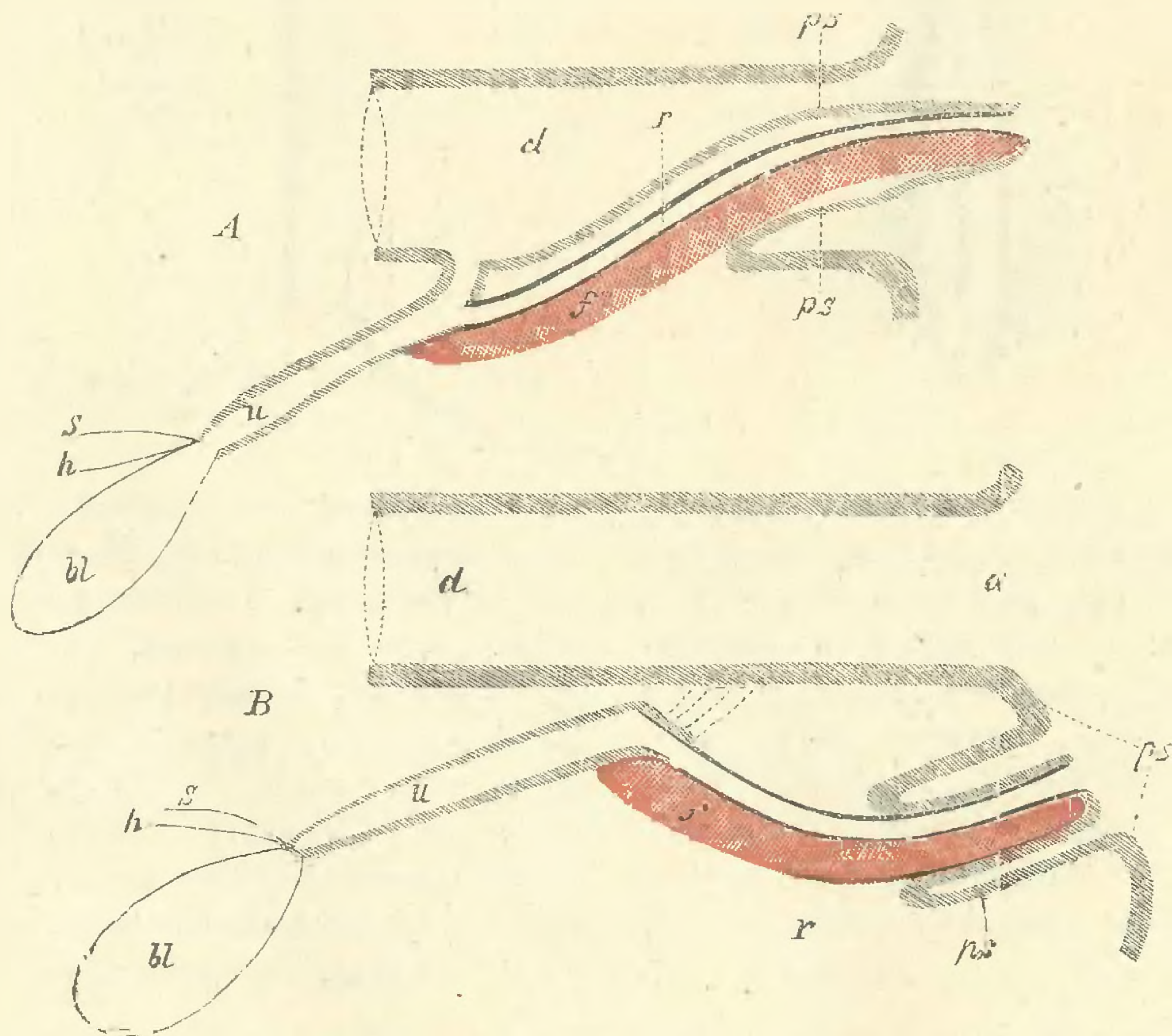


Рис. 576. Схема совокупительнаго органа млекопитающихъ въ продольномъ разрѣзѣ. *A*—у яйцеродныхъ, *B*—у сумчатыхъ. Пунктиромъ (при *B*) обозначено мѣсто сообщенія мочепооловаго синуса съ клоакой, свойственное яйцероднымъ. *a*—задній проходъ; *bl*—мочевой пузырь; *cl*—клоака; *d*—задняя кишка; *f*—пещеристое тѣло; *h*—мочеточникъ; *ps*—влагалище члена, образованное кожными покровами; *r*—желобокъ, замкнувшійся въ каналъ, вслѣдствіе сжатія краевъ; *s*—сѣмяпроводъ; *u*—мочепооловаго синуса. По Боасу.

тающихъ. Самки черепахъ и крокодиловъ снабжены клиторомъ (*clitoris*), устроеннымъ по тому же типу, но болѣе просто (рис. 572).

У птицъ мужской членъ и клиторъ имѣются лишь у немногихъ, а именно у *Ratitae* и у пластинчатоклювыхъ (*Lamellirostres*). У страуса это языковидный придатокъ съ желобкомъ, окруженнымъ кавернозной тканью, образующий, какъ и у черепахъ, подобіе *glans penis* на его концѣ, съ двумя фиброзными тѣлами, неравномѣрно развитыми и сливающимися вмѣстѣ въ основаніи органа и, наконецъ, съ сильной эластической связкой на нижней сторонѣ органа (рис. 575, *A—D*). Присутствіе этой связки, свойственной исключительно страусу, обуславливаетъ то обстоятельство, что *penis* страуса при набуханіи сгибается такъ, что его вершина, въ спокойномъ состояніи обращенная кзади, подворачивается вперед. Къ этому типу приближается *penis* киви (*Arteryx*), у котораго лѣвая половина органа развита сильнѣе и поэтому весь онъ спирально закрученъ, и *penis* тинаму (*Tinamus*), но у нихъ нѣтъ не только эластической связки, но и фибрознаго тѣла.

Совокупительный органъ эму (*Dromaeus*; рис. 575, *E*), нанду (*Rhea*; рис. 575, *F*) и казуара (*Casuarus*) отличается тѣмъ, что кавернозная ткань не развита въ конечной части органа, и дистальная часть его втянута внутрь проксимальной, причемъ выпячивается при набуханіи только тотъ конечный участокъ дистальной части, на протяженіи коего развита кавернозная ткань подъ желобкомъ, а прочая часть не выпячивается. По этому-же типу построень спирально завитой совокупительный органъ гокко (*Gallus* изъ сем. куриныхъ) и пластинчатоклювыхъ (*Lamellirostres*), причемъ невыпячивающаяся часть представляетъ различныя степени развитія.

У всѣхъ *Ratitae* мускулатура совокупительнаго органа прикрѣпляется къ тазовымъ костямъ (Gerhardt, 1908).

Почки млекопитающихъ имѣютъ форму двухъ бобовидныхъ тѣлъ, расположенныхъ въ полости тѣла въ поясничной области по бокамъ позвоночника и одѣтыхъ кругомъ перитонеальнымъ слоемъ (рис. 547). На краѣ, обращенномъ въ позвоночнику, замѣчается углубленіе (*hilus*), черезъ которое проникаютъ кровеносные сосуды и выходитъ мочеточникъ. На разрѣзѣ почки легко различить два составляющихъ ее слоя: зернистое корковое вещество, состоящее изъ извилистыхъ трубочекъ и заключающее въ себѣ Мальпигіевы тѣльца, и радіально полосатое сердцевинное вещество, представляющее собой совокупность такъ называемыхъ Мальпигіевыхъ пирамидъ, образованныхъ выносящими частями мочевыхъ канальцевъ и мочевыми протоками и отвѣчающихъ у зародыша отдѣльнымъ лопастямъ почки (стр. 553). У обоихъ представителей яйцеродныхъ, т.-е. у ехидны и утконоса, мочеточникъ уже образуетъ внутри почки расширение — почечную лоханку (*pelvis renalis*), столь характерную для почекъ живородныхъ млекопитающихъ. Въ то время какъ у ехидны внутренняя поверхность лоханки пронизана отверстіями мочевыхъ протоковъ, у утконоса эти отверстія сидятъ на небольшихъ сосочкахъ (*papillae*). Вообще же характерной особенностью почекъ

яйцеродныхъ является то, что граница между корковымъ и мозговымъ веществомъ почки не ясно выражена и новообразование мочевыхъ канальцевъ происходитъ въ теченіи всей жизни (Zarnik, 1910; см. стр. 553). У прочихъ млекопитающихъ въ одномъ случаѣ на поверхности почечной лоханки имѣется нѣсколько сосочковъ (*rapillae*), на которыхъ помѣщаются отверстія этихъ протоковъ. Каждому сосочку соотвѣтствуетъ одна пирамида сердцевиннаго вещества. Въ другомъ случаѣ находимъ всего одинъ пластинчатый сосочекъ, несущій отверстія мочевыхъ протоковъ и выступающій въ полость лоханки, причемъ подраздѣленія сердцевиннаго вещества на отдѣльныя пирамиды нѣтъ, и вся почка представляетъ въ сущности одну пирамиду. Первую форму почекъ именуютъ раздѣ-

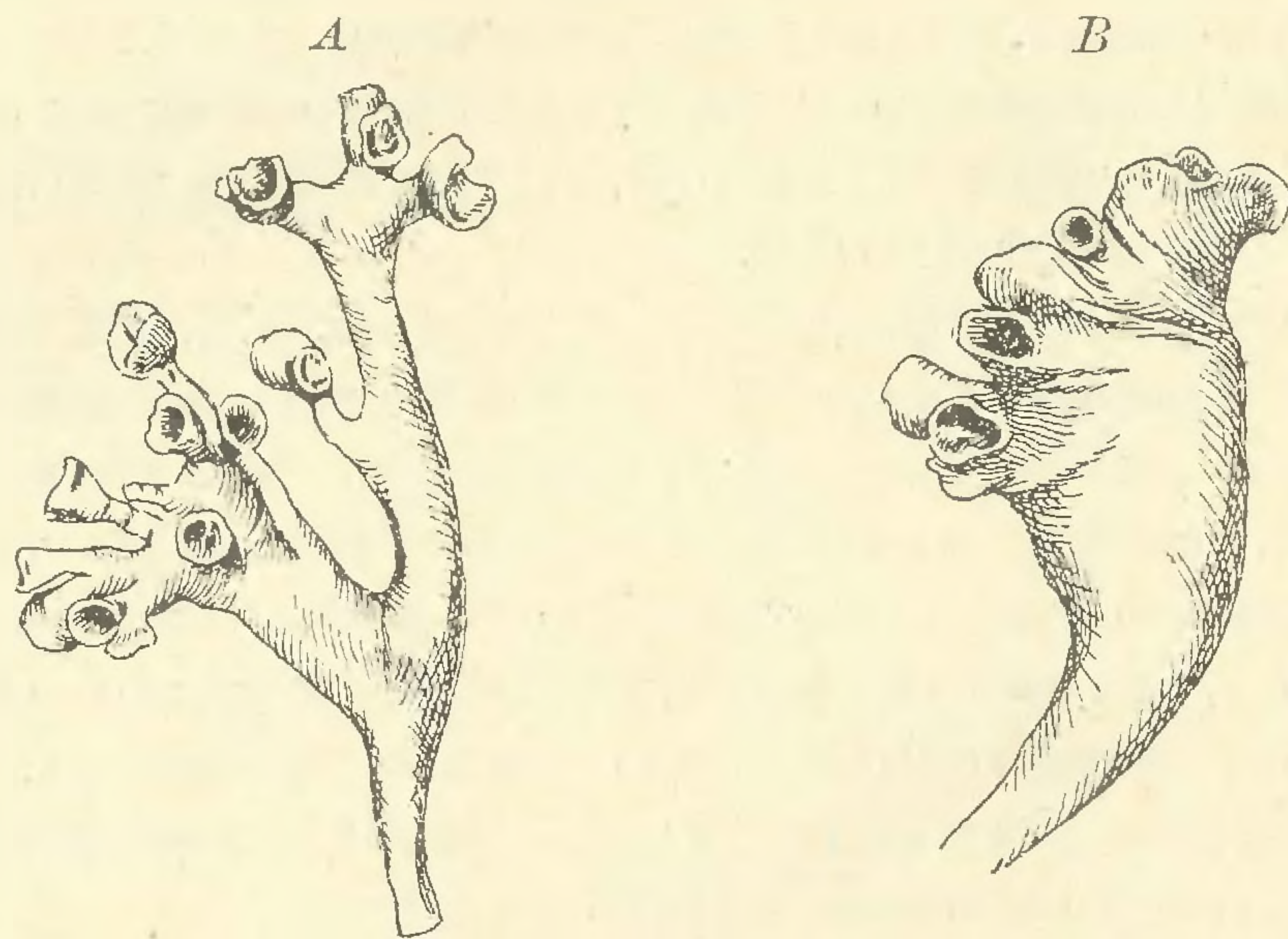


Рис. 577. Слѣпокъ полости почечной лоханки человѣка: А—лоханки древовиднаго типа, В—пузыревиднаго типа. По Гауху.

ленной почкой. Она свойственна хоботнымъ, ластоногимъ и китообразнымъ. Вторую форму именуютъ нераздѣленной почкой. Она свойственна, кромѣ яйцеродныхъ, сумчатымъ, грызунамъ, насекомояднымъ, рукокрылымъ и полуобезьянамъ. У копытныхъ (парноногихъ и непарноногихъ), хищниковъ и приматовъ встрѣчаются почки того и другого типа. Иногда же у копытныхъ почечная лоханка является чрезвычайно развѣтвленной и въ каждомъ вѣтвленіи имѣется по сосочку. Всѣ эти различія въ строеніи обуславливаются разницей въ развитіи. Въ то время, какъ въ лоханку у зародыша млекопитающихъ впадаетъ лишь небольшое число собирательныхъ трубокъ перваго порядка (рис. 541), вѣтвящихся на собирательныя трубки второго и послѣдующихъ порядковъ, въ лоханку сформированной почки взрослого открывается большое число (болѣе 100) собирательныхъ трубокъ, или мочевыхъ протоковъ. Явленіе это объясняется не умноженіемъ числа собирательныхъ трубокъ перваго порядка, а наоборотъ редукаціей ихъ и даже собирательныхъ трубокъ слѣдующихъ порядковъ, при которой эти трубки, расширяясь и присоединяясь къ зародышевой лоханкѣ,

образуютъ дефинитивную лоханку, а трубки второго и даже слѣдующихъ порядковъ, естественно болѣе многочисленныя, уже тогда впадаютъ въ лоханку непосредственно. Отъ степени распространенія редуки на собирательныя трубки различныхъ порядковъ зависитъ форма лоханки, причемъ у одного и того же вида, напр. у человѣка (рис. 577), встрѣчается какъ развѣтвленная или древовидная форма лоханки, такъ и пузыревидная. Въ зародышевомъ состояніи раздѣленные почки обыкновенно являются въ видѣ бугорчатой массы, причемъ каждый бугоръ соответствуетъ одной пирамидѣ, но потомъ у большинства границы между буграми исчезаютъ и сохраняются только у нѣкоторыхъ копытныхъ, какъ свиньи (сем. *Suidae*) и коровы (сем. *Bovidae*), и хищниковъ, какъ собаки (сем. *Canidae*). Еще большей самостоятельности достигаютъ отдѣльныя части почки, уже имѣющія характеръ лопастей или какъ бы отдѣльныхъ почечекъ, у медвѣдей (*Ursus*), выдры (*Lutra*), ластоногихъ и литообразныхъ, у которыхъ число ихъ иногда достигаетъ 250 (*Delphinus*). У яйцеродныхъ млекопитающихъ мочеточники открываются на сосочки въ мочеполовой синусъ, какъ разъ насупротивъ отверстія, ведущаго изъ мочевого пузыря въ тотъ же синусъ (рис. 587, *B*), такъ что при извѣстномъ положеніи сосочка моча все-таки попадаетъ не въ синусъ, а сначала въ мочевой пузырь. У живородныхъ мочеточники впадаютъ въ мочевой пузырь, и оттуда моча идетъ у самки по мочеиспускательному каналу (*urethra*) въ мочеполовой синусъ, а у самца по пронизывающему членъ мочеполовому каналу (*canalis urogenitalis s. urethra* человѣческой анатоміи) наружу.

Въ зародышевомъ состояніи все живородныя млекопитающія, какъ мы видѣли, имѣютъ, подобно низшимъ позвоночнымъ, клоаку, въ которую открываются мочеточники, а также и эмбриональный мочевой пузырь, или аллантоисъ, иначе говоря, яйцеродныя млекопитающія сохранили болѣе первичныя отношенія, напоминающія таковыя рептилій, въ частности всего болѣе черепахъ. Мочевой пузырь и мочеполовой синусъ яйцеродныхъ и сумчатыхъ развиваются на счетъ ближайшей къ кишечнику части аллантоиса, тогда какъ у плацентарныхъ млекопитающихъ большая часть мочевого пузыря и самый синусъ развиваются на счетъ стѣнокъ самой клоаки и даже возникаютъ ранѣе аллантоиса (Keibel, 1891 и 1893). Прочая часть внутризародышеваго аллантоиса (*urachus*), спадаясь, превращается въ связку, подвѣшивающую мочевой пузырь къ пупку (*lig. vesico-umbilicale medium*), но отсутствующую у сумчатыхъ (van der Broek, 1910). Такимъ образомъ, у яйцеродныхъ млекопитающихъ клоака остается на всю жизнь, и мочеполовой синусъ впадаетъ въ клоаку, тогда какъ у живородныхъ онъ обособляется отъ клоаки и превращается у самцовъ въ вышеупомянутый мочеполовой каналъ, а у самокъ образуетъ ближайшую къ отверстию часть мочеполового пути. Означенное обособленіе совершается такимъ образомъ, что эмбриональная клоака перетягивается на два участка: спинной, образующій прямую кишку, открывающуюся при помощи заднепроходнаго отверстія, и брюшной, образующій мочеполовой синусъ, откры-

вающійся посредствомъ мочеполювого отверстия, а возникающая между ними перегородка образуетъ промежность (*perineum*), еще слабо выраженную у сумчатыхъ, но хорошо развитую у планцентарныхъ формъ.

Поэтому у послѣднихъ заднепроходное и мочеполювое отверстия болѣе удалены другъ отъ друга, тогда какъ у сумчатыхъ и иногда у насѣкомоядныхъ и

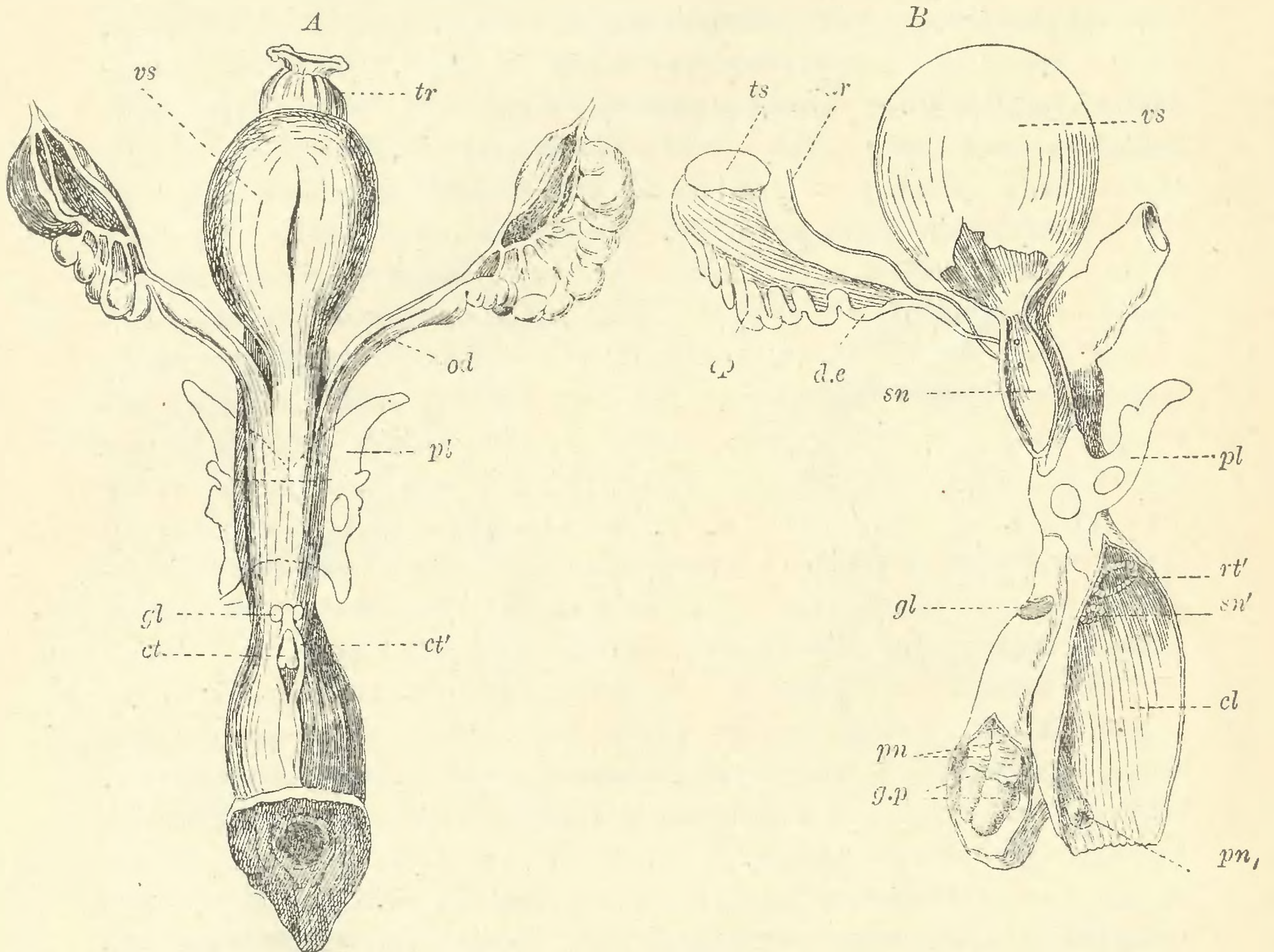


Рис. 578. Половые органы утконоса (*Ornithorhynchus paradoxus*): *A*—женскіе, *B*—мужскіе со вскрытой клоакой и вскрытымъ влагалищемъ совокупительнаго органа. *cl*—клоака; *ct*—клиторъ; *d.e*—сѣмяпроводъ; *ep*—эпидидимисъ; *gl*—железы (препуциальныя у самца, Коуперовы у самки); *pl*—тазь; *pn*—*penis*; *pn'*—отверстіе его влагалища въ клоаку; *tr*—задняя кишка; *rt'*—ея отверстіе въ клоаку; *sn*—мочеполювой синусъ; *sn'*—его отверстіе въ клоаку; *ts*—сѣменники; *ur*—мочеточникъ; *vs*—мочевой пузырь. *A*—по Э. Ж. Сентъ-Плеру, *B*—по Оуэну.

грызуновъ, они не только сближены, но и окружены, какъ мы видѣли (стр. 484), общей кольцевой мышцей, или сфинктеромъ, а у самокъ сумчатыхъ оба эти отверстия лежатъ на днѣ общаго углубленія. Однако это углубленіе нельзя сравнивать съ настоящей клоакой. Эта послѣдняя представляетъ собой задній отдѣлъ задней кишки и, слѣдовательно, энтодермическаго происхожденія, а углубленіе самокъ сумчатыхъ—представляетъ собой эктодермическую клоаку. Отмѣ-

тимъ, однако, что у зародыша млекопитающихъ задняя кишка и мочеполовой синусъ, даже послѣ ихъ обособленія, сначала не открываются наружу, а заканчиваются слѣпо подъ плотнымъ эктодермическимъ набуханіемъ, а потомъ они открываются на днѣ эктодермическаго углубленія, которое и сохраняется у самокъ сумчатыхъ, а еще въ болѣе слабой формѣ у самцовъ сумчатыхъ, а также грызуновъ и насѣкомоядныхъ, по совершенно сглаживается у прочихъ плацентарныхъ.

Переходимъ къ женскимъ половымъ органамъ млекопитающихъ. Яичники имѣютъ овальную форму, обыкновенно оба развиты одинаково и расположены первоначально такъ-же, какъ и сѣменники, около почекъ, но съ ходомъ эмбриональнаго развитія опускаются ниже (*descensus ovariorum*), хотя изъ брюшной полости нормально не выходятъ никогда и прикрѣплены къ особой поперечной складкѣ брюшины, или широкой маточной связкѣ (*lig. uteri latum*) (рис. 579). У яйцеродныхъ яичники сохраняютъ болѣе первичное положеніе, а у утконоса лѣвый болѣе развитъ, чѣмъ правый. У нѣкоторыхъ плацентарныхъ (кошка, кроликъ) яичники лежатъ въ перитонеальномъ углубленіи, а у мышей и крысъ (сем. Muridae) это углубленіе видоизмѣняется въ замкнутую полость, которая стоитъ въ сообщеніи съ воронками яйцеводовъ. Мюллеровы каналы у млекопитающихъ представляютъ различныя степени срастанія, но они сполна раздѣлены у яйцеродныхъ. У послѣднихъ имѣются два яйцевода, воронкообразныя отверстія которыхъ съ гладкими краями, и двѣ матки, которыя представляютъ собой мускулистыя не рѣзко отграниченныя продолженія соответствующихъ яйцеводовъ, а влагалищъ нѣтъ, и каждая матка открывается независимо въ мочеполовой синусъ (рис. 578, А). Яйцеводы яйцеродныхъ выдѣляютъ кругомъ яйца тонкій слой бѣлка, а матки—роговую скорлупу яйца, у утконоса даже кальцинированную. Хотя яйца у яйцеродныхъ развиваются въ обоихъ яичникахъ, но оплодотворяются только яйца одного лѣваго. У ехидны оплодотворяется одно яйцо, а у утконоса два, потомъ нѣкоторое время помѣщающіяся въ лѣвой маткѣ. Яйцо ехидны вынашивается въ особой сумкѣ (*marsupium*) (стр. 85). У сумчатыхъ Мюллеровы каналы иногда обнаруживаютъ наклонность къ срастанію въ своей выводной части. Обыкновенно у нихъ находимъ два яйцевода, причемъ стѣнки ихъ воронокъ, какъ и у плацентарныхъ, образуютъ складки слизистой оболочки, или фимбріи (*fimbria*), двѣ матки и два влагалища, открывающихся въ мочеполовой синусъ. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ эти весьма длинныя влагалища могутъ срастаться своими обращенными внутрь стѣнками (рис. 579, А), а въ другихъ—они срастаются настолько тѣсно, что ихъ полости сливаются и образуютъ одинъ непарный слѣпой мѣшокъ, принимающій въ себя отверстія матокъ (рис. 579, В и С). Наконецъ, въ третьемъ случаѣ этотъ мѣшокъ своимъ нижнимъ концомъ достигаетъ до мочеполового синуса, прирастаетъ къ нему и, прорываясь въ него послѣ первыхъ родовъ, а въ нѣкоторыхъ случаяхъ будто бы и до родовъ, образуетъ третье или непарное влагалище. Впрочемъ, роды и при наличности третьяго влагалища, у нѣкоторыхъ

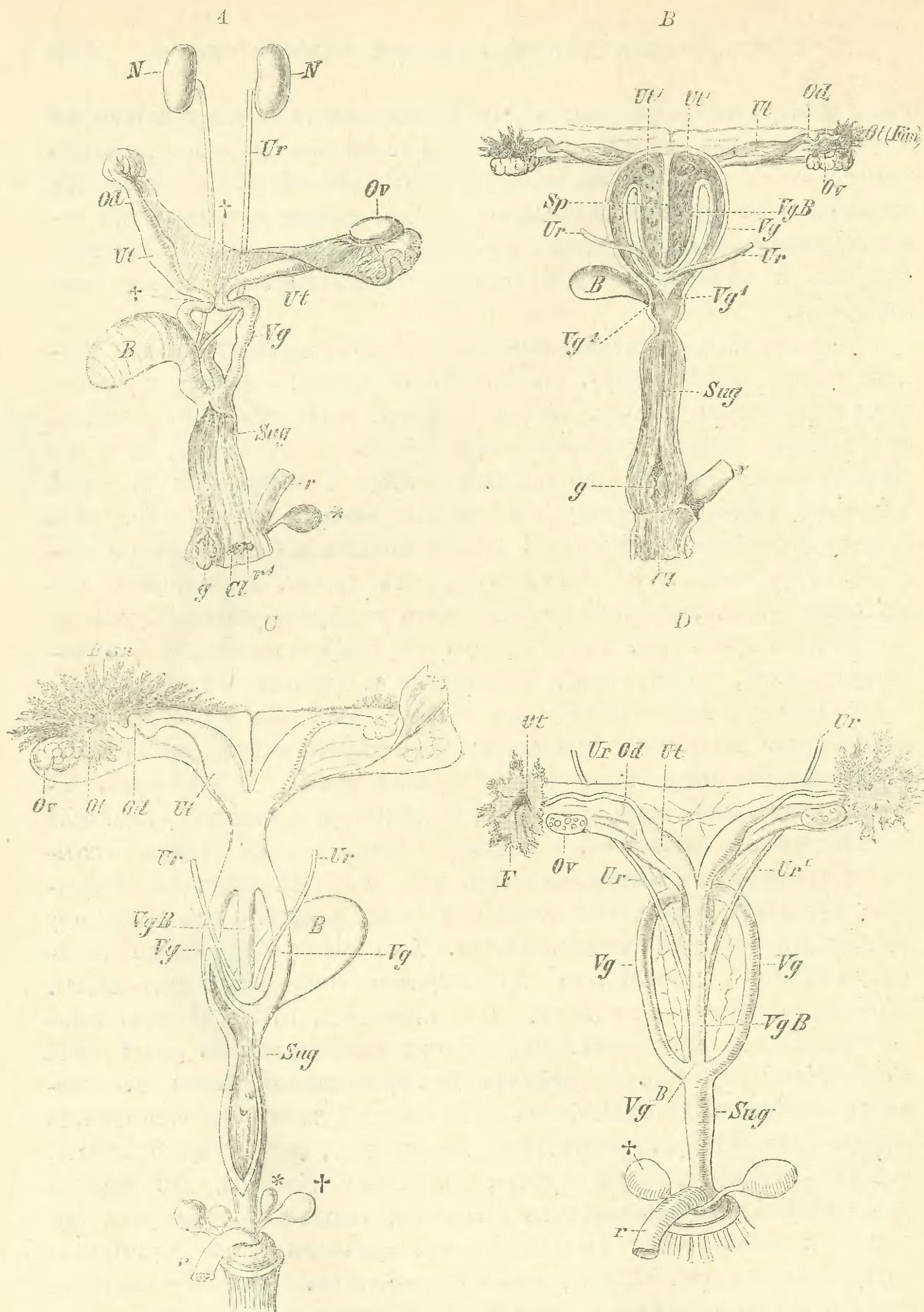


Рис. 579. Женский мочеполовой аппарат сумчатых: *A*—молодой двуутробки (*Didelphys dorsigera*), *B*—*Phalangista vulpina* в продольном (фронтальном) разрезе. *C*—вombatа (*Phascolomys wombat*), *D*—кенгуру (*Macropus benetti*). *B*—мочевой пузырь; *cl*—клоака; *Fim*—фимбри; *N*—почка; *Od*—лицеводъ; *Ot*—воронка яйц вода; *Ov*—яичникъ; *r*—прямая кишка; *r'*—отверстие прямой кишки; *Sug*—мочеполовой синусъ; *Ur*, *Ur'*—мочеточники; *Ut*—матка; *Ut'*—отверстие матки во влагалище; *Vg*—влагалище; *VgB*—парное или третье влагалище; +—въ рис. *A*—граница матки и влагалища, а въ рис. *D*—ректальные железы; *—тоже ректальные железы. Изъ Вадерсгейма по Брассу.

формъ совершаются всетаки еще черезъ боковыя, а у другихъ исключительно черезъ среднее (рис. 579, *D*). Во всѣхъ этихъ случаяхъ мочеточники проходятъ черезъ отверстіе, образовавшееся вслѣдствіе срастанія влагалищъ и лежатъ такимъ образомъ внутри отъ нихъ. Иногда яйца бываютъ одѣты снаружи студенистымъ слоемъ вещества, выделяемаго яйцеводомъ и подбнаго бѣлку. Поверхъ его еще иногда сохраняются, какъ и у *Sauropsida*, фолликулярныя клѣтки (стр. 589). Бѣлокъ всасывается эктодермой зародыша, который рождается иногда уже на 8-ой день и переносится въ сумку (*marsupium*) (стр. 86). У плацентарныхъ всегда одно влагалище. Матка то можетъ оставаться двойной (*uterus duplex*) съ парнымъ отверстіемъ во влагалище, какъ напр. у капскаго муравьяда (*Orycteropus*), слоновъ, нѣкоторыхъ грызуновъ и нѣкоторыхъ рукокрылыхъ (рис. 580, *A*); то обѣ матки, сливаясь въ своемъ нижнемъ отдѣлѣ, сохраняютъ перегородку, ихъ раздѣляющую, и образуютъ матку двураздѣльную (*uterus bipartitus*), какъ это тоже имѣетъ мѣсто у нѣкоторыхъ грызуновъ и рукокрылыхъ, а также хищниковъ, свиньи и др. (*B*); то, наконецъ, у копытныхъ, китобразныхъ, сиреновыхъ, хищниковъ и насекомыхъ и большинства рукокрылыхъ матка, будучи одиночной, вытягивается на переднихъ углахъ въ два рога и представляетъ матку двурогую (*uterus bicornis*) (*C*). У рукокрылыхъ и приматовъ мы находимъ обычную для человѣка одиночную матку (*uterus simplex*) (*D*). Переходныя формы отъ двойной матки къ двурогой находимъ у неполнозубыхъ, а отъ двурогой къ простой у полуобезьянъ и рукокрылыхъ. Интересно, что почти всѣ стадіи слиянія Мюллеровыхъ каналовъ, которыя представлены различными видоизмѣненіями женскихъ половыхъ путей млекопитающихъ, въ видѣ аномалій встрѣчаются и у человѣка, начиная отъ двойного влагалища съ двойной маткой.

Яйца плацентарныхъ млекопитающихъ тоже иногда одѣты тонкимъ слоемъ бѣлка, но развитіе происходитъ всегда въ маткѣ.

При выхожденіи яицъ изъ яичника (овуляція) у млекопитающихъ замѣчается образованіе въ яичникѣ насчетъ опорожненныхъ Граафовыхъ пузырьковъ (стр. 557) желтыхъ тѣлъ (*corpora lutea*). Они состоятъ изъ центральной части, или ядра, и коркового слоя. Ядро содержитъ молодую соединительную ткань съ сосудами и часто со сгустками крови, а пигментированный корковый слой въ своей соединительной ткани содержитъ особыя лутеиновыя клѣтки, происходящія изъ клѣтокъ опустѣвшей фолликулы (Sobotta, 1896) и выделяющія пигментъ (липохромъ). Желтыя тѣла, повидимому, выделяютъ въ кровь вещества, стимулирующія прикрѣпленіе яйца къ стѣнкѣ матки. Это предположеніе Борна можно считать доказаннымъ экспериментальнымъ путемъ (Fränkel u. Sohn, 1901; Loeb, 1909). Сходныя явленія съ образованіемъ желтыхъ тѣлъ наблюдаются и при дегенерации фолликулъ не опорожненныхъ, въ которыхъ яйца разрушаются дѣятельностью фагоцитовъ и клѣтокъ гранулозы. Оплодотвореніе совершается въ яйцеводахъ. У самокъ млекопитающихъ остатки мезонефроса (рис. 583, *B*) наблюдаются въ видѣ эпифрона (*epiphron*), лежащаго около

яичника въ перитонеальной складкѣ, которая облекаетъ яйцеводы и къ которой прикрѣплены яичники, т.-е. на мѣстѣ первоначальнаго нахождения мезонефроса. Эпоофронъ состоитъ изъ замкнутыхъ, неправильно извитыхъ, первоначально состоящихъ изъ мерцательнаго эпителия трубокъ, а позже изъ плотныхъ шнуровъ,

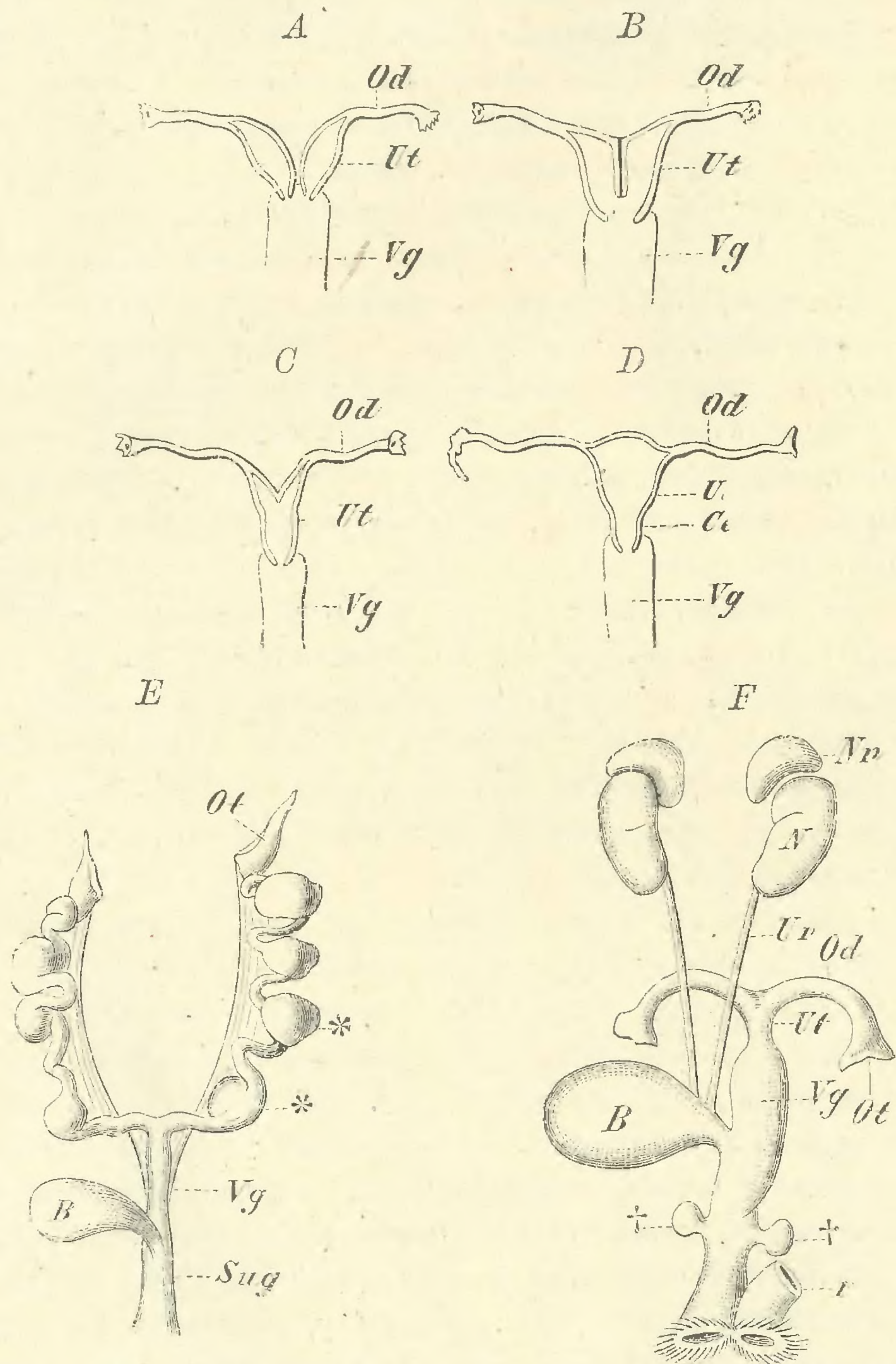


Рис. 580. А, В, С, D—различныя формы матки (схемы), представляющія различныя степени срастанія Мюллеровыхъ каналовъ: А—*uterus duplex*; В—*u. bipartitus*; С—*u. bicornis*; D—*u. simplex*; E—женскій мочеполовой аппаратъ *Mustelina* съ зародышами (*) въ маткѣ; F—женскій половой аппаратъ ежа (*Erinaceus*). В—мочевой пузырь. Ce—маточная шейка; N—почки; Nw—околопочечныя железы; Od—яйцеводы; Ot—воронка яйцевода; r—прямая кишка; Sug—мочеполовой синусъ; Ur—мочеточники; Ut—матка; Vg—влагалище; ††—придаточныя половыя железы. Изъ Видерсгейма.

соединенныхъ общимъ протокомъ—остаткомъ Вольфова канала, и представляетъ рудиментарный органъ. Въ рѣдкихъ случаяхъ наблюдается отходящій отъ эпоофрона мерцательный каналъ, открывающійся отверстиемъ, представляющимъ остатокъ мезонефридальной воронки, на фимбріи яйцевода (рис. 581). Вольфовъ каналъ тоже иногда сохраняется въ видѣ такъ называемаго Гартнера канала, тянущагося отъ эпоофрона вдоль яйцевода къ рогамъ матки, а иногда и далѣе. Затѣмъ, комплексъ вѣтвящихся канальцевъ, состоящихъ изъ цилиндрическаго эпителия, лежитъ въ той же перитонеальной складкѣ, но ближе къ срединной линіи и представляетъ собой другой рудиментарный остатокъ мезонефроса—параофронъ (*paraophron*).

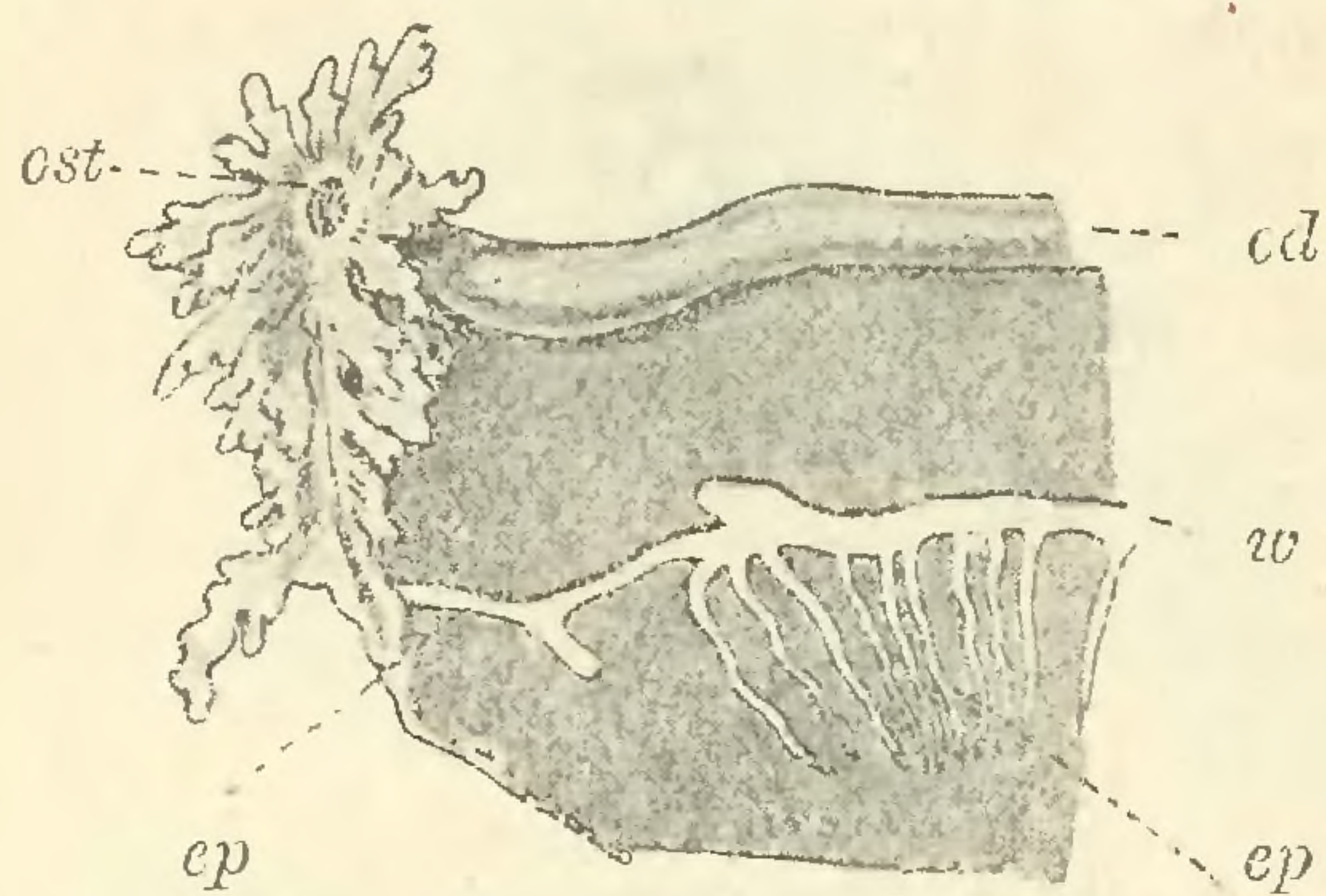


Рис. 581. Внутренній конецъ яйцевода 14-лѣтней дѣвочки. *ep*—*epoophron*; *ep*—его каналецъ съ отверстиемъ на фимбріи; *cd*—яйцеводъ; *ost*—*ostium abdominale*; *w*—Вольфовъ каналъ. По Роту.

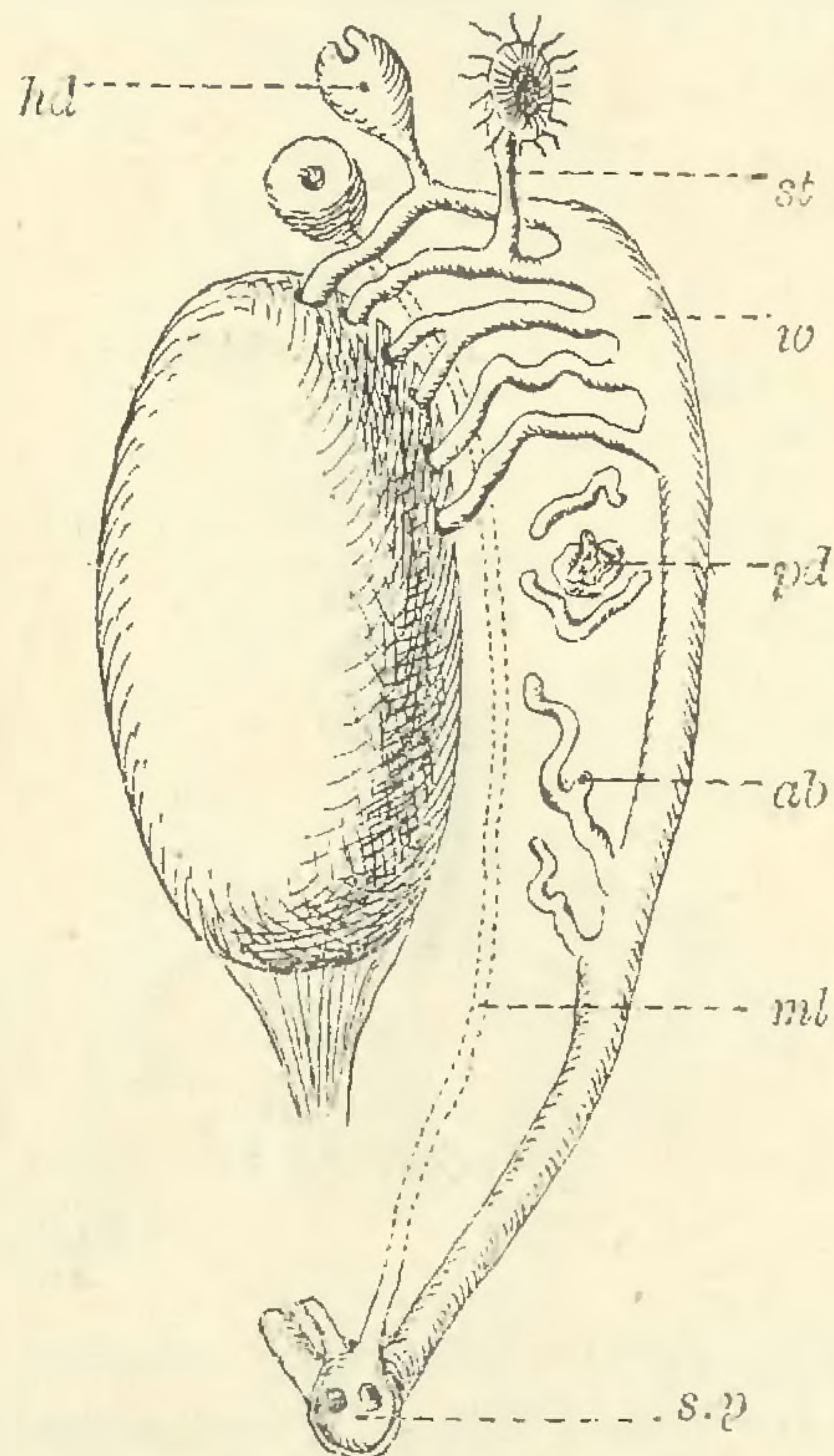


Рис. 582. Производныя Вольфова тѣла у человѣческаго зародыша (схематично). *ab*—*ductuli aberrantes*; *hd*—стебельчатая видатида; *ml*—Мюллеровъ каналъ; *pd*—*paradidymis*; *s.p*—*sinus prostaticus*; *st*—воронка; *w*—Вольфовъ каналъ. По Колльманну.

Мужскіе половые органы млекопитающихъ (рис. 584) представлены двумя округлыми или овальными сѣменниками, иногда (насъкомоядные и грызуны) періодически набухающими. Первоначально они залагаются тамъ же, гдѣ и яичники, но позже они могутъ смѣщаться различнымъ образомъ и спускаться въ мошонку (*scrotum*). Насчетъ мезонефроса образуются выводящіе сѣменные протоки (*vasa efferentia s. ductuli efferentes*). Эти протоки включены въ толщу эпидидимиса, образованнаго, какъ и у предыдущихъ формъ, многочисленными извилинами сѣмяпровода (*vas deferens*), развившагося изъ Вольфова протока и принимающаго сѣменные протоки (рис. 583, А). Соединительно-тканная оболочка сѣменника (*tunica albuginea*) можетъ раздѣлять его на пирамидальныя дольки, вдаваясь внутрь въ видѣ перегородокъ (*septula*). Сѣменная тру-

бочки (*tubuli seminiferi*) на сторонѣ, обращенной къ эпидидимису, образуютъ сѣть канальцевъ (*rete testis s. Halleri*), изъ которой берутъ начало извилистые сѣменные протоки, тоже раздѣленные въ эпидидимисѣ прослойками соединительной ткани, такъ что эпидидимисъ такъ-же, какъ и сѣменникъ, подѣленъ на дольки. У нѣкоторыхъ сумчатыхъ сѣменникъ даетъ въ эпидидимисѣ только одинъ единственный протокъ. Передъ своимъ впаденіемъ въ мочеполовой каналъ сѣмяпроводы млекопитающихъ образуютъ каждый по одному мѣшковидному выступу, или сѣменному пузырю (*vesicula seminalis*; рис. 584). Сѣменные пу-

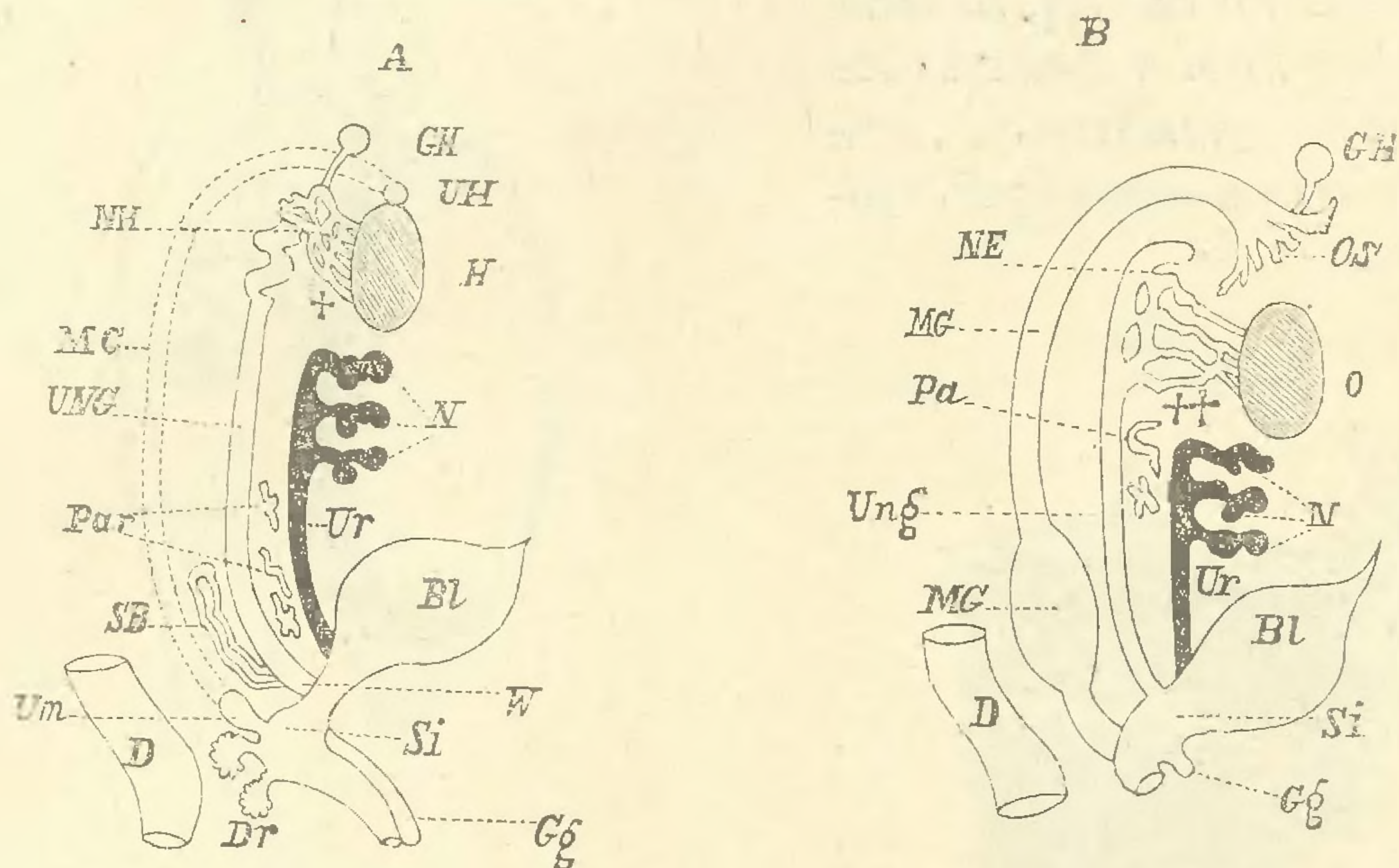


Рис. 583. Схема мочеполового аппарата Amniota: А—самца; В—самки. Bl—мочевой пузырь; D—задняя кишка; Dr—придаточныя железы; GH—стебельчатая гидатида; Gg—мужской членъ и клиторъ; H—сѣменникъ; MG—Мюллеровъ каналъ самца и яйцеводъ, расширяющийся въ матку и кончающійся влагалищемъ; N—почка; NE—эпоофронъ; NH—эпидидимисъ; O—яйчникъ; OS—*ostium tubae*; Pa—параофронъ; Par—параэпидидимисъ; SB—сѣменной пузырь; Si—мочеполовой синусъ; UH—гидатида Морганьи; Um—*uterus masculinus*; Ur—мочеточникъ; UNG—Вольфовъ каналъ, у самца въ качествѣ сѣмяпровода—W, у самки въ видѣ Гартнера канала—Ung; †—*rete Halleri et vasa efferentia testis*; ††—вхъ гомологъ у самки. Изъ Видергейха.

зыри отсутствуютъ у яйцеродныхъ, сумчатыхъ и многихъ хищниковъ, но чрезвычайно развиты и снабжены складчатыми стѣнками у нѣкоторыхъ грызуновъ и насекомоядныхъ. Хотя въ этихъ органахъ и можетъ находиться сѣмя, но главная ихъ функція, надо думать, железистая. Послѣ впаденія сѣменныхъ пузырей, сѣмяпроводы получаютъ названіе сѣмявыпускательныхъ каналовъ (*ductus ejaculatorii*) и впадаютъ въ мочеполовой синусъ, превратившійся въ пронизывающій членъ мочеполовой каналъ (*canalis urogenitalis s. urethra*). Положеніе сѣменниковъ у различныхъ млекопитающихъ различно. У яйцеродныхъ, многихъ насекомоядныхъ, хомячковыхъ и ламановъ они остаются на мѣстѣ своего возникновенія; у муравьѣдовъ и лѣннцовъ они смѣщаются очень мало къзади. У броненосцовъ, китообразныхъ, сиреновыхъ они остаются въ брюшной полости,

но можно думать, что это положеніе ихъ вторичное и что у предковъ этихъ формъ они спускались временно въ мошонку, какъ это имѣетъ мѣсто у другихъ млекопитающихъ. Въ этомъ послѣднемъ случаѣ сѣменники или періодически, или постоянно лежатъ внѣ брюшной полости въ мѣшкѣ, именуемомъ мошонкой

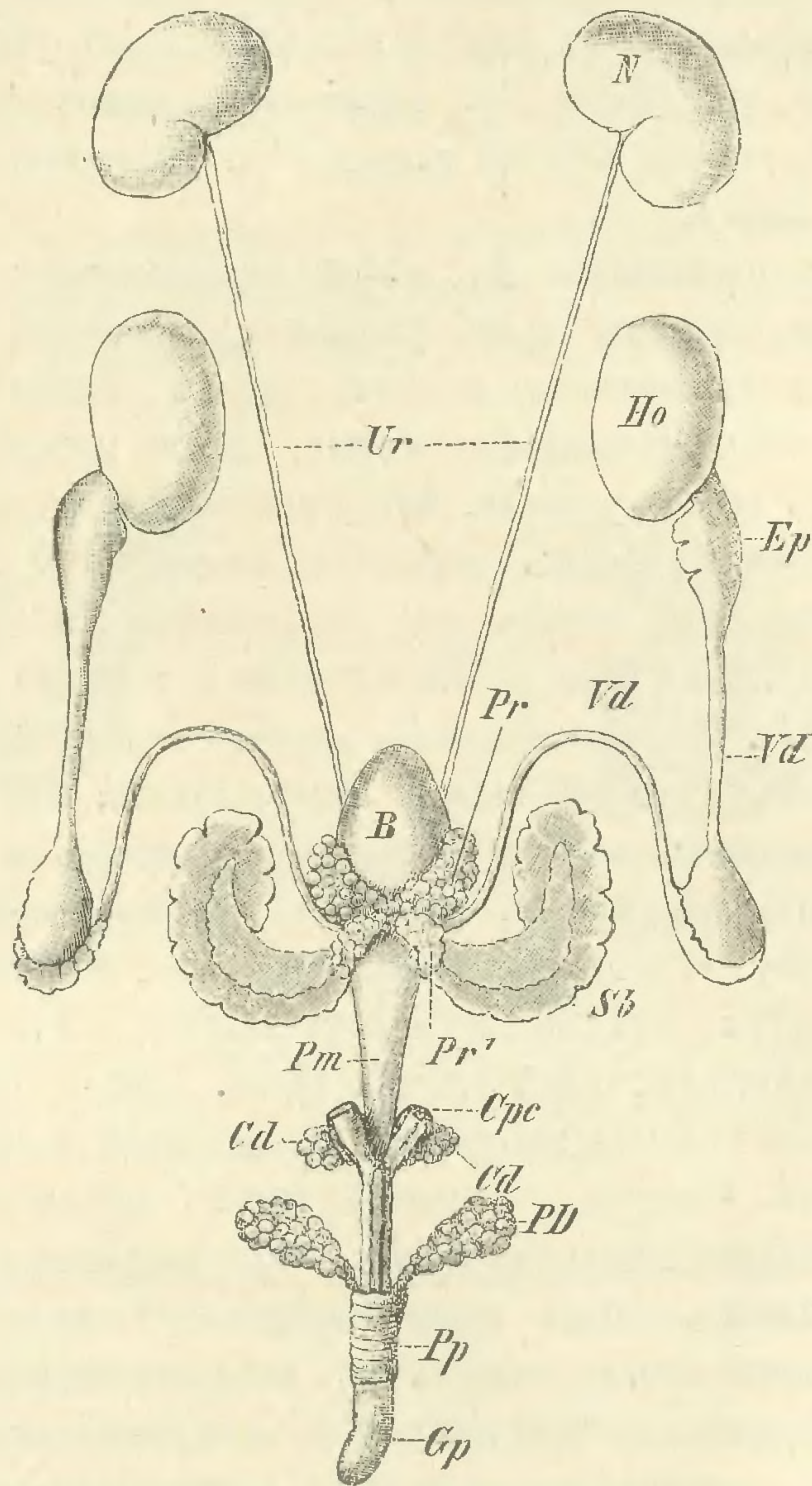


Рис. 584. Мужской мочеполовой аппаратъ ежа (*Erinaceus*). *B*—мочевой пузырь; *Cd*—Коуперовы железы; *Cpe*—пещеристая тѣла; *Ep*—эпидидимисъ; *Gr*—*glans penis*; *Ho*—сѣменники; *N*—почка; *PD*—препуциальная железа; *Pm*—проксимальная часть мочеполового канала; *Pr*—*praeputium*; *Pr*, *Pr'*—лопасти предстательной железы; *Sb*—сѣменные пузыри; *Ur*—мочеточники; *Vd*—сѣмяпроводъ. Изъ Видерсгейма.

(*scrotum*) и представляющимъ собой у плацентарныхъ млекопитающихъ гомологъ большихъ губъ самки. Первое имѣетъ мѣсто у грызуновъ, насекомоядныхъ и рукокрылыхъ, нѣкоторыхъ обезьянъ, а второе у сумчатыхъ, копытныхъ, хищниковъ, ластоногихъ, полуобезьянъ и большинства приматовъ. У сумчатыхъ мошонка лежитъ впереди совокупительнаго члена, обращеннаго дистальнымъ концомъ къзади, и соотвѣтствуетъ по положенію *marsupium* самки. Мошонка у сум-

чатыхъ можетъ быть стебельчатой или сидѣть безъ стебелька. Только у сумчатого крота (*Notoryctes*) сѣменники остаются подъ кожей. Процессъ опусканія сѣменниковъ (*descensus testicularum*) обуславливается довольно сложными причинами, среди которыхъ главную роль играетъ то обстоятельство, что связка (*hibernaculum Hunteri*), идущая отъ стѣнки сѣменника къ стѣнкѣ мошонки, останавливается въ ростѣ и вслѣдствіе этого увлекаетъ сѣменникъ въ мошонку. Связка эта (иначе *lig. inguinale*), первоначально отходящая отъ мезонефроса, гомологична круглой связкѣ (*lig. rotundum*), которая поддерживаетъ матку у самокъ.

Сѣменники помѣщаются въ особой перитонеальной складкѣ (*processus vaginalis*) и при опусканіи своемъ увлекаютъ означенную складку въ мошонку (рис. 585). Полость мошонки является такимъ образомъ продолженіемъ полости тѣла, а оба перитонеальные листка, между которыми эта полость залегаетъ, образуютъ оболочку яичка, именуемую *tunica vaginalis propria*. Ближайшій къ сѣменнику листокъ образуетъ висцеральный листокъ оболочки, а другой — паріетальный листокъ ея. Выпятившаяся же для образованія мошонки брюшная стѣнка тѣла съ ея мышцами и связками образуетъ *tunica vaginalis communis*. Паховые каналы (*canales inguinales*), по которымъ спустился сѣменникъ и которые заняты сѣмяпроводами, иногда зарастаютъ, какъ напримѣръ у человѣка; но если они остаются отверстыми, то сѣменники при посредствѣ особаго мускула — *m. cremaster*, обособившагося, подобно *compressor mammae* (стр. 87), главнымъ образомъ отъ *m. transversus abdominis*, могутъ быть втянуты обратно въ брюшную полость, какъ это у вышеупомянутыхъ животныхъ и имѣетъ мѣсто въ время течки. Если процессъ опусканія сѣменниковъ почему-либо былъ задержанъ, то въ видѣ аномаліи и у млекопитающихъ, имѣющихъ мошонку, сѣменники могутъ оставаться въ полости тѣла. Явленіе это называется крипторхизмомъ, когда распространяется на оба сѣменника, и монорхизмомъ, когда распространяется на одинъ. Кромѣ эпидидимиса, котораго канальцы иногда сохраняютъ даже мезонефридальную воронку, открывающуюся въ полость, ограниченную *tunica vaginalis propria*, т.-е. въ полость тѣла (рис. 582), мезонефросъ сохраняется у самцовъ въ видѣ небольшихъ изви-
 тыхъ канальцевъ, слѣпыхъ съ обоихъ концовъ и имѣющихъ мерцательный эпителий (рис. 583, А). Канальцы эти лежатъ между сѣмяпроводомъ и сѣменникомъ и образуютъ рудиментарный органъ — парадидимисъ (*paradidymis*), или органъ Жиральде, а также въ видѣ канальцевъ, сохранившихъ связь съ Вольфовымъ каналомъ, т.-е. съ сѣмяпроводомъ, и именуемыхъ *ductuli aberrantes*. Мюллеровы каналы тоже остаются въ видѣ рудиментарныхъ органовъ. Конечная часть обоихъ протоковъ соединяется въ непарный органъ, имѣющій форму небольшого пузырька, лежащаго въ области предстательной железы между двумя сѣмяпроводами. Этотъ рудиментарный органъ, иногда, впрочемъ, достигающій довольно значительной величины, носитъ названіе мужской матки, или предстательнаго синуса (*uterus masculinus s. sinus prostaticus*). У хищниковъ и

жвачныхъ въ немъ можно отмѣтить часть, соотвѣтствующую маткѣ, и часть, соотвѣтствующую влагалищу, но у человѣка развита только эта послѣдняя часть, почему въ человѣческой анатоміи этотъ органъ рациональнѣе было бы именовать мужскимъ влагалищемъ. У хищниковъ и жвачныхъ онъ достигаетъ наибольшей величины. Перитонеальный, т.-е. передній, конецъ Мюллерава канала тоже сохраняется въ видѣ рудиментарнаго органа—нестебельчатой гидатиды Морганья (*Hydatis Morgagni*), лежащей около сѣменника и представляющей собой пузырекъ на ножкѣ съ полостью и отходящимъ въ ножку каналцемъ. Пузырекъ и каналецъ выстланы внутри мерцательнымъ эпителиемъ и одѣты снаружи богатой сосудами соединительной тканью. Весь Мюллеровъ каналъ сохраняется только въ видѣ аномалии (каналъ Ратке). Происхождение находящагося

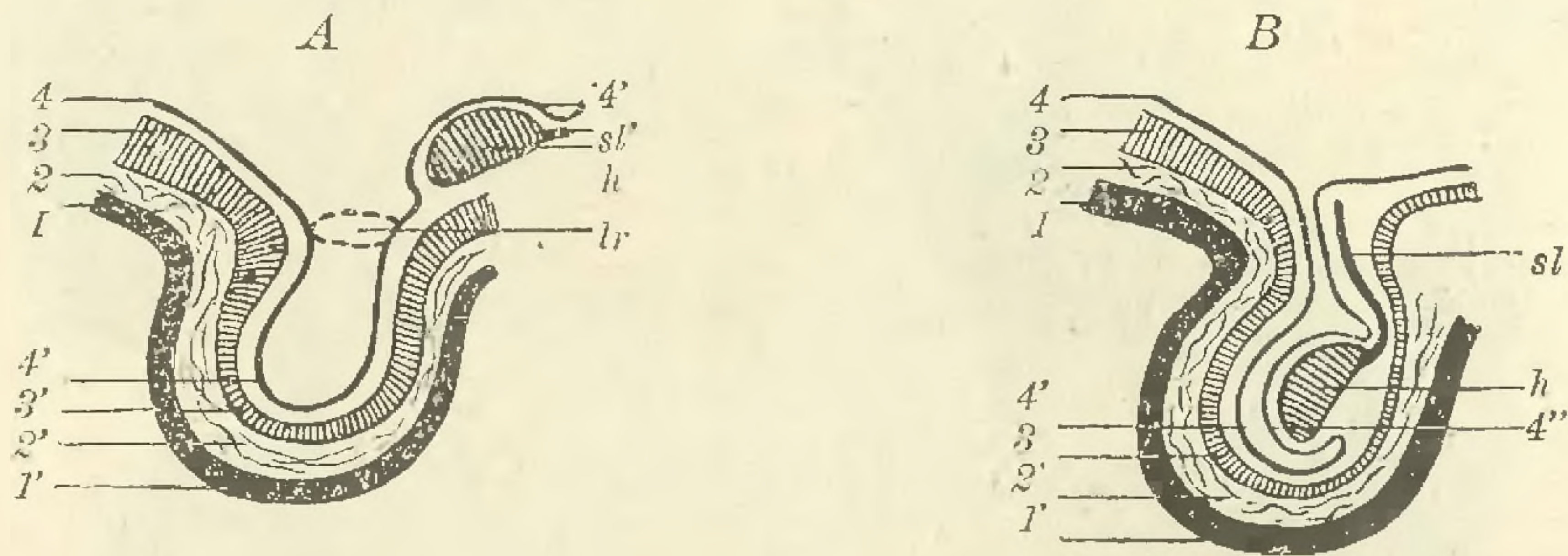


Рис. 585. *A* и *B*—двѣ схемы, объясняющія ходъ опусканія сѣменника въ мошонку у человѣка. 1—кожный покровъ брюшной стѣнки; 2—ея поверхностная фасція; 3—слой мышцъ съ *fascia transversa abdominalis*; 4—перитонеальная выстилка; 1'—кожный покровъ мошонки; 2'—ея такъ называемая Коуперова фасція; 3'—*tunica vaginalis communis* съ *musculus cremaster*; 4'—париетальный листокъ *tunica vaginalis propria*; 4''—висцеральный листокъ послѣдней; *h*—сѣменникъ; *lr*—отверстіе, сообщающее полость мошонки съ полостью тѣла; *sl*—сѣмяпроводъ. Изъ Гертвига.

около эпидидимиса, но непостоянно встрѣчающагося пузырька, выстланнаго кубическимъ эпителиемъ и тоже носящаго названіе гидатиды (стебельчатой), надо вѣроятнѣе приписать мезонефросу. У млекопитающихъ наблюдаются въ видѣ аномалии, какъ односторонній, такъ и двусторонній полный внутренній гермафродитизмъ. У свиньи, напримѣръ, описанъ случай полного гермафродитизма (рис. 586), при которомъ всѣ части женскихъ и мужскихъ органовъ (кромѣ предстательной железы) были налицо (Scymonowicz и Kopsch, 1896). Въ другомъ случаѣ гермафродитизма свиньи была развита и предстательная железа, но яичникъ имѣлся только съ одной стороны и тѣсно примыкалъ къ сѣменнику, образуя *ovotestis* (Sauerbeck, 1909). У человѣка описаны два случая вполне достовѣрнаго полного гермафродитизма (Garré, 1902; Simon, 1903) и нѣсколько сомнительныхъ. Въ одномъ случаѣ имѣлся *ovotestis*, но выводные пути были одновременно развиты, какъ мужскіе, такъ и женскіе, а въ другомъ сѣменники и яичники были развиты одновременно, какъ и выводные пути обоихъ половъ.

Околорѣчные органы (рис. 517), въ которыхъ корковое вещество облекаетъ кругомъ хромофильное мозговое вещество, болѣе объемисты у молодыхъ

особей, чѣмъ у старыхъ, и то соприкасаются съ почками, то лежатъ въ непосредственной къ нимъ близи. У морскихъ свинокъ (*Savia*) эти органы развиты необычайно сильно. Эти органы богаты сосудами и лимфатическими полостями и заключаютъ внутри себя ганглиозныя клѣтки, т.-е. часть, соответствующую надпочечнымъ органамъ *Апатнія* (стр. 560).

Наружные половые органы млекопитающихъ, т.-е. мужской членъ (*penis*) и клиторъ (*clitoris*), могутъ быть выведены изъ соответствующихъ непарныхъ органовъ рептилій. У яйцеродныхъ млекопитающихъ членъ самца,

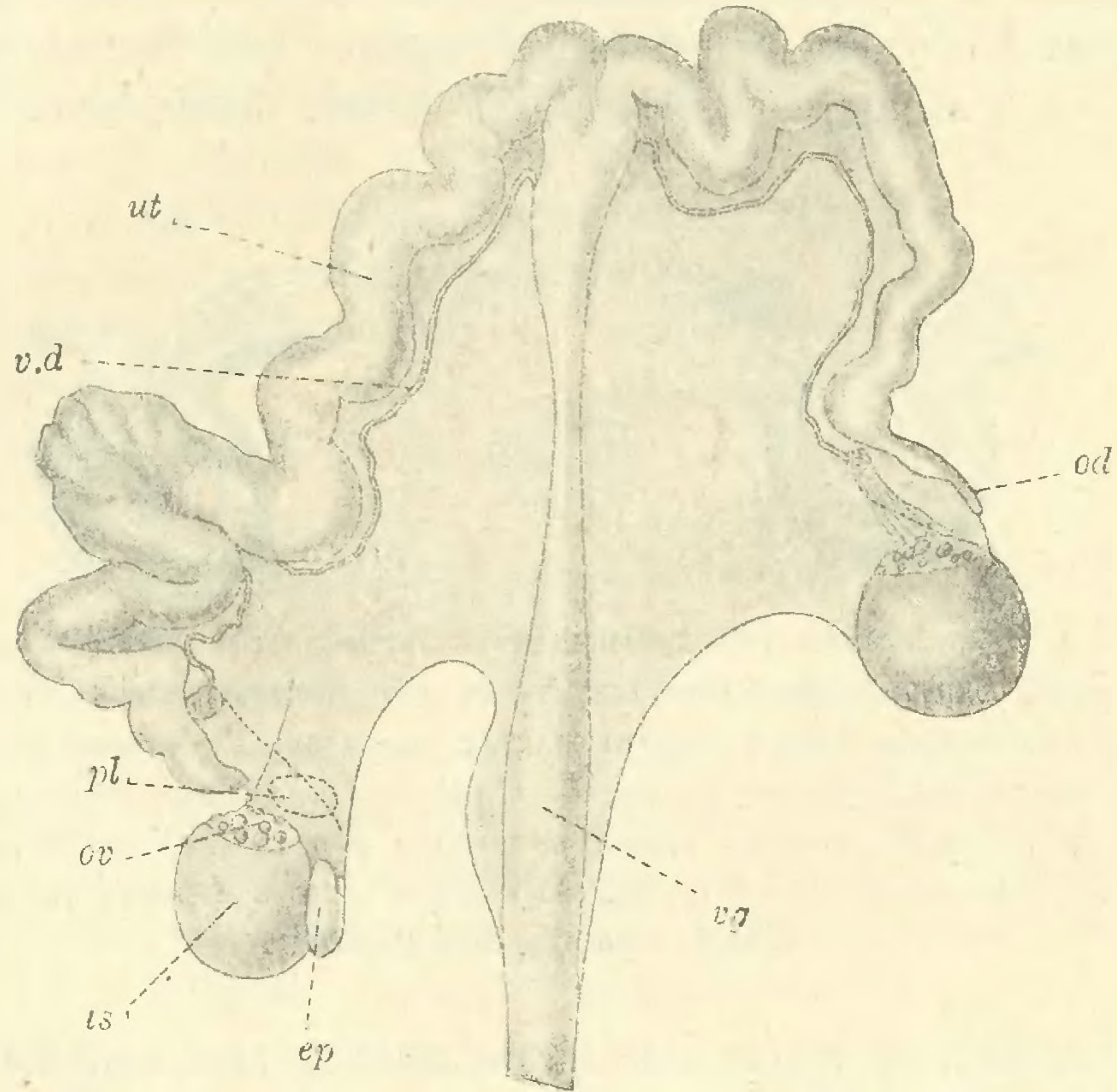


Рис. 586. Половые органы гермафродитной свиньи (*Sus scrofa domestica*). *cl*—эпидимисъ; *ov*—яичникъ; *od*—яйцеводъ; *pl*—сплетение сосудовъ (*plexus ramificiformis*), сть котораго беретъ начало *v. spermatica interna*; *ts*—сѣменникъ; *ut*—матка; *v.g*—влагалище; *v.d*—сѣмяпроводъ. По Шимоновичу (*Scymonowicz*).

залагающійся въ видѣ парнаго зачатка, позже сливающегося въ одинъ, сидитъ внутри клоаки и въ спокойномъ состояннн является втянутымъ своимъ основаниемъ въ карманобразный выступъ ея брюшной стѣнки (рис. 578, *B* и 587) и только у живородящихъ членъ помещается снаружи (рис. 576, *B*). Припомнимъ теперь, что у крокодиловъ и черепахъ членъ являлся непарнымъ утолщениемъ брюшной стѣнки клоаки съ бороздкой на передней своей сторонѣ (рис. 573). Стоитъ допустить, что края этой бороздки срастись такъ, что образовался каналъ, начинающійся отверстіемъ при основаннн члена и открывающійся на его вершинѣ, и мы получаемъ схему члена яйцеродныхъ млекопитающихъ, у которыхъ пронизывающій членъ каналъ не имѣетъ прямого сообщенія съ мочепо-

ловымъ синусомъ (рис. 576, *A*), но вслѣдствіе замыканія отверстия, ведущаго изъ синуса въ клоаку, таковое сообщеніе временно устанавливается и сперма

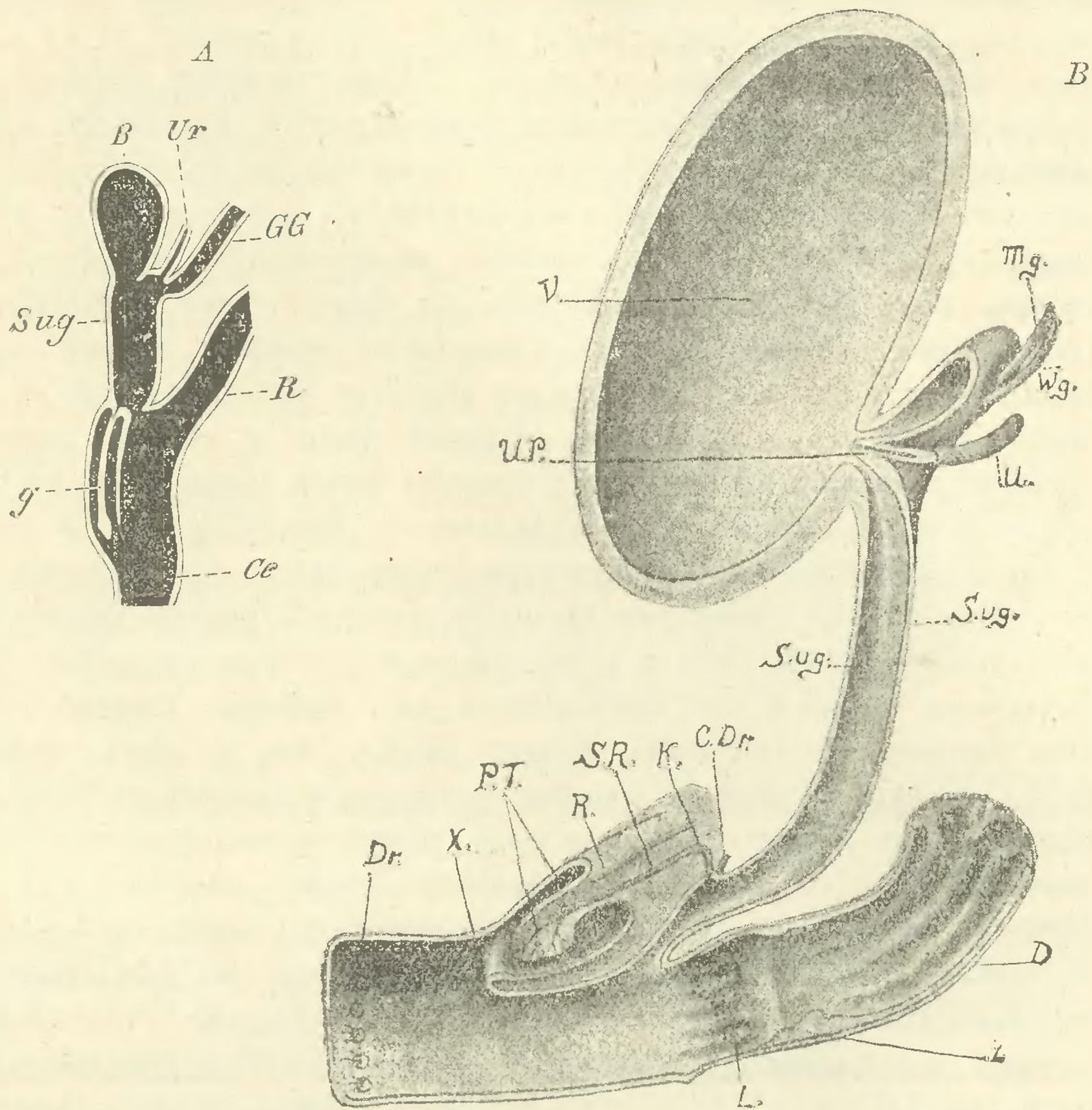


Рис. 587. *A*—схематическій продольный разрѣзъ черезъ мочеполовой аппаратъ самца яйцеродныхъ; изъ Видерстейма. *B*—мочевой пузырь; *Ce*—клоака; *GG*—сѣмяпроводъ; *g*—мужской членъ; *R*—прямая кишка; *Sug*—мочеполовой синусъ; *Ur*—мочеточникъ.

B—половые пути самца ехидны (*Echidna aculeata*) въ продольномъ (сагиттальномъ) разрѣзѣ; по Кейбелю. *C.Dr*—протокъ Коуперовыхъ железъ; *D*—прямая кишка; *Dr*—пучки волосъ, во влагалища которыхъ открываются трубчатая и альвеолярная железы; *K*—загибъ сѣменного канала *SR*, пронизывающаго мужской членъ; *L*—складка, отдѣляющая прямую кишку отъ клоаки съ скопленіями лимфoidalной ткани; *Mg*—Мюллеровъ каналъ; *PT*—влагалище члена; *Sug*—мочеполовой синусъ; *U*—мочеточникъ; *UP*—сосочекъ, на которомъ онъ открывается въ мочевой пузырь—*V*; *Wg*—сѣмяпроводъ (Вольфовъ каналъ); *x*—отверстіе влагалища члена въ клоаку; *Z*—отверстіе прямой кишки въ клоаку.

при соитіи течетъ не въ клоаку, а по каналу члена. На переднемъ концѣ членъ яйцеродныхъ расщепленъ или на двѣ (ехидна), или на четыре (утконосъ) лопасти, несущія у утконоса шипы и усаженные сосочками, на которыхъ

находятся многочисленныя отверстія. Каналь въ концѣ члена разбивается на вѣтви, и каждая вѣточка заканчивается своимъ отверстиемъ на сосочкѣ. Поддерживается этотъ органъ фибрознымъ тѣломъ (*corpus fibrosum*), а кавернозная ткань въ немъ не развита, хотя у схида имѣется скопленіе ея въ концѣ члена. Конечная часть члена оторочена складкой слизистой оболочки, или влагалищемъ, изъ котораго она можетъ выпячиваться. У живородныхъ млекопитающихъ сообщенія мочеполового синуса съ клоакой уже не существуетъ, но зато устанавливается постоянное и непосредственное сообщеніе его съ пронизывающимъ членъ мочеполовымъ каналомъ, заканчивающимся въ большинствѣ случаевъ (см. ниже) однимъ отверстиемъ на головкѣ члена. Вслѣдствіе редуціи задняго отдѣла клоаки членъ оказывается сидящимъ снаружи впереди задняго прохода и окруженнымъ складкой покрововъ, или влагалищемъ. У сумчатыхъ, у которыхъ членъ обращенъ верхушкой къзади, у многихъ грызуновъ и насѣкомоядныхъ, положеніе члена у которыхъ иногда весьма близко къ такому сумчатыхъ, разстояніе, отдѣляющее членъ отъ задняго прохода, не велико, и влагалище члена окружено общимъ сфинктеромъ вмѣстѣ съ заднепроходнымъ отверстиемъ. Но уже у нѣкоторыхъ грызуновъ, вслѣдствіе развитія промежности, это разстояніе увеличивается, а у большинства плацентарныхъ влагалище члена отодвигается кпереди и самъ членъ ложится подъ покровомъ брюшной поверхности горизонтально свободнымъ концомъ впередъ, или же виситъ свободно, какъ у человѣка. У слоновъ, дамановъ, носороговъ и тапировъ въ спокойномъ состояніи членъ обращенъ верхушкой къзади, но при набуханіи все таки поворачивается кпереди. Такимъ образомъ положеніе члена у сумчатыхъ есть болѣе первичное, а поворачиваніе его верхушкой кпереди у плацентарныхъ—явленіе позднѣйшее, вызываемое развитіемъ промежности. Въ то же время раздвоеніе фибрознаго тѣла, замѣченное нами уже у *Sauropsida* (стр. 593), дѣлается полнымъ, а у сумчатыхъ и плацентарныхъ млекопитающихъ внутри члена залегаютъ два тѣла (рис. 574), которыя, вслѣдствіе развитія сосудовъ, дѣлаются у большинства кавернозными или пещеристыми (*corpora cavernosa*). Кромѣ того отличаемъ еще нижнее, обыкновенно непарное пещеристое тѣло, окружающее каналь члена и образующее опору его конечнаго вздутія, или головки (*glans penis*). Тѣло это возникло изъ скопленія кавернозной ткани, лежащаго около желобка въ членѣ *Sauropsida*. Парныя пещеристыя тѣла у плацентарныхъ прикрѣпляются заднимъ концомъ къ сѣдалищной кости. У сумчатыхъ, китообразныхъ, хищниковъ (кромѣ однако сем. гиеновыхъ—*Hyenidae*), ластоногихъ, грызуновъ, рукокрылыхъ и полуобезьянъ, а иногда и у обезьянъ, имѣется непарное окостенѣніе (*os penis s. priapi*), а иногда еще и хрящики (рис. 588). Окостенѣніе это иногда имѣетъ желобокъ, въ которомъ помѣщается мочеполовой каналь; иногда желобокъ развитъ только въ дистальной части, иногда его вовсе нѣтъ. Задній конецъ кости иногда раздвояется. У сумчатыхъ, сообразно двумъ влагалищамъ самки, членъ нерѣдко на концѣ раздвоенъ и въ такомъ случаѣ или каждая половина головки пронизана вѣтвью раздвоившагося мочеполового канала, или

же каналъ открывается между двумя половинами головки, а на той поверхности лопастей головки, которой онѣ обращены другъ къ другу, имѣется желобокъ для стеканія сѣмени. Влагалище свободно висящихъ членовъ обыкновенно образуетъ кругомъ головки кожистую складку, называемую—*praeputium*. Первоначально *praeputium* соединенъ съ головкой плотной эпителиальной прослойкой, которая потомъ резорбируется и образуется полость (*cavum praeputii*), въ которую иногда открываются особыя препуциальныя железы (*gl. praeputiales*; рис. 584), у бобра выделяющія бобровую струю (стр. 83). Форма и величина члена бываетъ различна иногда даже у близкихъ формъ. Такъ среди непелнозубыхъ у лѣнивцевъ и муравьѣдовъ онъ не превышаетъ клитора, а у броненосцевъ достигаетъ громадной длины. Головка можетъ быть не выражена, какъ напр. у жвачныхъ, китообразныхъ и у нѣкоторыхъ грызуновъ и хищниковъ (сем. *Felidae*), а можетъ быть хорошо развита и снабжена лопастевиднымъ или грибовиднымъ придаткомъ. Конецъ члена раздвоенъ и несимметрично развитъ у мозологихъ, т.-е. верблюдовъ и ламъ, снабженъ на концѣ трубчатымъ придаткомъ у нѣкоторыхъ антилопъ, заканчивается сосочкомъ съ мочеполовымъ отверстиемъ на концѣ у быковъ (сем. *Bovidae*). Кромѣ препуциальныхъ встрѣчаются железы и въ другихъ частяхъ мочеполого пути (рис. 584). Такъ встрѣчаются комплексы железъ, открывающіеся въ *vas deferens* (*gl. vasis deferentis*);

железы, открывающіяся около сѣменныхъ пузырей (*gl. vesiculares*); железы, лежащія подъ мускулатурой въ стѣнкѣ мочеполого канала (*gl. urethrales*). Если послѣднія лежатъ внѣ мышечнаго слоя, образуя въ основаніи члена болѣе или менѣе компактное скопленіе съ каждой стороны или по два скопленія съ каждой стороны, они получаютъ названіе предстательныхъ (*gl. prostatica*). У приматовъ онѣ образуютъ одну непарную компактную массу (*prostata*). Приподнимаемая разросшимися железами гладкая мускулатура мочеполого канала образуетъ на поверхности предстательныхъ железъ мышечный слой этихъ железъ. Изъ того-же источника (т.-е. обособленіемъ отъ *gl. urethrales*) формируются, свойственныя многимъ млекопитающимъ, тоже лежащія въ основаніи члена Коуперовы железы. Онѣ въ громадномъ большинствѣ случаевъ открываются однимъ отверстиемъ съ каждой стороны въ мочеполовый каналъ. Значеніе секрета всѣхъ этихъ железъ сводится главнымъ образомъ къ облегченію перенесенія сѣмени: его разжиженію и стимулированію движенія жидчичковъ.

У самокъ нѣкоторыхъ полуобезьянъ и нѣкоторыхъ приматовъ, въ томъ числѣ и человекъ, половое отверстие съ боковъ отграничено парой складокъ, или

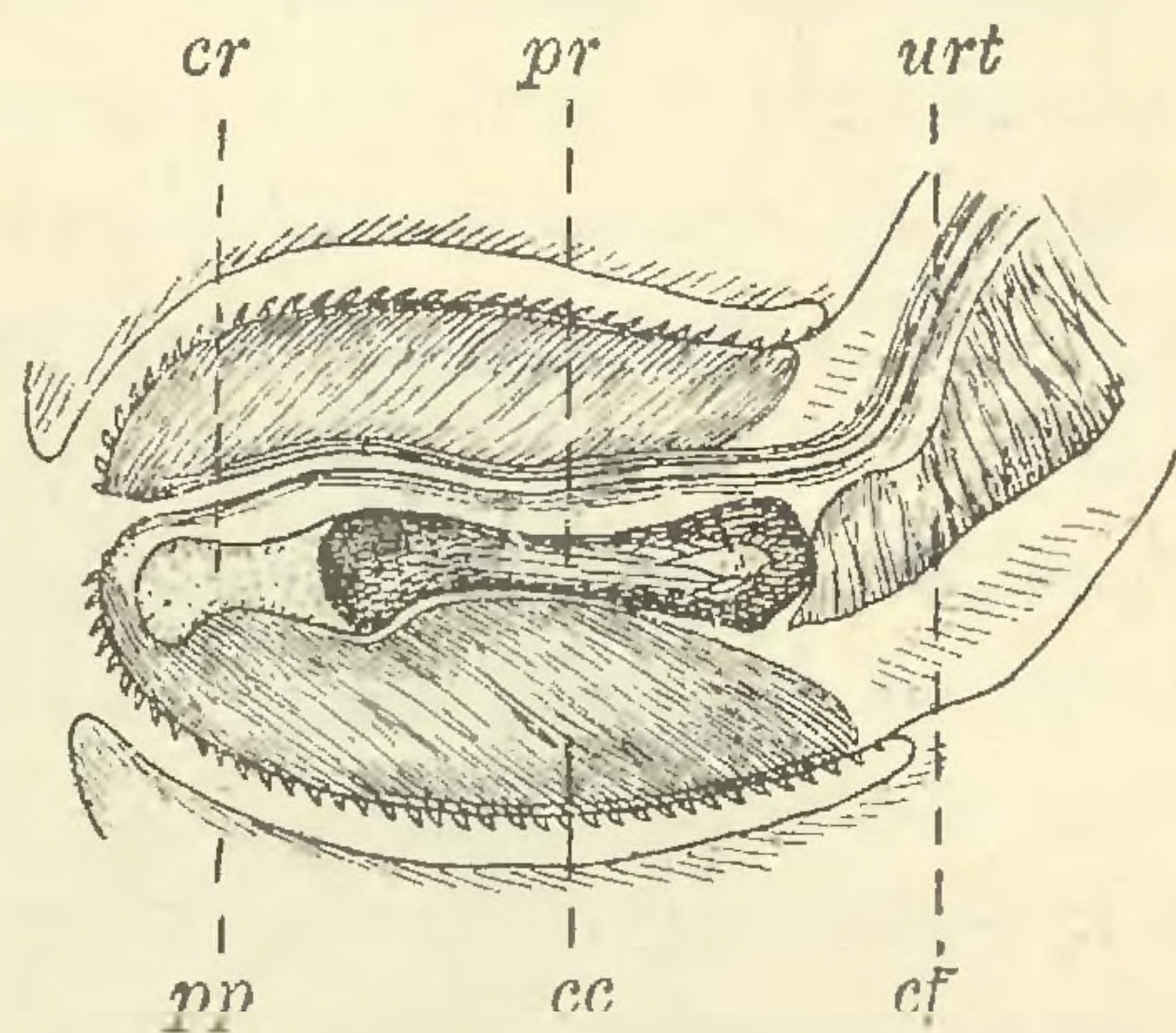


Рис. 588. Конечная часть совокупительнаго органа землеройки (*Arvicola arvalis*) въ сагиттальномъ разрѣзѣ. *cc*—*corpus cavernosum*; *cf*—*corpus fibrosum*; *cr*—хращъ; *pp*—*praeputium*; *pr*—*os priapi*; *urt*—*uretra*. По Жильберту.

большими губами (*labia majora*), а у большинства приматовъ и человѣка имѣется еще и вторая внутренняя пара губъ—малыхъ (*labia minora*). Большія губы хорошо развиты у нѣкоторыхъ полуобезьянъ (*Lemur*), и обезьянъ (*Нарале, Sebus*), а у ревуна (*Mycetes*) сильнѣе, чѣмъ у человѣка, но очень слабо развиты у антропоморфныхъ обезьянъ. Клиторъ, имѣющійся у всѣхъ млекопитающихъ, представляетъ собой органъ, построенный по тому же типу, какъ и мужской членъ и также можетъ содержать окостенѣніе (*os clitoridis*). У нѣкоторыхъ грызуновъ клиторъ имѣетъ на поверхности бороздку, являющуюся какъ бы продолженіемъ мочеиспускательнаго канала, а у нѣкоторыхъ насекомоядныхъ, грызуновъ и полуобезьянъ эта бороздка замыкается въ трубку, составляющую продолженіе этого канала, и тогда мочевой и половой пути оказываются у нихъ раздѣленными. Нерѣдко клиторъ окруженъ складкой слизистой оболочки, т.-е. своимъ *praeputium*. У самки американской обезьяны *Ateles* клиторъ достигаетъ величины члена. У самокъ тоже имѣются различныя железы, гомологичныя таковымъ самца. Коуперовымъ железамъ соответствуютъ открывающіяся въ наружную часть влагалища железы, носящія наименование Бартолиновыхъ. Выдѣленія влагалищныхъ железъ облегчаютъ прохожденіе живчика въ матку, и у наиболѣе плодовитыхъ млекопитающихъ имѣется и большее число железъ. У грызуновъ, насекомоядныхъ и рукокрылыхъ образуется слизистая пробка, замыкающая отверстіе матки и въ то же время своимъ присутствіемъ облегчающая путь живчикамъ. Въ образованіи этой пробки могутъ принимать участіе железы влагалища, какъ напр. у нѣкоторыхъ рукокрылыхъ, у которыхъ иногда введенное еще лѣтомъ (въ іюль и августѣ) при совокупленіи сѣмя перезимовываетъ въ маткѣ и оплодотворяетъ яйцо лишь при приближеніи весны. Но въ другихъ случаяхъ пробка образуется вслѣдствіе свертыванія введенныхъ въ матку выдѣлений мужскихъ железъ (такъ выдѣленія *gl. vesiculares* свертываются подъ вліяніемъ выдѣлений *gl. prostaticae*). Наоборотъ, у нѣкоторыхъ представителей семейства мышиныхъ (*Muridae*) образуется плотная эпителиальная пробка, замыкающая входъ въ матку все время, кромѣ періода течки, и повидимому служащая для защиты матки. Такая-же эпителиальная пробка изъ ороговѣвшихъ клѣтокъ наблюдается у *Vesperugo postula* между рукокрылыми. Но у этой формы она затыкаетъ маточное отверстіе послѣ оплодотворенія, происходящаго лѣтомъ, и выталкивается лишь весной (Grosser, 1903). Такимъ образомъ эта пробка замѣняетъ слизистую пробку другихъ рукокрылыхъ. Наконецъ, у третьихъ формъ рукокрылыхъ никакой пробки не образуется и совокупленіе совершается весной (въ февралѣ). Наружная часть влагалища (*vestibulum vaginae*) представляетъ собой расширенный, но чрезвычайно укороченный мочеполовой синусъ. У нѣкоторыхъ млекопитающихъ мочеполовой синусъ отдѣленъ отъ самого влагалища складкой слизистой оболочки, или дѣвственной плевой (*hymen*), которой морфологическое и физиологическое значеніе остаются загадочными ¹⁾.

¹⁾ Мечниковъ (1903) высказываетъ предположеніе, что дѣвственная плева у чело-

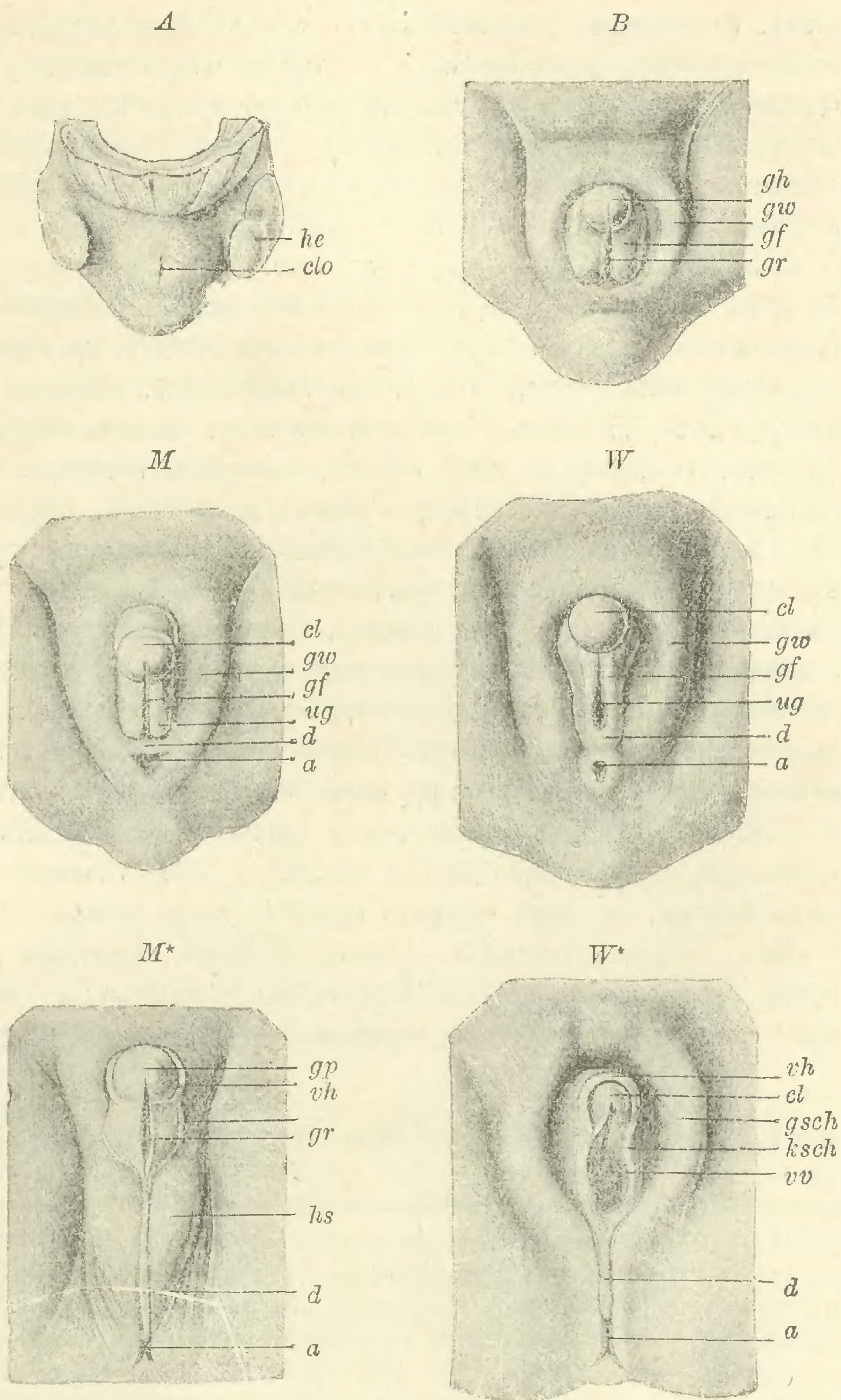


Рис. 589. Шесть стадій развитія органовъ совокупленія у мужчины и женщины. *A* и *B*—двѣ стадіи, въ которыхъ полъ еще не различимъ; *M* и *M**—дальнѣйшій ходъ развитія у мужчины, *W* и *W**—у женщины. *a*—анальное отверстие; *cl*—*clitoris*; *clo*—клоака; *d*—промежность, а также шовъ промежности и мошонки; *gf*—половая складка; *gh*—половой бугорокъ; *gp*—*glans penis*; *gr*—половая бороздка; *gsch*—большія губы; *gw*—половые валики; *he*—заднія конечности; *hs*—мошонка; *ksch*—малыя губы; *ug*—входъ въ мочеполовой синусъ или во влагалище—*vv*; *vh*—*praeputium*. Изъ Гервига.

Дѣвственная плева свойственна сумчатымъ, грызунамъ, полубезьянамъ и приматамъ. У послѣднихъ она возникаетъ въ видѣ пары складокъ на стѣнкахъ мочеполового синуса зародыша и въ такомъ видѣ остается у игрунокъ (*Paralidae*), а обыкновенно складки эти срастаются въ видѣ кольцевой перепонки и даютъ различныя формы плевры. У *Sebus* между приматами она лежитъ близко къ выходу, а вообще-то она помещается тамъ, гдѣ у самца лежитъ мужская матка (стр. 607) (Volk, 1907) ¹⁾.

Развитіе наружныхъ половыхъ частей (рис. 589) позволяетъ установить гомологію тѣхъ и другихъ у самца и самки. Еще раньше обособленія промежности (у человѣка на шестой недѣлѣ зародышевой жизни), края щелевиднаго отверстія клоаки вздуваются, образуя половые валики. Впереди отверстія замѣчается усиленное нарастаніе соединительной ткани, выпячивающее соответствующій участокъ кожи въ видѣ бугорка, именуемаго половымъ. Въ то же время на задней поверхности послѣдняго образуется желобокъ, продолжающійся вплоть до клоаки и кажущійся ея непосредственнымъ продолженіемъ. Съ дальнѣйшимъ ходомъ развитія бугорокъ удлиняется и увеличивается въ объемъ, а желобокъ углубляется и окружается справа и слѣва лежащими конутри отъ половыхъ валиковъ складками кожи, опять таки называемыми половыми.

Описанные процессы носятъ пока совершенно индифферентный характеръ и присущи какъ самцу, такъ и самкѣ. Позднѣе (у человѣка начиная съ 4-го мѣсяца) ходъ развитія, смотря по полу особи, становится различнымъ. У самки половой бугорокъ увеличивается сравнительно немного и, превращаясь въ клиторъ, окружается преуціальной складкой покрововъ; на счетъ половыхъ валиковъ развиваются большія, на счетъ половыхъ складокъ малыя срамныя губы.

У самца отношенія сложнѣе. Половой бугорокъ, благодаря усиленному росту своихъ клѣточныхъ элементовъ, значительно удлиняется и превращается въ членъ, причемъ, какъ и около клитора, вокругъ его конечнаго вздутія,

вѣка, когда спариваніе начиналось въ болѣе раннемъ возрастѣ, не прорывалась, а постепенно растягивалась. Актъ прорыванія плевры явился слѣдствіемъ перенесенія перваго соитія къ болѣе позднему возрасту, когда отверстіе въ плевѣ оказывается недостаточнымъ для введенія увеличившагося въ размѣрахъ члена. Это перенесеніе перваго соитія, вызванное у человѣка культурой, если и объясняетъ намъ актъ разрушенія дѣвственной плевры при первомъ соитіи, то не объясняетъ самаго возникновенія этого органа. Нѣкоторыя формы дѣвственной плевры какъ-бы указываютъ, что мы имѣемъ дѣло съ органомъ, имѣющимъ назначеніе затруднить доступъ во влагалище. Не выработалась ли плева путемъ подбора въ видахъ устраненія отъ соитія съ молодыми самками слишкомъ слабыхъ, вслѣдствіе болѣзни и старости, самцовъ? Аналогичное, хотя, конечно, не тождественное, явленіе представляетъ прорывъ заросшихъ женскихъ половыхъ путей при первомъ оплодотвореніи у селажій (стр. 567) и прорывъ третьяго влагалища при первыхъ родахъ у сумчатыхъ (стр. 599).

¹⁾ По другому представленію *huten* (по крайней мѣрѣ у человѣка) лежитъ всецѣло въ области влагалища, складка-же, появляющаяся на границѣ мочеполового синуса и влагалища, представляетъ провизорное, иногда однако остающееся у новорожденныхъ, образованіе (Taussig, 1908, 1910).

или головки, образуется преуциальная складка. Половые валики, срастаясь по срединной линіи, образуютъ выступъ—мошонку, куда въ концѣ зародышевой жизни и спускаются сѣменники. Половые складки по мѣрѣ того, какъ окаймляемая ими щель, т.-е. отверстіе мочеполового синуса, углубляясь, перемѣщается впередъ въ область полового бугорка, сходятся надъ ней и срастаются, и чрезъ это полость мочеполового синуса, превращающаяся у самки въ короткое и широкое преддверіе влагалища, у самца даетъ начало длинному и узкому мочеполовому каналу.

Означенными отношеніями и уклоненіемъ при развитіи въ ту или другую сторону легко объясняются разнообразныя аномаліи въ строеніи половыхъ придатковъ, извѣстныя подъ именемъ **внѣшняго гермафродитизма**. Такъ у женщинъ клиторъ можетъ получить чрезвычайное развитіе, и можетъ произойти *descensus ovariorum* въ большія губы. Такія женскія особи могутъ функционировать какъ мужчина при соитіи. Наоборотъ, извѣстны случаи, когда при удержаніи сѣменниковъ въ брюшной полости, половыя складки у мужчины не срастаются и оставляютъ подъ членомъ отверстіе, могущее служить для введенія члена при соитіи, если особь функционируетъ, какъ женщина. Такіе случаи не составляютъ рѣдкости въ судебной-медицинской практикѣ. Подобныя уклоненія извѣстны и у другихъ млекопитающихъ. Такъ, описанъ случай, когда козель, имѣя внутренніе органы самца (сѣменники, эпидидимисы, сѣмяпроводы), имѣлъ въ то же время двурогую матку и влагалище (не сообщавшіяся, впрочемъ между собой) (Demmel, 1909).

XIV.

Взаимоотношенія родителей и потомства

Отношенія между родителями и потомствомъ главнымъ образомъ опредѣляются формой размноженія. Въ то время, какъ большинство позвоночныхъ откладываетъ яйца и является такимъ образомъ **яйцероднымъ** (*Ovipara*), небольшая часть откладываетъ яйца съ настолько развитыми зародышами, что почти тотчасъ послѣ кладки изъ яицъ вылупляется молодь, и эти животныя являются такимъ образомъ **яйцеживородными** (*Ovovivipara*); наконецъ, довольно многія, преимущественно млекопитающія, родятъ живыхъ дѣтенышей уже безъ яйцевыхъ оболочекъ и являются такимъ образомъ **живородными** (*Vivipara*). Тотъ или другой изъ родителей можетъ носить яйца или дѣтенышей съ собой, иногда въ особомъ для этой цѣли выработавшемся помѣщеніи, или выводковой полости; иногда забота сводится къ приготовленію гнѣзда, причемъ то одинъ изъ родителей, то оба поочередно могутъ насиживать яйца, т.-е.

согрѣвать ихъ тепломъ своего тѣла; иногда родители только оберегаютъ яйца, или же, наконецъ, отложенныя въ гнѣздо яйца предоставляются самимъ себѣ. Въ очень многихъ случаяхъ, если не въ большинствѣ, родители не проявляютъ никакой заботы о потомствѣ. У рыбъ и амфибій заботы эти падаютъ по большей части на отца, хотя нерѣдко и на мать, а у птицъ и млекопитающихъ главнымъ образомъ на мать, хотя нерѣдко и отецъ принимаетъ участіе въ этихъ заботахъ. При живородности зародышъ можетъ питаться насчетъ материнскаго организма и во всякомъ случаѣ дышитъ путемъ обмѣна газовъ между его кровью и кровью матери. Для этой цѣли вырабатываются различныя приспособленія, изъ которыхъ наиболѣе обычнымъ является образованіе плаценты (*placenta*), или дѣтскаго мѣста, т.-е. мѣста соприкосновенія зародышевыхъ оболочекъ, чаще всего аллантоиса и гораздо рѣже желточного мѣшка (стр. 55), со стѣнками матки. Первая форма плаценты называется аллантоидной, а вторая — омфалондой или желточной. У *Amniota* зародышъ облеченъ кругомъ серозой (*serosa*; стр. 54), получающей у млекопитающихъ названіе хоріона (*chorion*), и естественно, что элементы этой оболочки принимаютъ участіе въ образованіи плаценты, которая такимъ образомъ формируется на счетъ стѣнки матки, клѣтокъ хоріона и мезодермическаго слоя аллантоиса (рис. 61). Переходимъ къ разсмотрѣнію частныхъ случаевъ. Между круглоротыми самка *Bdellostoma* носитъ свои яйца въ слизистомъ мѣшкѣ, выдѣляемомъ кожными железами (стр. 563). Между **селахіями** большинство откладываетъ яйца, окруженныя бурой пергаментной консистенціи роговой скорлупой (рис. 562). Яйца прикрѣпляются къ подводнымъ предметамъ нитевидными придатками, отходящими отъ угловъ пластинчатой обыкновенно четырехугольной скорлупы. У акулы *Cestracion* скорлупа принимаетъ форму конуса, образованнаго двумя параллельными, по спирали идущими пластинками, концы которыхъ на вершинѣ конуса раздѣляются на нитевидные мохры. У *Callorhynchus antarcticus* (изъ *Holocephali*) скорлупа яйца имѣетъ форму листовидную и, повидимому, представляетъ подражаніе листьямъ фукуса.

Но многія акулы (*Hexanchus*, *Heptanchus*, *Acanthias*, *Scymnus*, *Galeus*, *Squalus*, *Mustelus*, *Carcharias*, *Zygaena*, *Squatina* и др.) и скаты (*Torpedo*, *Pteroplatea* и др.) живородящи. Тонкая у этихъ формъ яйцевая скорлупа обыкновенно исчезаетъ съ развитіемъ, и желточный мѣшокъ непосредственно прилежитъ къ стѣнкамъ матки или, точнѣе, расширенной части яйцевода, въ которой яйцо проходитъ развитіе (стр. 567), но въ другихъ случаяхъ скорлупа можетъ оставаться до конца развитія. У *Mustelus laevis* и р. *Carcharias* на поверхности желточного мѣшка, изобилующаго сосудами, появляются на опредѣленномъ участкѣ собранныя пучками сосочки, напоминающіе по расположенію собранныя пучками ворсинки котиледонной плаценты жвачныхъ (стр. 630) и вдающіеся въ углубленія матки. Такимъ образомъ формируется желточная плацента. Слизистая оболочка матки тоже въ мѣстѣ соприкосновенія съ желточнымъ мѣшкомъ образуетъ складки,

вдающіяся въ углубленія желточного мѣшка. Зародышъ получаетъ изъ крови матери у селахий, вѣроятно, не только кислородъ, но также и питательные соки. У одного ската (*Pteroplatea macrura*) слизистая оболочка матки образуетъ ворсинки, вдающіяся черезъ широкія брызгальца зародыша въ его глотку и выдѣляющія свой секретъ прямо въ нищеводъ зародыша.

Между двудышащими американскій *Lepidosiren* откладываетъ яйца въ горизонтальную пору, сообщающуюся съ поверхностью дна вертикальнымъ ходомъ, и самецъ оберегаетъ отложенныя яйца, причемъ у самца на спинной сторонѣ заднихъ плавниковъ, а иногда и на брюшной переднихъ ¹⁾ временно

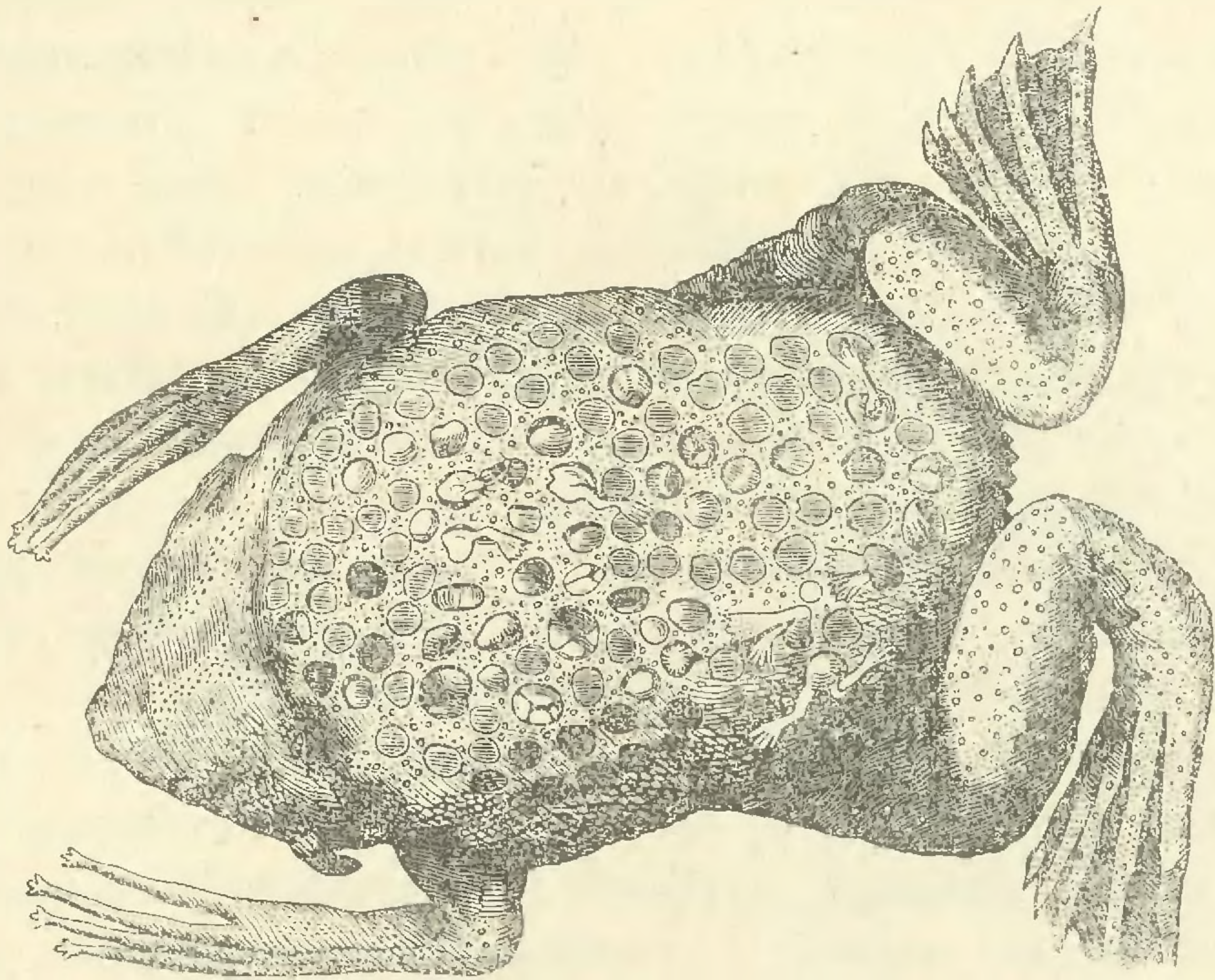


Рис. 590. *Piraya americana* съ зародышами въ ячейкахъ кожи на спинѣ. Изъ Лудвига.

появляются длинныя, нитевидныя придатки, богатые сосудами и, вѣроятно, служащія для дыханія. Этимъ отчасти замѣняется воздушное дыханіе, невозможное для самца, не покидающаго норы. Вообще говоря, гангаидныя и костистыя рыбы то откладываютъ яйца (икру) прямо на дно или въ углубленія дна; то яйца приклеиваются къ растеніямъ и подводнымъ предметамъ вслѣдствіе клейкости яичевой оболочки, какъ у стерляди (*Acipenser ruthenus*); то, наконецъ, яйца откладываются въ гнѣзда, устроенныя между водными растеніями и между камешками. У многихъ морскихъ рыбъ изъ сем. сельдевыхъ (*Clupeidae*) и камбаловыхъ (*Pleuronectidae*) яйца содержатъ около вегетативнаго полюса каплю маслянистой жидкости, которая поддерживаетъ яйцо на поверхности и заставляеть его плавать вегетативнымъ полюсомъ вверхъ. Иногда имѣются у

¹⁾ На самомъ дѣлѣ это одна и та же сторона плавника, но вслѣдствіе поворачиванія переднихъ и заднихъ плавниковъ у зародыша и притомъ въ противоположномъ направленіи, она занимаетъ различное положеніе.

самокъ приспособленія для метанія икры: такъ, у самокъ горчака (*Rhodeus amarus*) мочеполовой бугорокъ вырастаетъ въ періодъ кладки яицъ въ длинный яйцекладъ въ видѣ трубки. При помощи этой трубки самка откладываетъ яйца въ жаберную полость нашихъ двустворчатыхъ раковинъ перловицы (*Unio*) и беззубки (*Anodonta*).

Изъ ганоидовъ самцы *Amia* строятъ гнѣзда и оберегаютъ ихъ, причемъ одна самка откладываетъ иногда яйца въ нѣсколько гнѣздъ, т. е. самцы во время нереста въ три раза многочисленнѣе, чѣмъ самки. Самцы подкаменьщика (*Cottus gobio*) складываютъ изъ камешковъ или вырываютъ въ песокъ гнѣздо, гдѣ самка откладываетъ икру, и даже охраняютъ отложенную икру. Самцы колюшки (*Gasterosteus*), при помощи затвердѣвающихъ въ водѣ особыхъ выдѣлений почекъ, строятъ гнѣздо изъ корней и травъ и оберегаютъ икру и молодъ отъ самой матери и другихъ рыбъ. Точно также оберегаютъ самцы икру въ гнѣздахъ и у нѣкоторыхъ другихъ рыбъ (*Cyclopterus*, *Callichtys*) и между прочимъ у судака (*Lucioperca sandra*). *Pholis gunnellus* откладываетъ яйца въ видѣ округлой массы и обвиваетъ ихъ кругомъ своимъ тѣломъ и оберегаетъ (поочередно—то самецъ, то самка).

Иногда рыбы носятъ икру съ собой.

Такъ у гвианской рыбы *Aspredo* на брюшной поверхности кожа у самки образуетъ набуханія, въ видѣ стебельчатыхъ ячей, въ которыхъ и помѣщается по одному яйцу. У *Solenostoma*, водящагося въ Индійскомъ океанѣ, икру носитъ самка между сросшимися брюшными плавниками. У *Negorhis* самецъ носитъ яйца приклеенными къ брюшной поверхности въ два-три продольныхъ ряда при помощи слизистыхъ выдѣлений железистыхъ клѣтокъ эпидермиса (особыхъ железокъ не найдено). У родственныхъ этимъ рыбамъ и тоже относящихся къ пучкожабернымъ (*Lophobranchii*) морскихъ иголь (*Syngnathus*) и коньковъ (*Hippocampus*) икру носятъ самцы. У *Syngnathus* и *Negorhis* образуются на нижней сторонѣ хвоста двѣ боковыя складки, ограничивающія выводковую полость, причемъ у *Negorhis* эти складки появляются только на время яйценошенія. У коньковъ обѣ складки срастаются другъ съ другомъ сполна, такъ что выводковая полость получаетъ форму мѣшка съ отверстиемъ спереди около задняго прохода, въ который у этихъ рыбъ открывается и мочеполовое отверстие (стр. 573). Внутренній эпителий стѣнокъ выводковой полости выдѣляетъ у морскихъ коньковъ питательное, повидимому, вещество, а равно въ полости мѣшка наблюдаются лейкоциты и эритроциты (Kohn, 1904; Kolster, 1907). Эта масса заглатывается зародышемъ по вылуплениі изъ яйцевыхъ оболочекъ. У близкой къ иглямъ сходной съ ними по яйценошенію *Siphonostoma* питаніе и обмѣнъ газовъ происходитъ вслѣдствіе диффузіи черезъ утонченную стѣнку выводковой полости изъ крови матери (Petersen, 1906).

Нѣкоторыя сомовыя (*Siluridae*) вынашиваютъ икру и молодъ въ ротовой жаберной полости. При этомъ икру носятъ то самцы (*Arius*, *Galeichtys*), то самки (*Tropheus moorii*), то оба пола (*Tilapia*), причемъ рыба въ это

время, повидимому, пищи не принимаетъ вовсе. По крайней мѣрѣ это достоверно относительно *Arius* (Pellegrin, 1907). Наконецъ, встрѣчаются и живородящія костистыя рыбы, какъ обычная у насъ въ Балтійскомъ и Бѣломъ моряхъ бельдюга (*Zoarges viviparus*) и нѣкоторыя другія (*Embiotoca*, *Poecilia*, *Anableps*, *Blennius* и др.). Развитие при этомъ происходитъ или въ изобилующихъ сосудами фолликулахъ яичника, и питаніе зародышей совершается путемъ диффузіи изъ крови матери, или же въ полости яичника, и для питанія зародышей существуютъ различныя приспособленія. У *Zoarges* и *Embiotoca*, у которыхъ зародыши развиваются въ полости яичника, послѣдняя выполняется жидкостью, содержащей красныя и бѣлыя кровяныя клѣтки, служащія для питанія зародышей, заглатывающихъ эту питательную жидкость. Выдѣляется эта жидкость вдающимися въ полость яичника ворсинками, представляющими собой выпятившіяся опорожненныя фолликулы съ лопнувшими сосудами. У *Anableps* на желточномъ пузырьѣ имѣются ворсинки, служащія для всасыванія выдѣляемой стѣнками яичника питательной жидкости. Впрочемъ и у нормально яйцеродныхъ рыбъ иногда наблюдается, что уже въ яичникѣ имѣются яйца съ развитыми зародышами. Это наблюдалось у двухъ видовъ *Cottus*: *C. scorpius* и *C. quadricornis* (Nordqvist, 1900; Otterström, 1906).

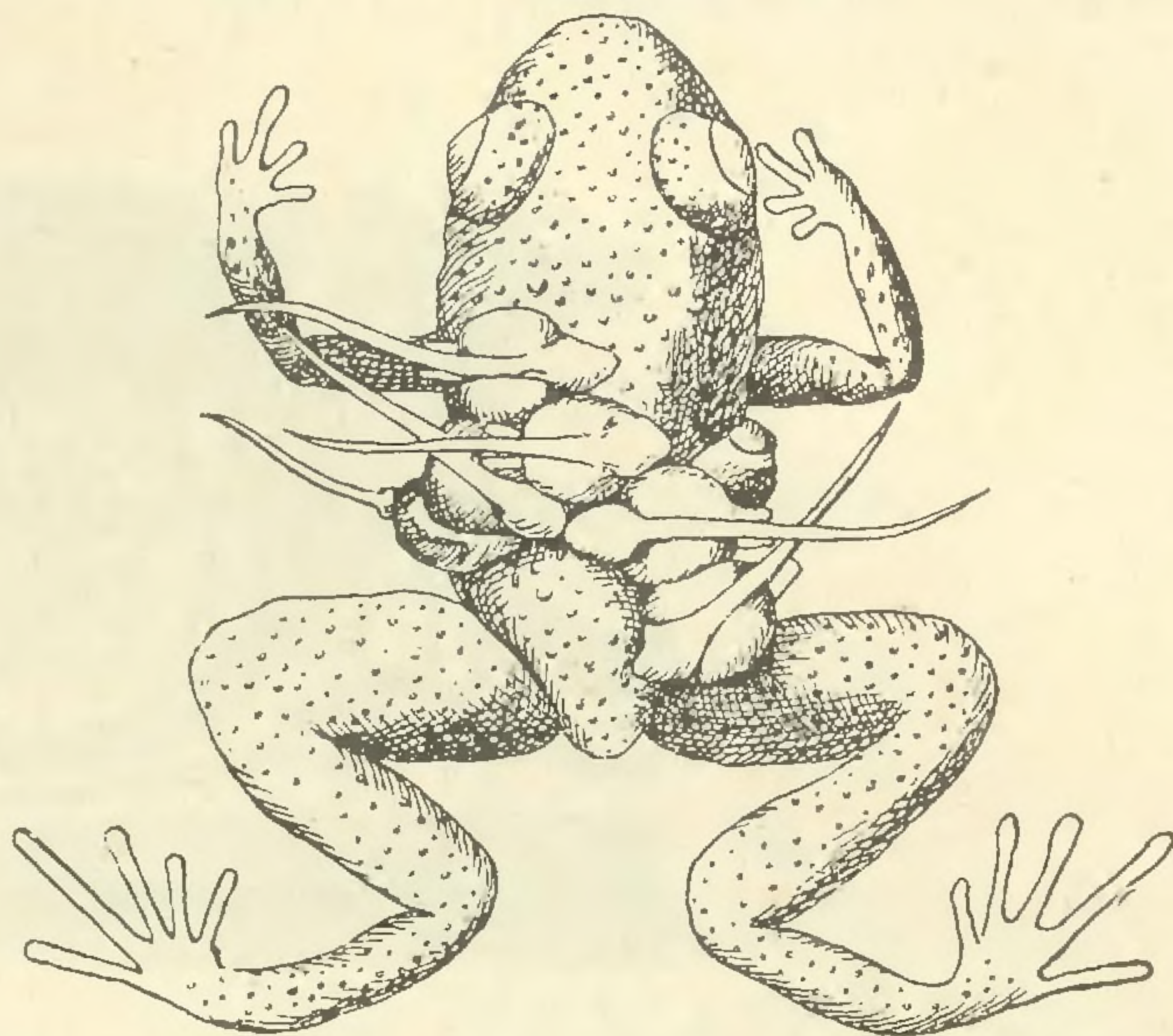


Рис. 591. *Arthroleptis seychellensis* съ личинками на спинѣ. По Брауэру.

Отношенія, наблюдаемыя у амфибій, въ значительной мѣрѣ напоминаютъ то, что мы видѣли у рыбъ. Большинство откладываетъ одѣтыя студенистымъ бѣлкомъ яйца въ воду въ видѣ комковъ или шнуровъ, но иногда кругомъ отложенной кучки устраивается изъ илу кольцевой валикъ, выдающійся изъ воды, какъ это дѣлаетъ бразильская древесная лягушка (*Nyctanolis faber*). Иногда яйца откладываются внѣ воды, во влажныхъ мѣстахъ или на листьяхъ растений (*Phyllomedusa* Ю. Америки) или въ норы около берега (*Rana oristhodon* Соломоновыхъ о-вовъ и др.). Яйцо при этомъ окружается пѣнистой бѣлковой массой, которая служитъ и для склеиванія листьевъ. Въ этихъ случаяхъ зародыши часть превращеній или даже весь метаморфозъ проходятъ въ яйцевой оболочкѣ. Иногда самка оберегаетъ отложенныя яйца, какъ это дѣлаютъ с.-американская *Amphiuma* изъ *Derotremata*, с.-американскій *Desmognathus fuscus* изъ *Salamandrina* и цейлонскій *Ichthyophis* изъ *Gymnophiona*. У послѣдняго облеченныя бѣлкомъ яйца снабжены халазами (стр. 583)

и откладываются въ землю въ видѣ комка, причемъ халазами яйца обращены внутрь послѣдняго. Мать оберегаетъ яйца, обвивая ихъ своимъ тѣломъ. Замѣчательно, что яйца *Ichthyornis* послѣ отложенія увеличиваются въ вѣсѣ почти вдвое, вѣроятно, вслѣдствіе впитыванія воды, а готовый зародышъ вчетверо больше отложеннаго яйца. Нѣкоторые предполагаютъ даже, что при этомъ яйца впитываютъ выдѣленія кожныхъ железъ матери (стр. 71). У *Cryptobranchus jaronicus* (тоже изъ *Derotremata*, какъ и *Amphiuma*) оберегаетъ яйца самецъ, который забирается въ массу яйцевыхъ шнуровъ и сидитъ въ ней. Наконецъ, нѣкоторыя амфибіи носятъ яйца и личинокъ съ собой и опять таки чаще носятъ яйца самцы, чѣмъ самки.

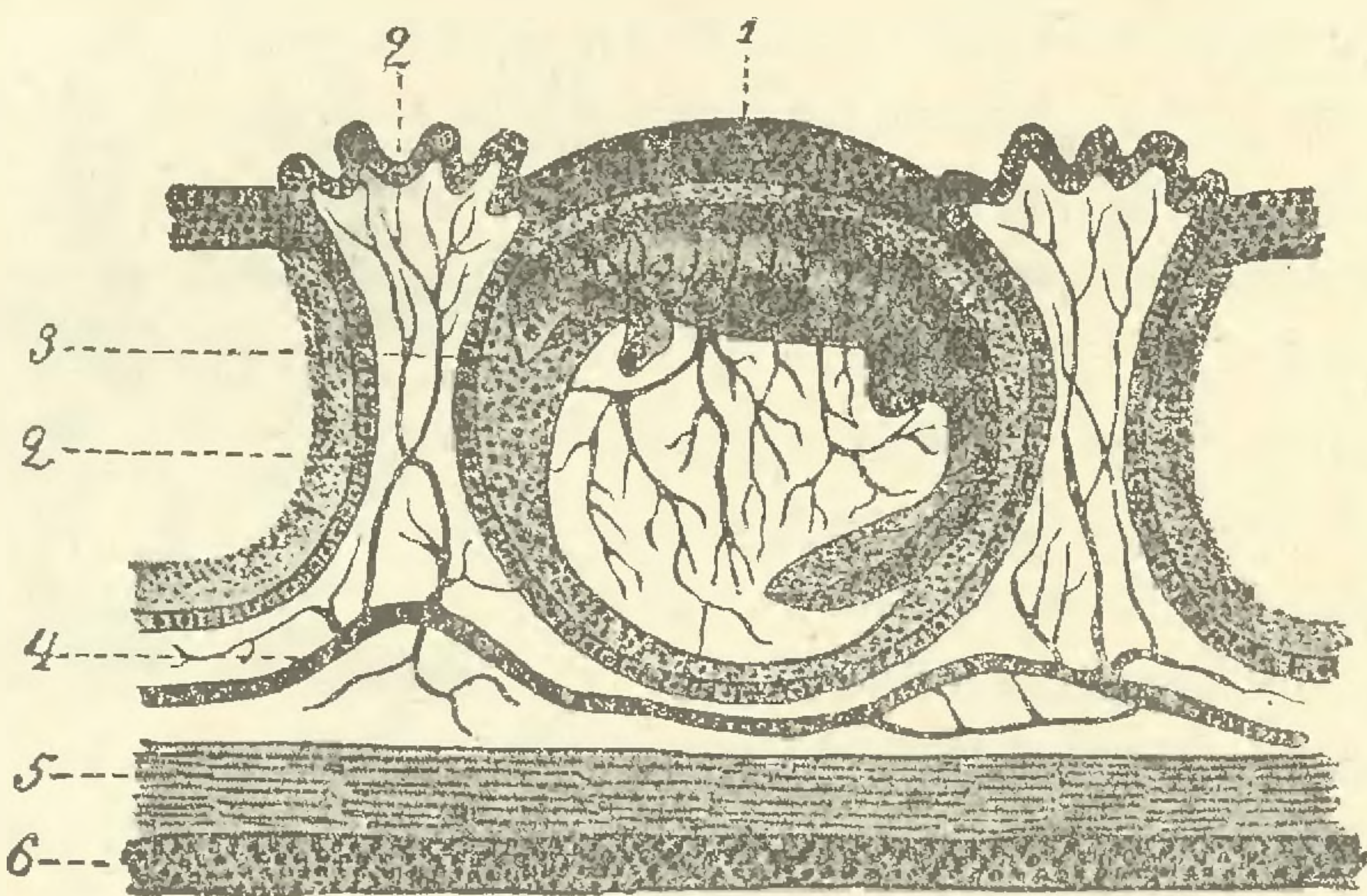


Рис. 592. Схематическій разрѣзъ кожной ячейки *Pira americana* на съ зародышемъ внутри. 1—крышечка; 2—простѣнокъ между двумя сосѣдними ячейками; 3—студенистая масса внутри ячейки; 4—кровеносный сосудъ; 5—подкожный лимфатическій синусъ; 6—подкожная мускулатура. По Видерсгейму.

У лягушки—повятухи (*Alytes obstetricans*) самецъ обвиваетъ яйцевые шнуры около своихъ заднихъ ногъ и зарывается во влажную землю. Въ другихъ случаяхъ самцы носятъ держащихся своими присосками личинокъ на спинной поверхности, или ихъ носятъ самки и притомъ какъ на спинной, такъ и на брюшной поверхности (рис. 591). Наконецъ, яйца могутъ вынашиваться въ особыхъ выводковыхъ полостяхъ. Такъ у бразильской *Hyla goeldii* самка носитъ яйца на спинѣ въ видѣ кучки, окруженной вальковатымъ утолщеніемъ кожи. У мексиканской *Notodelphys oviraga* и у нѣсколькихъ видовъ ю.-американскаго *Nototrema* самки носятъ яйца въ мѣшкѣ, образованномъ двумя боковыми складками кожи на спинѣ. У суринамской *Pira americana* самецъ кладетъ яйца на спину самки, у которой вокругъ каждого яйца разрастается кожа и образуетъ ячейку, въ которой и происходитъ развитіе (рис. 590; ср. *Aspreo*, стр. 618). Ячейка прикрыта крышечкой, но образуется ли эта крышечка покровами матери или оболочками яйца—неизвѣстно (рис. 592). Внутри ячеекъ, въ промежуткахъ между которыми обильно вѣтвятся сосуды, находится студенистое вещество, вѣроятно, служащее для питанія зародыша. У чилійской *Rhinoderma*

darwini самецъ носитъ яйца въ сильно развитомъ мѣшкѣ подъ горломъ (рис. 593), и молодъ выходитъ черезъ ротъ (ср. сомовыхъ, стр. 618). Мѣшокъ этотъ представляетъ собой пару слившихся горловыхъ мѣшковъ (стр. 361), и открывается поэтому въ ротовую полость по бокамъ языка двумя отверстиями. При переполненіи яйцами мѣшокъ растягивается и, лежа въ подѣ кожѣ брюха, доходитъ до заднихъ конечностей. Надавливая на внутренніе органы, мѣшокъ этотъ, вѣроятно, весьма затрудняетъ дыханіе и питаніе самца. Возможно, что зародыши, плотно прирастающіе своей спинной стороной къ стѣнкѣ мѣшка, питаются на счетъ стцовскаго организма. Нѣкоторыя амфибіи живородящи, а именно немногія изъ *Gymnophiona* (западно-африканскій *Dermophis thomensis*)

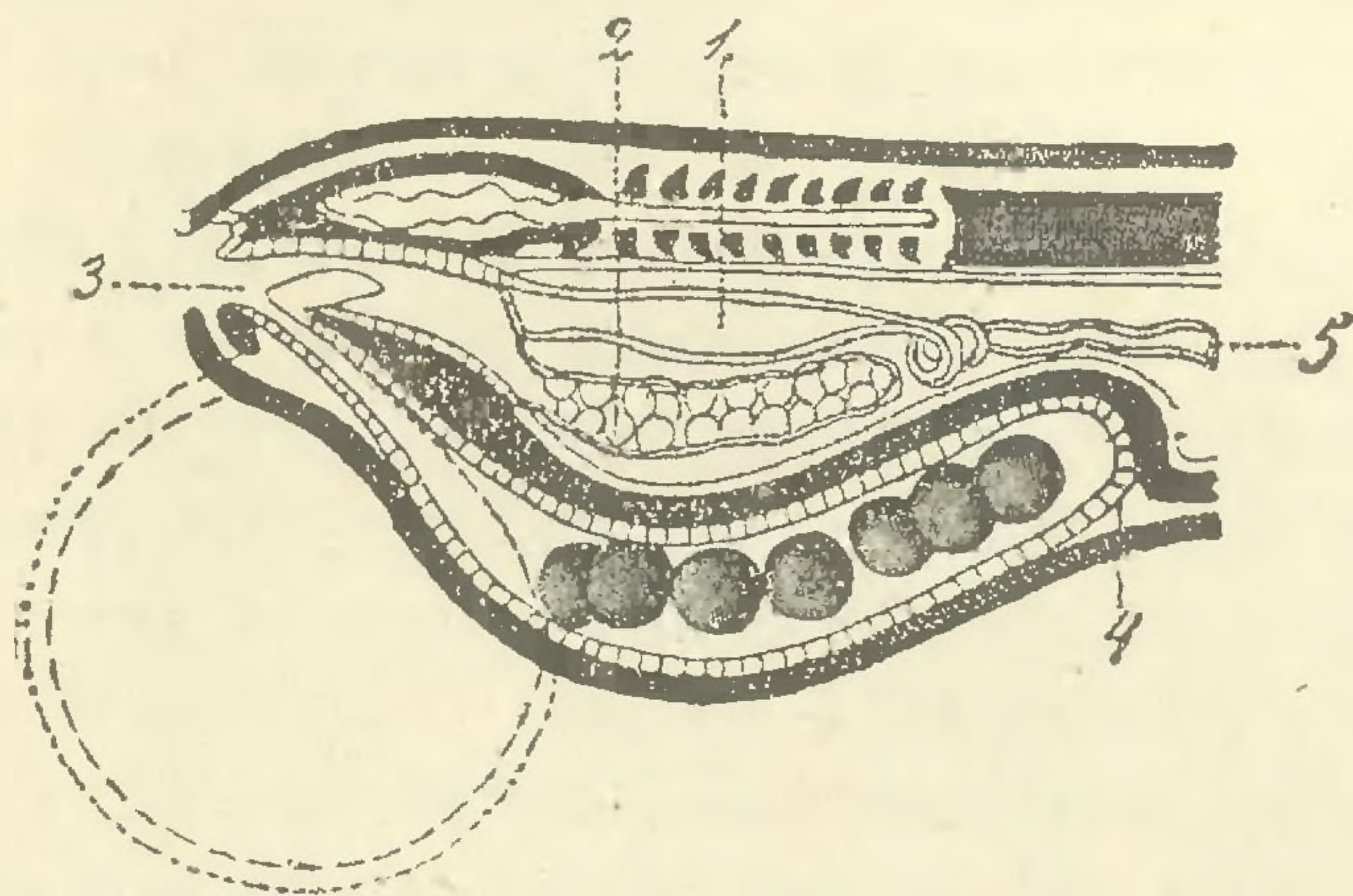


Рис. 593. Передняя часть *Rhinoderma darwini* въ схематическомъ сагиттальномъ разрѣзѣ. Пунктиромъ обозначены контуры горлового мѣшка, когда онъ раздувается во время крика. 1—желудокъ; 2—легкія; 3—ротъ и отверстіе горлового мѣшка; 4—горловой мѣшокъ, наполненный яйцами; 5—кишка. По Видерстейму.

и точно также саламандры: черная (*Salamandra atra*) и пятнистая (*S. maculosa*), изъ *Anura* африканскія *Pseudophryne vivipara* (Tornier, 1905) и *Nestophryne tornieri* (Krefft, 1911). У черной саламандры въ каждый яйцеводъ поступаетъ до 20 яицъ, но развивается изъ нихъ только одно, а другія сливаются въ общую массу и идутъ на питаніе зародыша, а у пятнистой выходитъ до 72 личинокъ. У различныхъ формъ, представляющихъ явленіе яйцепошенія, періодъ пребыванія зародышей на тѣлѣ родителей различенъ. Онъ неодинаковъ даже у разныхъ видовъ одного и того же рода *Nototrema*. Всѣ эти отношенія отозвались на организаціи личинокъ.

Зародыши *Pipa*, несмотря на то, что развитіе происходитъ въ ячеяхъ, снабжены хвостомъ и наружными жабрами, исчезающими до вылупленія. Точно также у черной саламандры (*Salamandra atra*) превращеніе происходитъ въ маткѣ, причемъ личинка все-таки снабжена жабрами; повидимому и у *Pseudophryne vivipara* и *Nestophryne tornieri* превращеніе происходитъ въ яйцеводахъ матери, тогда какъ у пятнистой (*S. maculosa*) личинка проходитъ превращеніе въ водѣ. Опыты надъ саламандрами показали, что вынутые изъ матки черной саламандры зародыши, продолжаютъ развиваться

въ водѣ и, хотя сначала теряютъ жабры, но послѣ снова ихъ регенерируютъ; точно также, если искусственно удерживать пятнистую саламандру отъ кладки яицъ въ воду, то зародыши у нея развиваются въ маткѣ до потери жабръ (Kammerer, 1904). Вообще тщательное изслѣдованіе этого вопроса Каммереромъ (1907) показало, что какъ *Salamandra maculosa*, такъ и *S. atra*, подъ вліяніемъ различныхъ внѣшнихъ условій, напр. въ зависимости отъ температуры и др., могутъ измѣнять способъ произведенія потомства то въ сторону яйцеродности, то въ сторону живородности, причемъ *S. maculosa*, переходя къ живородности, начинаетъ въ концѣ концовъ рожать только двухъ личинокъ, какъ и *S. atra*, а при продолженіи опытовъ замѣчается измѣненіе и въ организаціи рождаемыхъ личинокъ. *Proteus*, обыкновенно яйцеродный, при недостаточномъ питаніи дѣлается живородящимъ, и возможно, что у него, какъ и у черной саламандры, единственная при этомъ развивающаяся въ яйцеводѣ личинка поѣдаетъ прочія яйца, поступающія въ яйцеводъ. Вѣроятно, голоданіе матери является стимуломъ, вызывающимъ это поѣданіе и причиной живородности (Nusbaum, 1907). У *Notodelphys* и *Nototrema* наружныя жабры имѣютъ сначала форму пузырей и сидятъ съ каждой стороны по двѣ. При дальнѣйшемъ развитіи эти пузыри срастаются другъ съ другомъ съ каждой стороны, образуя два колоколовидныхъ придатка, облекающихъ всего зародыша и соприкасающихся тѣсно со стѣнками выводковой полости. Онѣ служатъ, вѣроятно, не только для дыханія, но и для питанія насчетъ материнскаго организма. У антильскаго *Nyctodes martinicensis*, у котораго вылупляются изъ яйца готовыя лягушки, наружныя жабры рудиментарны, и для дыханія служатъ изобилующій сосудами хвостъ. У *Rana oristhodon* для той же, повидимому, цѣли служатъ два ряда кожистыхъ складокъ на брюхѣ. Зародыши и въ этомъ случаѣ вылупляются въ окончательной формѣ.

Что касается до рептилій, кладущихъ яйца или въ углубленія почвы, или въ сдѣланныя ими ямки, или просто на песокъ, то между ними заботу о потомствѣ проявляютъ лишь немногія. Нѣкоторые изъ крокодиловъ строятъ гнѣзда изъ растительнаго матерьяла, при гніеніи котораго въ гнѣздѣ развивается повышенная температура—явленіе, съ которымъ мы встрѣтимся у птицъ. Оберегаетъ яйца, повидимому, только ю. американскій *Alligator sclerops*. Извѣстно, что самки питоновъ (*Python*) насиживаютъ яйца, причемъ температура тѣла матери замѣтно поднимается. Имѣются яйцеживородныя формы, какъ наша сѣверная ящерица (*Lacerta vivipara*) и мѣдяница (*Anguis*), а также гадюки (*Vipera*), морскія (сем. *Hydrophidae*) и нѣкоторыя другія змѣи.

Встрѣчаются между рептиліями и живородящія формы. Къ числу ихъ надо отнести ю.-европейскую ящерицу *Seps chalcides*, у которой на одномъ полюсѣ яйца образуется желточная плацента, а на другомъ — аллантоидная. Послѣдняя, будучи болѣе развита, играетъ болѣе важную роль. Богатые сосудами выступы плаценты вдаются въ также богатые сосудами углубленія и морщинки

стѣнки яйцевода, и сосуды матери и зародыша почти соприкасаются. Желточную плаценту описываютъ и для другихъ живородящихъ ящерицъ, какъ австралійскій *Trachysaurus*, новоголландскій *Cyclodus* и египетскій *Gongylus* (Sohn, 1906), и для нѣкоторыхъ черепахъ. Повидимому были живородящи и ихтиозавры, хотя находеніе внутри крупныхъ экземпляровъ болѣе мелкихъ, еще

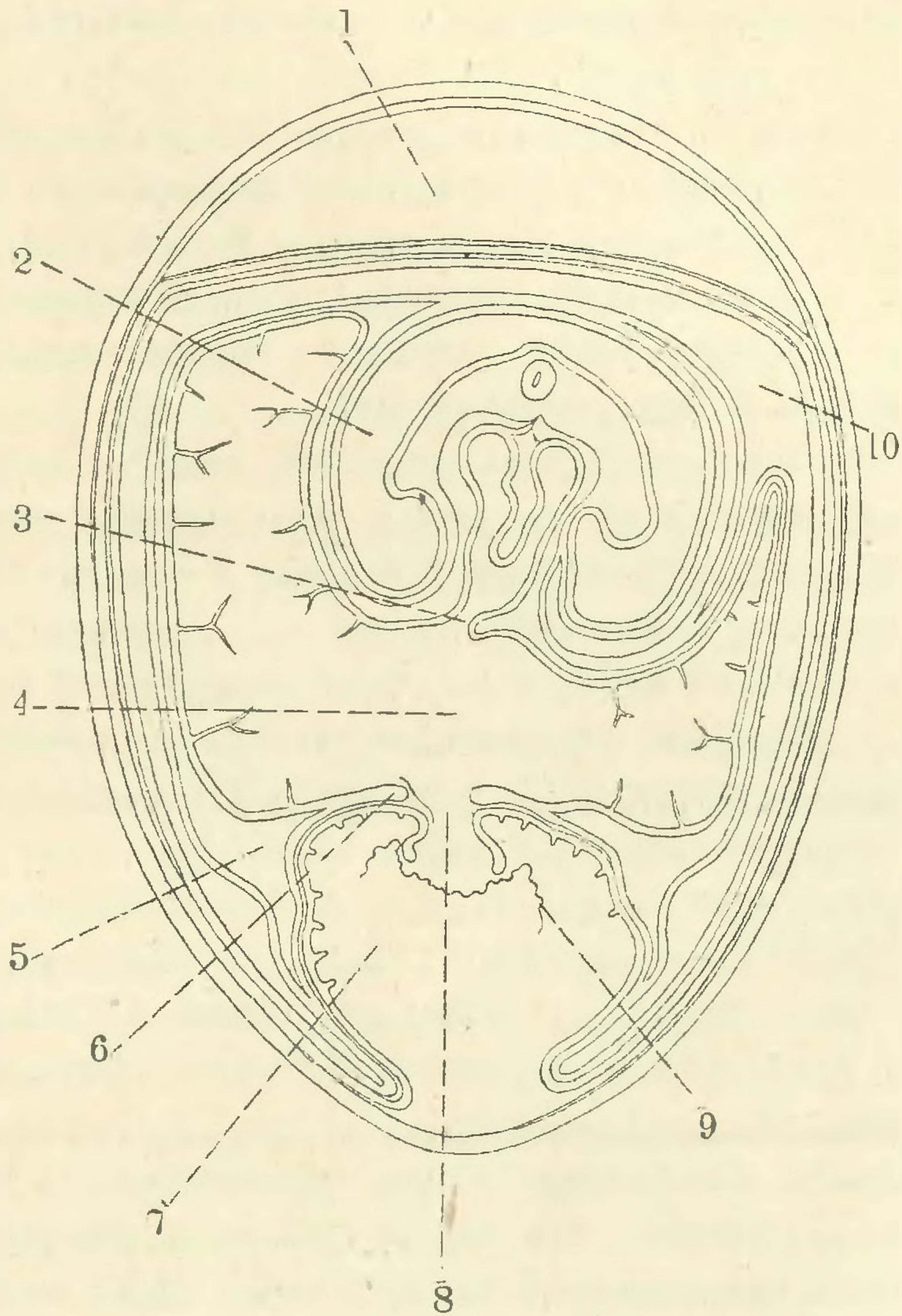


Рис. 594. Куриное яйцо, содержащее зародыша съ оболочками, въ разрѣзѣ. 1 — воздушная камера; 2 — амниотическая полость; 3 — соединеніе кишечника съ желточнымъ мѣшкомъ; 4 — желточный мѣшокъ; 5 — внѣзародышевый целомъ; 6 — мезодермическій валикъ, окружающій отверстіе, которымъ желточный мѣшокъ (4) сообщается съ плацентарнымъ пузыремъ — 7; 8 — отверстіе, сообщающее плацентарный пузырь съ желточнымъ мѣшкомъ (4) и заткнутое остаткомъ желточной оболочки — 9; 10 — аллантоисъ. По Дювалю.

не есть доказательство этого, такъ какъ, судя по положенію этихъ болѣе мелкихъ экземпляровъ, можно думать, что нѣкоторые изъ нихъ просто были проглочены крупными (Branca, 1908).

Птицы всѣ яйцеродны, и яйца насиживаются или самкой, или обоими полами, или-же, наконецъ, какъ у нанду (*Rhea americana*), заботу о

нихъ беретъ на себя одинъ самецъ, который устраиваетъ гнѣздо и насиживаетъ яйца.

Иногда на брюхѣ птицы въ періодъ насиживания появляются насѣдныя пятна, или голая мѣста, къ которымъ приливаетъ кровь.

Австралійскія сорныя куры (сем. *Megapodiidae*), несущія по одному яйцу въ 10 дней, не насиживаютъ яицъ, а откладываютъ ихъ въ нарочно натасканныя кучи мусора и листьевъ, въ кучахъ-же, вслѣдствіе гніенія, развивается повышенная температура. Повышенная температура иногда по той же причинѣ развивается и въ такихъ гнѣздахъ, въ которыхъ происходитъ насиживание, какъ это наблюдается въ пловучихъ гнѣздахъ поганокъ (*Podiceps*).

Кукушки (*Cuculus*) и с.-американскій р. *Molothrus*, вѣроятно, тоже въ зависимости отъ медленнаго созрѣванія яицъ, чрезвычайно удлиняющаго періодъ кладки и затрудняющаго выкормку птенцовъ, выработали привычку откладывать яйца въ гнѣзда другихъ птицъ.

Пингвины (*Imppes*) антарктическихъ морей, обыкновенно откладываютъ по одному яйцу (рѣже по два) и часто ворующіе яйца даже другихъ видовъ, иногда захватываютъ его между бедрами и носятъ съ собой на ходу. Иногда убивали на лету птицъ (напр., ггарь и др.), несшихъ на себѣ птенца. Между птнцами отличаемъ выводковыхъ, у которыхъ птенцы вылупляются одѣтыми пухомъ и способными слѣдовать за матерью и добывать себѣ пищу (*Autophagae*), и птенцовыхъ, у которыхъ птенцы вылупляются голыми, неспособными къ движенію и добыванію пищи (*Incessores*). Къ числу первыхъ относятся куриныя (*Gallinae*) и большинство живущихъ у воды птицъ, кромѣ цаплевидныхъ (*Herodiones*) и веслоногихъ (*Steganopodes*). Къ числу вторыхъ относятся голубиныя (*Columbae*), хищныя (*Accipitres*), совы (*Striges*), попугаи (*Psittaci*), дятлообразныя (*Picariae*), воробьиныя (*Passeres*) и др.

У птенцовыхъ яйца меньше вѣсомъ (сравнительно съ тѣломъ), желтка меньше, бѣлокъ водянистѣе и при вареніи превращается въ прозрачную массу, тогда какъ бѣлокъ выводковыхъ и при свертываніи даетъ непрозрачную массу. Вѣроятно, различіемъ въ составѣ яйцевыхъ питательныхъ средствъ и обусловливается разница между временемъ вылупленія птенцовыхъ и выводковыхъ птицъ. Птицамъ свойственъ въ зародышевомъ состояніи особый органъ, служащій для усвоенія бѣлка и получившій названіе бѣлковой плаценты (рис. 594). Она образуется вслѣдствіе того, что зародышевыя оболочки (рис. 60), а именно сероза и лежащій подъ ней, разросшійся кругомъ зародыша и огибающій тупой конецъ яйца, аллантоисъ - обрастаютъ остающійся на остромъ концѣ яйца бѣлокъ. - Образуется, такимъ образомъ, плацентарный пузырь, котораго полость сначала отверста на остромъ концѣ яйца, гдѣ сероза еще не успѣла окончательно обрасти яйно, а на противоположной сторонѣ полость эта сообщается съ желточнымъ мѣшкомъ. Потомъ на томъ и другомъ концѣ плацентарный пузырь замыкается и на его внутренней стѣнкѣ, ради увеличенія всасывающей поверхности, образуются вор-

синки. Этотъ органъ функционируетъ во все время насиживанія, а потомъ отпадаетъ вмѣстѣ съ амніономъ и аллантоисомъ.

Между млекопитающими только яйцеродныя сохранили первичный способъ размноженія, а всѣ прочія живородящи. Ехидна носитъ свое единственное яйцо съ собой въ сумкѣ (*marsupium*), а сумчатые носятъ въ сумкѣ недоразвитыхъ дѣтенышей или рѣже на спинѣ, какъ опоссумы (*Didelphys*) (стр. 86). Однако нѣкоторыя сумчатые уже имѣютъ плаценту, такъ что дѣленіе всѣхъ млекопитающихъ (стр. 55) на плацентарныхъ (*Placentalia*) и неплацентарныхъ (*Aplacentalia*) не совсѣмъ совпадаетъ съ дѣленіемъ на яйцеродныхъ и сумчатыхъ съ одной стороны и всѣхъ прочихъ млекопитающихъ съ другой.

Что касается до самой плаценты, то, будучи органомъ газоваго обмѣна между кровью плода и кровью матери, она служитъ также и для питанія зародыша. Питательный матеріалъ имѣетъ весьма разнообразное происхожденіе, а именно съ одной стороны вещества крови и лимфы матери просачиваются въ матку, съ другой—эпителий и железы матки отдаютъ свои выдѣленія, съ третьей—элементы тѣла матери, попадающіе въ полость матки (лейкоциты, эпителиальные и соединительно-тканые элементы маточной стѣнки), разрушаются и даютъ матеріалъ для питанія зародыша. Матеріалъ этотъ всасывается сосудами аллантоиса и желточнаго мѣшка или поглощается поверхностными клѣтками хоріона (стр. 55), внутри которыхъ можно иногда наблюдать составныя части этого питательнаго матеріала. Даже у сумчатыхъ, не имѣющихъ плаценты, клѣтки хоріона очень увеличены и несутъ питательную функцію. При образованіи плаценты возможно простое срастаніе эпителиальныхъ стѣнокъ аллантоиса зародыша и матки матери. При этомъ клѣтки маточнаго эпителия обыкновенно теряютъ границы и, сливаясь, образуютъ, какъ выражаются, синцитій (*syncytium*), или же материнскій эпителий подвергается въ значительной мѣрѣ распаденію, что конечно содѣйствуетъ ближайшему соприкосновенію сосудовъ аллантоиса и матки. Сосуды матери могутъ разрываться и образовывать экстравазаты, т.-е. скопленія крови внѣ сосудовъ, между стѣнкой матки и поверхностью зародыша, или же сосуды матки образуютъ разрастаніемъ громадныя лакуны. Хотя образованіе плаценты можетъ происходить и безъ образованія ворсинокъ на хоріонѣ (*placenta avillosa*), но гораздо чаще оно сопровождается появленіемъ означенныхъ ворсинокъ (рис. 596), образованныхъ съ поверхности слоемъ клѣтокъ хоріона и внутри—мезодермическимъ слоемъ аллантоиса, содержащимъ сосуды. Ворсинки эти вдаются въ углубленія маточной стѣнки. По степени срастанія видоизмѣненной части аллантоиса, или зародышевой плаценты (*placenta foetalis*), съ видоизмѣняющимся участкомъ слизистой оболочки матки, или материнской (иначе маточной) плацентой (*placenta uterina*), различаютъ два типа плацентъ: неотпадающую и отпадающую плаценту. Неотпадающую форму опредѣляютъ, какъ такую, при которой во время родовъ материнская плацента не отпадаетъ вслѣдъ за зародышевой, а отпадающую—какъ такую, при которой означенное отпаденіе хотя отчасти имѣетъ мѣсто. Первая форма

свойствена низшимъ млекопитающимъ и ихъ назвали—*Adecidua*, вторая форма высшимъ и ихъ назвали—*Decidua*. Но оказалось, что при нѣкоторыхъ формахъ плаценты даже у высшихъ млекопитающихъ маточный эпителий, подвергаясь распаденію, не играетъ никакой роли въ образованіи плаценты и, слѣдовательно, не отпадаетъ вовсе, хотя срастаніе обѣихъ плацентъ является весьма тѣснымъ. Довольно характерно при этомъ, что роды все-таки сопровождаются обыкновенно разрывомъ сосудовъ матери и кровоизліяніемъ, хотя и это бываетъ не всегда. Такъ у крота (*Talpa*) срастаніе аллантонаса съ стѣнкой матки весьма тѣсное, но не только не отпадаютъ части материнской плаценты,

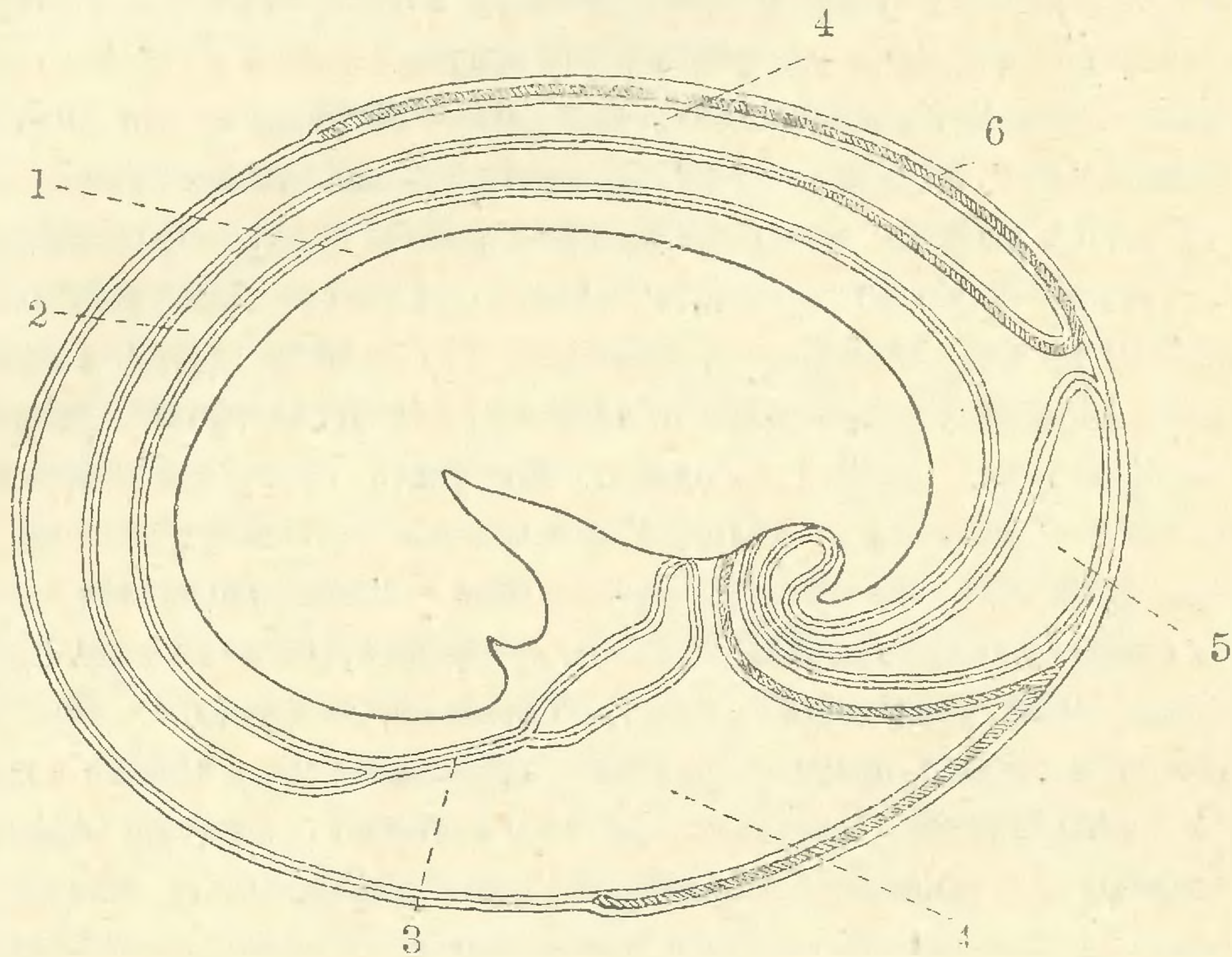


Рис. 595. Эмбриональныя оболочки сумчатого (*Phascogalea cinerea*): 1—амниотическая полость; 2—*coelom*; 3—основаніе передней складки амниона; 4—желточный мѣшокъ; 5—аллантонсъ; 6—хоріонъ. По Семону.

а даже большая часть зародышевой плаценты остается въ маткѣ на мѣстѣ и тамъ подвергается всасыванію. Между тѣмъ насекомоядныя, къ которымъ относится кротъ, всегда причислялись къ *Decidua*. Такимъ образомъ понятія о неотпадающей и отпадающей плацентѣ должны быть оставлены и замѣнены другими. Плаценты съ слабымъ срастаніемъ съ маточной стѣнкой называютъ неполными или семиплацентами (*semiplacenta*), а наименованіе настоящей плаценты (*placenta vera*) удерживаютъ лишь для формъ съ наиболѣе тѣснымъ срастаніемъ. У сумчатыхъ желточный мѣшокъ весьма объемистъ, и зародышъ съ своими оболочками погруженъ въ него и почти закрытъ набѣгающими краями мѣшка, такъ что остается лишь на спинной сторонѣ зародыша небольшой участокъ, на которомъ хоріонъ можетъ соприкасаться съ аллантонсомъ (рис. 595). Часто желточный пузырь образуетъ складки, вдающіяся въ складки маточной стѣнки, но настоящаго срастанія стѣнокъ этихъ органовъ все-таки по большей части

не происходитъ. Вообще, у многихъ плацентарныхъ млекопитающихъ желточный мѣшокъ срастается съ хоріономъ, и въ этомъ же мѣстѣ послѣдній прирастаетъ къ стѣнкѣ матки, такъ что сосуды желточного пузыря тѣсно соприкасаются съ таковыми матки, иначе говоря, рядомъ съ аллантоидной плацентой имѣется и временно функционирующая желточная плацента (*pl. vitellina*). Это наблюдается кромѣ сумчатыхъ у копытныхъ (лошадь), хищниковъ, грызуновъ и насекомоядныхъ (кротъ).

Что касается до аллантоидной плаценты (*pl. allantoïdalis*), то первый намекъ на нее находимъ у одного сумчатого (*Phascolarctos*), у котораго

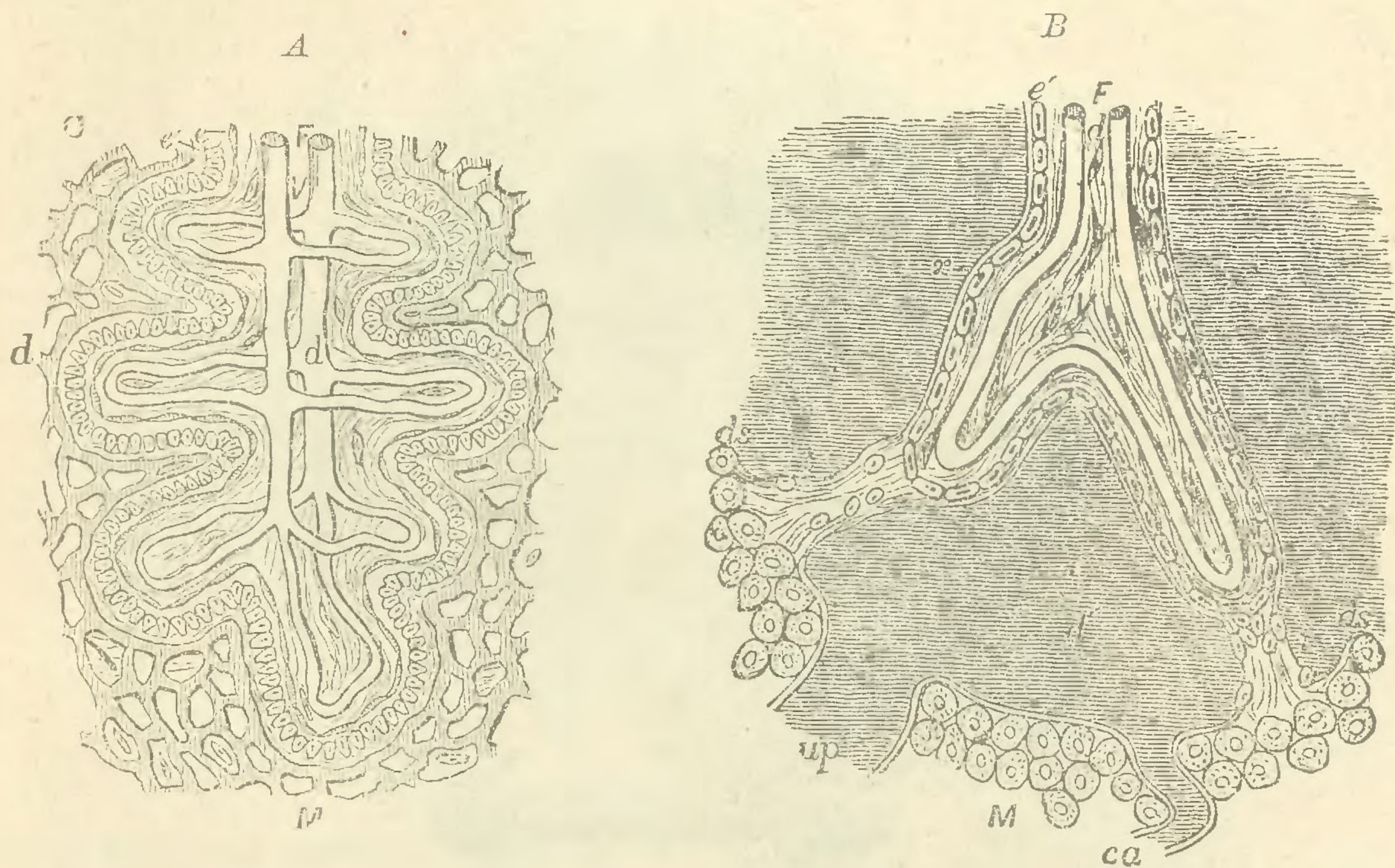


Рис. 596. А—схема строения ворсинки плаценты у коровы; по Тернеру изъ Гертвига. F—зародышевая плацента; M—материнская плацента; V—ворсинка; e—ея наружный эпителий, образованный клетками хоріона; e'—эпителий материнской плаценты; d и d'—сосуды зародыша и матери.

В—схема строения человѣческой плаценты; по Тернеру изъ Гертвига. ds—маточная стѣнка; t, t'—отростки послѣдней, направляющіеся къ ворсинкамъ зародыша; ca—артерія, впадающая въ кровеносный спусъ d'; ip—соответствующая ей вена; x—эндотелий материнскихъ сосудовъ; e'—эпителий ворсинки, образованный клетками хоріона. Остальные обозначенія тѣ же, что и въ предыдущемъ рисункѣ.

аллантоисъ и хоріонъ соприкасаются, но не срастаются съ складчатой стѣнкой матки на вышеупомянутомъ небольшомъ участкѣ спинной поверхности (рис. 595), а болѣе или менѣе сформированная аллантоидная плацента имѣется на томъ же мѣстѣ между сумчатыми лишь у *Perameles*. У него аллантоидная плацента существуетъ одновременно съ желточной, но такъ-же, какъ и первая, представляетъ собой лишь результатъ срастанія того участка хоріона, къ которому прилежитъ аллантоисъ, съ эпителиемъ матки, видоизмѣненнымъ въ синцитій.

Ворсинокъ при этомъ не образуется. У *Dasypus* между сумчатыми имѣется только желточная плацента. У сумчатыхъ зародышевая плацента во время родовъ остается въ маткѣ, какъ и у крота. Эту плаценту, лишенную ворсинокъ, можно назвать *semiplacenta avillosa*.

Прочія плаценты классифицируются по своей формѣ.

Ворсинки могутъ быть распределены болѣе или менѣе равномерно по всему хоріону, и тогда плацента называется диффузной (*semiplacenta diffusa*). Или же будучи распределены по всему хоріону, онѣ въ то же время собраны

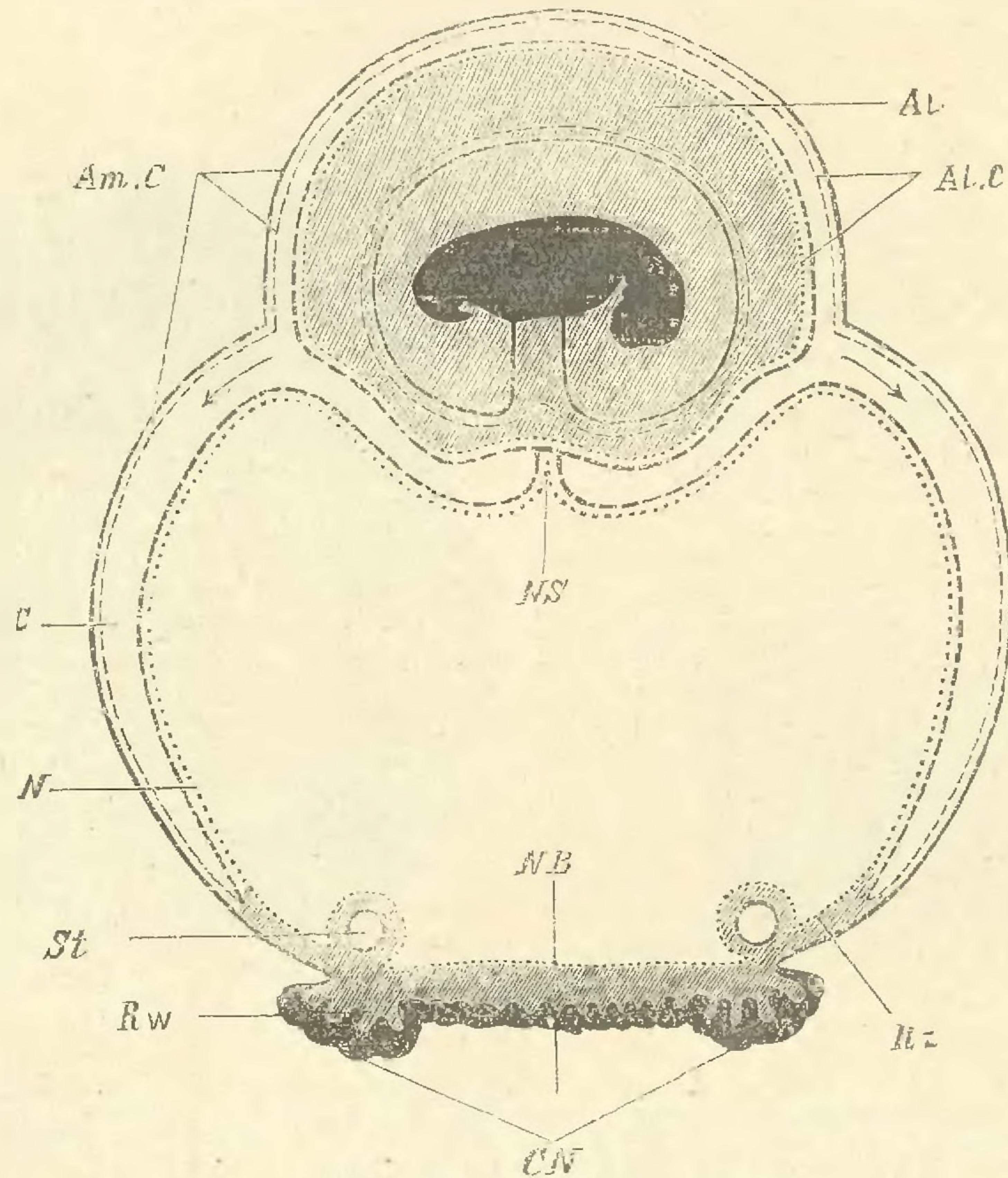


Рис. 597. Зародышевыя оболочки зародыша лошади на 28 днѣ беременности: ——— эктодерма; энтодерма; - - - - паріетальный, - - - - висцеральный листки мезодермы. *Am.C.*—хоріонъ; *Al.*—аллантоисъ; *Al.C.*—аллантоисъ-хоріонъ; *C.*—полость тѣла; *Rw.*—краевой валикъ; *N.*—желточный мѣшокъ; *NB.*—его энтодерма; *NS.*—его стебелекъ; *St.*—*sinus terminalis*; *Rz.*—краевая зона, ограничивающая желточное поле—*CN.* Изъ Бошнета.

пучками, сидящими на бугоркахъ и называемыми котиледонами (*cotyledones*), и такая плацента называется котиледонной или сложной (*semiplacenta multiplex*). Ворсинки могутъ быть распределены на хоріонѣ въ видѣ пояса, или зоны, и такая плацента называется зонарной (*placenta zonaria*), или въ видѣ диска, и такая плацента называется дискоидальной (*placenta discoidalis*). Мы увидимъ, что между этими формами существуютъ переходныя. Отметимъ при этомъ нѣкоторую градацію въ способѣ питанія зародыша: при диффузной и котиледонной плацентахъ питаніе совершается, какъ вслѣдствіе дѣятельности

маточныхъ железъ, такъ и вслѣдствіе распаденія маточныхъ элементовъ, а равно и вслѣдствіе образованія экстравазатовъ. Особенно энергичное накопленіе этихъ выдѣленій въ видѣ жидкости, содержащей жиръ, лейкоциты въ различныхъ стадіяхъ распаденія и бѣлковые кристаллы и носящей названіе маточнаго молока, наблюдается при котиledonной плацентѣ. При зонарной плацентѣ главная питательная роль принадлежитъ образованію экстравазатовъ, хотя и прочіе процессы все еще имѣютъ мѣсто. При дискоидальной плацентѣ процессъ распаденія маточныхъ тканей имѣетъ мѣсто лишь въ началѣ развитія, маточныя железы въ области плаценты исчезаютъ, а экстравазатовъ не образуется. Такимъ

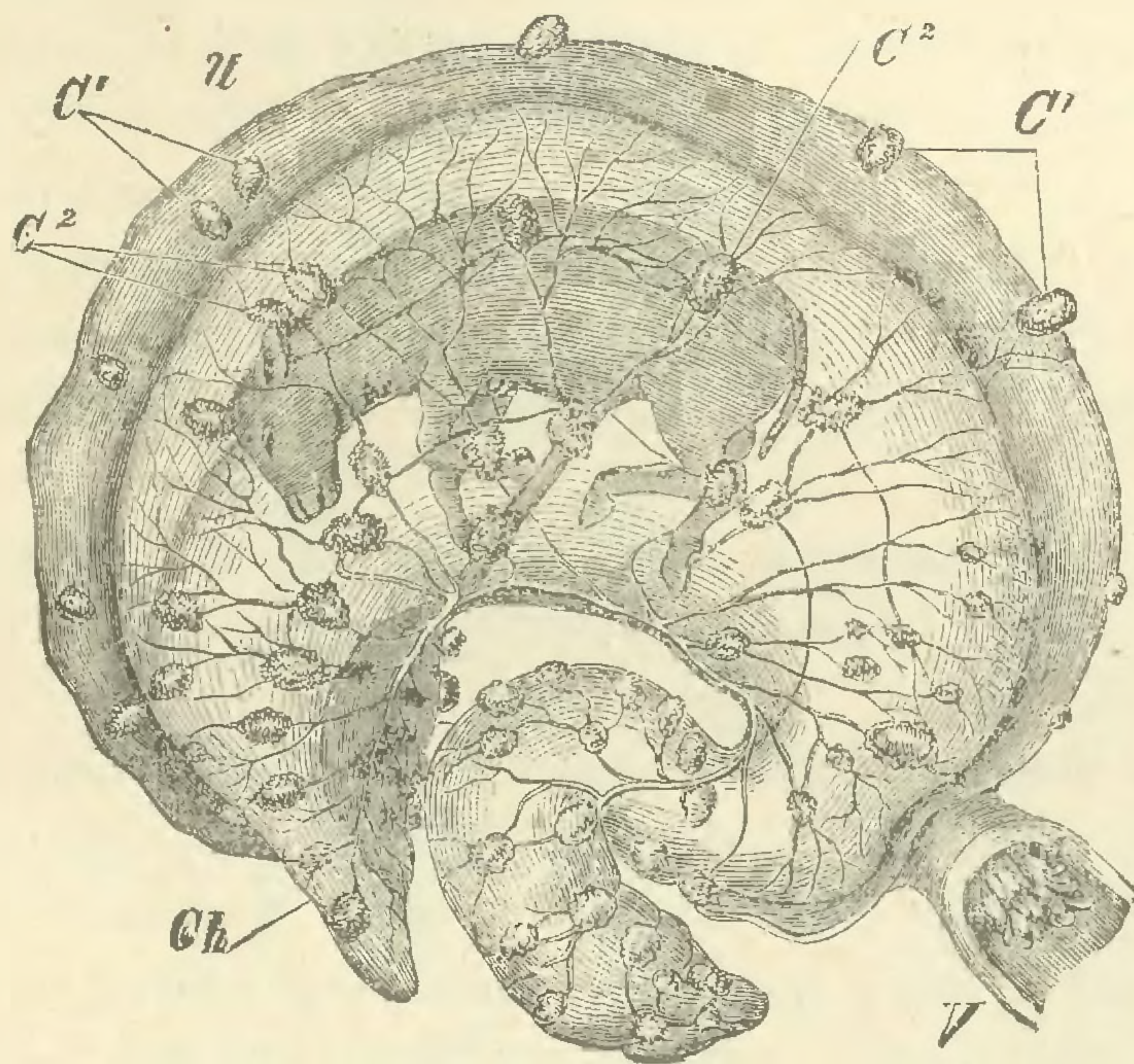


Рис. 598. Матка коровы съ зародышемъ. *V*—влагалище; *U*—матка; *Ch*—хорионъ; *C¹*, *C²*—котилодоны. Изъ Гексли по Колену.

образомъ, при дискоидальной плацентѣ питаніе совершается почти только путемъ диффузій между содержимымъ сосудовъ зародыша и сосудовъ матери.

Диффузная и котиledonная плацента являются неполными или семиплацентами, а зонарная въ большинствѣ случаевъ и дискоидальная почти всегда—настоящими плацентами, т.-е. по прежней терминологіи обѣ первыя должны быть отнесены къ неотпадающимъ, а обѣ вторыя къ отпадающимъ плацентамъ.

Диффузная плацента свойственна панголину (*Manis*) изъ неполнозубыхъ, китообразнымъ, большей части копытныхъ: лошадямъ, тапирамъ, свиньямъ, гинопотамамъ, мозолоногимъ (*Tyloroda*), т.-е. верблюдамъ и ламамъ, и козелкамъ (*Tragulidae*), а равно и полуобезьянамъ.

Схема (рис. 597) показываетъ расположеніе зародышевыхъ оболочекъ у лошади (*Equus caballus*). Желточный мѣшокъ на вегетативномъ полюсѣ срастается съ хориономъ, образуя желточное поле, окруженное кольцевымъ венознымъ синусомъ (*sinus terminalis*). Желточное поле, мало по малу реду-

цирующеея вмѣстѣ съ желточнымъ мѣшкомъ, играетъ первоначальне роль желточной плаценты. Аллантоисъ, по мѣрѣ разрастанія, накрываетъ куполообразно зародыша и ложится между амниономъ и хоріономъ; его наружный листокъ срастается съ послѣднимъ, образуя *allantois-chorion*. Затѣмъ далѣе, аллантоисъ разрастается между двумя листками мезодермы (по направленію стрѣлокъ рисунка 597) и развитіе аллантоиса-хоріона имѣетъ мѣсто почти на всемъ протяженіи хоріона. Сами ворсинки имѣютъ вѣтвистую форму, и между ворсинками открываются маточныя железы.

У свиней (*Sus*) и вообще у большинства копытныхъ амніотическій пузырь, а равно желточный мѣшокъ и аллантоисъ, вытягиваются въ два длинные рога, соотвѣтственно рогамъ матки. У свиньи ворсинки имѣютъ, однако, болѣе простую форму, чѣмъ у лошади: онѣ являются въ видѣ небольшихъ сосочковъ, расположенныхъ на особыхъ валикахъ. Эти валики расположены радіально кругомъ особыхъ гладкихъ пунктовъ, на которыхъ открываются маточныя железы. Концы вытянутыхъ роговъ зародышеваго пузыря свиньи, однако, свободны отъ ворсинокъ, такъ что эта плацента въ этомъ отношеніи приближается къ зонарной.

Котиледонная плацента (рис. 598) свойственна жвачнымъ, кромѣ мозоленогихъ и козелковъ. Котиледоны врастаютъ въ особыя углубленія стѣнки матки—*caruncula*.

Маточныя железы открываются между *caruncula*, тамъ же скопляется и маточное молоко. Сообразно формѣ матки образованный оболочками пузырь вытягивается въ два рога, коихъ концы, лишены котиледоновъ, иногда отмираютъ; желточный мѣшокъ принимаетъ также веретеновидную форму и уже не образуетъ желточного поля, какъ у лошадей; аллантоисъ — обростаетъ зародыша кругомъ (рис. 599). Рядомъ съ котиледонами имѣются часто отдѣльныя ворсинки, причемъ у жираффы (*Camelopardalis giraffa*) и мексиканскаго оленя (*Oervus mexicanus*) эта особенность настолько рѣзко выражена, что ихъ плацента занимаетъ въ сущности переходное мѣсто между диффузной и котиледонной.

Сиреновыя имѣютъ зонарную плаценту, но по своимъ особенностямъ строенія она всетаки должна быть стнесена къ семиплацентамъ (неотпадающимъ), тогда какъ прочія плаценты зонарнаго типа являются уже настоящими (отпадающими) плацентами.

Настоящая зонарная плацента свойственна капскому муравьѣду (*Orycteropus*) и нѣкоторымъ броненосцамъ (*Tatusia*) изъ неполнозубыхъ, хищникамъ, даманамъ и хоботнымъ. У собаки, напримѣръ, аллантоисъ первоначально образуетъ аллантоисъ-хоріонъ на спинной стѣнкѣ зародыша на небольшомъ участкѣ, на которомъ и появляются первыя ворсинки. такъ что образованію зонарной плаценты предшествуетъ дискоидальная стадія; но потомъ аллантоисъ разрастается подъ всѣмъ хоріономъ, а ворсинки образуются только въ средней части пузыря, облекающаго зародыша. Связь ворсинокъ съ материнской плацентой въ

этомъ случаѣ гораздо тѣснѣе: ворсинки врастаютъ въ толщу маточной стѣнки и въ просвѣты маточныхъ железъ, вызывая этимъ видоизмѣненіе эпителія

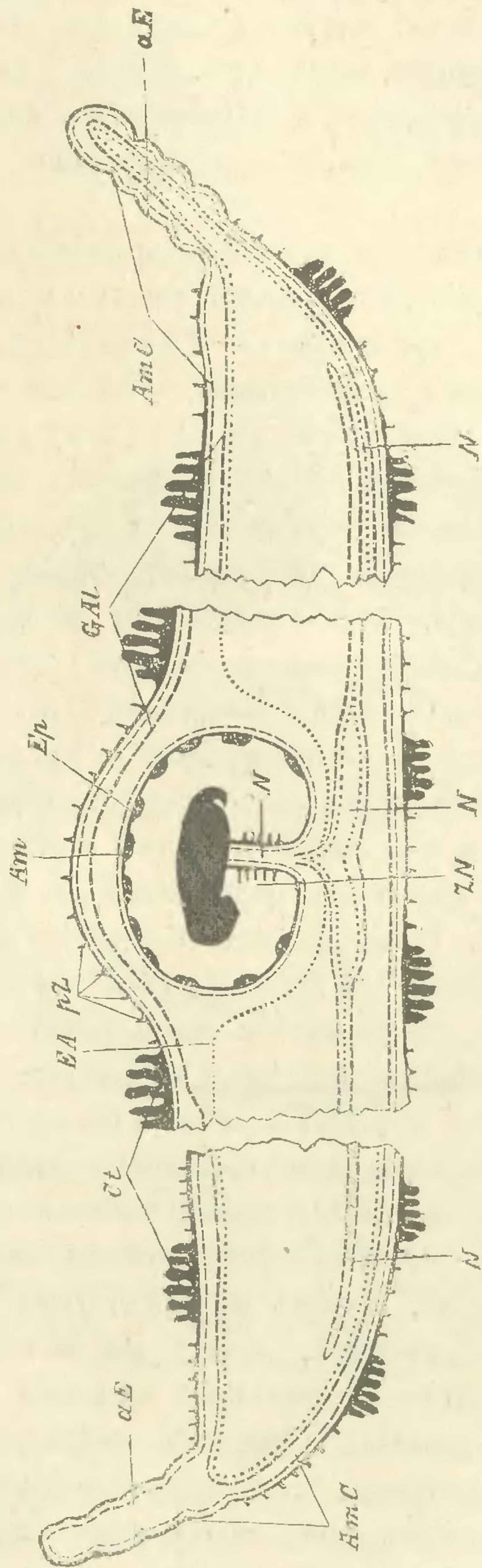


Рис. 599. Схема зародышевыхъ оболочекъ явчага. Am — амнионъ, Am C — отмершіе концы оболочекъ; Ct — котиледоны; EA — энтодерма аллантоиса; Ep — утолщенія энтодермы; GAl — мезодерма аллантоиса N — пупочный канатикъ и (въ нижней части рисунка) желточный мѣшокъ; pZ — отдѣльная ворсинка; ZM — ворсинки пупочнаго канатика. Изъ Боннета.

матки и железъ. Клѣтки железъ распадаются и идутъ на образованіе маточнаго молока, сосуды матки расширяются и образуютъ экстравазаты между зародышевой и материнской плацентой, и эти экстравазаты играютъ главную роль при питаніи зародыша.

У слоновъ плацента носить нѣсколько осложненный характеръ и можетъ быть названа сложной зонарной (*pl. zonaria composita*), ибо, кромѣ пояса ворсинокъ, на свободныхъ частяхъ хоріона встрѣчаются еще группы и пучки ворсинокъ, похожіе на котиледоны. Затѣмъ представляетъ особенности плацента нѣкоторыхъ хищниковъ, какъ наприм. куницъ (сем. *Mustelidae*), хорька (*Putorius*). Она появляется въ видѣ двухъ противолежащихъ дисковъ, потомъ сливающихся для образованія общей зоны, и носитъ названіе зоно-дискоидальной (*pl. zono-discoidalis*).

Дискоидальная плацента, при которой распространеніе ворсинокъ ограничено сравнительно небольшимъ дисковиднымъ участкомъ хоріона, свойственна насѣкомояднымъ, грызунамъ, рукокрылымъ, *Tarsius* изъ полуобезьянъ и приматамъ, а также нѣкоторымъ неполнозубымъ, а именно: броненосцамъ (*Dasyurus*), муравьѣдамъ (*Murgescorhaga* и *Tamandua*) и лѣнивцамъ (*Bradypoda*). У послѣднихъ плацента состоитъ изъ многочисленныхъ отдѣльныхъ дисковъ. Насѣкомояднымъ, грызунамъ и рукокрылымъ свойственна и провизорная желточная плацента. Дискоидальная плацента можетъ лежать на спинной сторонѣ зародыша, какъ у грызуновъ, насѣкомоядныхъ и рукокрылыхъ, или на брюшной сторонѣ, какъ у высшихъ обезьянъ и человѣка. Последняя плацента называется метадискоидальной (*pl. metadiscoidalis*). Обезьяны узконосыя (*Catarrhini*) и широконосыя (*Platyrrhini*) (Selenka, 1901; Strahl, 1905) обладаютъ двумя плацентами: одной спинной—первичной, другой брюшной—вторичной, и представляютъ такимъ образомъ связующее звено между формами со спинной дискоидальной плацентой и формами съ брюшной метадискоидальной плацентой. Такая плацента называется бидискоидальной или двойной (*pl. discoidalis duplex*). Съ другой стороны эта форма плаценты отчасти напоминаетъ намъ то, что мы видѣли выше у нѣкоторыхъ хищниковъ, у которыхъ образованію зонарной плаценты предшествуетъ бидискоидальная стадія. У высшихъ обезьянъ и человѣка первоначально весь хоріонъ покрывается ворсинками, такъ что расположеніе послѣднихъ напоминаетъ диффузную плаценту, но на большомъ протяженіи хоріона ворсинки останавливаются въ ростѣ и невооруженному глазу эта часть хоріона кажется гладкой, почему она и получила названіе *chorion laeve*. Зато въ области будущей плаценты ворсинки чрезвычайно разрастаются и вѣтвятся, почему эта часть получила названіе *chorion frondosum*. При развитіи дискоидальной плаценты у насѣкомоядныхъ и грызуновъ (напримѣръ у кролика) аллантоисъ соприкасается съ хоріономъ только въ области будущей плаценты, т.-е. съ *chorion frondosum* (рис. 600). Желточный же мѣшокъ принимаетъ форму опрокинутого двустѣннаго колокола, коего внутренняя стѣнка состоитъ изъ мезо- и энтодермы, а наружная изъ одной энтодермы и плотно прилежитъ къ хоріону. Въ верхней стѣнкѣ желточного мѣшка развиваются сосуды, а нижняя вмѣстѣ съ хоріономъ распадается и всасывается, такъ что нижняя полусфера зародыша снаружи будетъ одѣта внутреннимъ, т.-е. энтодермическимъ эпителиемъ желточного мѣшка. Эпителій матки

и маточныя железы въ области дискоидальной плаценты могутъ отчасти или даже совсѣмъ разрушиться, но зато клѣтки хоріона, которыя поглощаютъ продукты разрушенія, достигаютъ сильнаго развитія. Сосуды матки образуютъ громадныя расширенія, или синусы (рис. 596, B), въ которые и погружены ворсинки хоріона, прилегающія послѣ разрушенія маточнаго эпителия непосредственно къ эндотелію сосудовъ. У антропоморфныхъ обезьянъ и человѣка яйцо, войдя въ матку, одѣвается кольцевой складкой слизистой оболочки. Складка обрастаетъ его мало по малу кругомъ (рис. 482). Эта часть маточной оболочки называется

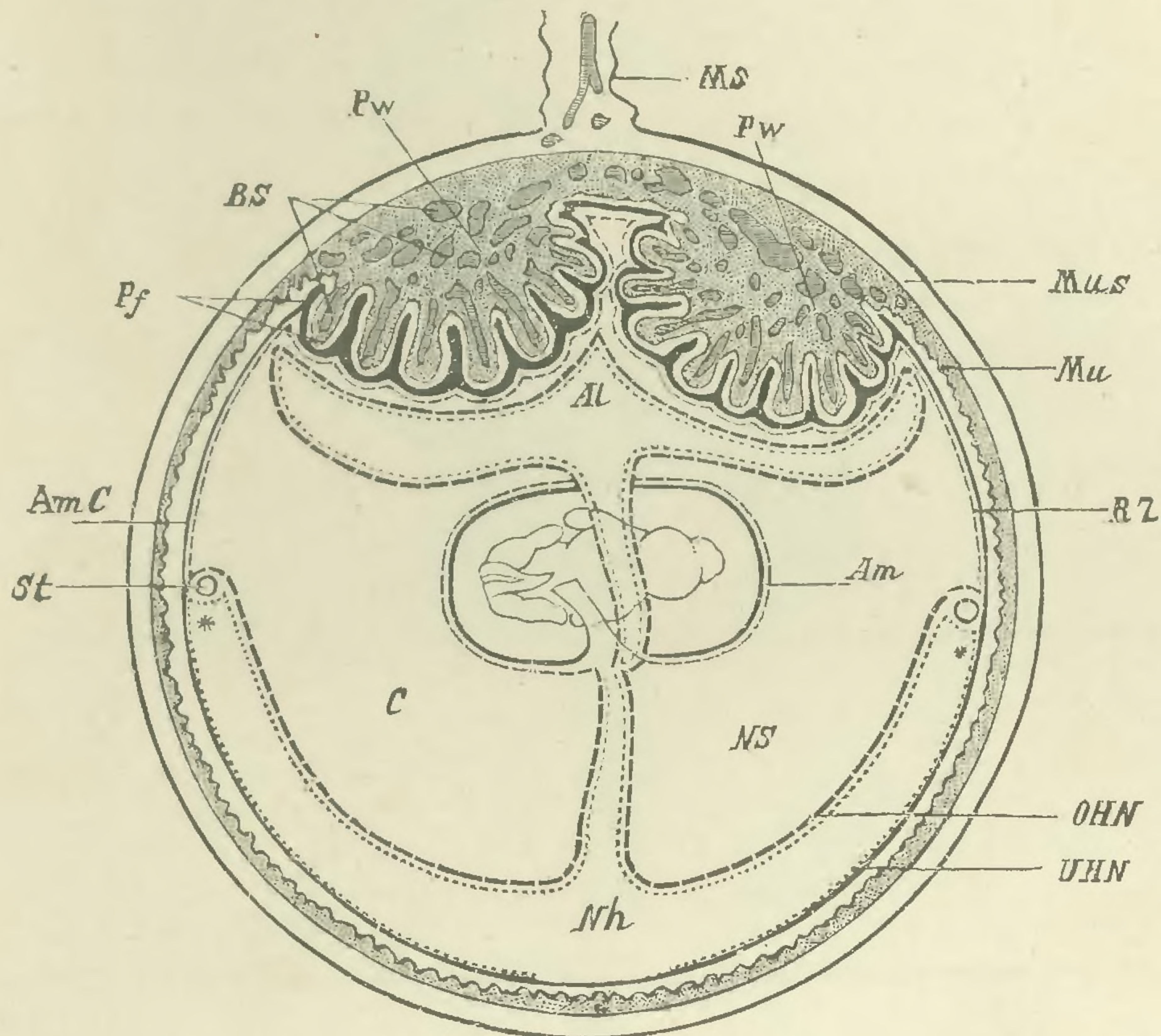


Рис. 600. Схема зародышевыхъ оболочекъ кролика. *Al*—аллантоисъ; *Am*—амнионъ; *AmC*—хоріонъ; *BS*—кровеносные синусы; *C*—полость тѣла; *MS*—перегородка между двумя матками; *Mus*—мышечный слой матки; *Nh*—полость желточного мѣшка; *NZ*—пупочный канатикъ; *OHN*—верхнее полушаріе желточного мѣшка; *Pf*—зародышевая плацента; *Pw*—материнская плацента; *RZ*—краевая зона; *St*—*sinus terminalis*; *UHN*—верхнее и нижнее полушарія желточного мѣшка. Изъ Боппета.

decidua capsularis s. reflexa; другая часть слизистой оболочки, образующей дно ямки, въ которой первоначально лежитъ яйцо, и дающая впоследствии материнскую плаценту, называется *decidua serotina*. Вся прочая слизистая оболочка матки образуетъ *decidua vera*. *Decidua capsularis* по мѣрѣ разрастанія зародыша растягивается, прилегаетъ къ *d. vera*, и повидимому подвергается распадению; тогда какъ *d. serotina* и *d. vera*, иначе говоря, вся слизистая оболочка матки, отпадаютъ при родахъ вмѣстѣ съ плодомъ. Ткань всѣхъ этихъ оболочекъ, а именно ихъ эпителий, какъ и эпителий маточныхъ

железь, подвергается глубокимъ измѣненіямъ и послѣ родовъ возстановляется заново изъ уцѣлѣвшихъ кое-гдѣ остатковъ. Образование отпадающихъ маточныхъ оболочекъ сопровождается не только измѣненіемъ эпителия, но расширеніемъ сосудовъ и другими измѣненіями. Совершенно аналогичныя явленія наблюдаются также и передъ менструаціей. Последняя свойственна не только человѣку, но и обезьянамъ, какъ-то шимпанзе (*Anthropopithecus*) между антропоморфными, а также наблюдалась у *Semnopithecus* и *Macacus* (Heape, 1894, 1897). При менструаціи части разрушеннаго эпителия вмѣстѣ съ кровью изъ лопнувшихъ сосудовъ удаляются изъ организма, а потомъ эпителий быстро возстановляется, иначе говоря, образуется и отпадаетъ такъ называемая *decidua menstrualis*. При беременности эти процессы идутъ гораздо глубже и приводятъ къ образованію трехъ вышеописанныхъ отпадающихъ оболочекъ. У насѣкомоядныхъ, напримѣръ у землероекъ (*Sorex*), хотя нѣтъ кровоизліянія и настоящей менструаціи, но все-таки происходитъ періодическое распаденіе маточнаго эпителия и просачиваніе серозной жидкости въ полость матки, а потомъ, естественно, и регенерація маточнаго эпителия (Stratz, 1899).

УКАЗАТЕЛЬ.

- Абдоминальная вена 522, 526, 530.
Абдоминальные поры 537—539.
Аккомодация глаза 319, 329, 332, 333, 335.
Акулы 28.
Атлантосъ 54—55, 586, 597, 624—633.
Атлантоидная плацента 55, 624—634.
Альвеолярныя железы 83.
Аммоньевъ рогъ 247, 252, 268.
Амнионъ 53—57.
Амниотическая полость 53—57.
Амниотическій ходъ 53.
Ампуды 297, 301.
Амфибены 32, 195.
Амфицельные позвонки 162.
Андрогиния 591.
Антеннофросъ 539, 554.
Аорта 14, 497—503.
Аортальные дуги 501—503.
Аппаратъ Вебера 345.
Артеріальный конусъ 490, 512—521.
» стволъ 490, 502—534.
Артеріальные дуги 500—503.
Артерія 488.
Атлантъ 178, 182.
Атрио-вентрикулярные клапаны 512—527.
Ацинозные железы 83.
Базальные ганглии 247, 260—268.
» отростки 162, 173.
» хрящи (кости) 201.
Барабанная перепонка 342—350.
» полость 336, 342—350.
» струна 291.
Бартолиновы железы 612.
Бедренныя поры 73, 93.
Бедро 195.
Беззубые киты 35, 382.
Беззубыя формы 370.
Безкилевая птица 33, 186.
Безлегочныя амфибии 448.
Безногія амфибии 31.
Безхвостыя амфибии 30.
Безчелюстные 27, 56, 117.
Безъязычныя амфибии 31, 392.
Безымянная артерія 525.
» вена 509.
» кость 225.
Берцовая кость (большая и малая) 195, 230—235.
Безчерепныя 3, 5—26.
Бидискоидальная плацента 632.
Биддеровъ органъ 585.
Бластогоръ 19, 42.
Бластула 19, 39.
Блоковой мускуль 335.
» нервъ 280, 290.
Блуждающій нервъ 280—292.
Бокаловидныя глаза 324.
Бокаловидныя клетки 6, 63.
Боковая линия 298—302.
Боковые хрящи 430, 431, 439.
Боковыя вены 513, 522.
» пластинки 99, 103.
Бородки пера 78.
Борозды полушарій 250, 269—271.
Боталловы протоки 502.
Боумановы железы 315.
Боуманова капсула 545—553.
Бранхиальные дуги 116.
Бранхиомерія 109.
Бронхи 430, 438—460.
Бруннеровы железы 463.
Брюшная полость 537.
Брюшныя ребра 74, 190.
Брызгальце 413, 414, 116, 336, 399, 405, 407.
Брызжейка 357, 536.
Бѣгательная кость 240.
Бѣлковая оболочка 316, 328—336.
Бѣлое вещество мозга 242.
Вазодентинъ 364.
Варолиевъ мостъ 258, 273.
Вебера аппаратъ 345.
Венозный синусъ 15, 490—527.
Венозные сердца 533.
Вены 488.
Веревчатыя тѣла 258, 273.
Верхне-глоточныя кости 129.
Верхняя дуга 162.

- Виллизіевъ нервъ 280, 292.
 Височная железа 83.
 » кость 151.
 » лопасть 248, 264—270.
 Висцеральная мускулатура 103.
 Висцеральный черепъ 108.
 » листокъ (мезодермы) 21,
 49, 99.
 Висцеральные дуги 114—116.
 Влагалище 589—615.
 » хорды 8, 161.
 Вкусовые органы 302.
 Внутренія жабры (амфибій) 416.
 Внутреннее ухо 337—350.
 Воздухоносный пузырь рыбъ 423—429.
 Воздушное дыханіе рыбъ 409, 427.
 Воздушные мѣшки 455—458.
 Волось 89—94.
 Вольфово тѣло 540—607.
 Вольфовъ каналъ 548—607.
 Воронка мозга 9, 252, 260—272.
 Воротная вена 505—530.
 » система печени 15, 530.
 » » почекъ 507.
 Врисберговы хрящи 445.
 Вторично-почечный протокъ 548—607.
 Вульнеровское заостреніе 353.
 Выводковая полость 615—622.
 Вѣки 323, 331—336.
 Вѣчная вена 509, 530.
 Вѣчный отростокъ 158.
 » спнусъ 509, 503.
 Вѣтвленіе нервовъ 279—293.

Ганглии головные 283; симпатическіе 294; спинномозговые 277.
 Ганглиозная пластинка 277, 284.
 Ганоидная чешуя 67.
 Ганоиды 28.
 Ганоидный слой 68.
 Гардерова железа 332, 334, 335.
 Гассеровъ ганглии 283, 290.
 Гастрола 19, 41—44.
 Гемолимфатическія железы 535.
 Генитодерма 555.
 Гермафродитизмъ 556—607.
 Гетероцеркия 179.
 Гидатиды 607.
 Гипермастія 88.
 Гипертелія 88.
 Гипофизъ 252—272.
 Гюндная дуга 115, 117—160.
 Гюндный хрящъ 115.
 Гиомандибулярный хрящъ 115—160.
 Глаза 254, 315—336.
 Глазные пузыри 243.
 Глазь (непарный) 10, 12, 254—256, 263, 266.
 Глазерова щель 152.
 Глазодвигательный нервъ 280—290.
 Глотка 354.
 Глоточныя кости 129.
 Годель 195.

 Голова 108.
 Головастики 59.
 Голосовая перепонка 444.
 » щель 432.
 Голосовыя связки (складки) 432, 439, 440, 446.
 Головной мозгъ 240, 245—273.
 Головные нервы 280—293.
 Гомоцеркия 179.
 Гонады 554—608.
 Гоноподіи 578.
 Гонотомъ 18, 23, 100.
 Горловые мѣшки 362.
 Горланные мѣшки 445.
 » хрящи 431.
 Гортань 427, 431, 439—447; нижняя 432, 443—444.
 Граафовъ пузырекъ 557.
 Гребень (глаза) 329; (грудины) 186.
 Грудина 159, 185—189.
 Грудная железа 420—421.
 » полость 537.
 Грудной протокъ 531—533.
 Грушевидная лопасть 248.
 Грызуны 35, 388.
 Губная бороздка 361.
 Губные хрящи 118, 122, 135, 145.
 Губныя железы 396.
 Губы 361.

Даманы 35, 386.
 Дарвиновское заостреніе 353.
 Двудышная рыба 29, 374, 438.
 Двухолміе 257, 259—267.
 Двѣнадцатиперстная кишка 463, 483.
 Дентинъ 67, 363.
 Десдеметіева оболочка 330.
 Дефицитивные зубы 367.
 Диафрагма 454, 458.
 Дискоидальная плацента 628—630.
 Дифицеркия 179.
 Диффузная плацента 628—633.
 Дробленіе 19, 38—41.
 Дуги артеріальныя и аортальныя 500—503.
 Дуги висцеральныя и жаберныя 114—130, 358.
 Дужка 217.
 Душка (чера) 78.
 Дыханіе (механизмъ) 405, 406, 412, 443, 453, 457, 460.
 Дыхательные органы 348—460.

Евстахіева труба 342—350.

Жаберная пора 6.
 Жаберные лепестки 399, 405—416.
 Жаберный аппаратъ 308—416.
 Жаберныя артеріи 408, 490, 497, 512—521.
 Жаберныя вены 408, 490, 12—521.
 » дуги 116, 129, 358, 398, 500.
 » щели 12, 23, 398—416.

Железы желудочныя 462, 467—482.
 Железы кожныя 63—84.
 » млечныя 84—88.
 » носовой полости 306, 311—315.
 » ротовой полости 393—398.
 » язычныя 391—394.
 Желтое пятно (глаза) 321.
 Желточная артерія 503.
 » вена 493, 504.
 » оболочка 36.
 » плацента 627—632.
 » пробка 42.
 Желточный мѣшокъ 52.
 Желточные кѣтки 41.
 Желтыя тѣла 601.
 Желудокъ 461, 467—483.
 Желудочки мозга 9—10, 242—273.
 » сердца 488—489, 512—527.
 Желчный пузырь 464, 467—483.
 Жесткоперыя рыбы 29, 193.
 Живородность 615.
 Живородящія формы 615—634.
 Жировое тѣло 585,

Завитокъ уха 352.
 Заднекорепные зубы 368, 378—390.
 Задненосовыя отверстія 138, 139, 146,
 157, 304, 310—315.
 Задній мозгъ 245.
 » проходъ 6, 51, 359.
 Задняя кишка 360, 463, 472—486.
 Закрытопузырныя рыбы 423.
 Жабаберныя тѣльца 423.
 Заплюсна 196.
 Запястье 196.
 Зародышевый дискъ 39.
 Затылочная кость 122, 126—151.
 Затылочное отверстіе 126.
 Заушные сомиты 109.
 Защечные мѣшки 362.
 Зобная железа 256, 420.
 Зобъ 461, 476.
 Зонарная плацента 630—632.
 Зоноскелеть 201.
 Зрачекъ 316—336.
 Зрительные бугры 251.
 Зрительный нервъ 288, 296.
 Зубастые киты 33, 382.
 Зубная пластинка 363—378.
 » формула 368.
 Зубовидный отростокъ 179, 182.
 Зубы 363—390.

Шглы 91.
 Извилины мозга 250, 269—271.
 Изгибы мозга 258.

Камбаловыя 29, 57, 472.
 Каналь Ратке 607.
 Канилляры 488.
 Кардіальная часть 461.
 Кардіальныя железы 462.
 Кардинальныя вены 16, 507—530.

Карповыя рыбы 29.
 Каудальныя дуги 164, 169—171, 174.
 Клевые птицы 33, 187.
 Китовый усъ 383.
 Китобразныя 35, 154, 195, 226, 383.
 Кишечножаберныя 4, 244, 402—403,
 417, 467, 496.
 Кишечные сосочки 462.
 Кишечный каналъ 354, 356—380, 460—
 486.
 Кишечныя ворсинки 463.
 Клапаны сердца 491—527.
 Клинновидная кость 153.
 Клиторгъ 595—615.
 Клоака 355, 463, 466—483.
 Клубокъ 543.
 Клубочекъ 17, 542.
 Клыки 362, 379—390.
 Клювъ 76, 89, 378, 381.
 Ключица 212—218.
 Книжка 480—482.
 Когти 70—95.
 Кожныя железы 63—88.
 Козелокъ (гортапп) 443.
 » (уха) 352.
 Колбовидная железа 24.
 Колбовидныя кѣтки 64.
 Колѣнная чашка 236.
 Кольцевидный хрящъ 431, 444—447.
 Конечности 191—212, 226—240.
 Конъюнктивна 323.
 Копролиты 474, 476.
 Копчиковая железа 76.
 Копытныя железы 83.
 » млекопитающія 34, 84.
 Коракоидъ 212—218.
 Корень зуба 364.
 Корни аорты 497, 512—519.
 Коронка зуба 364.
 Кортіева перепонка 342, 347, 350.
 Кортіевъ органъ 342, 347, 350.
 Кости 101—103.
 Костистыя рыбы 29.
 Котиледонная плацента 628—630.
 Котиледоны 628—630.
 Краниальная дуга 164, 169—171, 174.
 Краниальный черепъ 108.
 Крестецъ 174—184, 221—226.
 Кривизны желудка 461.
 Крипторхизмъ 606.
 Крипты 462.
 Кровообращенія органы 13, 488, 530.
 Кровь 510.
 Крокодилы 32.
 Круглая связка (печени) 507.
 » « (матки) 606.
 Круглоротыя рыбы 27.
 Ктенондныя чешуи 69.
 Кювьеровы протоки 16, 490, 506—519.

Лабиринтовый аппаратъ 411.
 Лабиринтовыя рыбы 411.
 Лабринтъ (уха) 342.

- Дельевидная кость 237.
 Лактеальные зубы 367, 380—390.
 Ланцетникъ 5—23.
 Ластногія млекопитающія 35, 388.
 Легкія 353, 429, 433, 438, 447—460.
 Легочные мѣшки 455—458.
 » придатки 450
 Легочные пути 429, 439—447.
 Легочныя артеріи 490, 497—503, 511—528.
 Легочныя вены 490, 514—528.
 » дудочки 455.
 Лейкоциты 336.
 Лимфа 336.
 Лимфатическіе спусы 330—334.
 » сосуды 330—334,
 » углы (железы 330—334.
 Лимфатическія сердца 332—334.
 » фолликулы 463.
 Лимфонины железы 398.
 Ливза 316—336.
 Лицевой нервъ 280—291.
 Лобная кость 122, 127—134.
 Лобковая кость 219—226.
 Лодочка 332.
 Ложная жабра 407.
 » раковина 312.
 Ложнокоренные зубы 368, 378—390.
 Локтевая кость 195—210, 230—240.
 Лопатка 212—218.
 Лососевыя рыбы 29.
 Лучевая кость 195—210, 230—240.

Макрелевыя рыбы 29.
 Мальпигіевъ слой 61.
 Мальпигіевы пирамиды 395.
 » тѣльца 542.
 Мандибулярная дуга 113.
 Мандибулярный хрящъ 113, 123.
 Мантіиныя кости 103.
 Марсупіальныя кости 223.
 Маточное молоко 629.
 Матка 567—634.
 Межглазничная перегородка 114.
 Межпочечные органы 360—608.
 Межчелюстная железа 395.
 » кость 127—136.
 Мезентеріи 357, 556.
 Мезенхима 461—100.
 Мезодерма 19, 47—50.
 Мезокардіи 357, 495.
 Мезоцефрось 540—607.
 Мейбоміевы железы 335.
 Меккелевъ хрящъ 113.
 Менструація 634.
 Мероциты 49.
 Метадискондальная плацента 632.
 Метаморфозъ 56—60.
 Метанефрось 540—555.
 Меторизисъ 98, 116, 402, 552, 534.
 Мигательная перепонка 323, 331—336.
 Микропиле 37.
 Міомеры 7, 23, 99.
 Міотомы 7, 21, 99.
 Міодель 21, 49, 99.
 Млечная линия 88.
 Млечные карманы 86.
 Млечныя железы 84—89.
 Мозжечекъ 245, 257—273.
 Мозологія млекопитающія 33.
 Мозолистое тѣло 248, 269.
 Молоточекъ 147, 157, 350.
 Молочные зубы 367, 380.
 Монорхизмъ 606.
 Морлево отверстие 245.
 Морганіевы желудочки 446.
 Мочевой синусъ 572.
 » пузырь 580—597.
 Мочеиспускательный каналъ 597—612.
 Мочеполовой каналъ 597—612.
 » синусъ 561, 593—615.
 Мочеточникъ 549—597.
 Мшопка 603—615.
 Мужская матка 606.
 Мускулатура 7, 103.
 Мускульный желудокъ 469, 476.
 Мускусная железа 73, 83, 592.
 Мышцелокъ (затылочный) 131, 137, 143, 149.
 Мюллеровъ каналъ 551—607.
 Мягкое небо 362.
 Мягкокожія черепахи 32, 73.
 Мякоперья рыбы 29, 193.
 Мякоть зуба 364; пера 80; чешуи 67.
 Мѣшечки Сави 298.

Надгортаникъ 159, 432, 440, 444, 447.
 Надгрудникъ 189—191.
 Наджаберный желобокъ 13.
 Надперикардіальныя тѣльца 423.
 Надпочечные органы 561—607.
 Надхвостная железа 76.
 Накладныя кости 103.
 Наковальня 147, 350.
 Наружное ухо 336, 343, 348, 351—354.
 Наружные половые органы 561—615.
 Наружныя жабры 57, 354, 406—416.
 Настоящіе коренные зубы 368, 378—390.
 Насѣкомоядныя млекопитающія 36, 389.
 Небныя железы 396.
 » кости 127—157.
 » пластинки 362.
 Небноквадратный хрящъ 113—131.
 Невральная часть черепа 108.
 Невроэнтерическій каналъ 21, 43, 240.
 Невропоръ 10, 21, 240.
 Неиромеры 243.
 Неотпадающая плацента 626.
 Непарнопалыя млекопитающія 33, 238, 385.
 Неплацентарныя млекопитающія 33, 625.
 Неполнозубыя млекопитающія 34, 382.
 Нервная система 1, 9—11, 21, 240—294.

- Первые бугорки 297.
 » мышечки 297.
 Первые почки 297.
 Нефридiальные канальцы 16, 22, 341—397.
 Нефротомъ 99, 314.
 Нижнеглоточныя кости 129.
 Нижняя лопасть мозга 252, 261, 262.
 Нижняя дуга 162.
 » гортань 432, 443.
 » дiстница 347.
 Ногги 94.
 Носовая капсула 113—119.
 » кость 122—133.
 Носорешетчатый отдѣлъ 113.
 Оболочки 1.
 Оболочки мозговья 274—276.
 Обонятельные органы 10, 12, 296, 303—313.
 Обонятельныя лопасти 10, 246, 259—268.
 Обонятельныя плакаты 284, 296, 304.
 » щупальца 309.
 » ямки 10, 12, 296, 304.
 Обонятельный нервъ 10, 246, 280, 288, 297.
 Однопроходныя млекопитающія 34, 387.
 Одонтобласти 365.
 Овальное око 131, 342.
 Околопочечныя органы 359—603.
 Округлое око 342.
 Окципитальные нервы 287.
 Окципитоспинальные нервы 287.
 Опахало (пера) 78.
 Оперкулярная жабра 407.
 » крышка 406, 413.
 » перепонка 406.
 » складка 399, 403, 414.
 Оппстоцельные позвонки 163.
 Органъ Жиральде. 607.
 Органы боковой линіи 297—301.
 » вкуса 302.
 » кожного чувства 297—302.
 » осязанія 301.
 » свѣченія 66.
 » электрическіе 103—108.
 Основная кость 133.
 » перепонка (лабиринта) 340, 346, 349.
 Остистые отростки 162.
 Осязательные волосы 91.
 » органы 301.
 Отводящій нервъ 280—290.
 Открытопузырныя рыбы 29, 423.
 Отпадающая плацента 626.
 » оболочка 633.
 Очвишь (пера) 78.
 Папцырь рыбъ 70.
 » черепахъ 74.
 Парадидимсъ 606.
 Парахордальные пластинки 111.
 Паріетальная мускулатура 103.
 Паріетальный органъ 254—256, 260—272.
 Паріетальный листокъ мезодермы 21, 49, 99.
 Параофронъ 603.
 Парасфеноидная кость 122—133.
 Парифизъ 246, 250.
 Парнональныя млекопитающія 33, 240, 386.
 Паутинная оболочка 273.
 Паховой канатъ 606.
 Паховыя железы 83.
 Пейеровы бляшки 463.
 Первичная бороздка 44.
 Первично-почечный протокъ 343.
 Передне коренныя зубы 368, 378—390.
 Передній мозгъ 242—250, 259—271.
 Передняя кишка 354, 361.
 » комиссура 248.
 Перибранхіальная полость 13, 23.
 Периллимфатическій протокъ 342.
 Перикардій 491.
 Перитонеальная выстилка 336.
 Периферическіе нервы 10, 240, 276—294.
 Перихондральные кости 101.
 Перо 78—82.
 Перстневидный хрящъ 431, 444—447.
 Пескоройка 56, 404.
 Петитовъ канатъ 319.
 Петля Гепле 533.
 Печень 334, 464, 467—483.
 Печеночная артерія 303.
 » вена 505—507, 319.
 » связки 463.
 Пещеристыя тѣла 610.
 Пигментныя клѣтки 62.
 Пилорическая сумка 471.
 Пилорическія железы 462.
 » прплатки 404, 467, 471.
 Пил амиды (мозга) 258, 273.
 Пищеводъ 334, 461—482.
 Плавательный пузырь 356, 423—429, 435—438.
 Пластинки 6, 191—230.
 Плакаты 284.
 Плакоидныя чешуи 66.
 Платибазальный черепъ 114.
 Плацентарная сумка 55, 616—634.
 Плацентарныя млекопитающія 34, 625.
 Плевра 434, 448—458.
 Плевроперикардiальная полость 537.
 Плечевая кость 193, 230—240.
 Плотоядный зубъ 387.
 Плюсна 196, 239—240.
 Пневматичность костей 456.
 Побочная кишка 161.
 Подвздошная кость 219—226.
 Поджаберный желобокъ 13, 417.
 Поджелудочная железа 354, 466—483.
 Подзародышевая полость 43.
 Подкишечная вена 15, 504—513.

- Подключичная артерія 300.
 Подкожная вена 322.
 Подхордальный тяжъ 159.
 Подчелюстные железы 396.
 Подъязычный аппаратъ 134, 143, 146, 158.
 Подъязычный нервъ 280—293.
 Подъязычные железы 396.
 Позвонокъ 162.
 Позвоночные (животныхъ) 4.
 » артеріи 303.
 » вены 309.
 Позвоночникъ 139—183.
 Покровныя кости 101.
 Покровы 6, 61—98.
 Полидактилія 210.
 Полая вена (верхняя) 309—328.
 » (нижняя) 308—328.
 Половая пора 337, 374.
 Половой бугорокъ 614.
 » зачатокъ 336.
 Половые валики 614.
 Половые складки 614.
 Полорогія млекопитающихъ 96.
 Полосатая тѣла 246—268.
 Полость тѣла 336—339.
 Полуокружные каналы 338, 344.
 Полулуночная складка 333.
 перепонка 444.
 Полуобезьяны 36, 389.
 Полушарія мозга 243—250, 259—271.
 Поперечнопроходныя рептиліи 31.
 Поперечнооротыя рыбы 28.
 Поперечные отростки 162.
 Постанальная кишка 360.
 Постранхіяльные тѣльца 423.
 Постдефинитивныя зубы 380.
 Постоянножаберныя амфибіи 30, 414.
 Потовыя железы 83.
 Почечная артерія 302.
 » вена 307.
 » лоханка 330, 333, 393.
 Почки 339—399.
 Пояса конечностей 196—226.
 Предмолочныя зубы 380.
 Предплечье 193, 230—240.
 Предплюсна 196.
 Предпястье 196.
 Предротовая кишка 358.
 Предсердіе 488—497, 512—527.
 Предстательная железа 611.
 Предушные сошны 109.
 Предчелюстная железа 396.
 Предчелюстные сошны 109.
 Прелактеальные зубы 380.
 Преоральная кишка 338.
 Приматы 35, 390.
 Проатласъ 100, 180, 183.
 Продолговатый мозгъ 258, 259—273.
 Промежность 398—613.
 Промежуточный мозгъ 245, 250—272.
 Пронефрозъ 340—386.
 Противузавитокъ 332.
 Противукозелокъ 332.
 Процельные позвонки 163.
 Прямая кишка 360, 464, 484.
 Псевдоэлектрическіе органы 106.
 Птеригоподіи 368.
 Пузыревидныя глаза 323.
 Пупокъ 53.
 Пупочный канатикъ 53.
 Пупочныя артеріи 303.
 Пухъ 79.
 Пучкожаберныя рыбы 30, 408.
 Пястье 196, 230—240.
 Пяточная кость 237.
 Пятый желудочекъ 250, 269.
 Пѣтухоперость 391.
 Радужная оболочка 318.
 Раковина (ушная) 343, 348, 351—354.
 Раковины (носовыя) 133, 311—315.
 Ребра 166, 170—184.
 Редуцированныя глаза 330, 332, 336.
 Рейснерова перепонка 349.
 Ретина 316, 320—322, 327—336.
 Роговая оболочка 317.
 Роговой слой (кожи) 61.
 » чехоль (челюстей) 59, 377, 383.
 Роговыя зубы 371, 373, 381.
 Рожки подъязычной кости 134, 143, 146, 158.
 Ротовая полость 12, 49, 354, 358—363.
 Ротовое отверстіе 6, 24, 49, 358—359.
 Рукокрылыя 36, 389.
 Рубецъ 480.
 Рѣзцы 368, 378—390.
 Рѣсничное тѣло 319, 327—336.
 Рѣсничный ганглий 283, 283, 290.
 Рѣшетчатая кость 146—153.
 Саламандровыя амфибіи 30.
 Сальникъ 337.
 Сальные железы 83.
 Санторинновы хрящи 443.
 Санторинновъ протокъ 483.
 Сводъ 249, 265—268.
 Свѣченія органы 66.
 Сезамовыя косточки 209.
 Селакіи 28.
 Селезенка 334.
 Семиплацента 626.
 Сердце 486—328.
 Серейка 332.
 Сероза 51, 616.
 Серповидный отр стокъ 329.
 Сильевъ водопроводъ 10, 243, 257.
 Симпатическая система 276, 293—294.
 Симпатическіе нервы 293—294.
 Синцитіи 625.
 Сиреновыя 35, 384.
 Ск лозубовыя рыбы 30.
 Скаты 28.
 Склеротика 316.
 Склеротомы 23, 99.

Скорлупа 567, 589, 599.
 Скорлуповая железа 567.
 » оболочка 589.
 Скуловая кость 133.
 Скуловые дуги 134—152.
 Слезная кость 139, 145, 153.
 Слезно-носовой каналъ 323, 336.
 Слезные каналы 323.
 Слезный мѣшечекъ 323.
 Слезныя железы 323, 334, 335.
 Сложный желудокъ 479—482.
 Слуховой нервъ 280—291.
 » проходъ 343—348, 353.
 Слуховые гребни 340.
 Слуховыя капсулы 111—127.
 » косточки 131, 135, 147, 343.
 » пятна 340.
 Слепая кишка 354, 463—486.
 Смѣшанныя железы 83.
 Собирательные протоки (мочевые) 550—553, 587—595.
 Совокупительные органы 561—613.
 Сомиты 49, 99.
 Сомовыя рыбы 29.
 Сонно-артеріальныя железы 422.
 Сонныя артеріи 500, 513—528.
 Сосочекъ волоса 90, 93; зуба 364; пера 80; чешуи 67.
 Сосочки (почечныя) 596.
 Сосудистая оболочка 316.
 Сосудистое сплетеніе 251—252, 261—273.
 Сосудистый мѣшокъ 252, 254, 261—266.
 Сосцы 86—88.
 Сочленовныя отростки (позвонка) 162.
 Сосниль 122—153.
 Сперматофоры 567, 584.
 Спинная струна 1, 7, 21, 46, 159—185.
 Спинной мозгъ 240, 274.
 Спинномозговые ганглии 11, 277—279.
 » нервы 11, 277—280.
 Спиральная кишка 471.
 Спиральный клапанъ 462, 467—472.
 Спланхнотомъ 21.
 Спланхноцель 21, 49, 99.
 Сплетенія (нервныя) 279.
 Стекловидное тѣло 317.
 Стенонова железа 315.
 Стеноновъ протокъ 397.
 Столбы (свода) 250.
 Стремя 135, 147, 350.
 Среднее ухо 336, 346—351.
 Средній мозгъ 245, 256—273.
 Средняя кишка 354, 462.
 » лѣстница 347.
 Сростноголовыя рыбы 28, 120.
 Сростночелюстныя рыбы 30.
 Сумка 85—89, 625.
 » хрусталика 319.
 Суччатая млекопитающія 34, 381.
 Сфеноидная кость 153.
 Сычугъ 480—482.

Сѣменники 18, 554—615.
 Сѣменной пузырь 567, 604.
 Сѣменные протоки 549—607.
 Сѣменные трубочки 558—607.
 Сѣмяиспускательный каналъ 604.
 Сѣмяпроводъ 549—607.
 Сѣрое вещество мозга 242.
 Сѣтка 480—482.
 Сѣчатая оболочка 316, 320—322, 327—336.
 Сѣчатая перепонка 350.

Таранная кость 232, 237.
 Твердое небо 138, 139, 157, 306.
 Твердокожія рыбы 30.
 Твердокожія черепахи 32, 73.
 Телескопическія глаза 329, 332.
 Теменная кость 122—151.
 Теменное отверстіе 132, 141, 256.
 Теменной органъ 254—256, 260—272.
 Толстая кишка 354, 463, 484.
 Тонкая кишка 354, 464, 465—483.
 Трабекулы черепа 111.
 Трахея 430, 438—447.
 Третій желудочекъ 9, 245, 251.
 Третье вѣко 323, 331—336.
 Тройничный нервъ 280—290.
 Тромбоциты 511.
 Тропибазальный черепъ 114.
 Трубказубыя змѣи 32, 376.

Ужевидныя змѣи 32.
 Узконосыя обезьяны 36, 390.
 Улитка 339—357.
 Ультимобранхіальныя тѣльца 423.
 Уростиль 173, 176, 181.
 Усы (кишечныя) 383.
 Ухо 336—354.
 Ушки (сердца) 512, 527.

Фабриціева сумка 478.
 Фиброзное тѣло 593—610.
 Фимбрии 599.

Халазы 583, 589.
 Хвостатыя амфибии 30.
 Хвостовая артерія 502.
 » вена 504.
 Хвостъ 172, 360.
 Хищники 35, 387.
 Хиазма 281, 288.
 Хоаны 138, 139, 146, 154, 304, 310—316.
 Хоботоголовыя рептиліи 31.
 Хоботныя млекопитающія 35, 386.
 Хондральныя кости 101.
 Хорда 1, 7, 21, 46, 159—185.
 Хордовыя 1.
 Хориондальная железа 328.
 » щель 316.
 Хорионъ (зародыша) 55, 616.
 » (яйца) 36.
 Хроматофоры 62.
 Хрусталикъ 316.

- Целомъ 16, 21, 49, 99, 536—538.
 Целотелій 536.
 Цементъ 364.
 Центральная ямка 321.
 Центральный каналъ 9, 242, 274.
 Циклоидная чешуя 69.
 Циннова зона 319.
 Цѣвка 234.

 Человѣкообразныя обезьяны 36, 390.
 Челюстноротыя 28.
 Червеобразный отростокъ 485.
 Червеобразныя змѣи 32.
 Черепахи 32.
 Черепъ 108—160.
 Черпаловидные хрящи 431, 439, —447.
 Четвертый желудочекъ 9, 257.
 Четыреххолміе 257—272.
 Чешуи 66—76, 93—94.
 Чешуйчатая рептилія 31.
 Членъ мужской 561—615.
 Чудесная сѣть 510.

 Шиловидный отростокъ 158.
 Широкая связка (маточная) 599.
 Широконосая обезьяны 36, 390.

 Щележаберныя амфибіи 30, 414.
 Щетина 91.
 Щитовидная железа 356, 416—440.
 Щитовидный хрящъ 153, 432, 444—447.
 Щигы (черепахъ) 74.
 Щупальца 70, 119.

 Электрическіе органы 105—108.
 Элементы крови 510.
 » лимфы 536.
 Эмалевый органъ 366.
 Эмаль 67, 363.
 Эмболія 43.

 Эндолимфатическій протокъ 337—347.
 Эндостиль 13, 417.
 Эндохондральные кости 101.
 Энцефаломеры 243.
 Эпендима 9, 242.
 Эпидемія 43.
 Эпібранхіальные нефриды 17, 421.
 Эпидермическій слой 6, 61.
 Эпидидимисъ 564—607.
 Эпиглиальные тѣльца 422.
 Эпиглиальный слой 80.
 Эпифизъ 254—271.
 Эпоофронъ 601.
 Эритроциты 510.

 Явноязычныя амфибіи 31, 391.
 Явотые зубы 376.
 Ядоотдѣлительныя железы 64, 396.
 Языкъ 391—395.
 Языкоглоточный нервъ 280—291.
 Язычекъ 362.
 Язычныя железы 391.
 Яичники 18, 557—601.
 Яйцеводъ 551—601.
 Яйцовой бугорокъ 378.
 » зубъ 378.
 Яйцевыя оболочки 357—601.
 » фолликулы 557.
 Яйцеживородность 615.
 Яйцепошеніе 616—625.
 Яйцеродность 615.
 Яйцеродныя млекопитающія 34, 381, 625.
 Якобсоновъ органъ 307, 310—315.
 Ямка Гатчека 12.
 » Келликера 10, 25.
 Ямка обонятельная 10, 12, 296, 304.
 » центральная 321.
 Ямковидный глазъ 296, 323.
 Яремныя вены 507.
 Ячей (легочныя) 460.
 Ящерицы 31.

I N D E X.

- A**bomasus 480—482.
 Acanthopterygii 29, 193.
 Acetabulare (os) 222, 223.
 Acrania 3, 5—26.
 Acrodontismus 373.
 Acromion 217.
 Acropodium 196.
 Actinalia 196.
 Archencephalon 242.
 Archipallium 247.
 Adeciduata 626.
 Aglossa 31, 392.
 Agnatha 27, 56, 117.
 Alae magnae 153.
 » parvae 133.
 Allantois 54—661, 589, 597, 624—633.
 Allantois—chorion 630.
 Alisphenoideum 126—153.
 Alula 79.
 Alveolæ (pulmonum) 460.
 Amphibia 26, 30—31.
 Amphioxides 25—26.
 Amphioxus 3—25.
 Amphirrhyni 28, 303.
 Amphisbaenia 32.
 Ammocoetes 56, 404.
 Amnion 53—57.
 Amniota 26, 53.
 Ampullæ 339, 349.
 Anacanthini 29.
 Anamnia 26, 53.
 Angulare (os) 128—152.
 Annulus tympanicus 131.
 Antenephros 539, 554.
 Antihelix 352.
 Antipterygoideum 140—141.
 Antitragus 352.
 Anthropomorpha 36, 360.
 Anura 30.
 Anus 6, 51, 359.
 Aorta 14, 497—503.
 Aphysostomi 435.
 Aplacentalia 55, 625.
 Apodes 29.
 Appendices pylorici 404, 467, 471.
 Appendix 485.
 Apterina 79.
 Aquæductus cochleæ 342.
 » Sylvii 10, 245, 257.
 » vestibuli 339.
 Arachnoidea 275.
 Arbor vitæ 258.
 Archaeornites 33, 76.
 Archencephalon 242.
 Archipterygium 196.
 Arcus (vertebrae) 164, 169—171, 174.
 Argentea 328.
 Arrectores pilorum 91.
 » plumarum 78.
 Arteria anonyma s. brachio-cephalica
 525.
 » branchialis 408, 490, 497, 512—
 521.
 » carotis 500, 513—528.
 » coeliaco-mesenterica 502.
 » caudalis 502.
 » hepatica 464.
 » iliaca 502.
 » mesenterica 502.
 » omphalo-mesenterica 503.
 » pneumo-cutanea 521.
 » pulmonalis 490, 497—503, 514—
 528.
 » renalis 502.
 » subclavia 500, 522.
 » vertebralis 503.
 » umbilicalis 503.
 Articulare (os) 128—152.
 Artiodactyla 33, 240, 386.
 Assymetron 6.
 Astragalus 232, 237.
 Athecae 32, 73.
 Atlas 178, 182.
 Atrium (cordis) 488—497, 512—527.
 Auricula (auris) 343, 348, 351—354.
 Auricula (cordis) 512, 527.
 Autopodium 196.
 Aves 27, 33—34.
Basale (os) 201.
 Basibranchialia (ossa) 116, 120—158.
 Basihyale (os) 113, 120—158.
 Basioccipitale 126—151.
 Basipodium 196.

- Basipterygium 201.
 Basisphenoideum 126—153.
 Basitemporale 146.
 Blastoporus 19, 42.
 Blastula 19, 39.
 Branchiostoma 5.
 Brevilinguia 392.
 Bronchi 430, 438—460.
 Bronchioli 455, 460.
 Bulbilli 13.
 Bulbus arteriosus 490, 512.
 » cordis 490.
 Bulla tympanica 152.
 Bursa Entiana 471.
 » Fabricii 478.
 » hepato-enterica 466.
 » pylorica 471.
 Calamus (plumae) 78.
 Calcaneus (os) 237.
 Campanula Halleri 329.
 Canalis centralis 9, 242, 271.
 » inguinalis 606.
 » lacrymalis 323.
 » naso-lacrymalis 323, 336.
 » neuroentericus 21, 13, 240.
 » obturatorius 220, 222.
 » Petiti 319.
 » reuniens 339.
 » semicircularis 338, 344.
 » urogenitalis 597—612.
 Canini (dentes) 362, 379—390.
 Canon (os) 240.
 Capitatum (os) 237.
 Capitulum (costae) 175—184.
 Carapax 74.
 Cardium 461.
 Carina 186.
 Carinatae 33, 186.
 Carnivora 35, 387.
 Carpale 196—211, 230—240.
 Carpophaga 36, 389.
 Carpus 196—211, 230—240.
 Cartilagineae alares 315.
 » arytenoideae 431, 439—447.
 » cuneiformes 445.
 » laterales 135, 431, 439.
 » praenasales 135.
 » Santorini 445.
 » Wrisbergi 445.
 Cartilago cricoidea 431, 439—447.
 » epipubica 221.
 » procricoidea 445.
 » thyreoidea 159, 432, 444—447.
 Caruncula 630.
 Catarrhini 36, 390.
 Cavicornia 96.
 Cavum abdominale 537.
 » oris 12, 49, 354, 358, 363.
 » peridurale 276.
 » praeputii 611.
 » subarachnoidale 275.
 Cavum subdurale 275.
 » thoracale 537.
 » tympani 336, 342—350.
 Cauda equina 274.
 Cellulae aëreae 455—458.
 » mastoideae 351.
 Centrale (os) 196—209, 230—237.
 Cerebellum 245, 257—273.
 Cerebrum 245—250, 259—271.
 Cetacea 35, 154, 195, 226, 383.
 Cephalochorda 3.
 Chalazae 583, 589.
 Chelonia 32.
 Chiasma 281, 288.
 Chimaeridae 28.
 Chiroptera 36, 389.
 Chiropterygium 194.
 Choanae 138, 139, 146, 157, 304, 310—315.
 Chondrostei 28.
 Chorda dorsalis 1, 7, 21, 46, 159—185.
 » tympani 291.
 Chordata 1.
 Chordae tendineae 523, 527.
 Chorioidea 316.
 Chorion (ovi) 36.
 » (foetalis) 55, 616.
 » frondosum 632.
 » laeve 632.
 Cicatricula 590.
 Circulus cephalicus 513.
 Clavicula 212—218.
 Cleithrum 212—213.
 Clitoris 525—615.
 Cloaca 355, 463, 466—483.
 Cochlea 339—350.
 Coecum 354, 463—486.
 Coeloma 16, 21, 49, 99, 530—538.
 Colon 354, 463, 489.
 Colubriformia 32.
 Columella (auris) 131, 135, 343.
 » cranii 140—141.
 Columna vertebralis 159—185.
 Columnae cerebri 250.
 Commissura anterior 248.
 » media 251.
 » posterior 251.
 » superior 251.
 Complementare (os) 139.
 Conchae 153, 311—315.
 Condylarthra 35, 390.
 Condylus (occipitalis) 131, 137, 145, 149.
 Conjunctiva 323.
 Conus arteriosus 490, 512—521.
 Copelatae 2—3.
 Copulae 115—120.
 Cor 486—528.
 Coracoideum 212—218.
 Corium 61.
 Cornea 317.
 Cornu Ammonis 252, 268.
 Cornua (ossis hyoidei) 134, 145, 146, 158.

- Corpora bigemina** 257, 259-267.
 » **candicantia** 250.
 » **cavernosa** 610.
 » **lutea** 601.
 » **quadrigemina** 257, 267-272.
 » **restiformia** 258, 273.
Corpus adiposum 585.
 » **callosum** 248-269.
 » **ciliare** 319, 327-336.
 » **fibrosum** 593-610.
 » **striatum** 246-268.
 » **vertebrae** 162.
 » **vitreum** 317.
Costae 166, 170-184.
Costalia (ossa) 74.
Cotyledones 628-630.
Craniota 4.
Crassilinguia 392.
Creodonta 35, 387, 390.
Crista acustica 340.
 » **sterni** 186.
Crocodilia 32.
Crossopterygii 28.
Crura cerebelli 258.
Cuboides (os) 237.
Cumulus oophorus 557.
Cuneiforme (os) 237.
Curvatura (ventriculi) 461.
Cutis 61.
Cyclostomi 27.
Cystis fellea 464, 467-482.

Dactylopoda 26.
Decidua 633.
Deciduata 626.
Dentale (os) 128-158.
Denticeli 35, 382.
Dens sectorius 387.
Dermatochelidae 32, 73.
Derotremata 30, 414.
Descensus ovariorum 599.
 » **testicularum** 606.
Deuterecephalon 242.
Diaphragma 454, 458.
Diencephalon 245.
Dinoceratidae 35.
Dinosauria 32.
Diphyodontismus 367.
Dipnoi 29, 438.
Diprotodontia 34, 381.
Discus proligerus 557.
Ductus Botalli 502.
 » **branchialis** 404.
 » **endolymphaticus** 337-347.
 » **ejaculatorius** 604.
 » **hepaticus** 465-483.
 » **hepato-cysticus** 465-483.
 » **hepato-entericus** 465-483.
 » **choledochus** 465-483.
 » **Cuvieri** 16, 190, 505-519.
 » **cysticus** 465-483.
 » **lingualis** 420.
Ductus oesophago-cutaneus 404.
 » **perilymphaticus** 342.
 » **pneumaticus** 423-438.
 » **Santorinianus** 483.
 » **Stenonianus** 397.
 » **thoraticus** 531-533.
 » **Warsungianus** 483.
 » **venosus Arantii** 507.
 » **Whartonianus** 397.
Ductuli aberrantes 606.
 » **efferentes** 603.
Duodenum 463-483.
Dura mater 275.

Ectopterygoideum (os) 127.
Ectoturbinalia (ossa) 314.
Edentata 382.
Elastica 7, 161.
Endoplastron 75.
Endorachis 276.
Endoturbinalia (ossa) 314.
Enteropneusta 4, 244, 402-403, 417, 467-496.
Entoglossum (os) 128, 145, 147.
Eutomophaga 36, 389.
Entopterygoideum 127.
Entotympanicum 152.
Epactinalia 196.
Ependyma 9, 242.
Epibranchiale 120.
Epicoracoideum 215.
Epidermis 6, 61.
Epidydimis 564-607.
Epiglottis 159, 432, 440, 444, 447.
Epihyale (os) 120.
Epiphysis (cerebri) 254-271.
Epioticum 127-131.
Epiplastron 75.
Epiploon 537.
Epipterygoideum 140.
Epipubicum (cartilago) 221, 225.
Episphaerium 245.
Episternum (os) 167, 189-191.
Epistropheus 179, 182.
Epitrichium 80.
Epoophren 601.
Ethmoidale (os) 127, 132, 138.
Ethmoideum (os) 145-153.
Ethmoturbinalia (ossa) 153, 311-317.
Eutheria 34.
Exoccipitale (os) 127.

Facialis (nervus) 280-291.
Falx (cerebri) 275.
Femur 195-209; 230-237.
Fenestra ovalis 342.
 » **rotunda** 342.
Fibula 195-209; 230-237.
Fibulare (os) 196, 209, 230-237.
Fila olfactoria 288.
Filoplumae 79.
Filum terminale 232, 274.

- Fimbria** 399.
Fissilingua 393.
Fissura Glaseri 152.
 » hippocampi 48, 268.
 » mediana inferior 274.
 » Rollandi 270.
 » Sylvii 270.
Flocculi 258, 272.
Foramen incisivum 315.
 » ischiopubicum 222, 225.
 » Monroi 245.
 » obturatum 222—225.
 » occipitale 126.
 » ovale 131, 542.
 » Panizzae 524.
 » parietale 132, 141, 256.
 » rotundum 342.
 » supracondyloideum 235.
 » transversarium 178.
Fornix 249, 265—268.
Fossa ovalis 523, 527.
 » rhomboidalis 257.
Fovea centralis 321.
Frontale (os) 122, 127, 154.
Fronto-parietale (os) 130, 132.
Furcula 217.

Gastrula 19, 41—44.
Ganglia 272, 283, 294.
Ganglia habenulae 51, 256.
Ganglion ciliare 283, 285, 290.
 » Gasseri 283, 290.
 » geniculi 283, 291.
 » jugulare 283, 292.
 » petrosum 283, 291.
 » semilunare 283, 290.
Glandula intermaxillaris 393.
 » internasalis 395.
 » pinealis 254—256, 260—272.
 » pituitaria 254—256, 260—272.
 » thymus 356, 420.
 » thyreoidea 356, 416—420.
 » uropygii 86.
Glandulae **adrenales** 559—608.
 » alveolares 83.
 » buccales 397.
 » carotidis 422.
 » interrenales 560—608.
 » labiales 396.
 » lacrymales 323, 334, 335.
 » linguales 391.
 » Meibomianae 335.
 » palatinae 397.
 » parathyreoidea 419.
 » parotides 397.
 » praemaxillares 396.
 » praeputiales 83, 611.
 » retrolinguales 396.
 » sebaceae 83.
 » sublinguales 397.
 » submaxillares 397.
 » sudoriporae 83.
 » suprarenales 561—608.

Glandulae tubuliformes 83.
 » tarsales 335.
 » venenatae 396.
Glans penis 593, 610.
Glomerulus 17, 543.
Glomus 543.
Glottis 432.
Gnathostomi 28.
Goniale (os) 133, 148.
Gonopodium 578.
Gynpophiona 31.
Gyrencephala 269.
Gyri (cerebri) 250, 269—271.

Hamatum (os) 237.
Hamuli 78.
Haustra 484.
Haemapophyses 162.
Helix 352.
Hemichorda 5.
Hemisphaerae 245—250, 259—271.
Hepar 334, 464, 467—483.
Heterodontismus 370.
Heteropleuron 5.
Hilus (hepaticus) 465.
 » (renalis) 595.
Hippocampus 247, 252, 268.
Holocephali 28, 120.
Homodontismus 370.
Humerus 195—209, 230—240.
Hydatis 607.
Hymen 612—614.
Hyoideum (os) 115—129, 134, 145, 146, 158.
Hyomandibulare (os) 115—160.
Hyoplastron 75.
Hypobranchialia (ossa) 120, 129.
Hypochorda 159.
Hypocentrum 165.
Hypohyalia (ossa) 120, 129.
Hypoischium (os) 222.
Hypophysis (cerebri) 252—272.
Hypoplastron 75.
Hyporachis 79.
Hyracoidea 35, 386.

Ichtyopsida 26.
Ichtyopterygia 32.
Ichtyopterygium 194.
Ilium s. ileum (os) 219—226.
Incisores (dentes) 368, 378—390.
Incus 147, 350.
Infraclaviculare (os) 212.
Infraorbitalia (ossa) 127.
Intundibulum (cerebri) 9, 252, 260—272.
Ingluvies 461, 476.
Insectivora 36, 389.
Intercalares (cartilagineae) 170.
Interclaviculare (os) 217.
Intermedium (os) 196—209, 230—237.
Interoperculum (os) 129.
Interparietale (os) 151.
Innominatum (os) 225.

- Intestinum jejunum 354, 464, 465—483.
 Iris 318.
 Iugale (os) 136—152.
Keratobranchialia (ossa) 120, 129.
 Keratohyalia (ossa) 120, 129.
Labia majora et minora 612—614.
 Labium tympanicum 349.
 Labyrinthici 411.
 Lacertilia 31.
 Lacrymale (os) 139, 145, 155.
 Lagena 339—346.
 Lamina papyracea 156.
 Lamina perpendicularis 153.
 » spiralis (cochleae) 349.
 » terminalis 248.
 Lanugo foetalis 91.
 Larynx 427, 431, 439—447.
 Lens crystallina 316.
 Lenticulare (os) 350.
 Leptocephalus 57.
 Leptocardia 3, 496.
 Lien 531.
 Ligamenta vocalia 432—446.
 Ligamentum hepato-cavo-pulmonale 465
 » hepato-entericum 465.
 » hepato-pulmonale 465.
 » latum (uteri) 599.
 » odontoideum 179.
 » rotundum (uteri) 606.
 » teres 507.
 » transversum 183.
 » spirale (cochleae) 349.
 » suspensorium (hepatis) 465.
 » » (lentis) 29.
 » vesico-umbilicale 597.
 Lingua 391—395.
 Lissencephala 269.
 Liquor folliculi 557.
 Lobi inferiores (cerebri) 252, 261, 262.
 » olfactorii 10, 246, 259—268.
 Lobulus 352.
 Lobus hippocampi 248.
 » piriformis 248.
 » temporalis 248.
 Lophobranchii 30, 408.
 Lunatum (os) 237.
 Lyssa 394.
Macula acustica 340.
 » lutea 321.
 » neglecta 340.
 Malacopterygii 193.
 Malleus 147, 157, 350.
 Mammalia 27, 34.
 Mandibulare (os) 115, 123—158.
 Manubrium (mallei) 350.
 » (sterni) 187—189.
 Marginalia (ossa) 74.
 Marsupialia 34, 381.
 » ossa 225.
 Marsupium 85—99, 625.
 Mastoideum (os) 152.
 Maxillare (os) 128—156.
 Maxilloturbinalia 153, 311—314.
 Meatus auditorius 343—348, 353.
 Medulla oblongata 258, 259—273.
 » spinalis 240, 274.
 Membrana basilaris (cochleae) 340, 346,
 349.
 » branchiostegalis 406.
 » choriocapillaris 319.
 » Cortii 342, 347, 350.
 » Descemetii 330.
 » hyaloidea 319.
 » nictitans 323, 331—336.
 » Reissneri 349.
 » reticularis 349.
 » semilunaris 444.
 » tectoria 342, 347, 350.
 » tympani 342—350.
 » tympaniformis 444.
 » vitellina 36.
 Meninx 274.
 Menisci 163.
 Mesencephalon 243.
 Mesenterium 357, 536.
 Mesocardium 357, 495.
 Mesogastrium 357.
 Mesonephros 540—607.
 Mesopodium 196.
 Mesopterygium 197—211, 227—229.
 Mesopterygoideum (os) 127.
 Mesorchium 555.
 Mesosternum 186.
 Mesovarium 555.
 Metacarpus 196—209, 230—237.
 Metanephros 237.
 Metapleurae 6, 203.
 Metapodium 549—599.
 Metapterygium 197—211, 227—229.
 Metapterygoideum (os) 127.
 Metasternum 186.
 Metatarsus 196—209, 230—237.
 Metatheria 34.
 Metencephalon 243.
 Micropyle 37.
 Molares (dentes) 368, 378—390.
 Monotremata 34, 381.
 Monophyodontismus 367.
 Monorrhyni 27, 303.
 Musculi constrictores (laryngis) 427, 439.
 » costo-cutanei 104.
 » dilatatores (laryngis) 427, 439.
 » papillares 523, 527.
 Musculus ciliaris 319—333.
 » compressor mammae 87.
 » coraco-hyoideus 103.
 » cremaster 606.
 » digastricus 143, 146.
 » dilatator pupillae 318.
 » depressor palpebrae 323.
 » elevator palpebrae 323.
 » genio-glossus 391.
 » hyoglossus 391.

- Musculus** obliquus (abdominis) 103.
 » obliquus (oculi) 323.
 » protractor lentis 332.
 » pyramidalis (oculi) 334.
 » quadratus (oculi) 334.
 » rectus (abdominis) 103.
 » rectus (oculi) 323.
 » retractor bulbi 323, 332.
 » retractor lentis 239.
 » stapedius 250.
 » sphincter pupillae 318.
 » sterno-cleido-mastoideus 292.
 » sterno-hyoideus 103.
 » subcutaneus trunci 84.
 » tensor tympani 290, 330.
 » trapezius 292.
 » trochlearis 333.
Multangulum (os) 237.
Multituberculata 34, 381.
Myctodera 30.
Myelencephalon 243.
Mystacoceti 35, 382.

Nasale (os) 122—135.
Nasoturbinale 312—314.
Naviculare (os) 237.
Neopallium 247.
Neornithes 33.
Neostoma 359.
Nervus abducens 284—290.
 » accessorius Willisii 280, 292.
 » acusticus 280—291.
 » collector 279.
 » facialis 280—291.
 » femoralis 279.
 » glossopharyngaeus 280, 291.
 » hypoglossus 280—293.
 » ischiadicus 279.
 » mesencephalicus 282, 287.
 » obturatorius 279.
 » oculomotorius 280—290.
 » olfactorius 10, 246, 280, 288, 297.
 » opticus 288, 296, 393.
 » praeopticus s. praeolfactorius 281, 288.
 » thalamicus 282.
 » terminalis 282, 288.
 » trigeminus 280—290.
 » trochlearis 280—290.
 » vagus 280—292.
 » vomero-nasalis 282.
Neuralia (ossa) 74.
Neurapophyses 162.
Neurocranium 108.
Neuroglia 242.
Neuroporus 10, 21, 240.
Notoneura 1.
Nuchale (os) 74, 122.

Occipitale (os) 125, 131.
Odontoceti 35, 382.
Oesophagus 354, 461—482.

Olecranon 235.
Omentum 337.
Operculum (auris) 131—135, 346, 348.
Operculare 128—133.
Operculum (cranii) 123—130.
Opistoglypha 376.
Opistoticum (os) 127—131.
Orbitosphenoideum (os) 127—133.
Ornithosauria 32.
Organon adamantinon 366.
Os cloacae 222.
 » coccygis 173, 176, 181.
 » cornu 97.
 » sacrum 184.
 » penis s. priapi 610.
 » pubis 219—226.
Ossa marsupialia 223.
 » pharyngea 129.
 » suprasternalia 189.
Ossicula auditiva 138, 147, 157, 350
Ostium abdominale tubae 551—603
Otica 127—131.
Ovarium 18, 557—601.
Oviductus 551—601.
Ovipara 34, 381, 623.
Ovotestis 585, 607.
Ovovivipara 515.

Pachycardia 4, 496.
Palaeostoma 359.
Palatina (ossa) 127—137.
Palatum durum 138, 139, 157, 306.
 « mole 362.
Palatoquadratum (os) 115—131.
Palpebrae 323, 331—336.
Pallium 145, 264—268.
Pancreas 354, 466—483.
Papilla acustica 340.
 » basilaris 340.
Papillae (linguales) 302.
 » (renales) 596.
Parabponchia 455.
Parachordalia 111.
Paradidymis 606.
Paraophron 603.
Paraphysis 246, 260.
Parapophyses 162.
Parapterum 79.
Paraquadratum 134, 136
Parasphenoideum (os) 122—133.
Parietale (os) 122—131.
Pars iliaca 219.
 » ischio-pubica 219.
 » inferior (labyrinthi) 338.
 » olfactoria 310—313.
 » respiratoria 310—313.
 » superior (labyrinthi) 338
Patella 236.
Pecten (oculi) 329.
Pediculati 30, 194.
Pedunculi cerebri 250—272.
Pelvis (renalis) 553, 595.
Penis 561—615.

- Pentadactyloidea 26, 194.
 Perennibranchiata 30, 414.
 Pericardium 491.
 Perineum 598—615.
 Perissodactyla 35, 238, 385.
 Pessulus 443.
 Petrosium (os) 151.
 Phalanges digitorum 196.
 Phaneroglossa 31, 391.
 Pharynx 354, 494.
 Pharyngobranchialia (ossa) 120, 129.
 Physoclisti 423.
 Physostomi 29, 423.
 Pia mater 275.
 Pinnipedia 35, 388.
 Pisces 26—30.
 Pisiforme (os) 210, 232, 237.
 Placenta 55, 616—634.
 » allantoïdalis 55, 624—634.
 » vitellina 627—632.
 Placentalia 34, 623.
 Plagiotremata 31.
 Plastron 74.
 Platynota 31.
 Platyrrhini 36, 390.
 Platysma myoides 104.
 Plectognathi 30.
 Pleurocentrum 165.
 Pleurodontismus 375.
 Pleuronectidae 29, 57.
 Plexus chorioideus 251.
 » nervorum) 279.
 Plica semilunaris 335.
 Polyphyodontismus 367.
 Polyprotodontia 34, 381.
 Pons Warolii 238, 273.
 Pori abdominales 537—539.
 » femorales 73, 93.
 Forus branchialis 6.
 » genitalis 537, 574.
 Postfrontale (os) 124—155.
 Postminimus 209, 232, 237.
 Postoperculare 133, 148.
 Praedentale (os) 145.
 Praefrontale (os) 124—155.
 Praehallux 209, 231, 232, 237.
 Praemaxillare (os) 127—156.
 Praemolares (dentes) 368, 378—390.
 Praenasale 155, 315.
 Praepollex 209, 231, 232, 237.
 Praeputium 611.
 Praesphenoideum (os) 138, 153.
 Praesternum 187—189.
 Praeoperculum (os) 129.
 Primates 35, 390.
 Proatlas 110, 180, 183.
 Proboscidea 35, 386.
 Processus angularis 158.
 » articularis (vertebrae) 162.
 » cuneiformis 237.
 » epipubicus 219—222.
 » falciformis 329.
 » folianus 148.
 Processus hypoischiadicus 220—222.
 » iliacus 219.
 » infundibuli 265, 266.
 » mastoideus 152.
 » neuroporicus 241.
 » odontoideus 179, 182.
 » paramastoideus 151.
 » pectineus 224.
 » postpubicus 223.
 » praepubicus 219.
 » pterygoideus 131.
 » thyreoideus 135.
 » spinosus (vertebrae) 162.
 » styloideus 158.
 » transversus 162.
 » uncinatus 156.
 » vermicularis 485.
 » zygomaticus 180—181.
 Procoracoideum 214—217.
 Pronatio 235.
 Pronephros 540—586.
 Prooticum (os) 127—151.
 Propterygium 197—211, 227—229.
 Propodium 195.
 Prosencephalon 242.
 Prosimiae 36, 389.
 Prostata 611.
 Prosternum 186—189.
 Proteroglypha 376.
 Protheria 34.
 Protoselachii 28.
 Proventriculus 476.
 Psalterium 480—482.
 Pseudoconcha 312.
 Pterosauria 32.
 Pteroticum (os) 127.
 Pterygia 6.
 Prerygoideum (os) 132—153.
 Pterygopodium 368.
 Pterygopalatina 130, 132.
 Pterylia 79.
 Pubicum (os) 219—226.
 Pulmones 355, 423, 433, 438, 447—460.
 Pulpa dentis 364.
 » plumae 8).
 » squamae 67.
 Puncta lacrymalia 323.
 Pupilla 316—336.
 Pygalia (ossa) 74.
 Pylorus 461.
 Pyramides (cerebri) 258, 273.
 Quadrato-jugale (os) 134—146.
 Quadrato-maxillare 134.
 Quadratum (os) 127—148.
 Rajidae 28.
 Rachis 78.
 Radiale (os) 196—211, 230—240.
 Radices aortae 14, 497—502, 512—518.
 Radii branchiostegi 120—128.
 Radii (plumae) 78.
 Radius (os) 195—210, 230—240.

- Rami communicantes 293, 294.
 » plumae 78.
 Ramus branchio - intestinalis (n. vagi) 292.
 » cochlearis (n. acustici) 350.
 » dorsalis (nervorum) 278, 284.
 » hyomandibularis (n. facialis) 247.
 » lateralis (n. vagi) 292.
 » mandibularis (n. trigemini) 291; (n. facialis) 292.
 » maxillaris (n. trigemini) 290.
 » ophthalmicus (n. facialis) 291; (n. trigemini) 285, 290.
 » palatinus (n. glossopharyngei) 292; (n. facialis) 291.
 » praetrematicus 284—292.
 » posttrematicus 284—292.
 » ventralis (nervorum) 278, 284.
 Ratitae 33.
 Recessus sacculi 338.
 » vestibuli 339.
 Rectum 369, 464, 484.
 Renes 539—599.
 Reptilia 27, 31—33.
 Rete mirabile 510.
 » testis s. Halleri 577, 604.
 Reticulum 480—482.
 Retina 316, 320—322, 327—336.
 Rhombencephalon 245.
 Rhynchocephala 31.
 Rodentia 35, 388.
 Rostrale (os) 145.
 Rostrum 119, 122, 146.
 Rumen 480.

Sacrum (os) 184
 Sacculus (labyrinthi) 338—350.
 Saccus communis 337, 343.
 » endolymphaticus 338.
 » jugularis 533.
 » lacrymalis 323.
 » vasculosus 252, 254, 261—266.
 Sauria 31.
 Sauropsida 26.
 Sauropterygia 32.
 Scala (labyrinthi) 347, 349.
 Scaphoideum 237.
 Scapula 212—218.
 Sclerotica 316.
 Scrotum 603—615.
 Selachii 28.
 Semiplacenta 626.
 Septomaxillare 141.
 Septula 603.
 Septum interorbitale 114.
 Serosa (foetalis) 54, 616.
 Sinus coronarius (cordis) 509, 530.
 » cervicalis 401.
 » prostaticus 606.
 » rhomboidalis 274.
 » terminalis 629.
 » urogenitalis 561, 593—615.
 » venosus 13, 490—527.

 Sirenia 35, 384.
 Solenoglypha 32, 376.
 Sphenoethmoideum (os) 132.
 Sphenoideum (os) 133.
 Sphenolateralis 111.
 Sphincter laryngis 439.
 » oculi 355.
 » pupillae 318.
 Spina scapulae 218.
 Spiraculum 116, 336, 339, 405, 407, 413, 414.
 Splanchnocranium 108.
 Splen 534.
 Spleniale (os) 128—133.
 Squalidae 28.
 Squamata 31.
 Squamosum (os) 127—151.
 Stapes 135, 147, 350.
 Sternum 159, 185—189.
 Stomata 530.
 Stomachus 461, 463—483.
 Stratum corneum 61.
 » granulosum 557.
 » Malpighii 61.
 Stylopodium 195.
 Subchorda 159.
 Sublingua 394.
 Suboperculum 129.
 Substantia adamantina 67, 363.
 » eburnea 67, 363.
 » ossea 364.
 Sulci (cerebri) 250, 269—271.
 Sulcus centralis 270.
 » cruciatus 270.
 » rhinalis 270.
 » splenialis 270.
 Supracleithrale 213.
 Supraoccipitale (os) 126—151.
 Supraorbitalia (ossa) 130.
 Suprascapulare (os) 215.
 Symplecticum (os).
 Symphysis 222—225.
 Syrinx 432, 443—444.

Taeniae musculares 484.
 Tapetum 319.
 Tarsale 191—209, 230—237
 Tarso-metatarsus 234.
 Tarsus 196—209, 230—237.
 Tarsus (palpebrae) 335.
 Telae corioideae 251.
 » telencephalon 245.
 Teleostomi 28.
 Temporale (os) 151.
 Tentorium 275.
 Testes 18, 554—615.
 Tensor tympani 350.
 Thalamencephalon 254.
 Thalamus opticus 251.
 Theca folliculi 557.
 Thecodontismus 375.
 Thecophora 32, 73.
 Thyro-hyalia 159.

- Theromorpha 32.
 Tibia 196—209, 230—237.
 Tibiale (os) 196—209; 230—237.
 Tonsillae 398.
 Toxodontia 35.
 Trabeculae cranii 111.
 Trachea 430, 433—437.
 Tractus intestinalis 354.
 » olphactorius 247, 261, 266.
 » oplicus 288.
 Tragus 532.
 Transversum (os) 139—143.
 Trapezium (os) 237.
 Trochlea 335.
 Truncus anonymus s. brachiocephalicus 528.
 » arteriosus 490, 502—524.
 » collateralis (sympaticus) 294.
 » sympaticus 294.
 Tuba Eustachii 139, 342—350.
 Tuberculum (costae) 175—184.
 » posterius (cerebri) 9, 252.
 Tubuli contorti 553.
 » recti 553.
 » seminiferi 559.
 Tunica albuginea 606.
 » vaginalis 606.
 Tunicata 1.
 Tylopoda 35.
 Typhlopida 32.
 Tympanicum (os) 152, 351.
 Tympanum 336, 346—351.

 Ulna 195—210, 230—240.
 Ulnare (os) 195, 230—235.
 Umbilicus 55.
 Ungulata 34, 84.
 Urachus 586, 597.
 Urethra 597, 604.
 Ureteres 549—597.
 Urochorda 2.
 Urodela 30.
 Uterus 567—634.
 » masculinus 606.
 Utriculus (labyrinthi) 338—350.
 Uvula 362.

 Vagina 589—615.
 Valvula bicuspidalis 527.
 » cerebelli 203.
 » Eustachii 527.
 » foraminis ovalis 527.
 » Thebesi 527.
 » tricuspidalis 527.
 Vas deferens 549—607.

 Vasa afferentia (branchiales) 497.
 » efferentia (branchiales) 497.
 » » (testis) 549—607.
 Velum 12, 362.
 Vena abdominalis 522, 526, 530.
 » anonyma 509.
 » azygos 509—528.
 » branchialis 408, 490, 497, 512—521.
 » brachiocephalica 525, 530.
 » cardinalis 16, 507—530.
 » cava inferior 508—528.
 » » superior 509—528.
 » caudalis 504.
 » coronaria (cordis) 509, 530.
 » cutanea 522.
 » epigastrica 530.
 » hemiazygos 509—528.
 » hepatica 15, 505—507, 519.
 » iliaca 507.
 » jugularis 507—530.
 » lateralis 513, 522.
 » omphalo-mesenterica 493, 504.
 » portarum 505—530.
 » pulmonalis 490, 514—528.
 » renalis 447.
 » subintestinalis 15, 504—513.
 » vertebralis 509, 526.
 Venae advehentes (hepatis) 505; (renales) 507.
 » revehentes (hepatis) 505; (renales) 507.
 Ventriculi (cerebrales) 9—10, 242—278.
 » (cordis) 488—483; 512—527.
 » Morgagni 446.
 Ventriculus 461, 467—483.
 Vesica urinaria 54, 580—597.
 Vesicula seminalis 567, 604.
 Vestibulum (oris) 311; (nasi) 361; (vaginae) 612.
 Vexillum 78.
 Vivipara 615.
 Vomer 122—155.
 Vomero-palatina 132.

 Xiphiplastron 75.
 Xiphisternum 187.

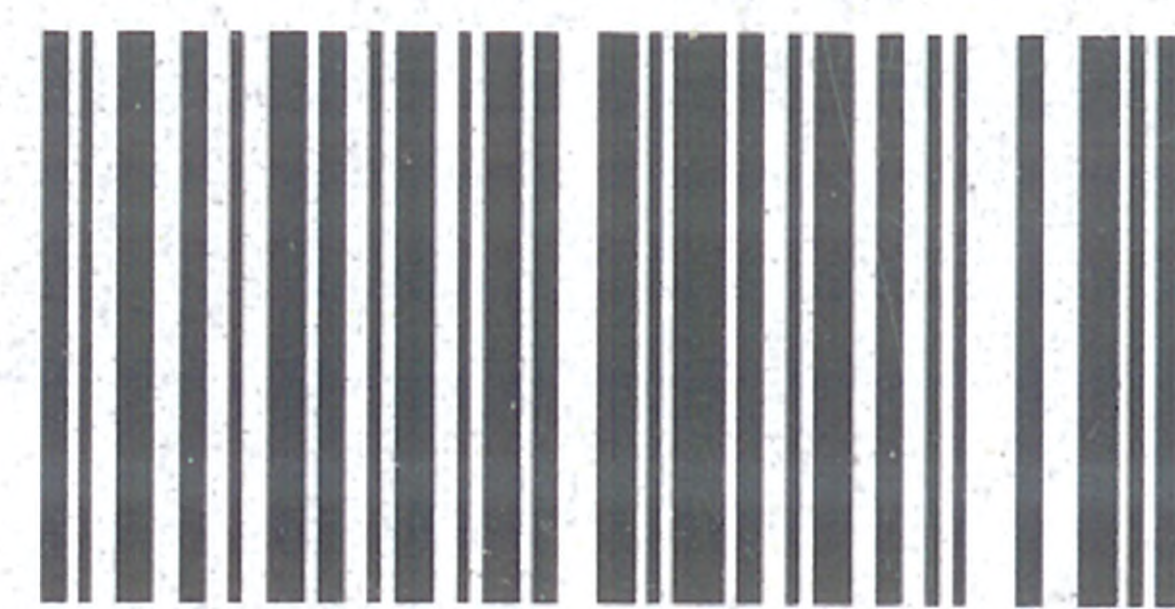
 Zeugopodium 195.
 Zona radiata s. pellucida 36, 557.
 Zonula ciliaris s. Zinni 319.
 Zygantrum 180.
 Zygapophyses (vertebrae) 162.
 Zygomaticum (os) 155.
 Zygosphene 180.





Polska Akademia Nauk
Biblioteka Instytutu im. M. Nenckiego

Sygnatura **2019453**



RCIN
REPOZYTORIUM CYFROWE
INSTYTUTÓW NAUKOWYCH