

Труды ИМПЕРАТОРСКАГО С.-Пе-
тербургскаго Общества Естествоис-
пытателей.

Томъ XXVI. Вып. 4.

Отдѣленіе Зоологическаго и Физиологическаго.

Travaux de la Société Impériale des
Naturalistes de St.-Petersbourg.

Vol. XXVI. Livr. 4.

Section de Zoologie et de Physiologie

РАБОТЫ,
ПРОИЗВЕДЕННЫЯ ВЪ ЛАБОРАТОРІИ
ЗООТОМИЧЕСКАГО КАБИНЕТА
ИМПЕРАТОРСКАГО СЛБ. УНИВЕРСИТЕТА

ПОДЪ РЕДАКЦІЕЙ

В. М. Шилкевича.

№ 7.

Съ 6 таблицами.

С.-ПЕТЕРБУРГЪ.
ПАРОВАЯ СКОРОПЕЧАТНІЯ
Г. П. ПОЖАРОВА
Загородный пр. 8.
1898.





X
1131.

Труды ИМПЕРАТОРСКАГО С.-Петербургскаго Общества Естествоиспытателей.
Томъ XXVI, Вып. 4.
Отдѣленіе Зоологическаго и Физиологическаго.

Travaux de la Société Impériale des Naturalistes de St.-Petersbourg.
Vol. XXVI, Livr. 4.
Section de Zoologie et de Physiologie.

РАБОТЫ,
ПРОИЗВЕДЕННЫЯ ВЪ ЛАБОРАТОРІИ
ЗООТОМИЧЕСКАГО КАБИНЕТА
ИМПЕРАТОРСКАГО С.-ПЕТЕРБУРГСКАГО УНИВЕРСИТЕТА

ПОДЪ РЕДАКЦІЕЙ

В. М. Шликевича.

№ 7.

Съ 6 таблицами.

С.-ПЕТЕРБУРГЪ.
ПАРОВАЯ СКОРОПЕЧАТНЯ
Г. П. ПОЖАРОВА.
загородный просп. 8.
1898

1900
N^o. Ver.

Печатано съ разрѣшеніа Импер. Спб. Общества Естествоиспытателей



ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

И

МЕТАМОРФОЗЪ

LERNAEA BRANCHIALIS L.

Д. Д. Педашенко.

(изъ лабораторіи Зоологическаго Кабинета И. С.-Петербургскаго
Университета).

Съ 6-ю таблицами.

DIE EMBRYONALENTWICKELUNG

UND

METAMORPHOSE

VON

LERNAEA BRANCHIALIS L.

VON

Д. Д. Педасченко.

(aus dem Zoologischen Laboratorium der K. Universität in
St. Petersburg).

Mit 6 lithographischen Doppeltafeln und einem deutschen Resume.



Матеріалъ для предлагаемой работы былъ собранъ мною на Соловецкой біологической станціи Императорскаго С.-Петербургскаго Общества Естествоиспытателей въ 1890 г. и 1894 гг. Въ 1893 г. я напечаталъ статью о дробленіи яйца и образованіи зародышевыхъ листковъ и только въ 1895 году приступилъ къ систематической обработкѣ матеріала.

Консервировалъ я цѣлые яйцевые мѣшки или куски ихъ, а равно и личинокъ обычными способами. Наиболѣе пригодными оказались препараты сулемы (въ насыщенномъ растворѣ), смѣшанной въ различныхъ пропорціяхъ съ концентрированной уксусной кислотой (для постэмбриональных стадій), смѣсь Ланга (для позднихъ эмбриональных стадій G—L) и жидкость Перени (для среднихъ эмбриональных стадій A—F). Для раннихъ стадій я могу рекомендовать смѣсь абсолютнаго спирта (3 части) съ 95% уксусной кислотой (1 часть). Жидкости Флемминга, Клейненберга и нѣкоторыя другія оказались вовсе не пригодными. Окрашивалъ я *in toto* (выдѣливъ предварительно зародыши изъ яйцевыхъ мѣшковъ) по большей части борнымъ карминомъ Гренахера и гематоксилиномъ Эрлиха, а также квасцовымъ карминомъ, гематейномъ и Нѣмасалсіумъ (послѣдніе два по рецептамъ П. Майера). Заливалъ я въ парафинъ черезъ кедровое масло, которое по моему опыту наименѣе съезживаетъ нѣжные объекты, какъ напр. личинки иглокожихъ и другихъ морскихъ животныхъ. Наконецъ, я пробовалъ примѣнить метиленовую синьку и способъ Гольджи, но эта попытка совершенно не удалась.

Раннія стадіи метаморфоза, *metanauplius* и *cyclopidstadium* (или *copepodidstadium*, по терминологіи Гисбрехта), я выводилъ изъ яйца; позднія стадіи и взрослыхъ экземпляровъ я отыскивалъ на жабрахъ камбалъ.

Я заражалъ также камбалъ выведенными изъ яицъ личинками черезъ 3—4 дня послѣ вылупленія ихъ и имѣю небольшое количество такихъ личинокъ, пробывшихъ на камбалѣ до 9 дней. Онѣ не совершили за этотъ промежутокъ времени ни одной линьки и остались на той же стадіи, на которой прикрѣпились къ рыбѣ (*cyclopidstadium*). Едва ли, однако, это было искусственной остановкой развитія. Эта стадія вѣроятно самая продолжительная, такъ какъ въ теченіе ея совершаются наиболѣе глубокія измѣненія во внутренней организаціи личинки. Болѣе подробныя указанія имѣются въ отчетѣ о моей поѣздкѣ на Соловецкую станцію въ 1894 г. (въ Тр. И. Спб. О. Е., т. XXV, в. I., 1895).

Рисунки почти всѣ сдѣланы мною самимъ при помощи рисовальнаго аппарата Аббе-Цейсса, за исключеніемъ рис. 125, 126, 127, исполненныхъ г-жей З. Л. Зубковской, и рис. 128 и 169, исполненныхъ Ю. Н. Вагнеромъ, за что позволю себѣ выразить этимъ лицамъ мою искреннюю признательность.

Въ заключеніе считаю своимъ долгомъ принести здѣсь мою глубокую благодарность Физико-Математическому Факультету И. С.-Петербургскаго Университета, давшему мнѣ средства для напечатанія этой работы, И. С.-Петербургскому Обществу Естествоиспытателей, на средства котораго я совершалъ свои поѣздки на Бѣлое море, и, наконецъ, моему уважаемому учителю проф. В. М. Шимкевичу.

I.

ПЕРВЫЙ ПЕРИОДЪ.

Отъ начала сегментации до стадіи А включительно.

(Рисунки 1—32, табл. I и рис. 39—43, табл. II).

Яйцевые мѣшки представляютъ каждый трубку, неправильно свернутую вокругъ плотнаго осевого столбика. Обороты трубки подвѣшены къ нему посредствомъ перепонки, линія прикрѣпленія которой приближается къ правильной спирали. Самый столбикъ по формѣ своей нѣсколько напоминаетъ *columella* раковинъ *Gasteropoda*. Можно сравнить такимъ образомъ яйцевой мѣшокъ съ такой раковиной; разница между ними заключается въ томъ, что яйцевой мѣшокъ представляетъ свернутый цилиндръ, а раковина конусъ. Кромѣ того обороты мѣшка приблизительно одинаковаго діаметра на всемъ протяженіи осевого столбика, хотя не совсѣмъ правильны, и нѣсколько большіе чередуются съ нѣсколько меньшими; другъ съ другомъ они не срастаются. Дистальный конецъ мѣшка прикрѣпленъ къ концу осевого столбика.

Яйцевой мѣшокъ раздѣленъ поперечными перегородками на одинъ рядъ камеръ, въ которыхъ помѣщается по одному яйцу. Перегородки значительно тоньше стѣнки мѣшка и обыкновенно сильно утолщены на своихъ краяхъ, которыми къ ней прикрѣпляются (l рис. 19). Въ болѣе рѣдкихъ случаяхъ перегородки раздвоены на своихъ краяхъ и прикрѣплены тогда къ стѣнкѣ яйцевого мѣшка двумя расходящимися листками. Онѣ нерѣдко легко отстаютъ отъ нея и на разрѣзахъ большую частью отграничены отъ нея ясной чертой (рис. 19). Повидимому прикрѣпленіе ихъ обусловлено простымъ прилипаніемъ.

Яйцевой мѣшокъ, его осевой столбикъ и перегородки представляютъ, вѣроятно, отвердѣвшее выдѣленіе скорлуповой железы (*Kittdrüse*). Можно предположить, что образованіе

яйцевого мѣшка и перегородокъ относится къ разному времени. Яйца вѣроятно выталкиваются въ уже выдѣленную и отчасти отвердѣвшую, но еще эластичную и растяжимую каплю секрета скорлуповой железы; эта капля даетъ происхождение стѣнкѣ яйцевого мѣшка. Проходя по яйцеводу (точнѣе по *uterus*) мимо отверстія скорлуповой железы, каждое яйцо обволакивается ея секретомъ, который отчасти стирается, благодаря тренію объ стѣнки *uterus* при дальнѣйшемъ движеніи яйца. Секретъ остается главнымъ образомъ на двухъ свободныхъ поверхностяхъ яицъ, которыми они обращены другъ къ другу, и образуетъ внутри яйцевого мѣшка для каждаго яйца особую камеру съ собственными стѣнками. Камеры раздѣлены первоначально двойными перегородками, которыя, прежде чѣмъ успѣютъ вполнѣ отвердѣть, сливаются другъ съ другомъ въ одну, но сохраняютъ иногда на своихъ краяхъ слѣды двойственнаго происхожденія.

Каждый яйцевой мѣшокъ содержитъ по приблизительному расчету до 2000 яицъ.

Кутикулы зародыша. Яйцо не имѣетъ собственныхъ оболочекъ и остается голымъ до стадіи *D* (рис. 35, т. I), когда вмѣстѣ съ образованіемъ конечностей наупліуса на его поверхности выдѣляется первая кутикула. Въ стадіи *G* (рис. 38, т. I), когда уже обозначены всѣ конечности, которыя разовьются въ теченіе эмбриональнаго періода (5 слѣдующихъ паръ), подъ первой кутикулой выдѣляется другая. Разница между ними та, что первая кутикула не одѣваетъ даже наупліусовыхъ конечностей (рис. 105 и 108 т. III). Онѣ лежатъ подъ кутикулой, и выпячиваются замѣтно только послѣ выдѣленія ея на поверхности яйца. Вторая кутикула, напротивъ, выстилаетъ всѣ конечности, даже тѣ, которыя только что залагаются въ моментъ ея выдѣленія (ср. рис. 38, табл. I и рис. 125—128, табл. IV). Я не изображалъ этихъ кутикулъ на рисункахъ, чтобы не усложнять ихъ, за исключеніемъ уже указанныхъ рис. 105 и 108 (табл. III), на которыхъ видна одна первая (наружная) и рис. 153 (табл. IV), на которомъ представлены обѣ. Внутренняя кутикула остается очень тонкой

въ теченіе эмбриональнаго періода развитія. Личинка сохраняетъ ее, покидая яйцевой мѣшокъ, и сбрасываютъ ее только при первой линькѣ, переходя въ такъ наз. циклопообразную стадію (*Cyclopidstadium*).

Ванъ Бенеденъ (E. Van Beneden, 70a и 70c) описываетъ у паразитическихъ Copepoda 2 оболочки яйца—*chorion*, который можно вѣроятно приравнять желточной оболочкѣ (ср. K. Heider, 92, p. 311) и *exochorion*, представляющій „une dépendance de l'ovisac“ и соответствующій поперечнымъ перегородкамъ яйцевого мѣшка у *Lernaea*. Какъ было указано, собственно яйцевыхъ оболочекъ у *Lernaea* не имѣется. Кромѣ этихъ двухъ оболочекъ Ванъ Бенеденъ (70b) находитъ у довольно развитыхъ зародышей еще двѣ кутикулы, именно „cuticule blastodermique“, выделяемую яйцомъ вслѣдъ за образованіемъ бластодермы и кутикулу науплиуса, которая одна выстилаетъ всѣ его конечности, а также развивающіяся затѣмъ позади нихъ. Последняя безъ сомнѣнія отвѣчаетъ внутренней кутикулѣ зародышей *Lernaea*. Что же касается первой, то какъ справедливо замѣчаетъ Гейдеръ, „ihr Auftreten ist wohl nur durch einen in frühe embryonale Perioden verlegten Häutungsprozess zu erklären“ (K. Heider, 92, p. 322).

У *Lernaea* эта (наружная) кутикула выделяется какъ разъ въ моментъ образованія т. е. уже въ началѣ процесса вытягиванія науплиусовыхъ конечностей. Поэтому я считаю ее кутикулой науплиуса. То обстоятельство, что она не выстилаетъ его конечностей мнѣ кажется, висколько не измѣняетъ ея морфологическаго значенія и должно быть объяснено приспособленіемъ зародыша къ новымъ условіямъ линьки внутри яйца. Внутренняя кутикула можетъ быть названа метанауплиальной, такъ какъ сохраняется личинкой, покидающей яйцо въ стадіи метанауплиуса. Такимъ образомъ зародышъ *Lernaea* совершаетъ внутри яйца всего только одну линьку.

Яйцо и его положеніе въ яйцевомъ мѣшкѣ. Яйца *Lernaea*, какъ и многихъ другихъ *Copepoda parasita*, сплюснены

разноименными поверхностями тѣла, но нерѣдко можно встрѣтить группы яицъ, попарно обращенныхъ другъ къ другу своими спинными или брюшными поверхностями. Въ тѣхъ немногихъ яйцевыхъ мѣшкахъ, въ которыхъ я прослѣдилъ положеніе зародышей, они были всѣ обращены брюшной стороной къ проксимальному концу яйцевого мѣшка, за указанными выше исключеніями.

На довольно позднихъ стадіяхъ развитія положеніе зародыша въ яйцевомъ мѣшкѣ обозначено благодаря двумъ парамъ пигментныхъ пятенъ (на бокахъ и на заднемъ концѣ тѣла) просвѣчивающихъ сквозь стѣнку яйцевого мѣшка. Эти пятна расположены вдоль мѣшка въ четыре ряда, большею частью правильныхъ, но нерѣдко прерванныхъ мѣстами. Кромѣ того эти ряды не вполне параллельны оси яйцевого мѣшка (т. е. оси самой трубки, а не осевому столбику) и образуютъ на его поверхности крутую спираль, прерывающуюся черезъ извѣстные промежутки. Это показываетъ, что яйцевой мѣшокъ не только обернутъ вокругъ осевого столбика, но и нѣсколько закрученъ вокругъ собственной оси.

Головные концы зародышей находятся по большей части на наружной сторонѣ оборотовъ яйцевого мѣшка, а хвостовые обращены къ осевому столбику. Благодаря этому передняя половина яйца обыкновенно менѣе сильно сплюснута, чѣмъ задняя и на сагиттальныхъ разрѣзахъ (т. е. въ дорзовентральномъ направленіи) головной конецъ зародыша шире хвостового. Но случается, что правильность расположенія зародышей нарушается и въ этомъ отношеніи, именно въ тѣхъ мѣстахъ яйцевого мѣшка, гдѣ прерывается правильность расположенія пигментныхъ пятенъ. Здѣсь встрѣчаются зародыши въ самыхъ разнообразныхъ положеніяхъ. Нѣкоторые, напр., обращены однимъ бокомъ къ наружной сторонѣ оборота яйцевого мѣшка, а другимъ къ осевому столбику; такіе зародыши совершенно асимметричны, одна сторона тѣла ихъ сильно сплюснута, чѣмъ другая и срединная плоскость не совпадаетъ съ продольнымъ діаметромъ яйца; широкія и плоскія конечности одной стороны сильно отличаются отъ почти круг-

лыхъ въ поперечномъ сѣченіи конечностей другой стороны. Я привожу эти факты, такъ какъ они имѣютъ отношеніе къ вопросамъ, выдвинутымъ теперь экспериментальной эмбриологіей, и, какъ мнѣ кажется, согласуются больше со взглядами Ру на механизмъ развитія, чѣмъ со взглядами О. Гертвига.

Дробленіе яйца полное, но неравномѣрное. Просматривая подъ микроскопомъ цѣлыя яйца на отдѣльныхъ стадіяхъ сегментаціи, получаешь впечатлѣніе типичнаго частичнаго дробленія. Вотъ почему, вѣроятно, Ванъ Бенеденъ (E. Van Beneden, 70b) и приписалъ его нѣкоторымъ паразитическимъ *Copepoda* (*Lernaeopoda* и *Hessia*). У *Lernaea* часть ребра яйца, соответствующая головному концу зародыша, занята сначала нѣсколькими крупными клѣтками, затѣмъ цѣлой кучкой ихъ (рис. 5—14, табл. I). Но, какъ показываютъ разрѣзы всѣхъ стадій дробленія, подъ этими клѣтками, только лежащими на желткѣ и совершенно отъ него обособленными, находится внутри самаго желтка комокъ протоплазмы и всегда только одинъ комокъ (рис. 21, dz). Отъ этого кома отдѣляются первые бластомеры (микромеры) и затѣмъ послѣдовательно новые, которые ложатся на ребрѣ яйца и присоединяются къ старымъ. Одновременно съ этимъ размножаются и ранѣе отдѣлившіеся бластомеры (микромеры). Такой способъ дробленія можно сравнить съ типомъ поверхностнаго дробленія яйца, напр. наѣкомыхъ. Разница та, что у послѣднихъ сегментаціонное ядро распадается сначала внутри желтка на извѣстное число равноправныхъ производныхъ, которыя затѣмъ приблизительно одновременно выступаютъ съ окружающей ихъ протоплазмой на поверхность желтка и обособляются отъ него. При этомъ бластомеры распределяются болѣе или менѣе равномѣрно по всей поверхности яйца. Можно было бы поэтому назвать дробленіе яйца *Lernaea* поверхностнымъ униполярнымъ, въ отличіе отъ поверхностнаго мультиполярнаго наѣкомыхъ, если бы у *Lernaea* не наблюдалось еще одной особенности, которой я придаю очень

существенное значеніе. Я могъ убѣдиться, что въ тотъ же моментъ, когда протоплазматическій комокъ желтка отдѣляется отъ себя новый бластомеръ, всѣ остальные дѣлятся пополамъ. Такимъ образомъ число ихъ всегда нечетное, за исключеніемъ тѣхъ случаевъ, когда дѣленіе нѣкоторыхъ бластомеровъ нѣсколько запаздываетъ; во всякомъ случаѣ оно становится нечетнымъ въ концѣ каждой стадіи дробленія. Другими словами весь питательный желтокъ постоянно связанъ съ однимъ только изъ продуктовъ дѣленія яйца — единственнымъ макромеромъ и самъ въ дѣленіи не участвуетъ. Макромеръ дѣлится одновременно со всѣми микромерами, но на двѣ неравныя части, одна получаетъ весь питательный желтокъ, другая вовсе лишена его. Вотъ почему я причисляю способъ дробленія яйца *Lernaea* къ типу неравнобѣрной сегментаціи.

Рис. 2, 16 и 3 изображаютъ послѣдовательныя фазы перваго дѣленія. Яйцо распадается въ экваторіальномъ (поперечномъ) направленіи на чисто протоплазматическій микромеръ (1) и макромеръ, въ которомъ остается весь питательный желтокъ. На рис. 2 микромеръ еще связанъ съ протоплазмой макромера. Въ соединяющемъ ихъ тяжѣ разрѣзы обнаруживаютъ каріокINETическую фигуру. Разрѣзъ, изображенный на рис. 16, относится къ слѣдующей фазѣ дѣленія и показываетъ, что микромеръ вполне отдѣленъ отъ макромера рѣзкой чертой; ядро замѣтно только въ микромерѣ, гдѣ оно быстро переходитъ въ стадію покоя. Протоплазма макромера стягивается въ комокъ, который передвигается ближе къ центру яйца вдоль по его продольному діаметру. Комокъ этотъ имѣетъ звѣздчатую форму, отсылаетъ лучеобразныя отростки внутрь желтка и помощью толстаго отростка связанъ со слоемъ протоплазмы, который стелится по поверхности желтка, подъ микромеромъ. Этотъ поверхностный слой постепенно втягивается въ центральную массу, равно какъ и всѣ отростки ея; затѣмъ и въ ней становится замѣтнымъ ядро (рис. 3).

Протоплазма макромера отсылаетъ на поверхность желтка сбоку отъ перваго микромера толстый отростокъ, который

нѣсколько утолщается на своемъ периферическомъ концѣ (рис. 4). Ядро находится въ перемычкѣ между этимъ периферическимъ утолщеніемъ и центральнымъ комкомъ и здѣсь оно дѣлится. Вслѣдъ затѣмъ периферическій комокъ обособляется отъ желтка. Этотъ второй микромеръ гораздо меньше перваго (рис. 5 и 6, *a*). Протоплазма макромера, иногда вовсе не замѣтная на цѣломъ яйцѣ (рис. 6) опять стягивается отъ периферіи яйца по направленію къ его центру (рис. 5), но сохраняетъ, какъ и на предыдущихъ стадіяхъ, экваторіальное центрическое положеніе.

На слѣдующей изъ наблюдавшихся стадій (рис. 7) находимъ на ребрѣ яйца 3 микромера, причемъ бросается въ глаза, что они почти одинаковой величины, приблизительно такой же, какъ второй микромеръ на предшествовавшей стадіи (рис. 5 и 6, *a*). Очевидно одинъ изъ нихъ (рис. 7, *a*) представляетъ второй микромеръ, другіе два (рис. 7, *b* и *c*) — продукты дѣленія перваго. Протоплазма макромера на указанномъ рисункѣ выступаетъ на поверхность желтка подъ микромерами и уже готовится къ отдѣленію 4-го микромера. Въ болѣе раннихъ фазахъ этой стадіи она имѣетъ форму клина, прилежащаго основаніемъ къ периферіи желтка и обращеннаго вершиной къ его центру, какъ и въ соотвѣствующихъ фазахъ дальнѣйшихъ стадій (рис. 9, 10).

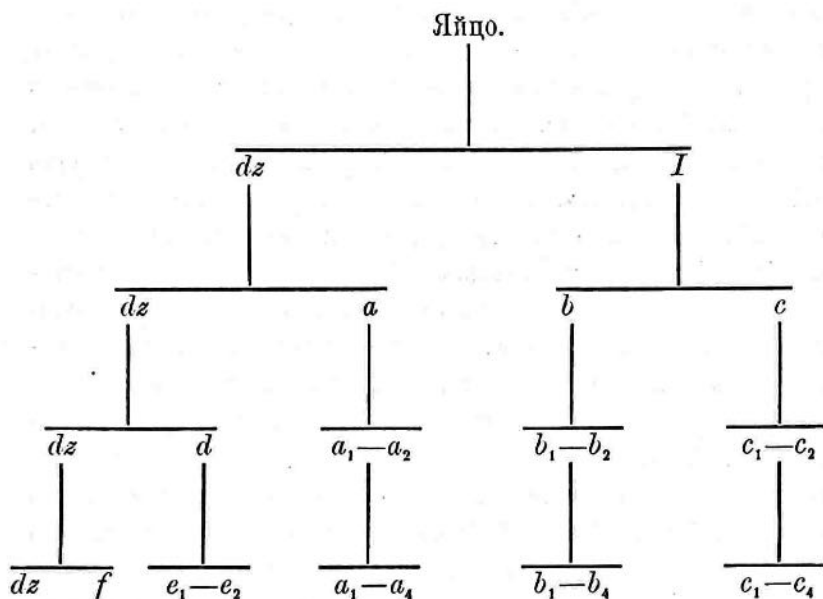
Стадіи 2-хъ и 3-хъ микромеровъ (рис. 4—7) слѣдуетъ разсматривать, какъ послѣдовательныя фазы второго меридиональнаго дѣленія яйца. Направленіе дѣленія перваго микромера (I) и особенно макромера правда не совпадаетъ съ меридіаномъ, но значительно къ нему приближается, благодаря тому обстоятельству, что ядерное веретено лежитъ въ обоихъ случаяхъ не въ горизонтальной плоскости, а нѣсколько наклонено въ дорзовентральномъ направленіи (ср. рис. 17 и 19). Другими словами плоскости, въ которыхъ дѣлятся макро- и микромеръ пересекаютъ спинную и брюшную поверхности не подъ прямымъ, а подъ острымъ угломъ. На цѣломъ яйцѣ съ тремя микромерами это выражается въ томъ, что микромеры налегаютъ нѣсколько другъ на друга своими краями.

Слѣдующее 3-е дѣленіе яйца совершается тоже въ меридіональномъ направленіи (рис. 8, 9, 17, 18, 19 и 22). Отъ протоплазмы макромера по предыдущему отдѣляется новый 4-ый микромеръ (рис. 8 и 17*d*). На поперечномъ разрѣзѣ яйца на уровнѣ экватора ядернаго веретена, лежащаго въ перемычкѣ между обособляющимся 4-мъ микромеромъ и протоплазмой макромера (рис. 19), ядерная пластинка имѣетъ форму широкаго овала, притомъ поставленнаго косо по отношенію къ спинной и брюшной поверхностямъ. Первое обстоятельство объясняется тѣмъ, что веретено отклонено отъ поперечной плоскости, въ которой лежатъ протоплазма макромера и связанный съ нею микромеръ; второе — указываетъ на то, что ось веретена не параллельна спинной и брюшной поверхностямъ, а пересѣкаетъ ихъ подъ нѣкоторымъ угломъ. Дѣленіе макромера совершается, слѣдовательно, въ плоскости, которая приближается къ меридіональной. Одновременно съ этимъ первые 3 микромера дѣлятся въ горизонтальной т. е. меридіональной плоскости (рис. 18). Результатомъ 3-го дѣленія яйца является такимъ образомъ 7 микромеровъ, лежащихъ на ребрѣ макромера; изъ нихъ 6 попарно вполне отвѣчаютъ другъ другу по положенію и формѣ (рис. 9 и 22, *a*, *b*, *c*).

Переходъ отъ стадіи восьми къ стадіи 16 бластомеровъ совершается посредствомъ экваторіальнаго дѣленія ихъ (рис. 10—13 и 21). Сначала дѣлятся обѣ среднихъ пары микромеровъ (рис. 9 и 10, *b* и *c*), затѣмъ третья—крайняя пара ихъ (рис. 12, *a*). Расположеніе микромеровъ такое же правильное, какъ и на предыдущей стадіи, съ той разницей, что 3 пары микромеровъ замѣщены тремя четвертками (рис. 21). Впрочемъ эта правильность расположенія очень часто нарушается (рис. 11), но и въ этомъ случаѣ каждому микромеру брюшной стороны яйца отвѣчаетъ такой же точно микромеръ на спинной сторонѣ за исключеніемъ, разумѣется, непарнаго микромера *d*. Онъ дѣлится позже всѣхъ микромеровъ и въ отличіе отъ нихъ въ горизонтальномъ направленіи. Послѣ дѣленія его число микромеровъ становится временно четнымъ. Я наблюдалъ именно стадіи, вполне отвѣчающія рис. 12, но

сть парнымъ микромеромъ *d*. Въ этомъ случаѣ запоздало дѣленіе макромера. Общія очертанія и положеніе протоплазматической массы макромера видны на рис. 9—11. Сагиттальные разрѣзы показываютъ (рис. 21), что она нѣсколько сдвинута на одну сторону яйца — по всей вѣроятности на спинную. Ядра въ пей не замѣтно; оно становится видимымъ только во время дѣленія. На рис. 12 видно, что она приблизилась къ свободной поверхности желтка сбоку отъ кучки микромеровъ т. е. къ тому пункту, гдѣ происходило до сихъ поръ ея дѣленіе. Къ сожалѣнію мнѣ не удалось захватить самый моментъ дѣленія ея. Въ ближайшей изъ наблюденныхъ мною фазъ описываемой стадіи на поверхности желтка имѣется 15 микромеровъ (рис. 13). По бокамъ трехъ четверокъ, очевидно соответствующихъ четверкамъ *a*, *b*, *c*, рис. 12, лежатъ съ одной стороны одинъ непарный микромеръ *f*, съ другой пара микромеровъ *e*. Протоплазматическая масса макромера имѣетъ ту же форму и положеніе, что и на предыдущихъ стадіяхъ (рис. 9, 10 и 21), но на цѣломъ яйцѣ не просвѣчиваетъ черезъ желтокъ, такъ какъ значительно уменьшилась въ объемѣ и отчасти прикрыта микромерами (ср. рис. 21), а потому не видна на рис. 13. Остается выяснить происхожденіе непарнаго микромера *f*. Я предполагаю, что онъ отдѣлился отъ макромера. Если допустить, что послѣдній не принималъ никакого участія въ образованіи новыхъ микромеровъ, остается предположить, что отъ непарнаго микромера *d* предыдущей стадіи (рис. 12) произошли 3 новыхъ микромера: пара *g* и непарный *f*; остальные шесть паръ соответствуютъ тогда тремъ четверкамъ *a*, *b*, *c* рис. 12. Мало вѣроятно, чтобы тотчасъ послѣ дѣленія blastomeres одна только изъ его половинокъ раздѣлилась снова, а другая долго оставалась не раздѣленной; между тѣмъ это необходимо для того, чтобы изъ одного blastomeres *d* получилось ихъ три. Мнѣ кажется, что расположеніе микромеровъ на рис. 13 и положеніе протоплазмы макромера на рис. 12 достаточно убѣдительно говорятъ въ пользу перваго предположенія, имѣя, конечно, въ виду предыдущія стадіи дробленія.

Весь изложенный процесс дробления до стадіи 16 бластомеров можно представить слѣдующей схемой:



Какимъ путемъ совершается переходъ отъ стадіи 16 къ стадіи 32 бластомеровъ я не прослѣдилъ непосредственно. Всего вѣроятно, что вмѣстѣ съ дѣленіемъ всѣхъ 15 микромеровъ дѣлится и макромеръ (по предыдущему на макро — и микромеръ). Но микромеры дѣлятся далеко не одновременно; наблюдаются стадіи съ различнымъ числомъ ихъ, въ предѣлахъ отъ 15 до 30. На этихъ стадіяхъ они теряютъ свое правильное и симметричное расположеніе, благодаря чему становится все труднѣе уяснить себѣ происхожденіе каждаго изъ нихъ. Протоплазма макромера сохраняетъ пока ту же форму и положеніе на ребрѣ желтка подѣ микромерами и только послѣ стадіи 32 бластомеровъ переходитъ на спинную сторону яйца. Вотъ почему я думаю, что въ промежуткѣ между стадіями 16 и 32 бластомеровъ отъ нея отдѣляется еще одинъ микромеръ. На этомъ заканчивается ея участіе въ дробленіи яйца.

Яйцо съ числомъ микромеровъ нѣсколько большимъ 31 представлено на рис. 14. Съ той стороны его, съ которой снятъ рисунокъ можно насчитать въ немъ 16 микромеровъ; съ другой, не изображенной,—около того же; но между этими двумя слоями, какъ показываютъ сагиттальные разрѣзы (рис. 24), вклинивается спереди по крайней мѣрѣ еще одинъ рядъ клѣтокъ, видимый на цѣломъ яйцѣ только съ ребра его. Протоплазма макромера имѣетъ уже совершенно иное положеніе (рис. 24, *dz*); съ ребра яйца, гдѣ она закончила свою роль, она перекочевала на одну изъ сторонъ его, именно на спинную, судя по дальнѣйшей судьбѣ ея. Но самое важное отличіе этой стадіи отъ предыдущихъ это появленіе замкнутой полости между макромеромъ и микромерами (рис. 23 и 24, *blc*). Послѣдніе плотно прилежатъ другъ къ другу и образуютъ эпителиальный колпачекъ, который въ видѣ свода возвышается надъ желткомъ. Яйцо представляетъ однослойный пузырь, одна изъ клѣтокъ котораго заключаетъ весь питательный желтокъ. Оно находится, слѣдовательно, въ стадіи *blastula* или точнѣе—*amphiblastula*. Вѣроятно, оно вступило въ эту стадію съ 32 бластомерами (31 микромеромъ), т. е. послѣ 5-го дѣленія протоплазматической массы желтка, такъ какъ собственно это—главный моментъ каждой изъ стадій дробленія; дѣленіе нѣкоторыхъ микромеровъ можетъ нѣсколько запаздывать или наоборотъ опережать его.

Образованіе зародышевыхъ листковъ. Съ этой же стадіи 32-хъ бластомеровъ начинается дифференцировка зародышевыхъ листковъ, именно съ момента перемѣщенія протоплазмы макромера на спинную сторону желтка. Продукты дальнѣйшаго дѣленія ядра и протоплазмы макромера уже не выступаютъ болѣе на поверхность желтка; они остаются внутри него и превращаются въ желточные клѣтки, насчетъ которыхъ развивается средняя кишка *Lernaea*. Макромеръ представляетъ, такимъ образомъ первый энтодермическій элементъ, а его протоплазма и ядро въ то-же время — первую желточную клѣтку. Микромеры даютъ происхожденіе всѣмъ элементамъ экто- и мезодермы и половымъ, которые обособляются очень рано.

До сихъ поръ микромеры прикрывали лишь небольшую переднюю часть ребра желточнаго диска (макромера), почти не заходя на его стороны, сначала въ видѣ плотной кучки клѣтокъ (рис. 21), затѣмъ въ видѣ полаго колпачка (рис. 23 и 24). На слѣдующей далѣе стадіи (рис. 15) число микромеровъ значительно увеличивается исключительно путемъ дѣленія ихъ и безъ всякаго участія протоплазмы и ядра макромера. Края бластодермического колпачка сдвигаются на спинную и брюшную поверхности желтка и протискиваются между нимъ и стѣнкой яйцовой камеры. Сдавленный ими желтокъ выполняетъ сегментаціонную полость. Въ болѣе раннихъ фазахъ этой стадіи лишь передній сегментъ макромера прикрытъ слоемъ все еще довольно высокихъ клѣтокъ; въ болѣе позднихъ фазахъ ея половина желтка или даже больше покрыта слоемъ болѣе плоскихъ клѣтокъ (рис. 15). На ребрѣ яйца клѣтки вообще нѣсколько выше, чѣмъ на сторонахъ его (рис. 29—31), потому что здѣсь онѣ испытываютъ меньшее давленіе; по всего выше и крупнѣе онѣ на краяхъ клѣточного покрова желтка (рис. 26, 27, 30, 31); онѣ расположены здѣсь тѣснѣе и въ нихъ наиболѣе часто встрѣчаются каріокINETические фигуры. Очевидно, наростаніе клѣточного покрова происходитъ главнымъ образомъ насчетъ этихъ краевыхъ клѣтокъ, путемъ дѣленія ихъ въ направленіяхъ, перпендикулярныхъ къ поверхности яйца. Такое же дѣленіе, наблюдается, впрочемъ, и во всѣхъ прочихъ клѣткахъ колпачка, но гораздо рѣже.

Краевыя клѣтки дѣлятся кромѣ того въ тангентальномъ направленіи, т. е. параллельно поверхности яйца (рис. 26 и 31, *rz*). При этомъ съ ихъ внутренней стороны отдѣляются небольшія клѣтки, которыя сдавливаются между желткомъ и его клѣточнымъ покровомъ и благодаря этому сильно сплющиваются. Это мезодермические элементы. Они имѣютъ небольшое компактное, интенсивно окрашенное ядро. На разрѣзѣ оно кажется вытянутымъ, а сама клѣтка веретенообразной (рис. 27, 28, *mes*). Такіе элементы отдѣляются, повидимому, всѣми краевыми клѣтками, по крайней мѣрѣ на рис. 31 видно тангентальное дѣленіе краевой клѣтки на спинной сторонѣ яйца.

Наконецъ, на многихъ сагиттальныхъ разрѣзахъ по срединѣ брюшнаго края клѣточного покрова желтка подѣ большими краевыми клѣтками можно легко замѣтить одну (рис. 31, *gz*) или двѣ (рис. 26 и 27, *gz*) клѣтки, еще болѣе крупныхъ и чрезвычайно на нихъ похожихъ по своему строенію. Серія послѣдовательныхъ разрѣзовъ одного яйца, съ которой сняты рис. 25—28, позволяетъ убѣдиться, что такихъ клѣтокъ четыре, и что онѣ расположены крестъ на крестъ, т. е. двѣ изъ нихъ лежатъ въ срединной плоскости (рис. 26 и 27), другія двѣ въ плоскости, перпендикулярной къ срединной и проходящей въ промежуткѣ между двумя первыми клѣтками (рис. 25 и 28; на послѣднемъ задѣтъ только наружный край одной изъ боковыхъ клѣтокъ; ср. также рис. 36, *gz*). На рис. 31 обособилась пока только одна изъ нихъ. Это половыя клѣтки. Онѣ очень долго сохраняютъ свое первоначальное положеніе по срединѣ брюшной стороны яйца и взаимное расположеніе.

Едва-ли можетъ быть сомнѣніе въ томъ, что половыя клѣтки образуются на счетъ краевыхъ, по крайней мѣрѣ судя по величинѣ ихъ; но какимъ образомъ? путемъ-ли тангентальнаго дѣленія краевыхъ клѣтокъ, какъ мезодермическіе элементы, или путемъ иммиграціи четырехъ краевыхъ клѣтокъ подѣ клѣточный покровъ желтка? Я думаю, что именно послѣднимъ способомъ и вотъ по какимъ соображеніямъ. Половыя клѣтки отвѣчаютъ по размѣрамъ особенно крупнымъ краевымъ, какія обыкновенно встрѣчаются только на ребрѣ яйца (ср. рис. 15). Поэтому трудно допустить, чтобы онѣ являлись продуктомъ дѣленія клѣтки, меньшей, чѣмъ онѣ сами. Краевыя клѣтки оживленно дѣлятся какъ разъ въ области образованія половыхъ клѣтокъ и производятъ при этомъ мезодермическіе элементы гораздо меньшихъ размѣровъ (рис. 25, 26, 27). На рис. 30, справа, видно начало процесса обособленія половыхъ клѣтокъ. Здѣсь нѣсколько микромеровъ, расположенныхъ ближе къ краю клѣточного покрова желтка, налегаютъ другъ на друга своими задними (нижними) концами. Краевая клѣтка почти скрыта подѣ вышележащимъ микромеромъ. На другихъ препаратахъ надѣ

брюшными краевыми клѣтками желтокъ нѣсколько выпячиваетъ наружу свой клѣточный покровъ, благодаря чему брюшной край послѣдняго нѣсколько заворачивается внутрь, по направленію къ желтку; это еще болѣе ранняя фаза. Краевая клѣтка упирается во вдавленный ею желтокъ и испытываетъ давленіе всѣхъ выше лежащихъ микромеровъ. Они вдавливаютъ ее еще глубже въ желтокъ и затѣмъ скользятъ по ее наружной поверхности (рис. 30). На рис. 31 только что обособилась первая половая клѣтка (*gz*); она отвѣчаетъ по размѣрамъ краевой и прикрыта нѣсколько меньшей клѣткой, вѣроятно, лежавшимъ раньше надъ нею микромеромъ. На другомъ сходномъ съ этимъ препаратѣ можно видѣть уже двѣ лежащихъ рядомъ половыхъ клѣтки.

Клѣточный покровъ, на половину обросшій желтокъ, складывается такимъ образомъ изъ элементовъ трехъ родовъ: 1) чисто эктодермическихъ, которые размножаются путемъ дѣленія въ плоскостяхъ, перпендикулярныхъ къ поверхности яйца; 2) еще индифферентныхъ краевыхъ клѣтокъ, которыя въ томъ же направленіи отдѣляютъ отъ себя элементы эктодермы, а дѣлясь параллельно поверхности яйца — мезодермическіе; подъ именемъ краевыхъ клѣтокъ, слѣдуетъ понимать не непременно одинъ только крайній рядъ клѣтокъ; я думаю, напротивъ, что индифферентные элементы могутъ мѣстами скучиваться другъ надъ другомъ; 3) наконецъ, изъ 4 половыхъ клѣтокъ, которыя лежатъ сначала по срединѣ брюшнаго края клѣточного покрова желтка, а затѣмъ иммигрируютъ подъ эктодерму. Съ этого только момента половыя клѣтки ясно отличимы отъ прочихъ; но весьма вѣроятно, что онѣ обособляются гораздо раньше быть можетъ даже на стадіи *blastula*. Процессъ обрастанія макромера микромерами представляетъ, слѣдовательно, эпиболическую гастрულацию (*sterrogastrula*) и края клѣточного покрова желтка, занятые индифферентными элементами, соответствуютъ краямъ бластопора.

Какъ было сказано, съ того момента, какъ протоплазма и ядро макромера перепли съ ребра желтка на его спинную сторону (послѣ 5-го дѣленія макромера), продукты дальнѣйшаго дѣленія ихъ остаются въ желткѣ и превращаются въ

желточные элементы. Другими словами макромеръ — первый энтодермическій элементъ — превращается изъ клѣтки въ синцитій.

На очень многихъ разрѣзахъ стадіи *gastrula* ядро и протоплазма макромера, т. е. первая желточная клѣтка, вовсе не замѣтна. Объясняется это тѣмъ, что протоплазматическое тѣло ея небольшихъ размѣровъ и при блѣдной окраскѣ легко ускользаетъ отъ вниманія. Ядро же въ покоющемся состояніи и въ профазѣхъ дѣленія вовсе не видимо, какъ большею частью и во время сегментаціи яйца. Изъ цѣлаго ряда яицъ взятыхъ изъ одного яйцевого мѣшка желточная клѣтка была найдена лишь въ одномъ, да и то благодаря только тому, что она захвачена какъ разъ въ моментъ дѣленія (рис. 31, dz). Она находится на спинной сторонѣ яйца ближе къ головному концу его и въ срединной плоскости; она лежитъ у самой поверхности желтка, непосредственно подъ эктодермой, но въ самомъ желткѣ, а не на немъ. Наружный контуръ ея протоплазматическаго тѣла непосредственно продолжается въ контуръ желтка; внутренній контуръ ея не рѣзокъ и постепенно теряется въ желткѣ. Ядерное веретено, котораго хроматиновая пластинка выступаетъ очень рѣзко, направлено параллельно продольной оси яйца, т. е. желточная клѣтка дѣлится въ поперечномъ направленіи.

Въ яйцахъ взятыхъ изъ другихъ яйцевыхъ мѣшковъ желточная клѣтка имѣетъ большею частью чрезвычайно характерное строеніе (рис. 29). Протоплазматическаго тѣла у нея вовсе замѣтно. Блѣдное пузырчатое ядро конической формы почти прилежитъ къ эктодермѣ своимъ основаніемъ, а остріемъ вдается въ желтокъ. На болѣе позднихъ стадіяхъ развитія, когда число желточныхъ элементовъ довольно значительно, они имѣютъ именно такой гистологическій характеръ и сохраняютъ его до превращенія своего въ эпителий средней кишки. Возможно, что и въ періодѣ гастрულации они приобретаютъ его только послѣ раздѣленія первоначально единственной желточной клѣтки и что, слѣдовательно, на описываемомъ препаратѣ я нашелъ только одно изъ нѣсколькихъ ядеръ, уже имѣющихся въ желткѣ. Я сохраняю за ними названіе жел-

точных клѣтокъ, а не ядеръ, такъ какъ это терминъ вполне опредѣленнаго значенія, вошедшій во всеобщее употребленіе, и понимаю подъ этимъ названіемъ отдѣльные элементы синцитія, въ петляхъ котораго взвѣшены зерна питательнаго желтка.

Наконецъ, на одномъ препаратѣ (рис. 30) желточная клѣтка имѣетъ небольшое, блѣдно окрашенное плоское тѣло; ея небольшое ядро по строенію своему сходно съ ядрами микромеровъ, т. е. состоитъ изъ группы рѣзко окрашенныхъ хроматиновыхъ зеренъ, лежащихъ въ болѣе свѣтломъ полѣ. Я допускаю, что въ этомъ случаѣ мы имѣемъ дѣло или съ перерѣзанной ядерной пластинкой каріокинетической фигуры, или же съ одной изъ промежуточныхъ стадій превращенія желточной клѣтки въ ея дефинитивную форму. На другихъ препаратахъ я дѣйствительно нашелъ двѣ желточныхъ клѣтки (одну на спинной сторонѣ, другую на ребрѣ ближе къ брюшной сторонѣ) съ ясно выраженнымъ тѣломъ и ядромъ, представляющимъ промежуточную форму между ядромъ бластомера и типичнымъ желточнымъ.

Какъ было упомянуто, желточные клѣтки на болѣе позднихъ стадіяхъ развитія встрѣчаются на разрѣзахъ въ довольно значительномъ количествѣ, но ни на одномъ препаратѣ, кромѣ изображеннаго на рис. 31, я не видалъ дѣленія ихъ. Большею частью онѣ имѣютъ строеніе, сходное съ представленнымъ на рис. 29, за исключеніемъ тѣхъ случаевъ, когда имъ выпадаетъ на долю болѣе опредѣленная роль (участіе въ разрушеніи спинного органа, передвиженія внутри желтка и т. п.). Форма ихъ, конечно, варьируетъ: то коническая, то вытянутая параллельно поверхности желтка, то веретенообразная, то неправильная бисквито-образная. Желточные клѣтки послѣдней формы, въ связи съ полнымъ отсутствіемъ въ желткѣ каріокинетическихъ фигуръ, невольно наводятъ на мысль, что онѣ, быть можетъ, размножаются прямымъ путемъ.

Стадія А. На ближайшей изъ изслѣдованныхъ мною стадій развитія (рис. 32 А) процессъ эпиболія является вполне законченнымъ. Микромеры вполне обросли макромеръ, кото-

рый въ свою очередь превратился въ синцитій. Желтокъ покрытъ слоемъ невысокихъ эктодермическихъ клѣтокъ (рис. 39, табл. II). Только въ передней трети яйца клѣтки эти расположены довольно правильными поперечными рядами; дальше назадъ онѣ расположены менѣе правильно (рис. 32 А) и образуютъ дуги, обращенныя вершиной назадъ. Направленіе каріокинетическихъ фигуръ вполне отвѣчаетъ такому расположенію; въ передней половинѣ яйца оно продольное или поперечное, въ задней косое. Сагиттальные разрѣзы (рис. 39, табл. II) показываютъ, что клѣтки эктодермы болѣе плоски на переднемъ полюсѣ яйца и становятся постепенно крупнѣе и выше по направленію къ заднему полюсу. Здѣсь эктодерма рѣзко прерывается и обнажаетъ скопленіе крупныхъ клѣтокъ, вполне сохранившихъ строеніе бластомеров на послѣднихъ стадіяхъ дробленія (рис. 32 и 39, *ind*); это краевыя клѣтки предыдущей стадіи. Онѣ расположены въ нѣсколько слоевъ, что едва ли можно объяснить однимъ только быстрымъ размноженіемъ краевыхъ клѣтокъ бластодермического колпачка послѣ заростанія бластопора; вѣроятно, края колпачка не только смыкаются надъ желткомъ, но и заворачиваются при этомъ нѣсколько внутрь. Болѣе глубоко лежащіе слои этого скопленія крупныхъ клѣтокъ представляютъ мезодермическіе элементы. Поверхностный слой, какъ было упомянуто, не прикрытъ плоской эктодермой и переходъ къ ней очень рѣзокъ. Онъ остается обнаженнымъ и на слѣдующей стадіи. Со временемъ изъ продуктовъ дѣленія его элементовъ дифференцируются съ одной стороны мезодермическіе, съ другой (на поверхности) эктодермическіе. Поэтому на этой и слѣдующей стадіи еще заслуживаютъ вполне названіе индифферентныхъ.

Поперечные разрѣзы черезъ задній конецъ зародыша показываютъ, что крупныя мезодермическія клѣтки расположены совершенно симметрично (рис. 43, *mes*). Онѣ вдвигаются на брюшной сторонѣ въ промежутокъ между желткомъ и эктодермой и заканчиваются напередн четырьмя клѣтками, расположенными въ одинъ поперечный рядъ (рис. 39 и 42). Между крупными клѣтками хвостоваго скопленія мезодермы

встрѣчаются и типичные мелкіе и плоскіе мезодермическіе элементы со сплюснутымъ и интенсивно окрашеннымъ ядромъ (рис. 39), въ родѣ тѣхъ, которые отдѣлялись отъ краевыхъ клѣтокъ во время эпиболии, а также переходныя формы между тѣми и другими.

Крупныя мезодермическія клѣтки представляютъ каждая запасъ для образованія извѣстнаго количества мелкихъ, которыя уже или непосредственно, или въ свою очередь произведя сначала поколѣніе себѣ подобныхъ клѣтокъ, идутъ на построеніе тѣхъ или другихъ органовъ. Эти крупныя клѣтки имѣютъ слѣдовательно характеръ такъ наз. „первичныхъ клѣтокъ“ (*Urzellen*) и могутъ быть названы мезодермическими телобластами. Этимъ названіемъ я хочу указать на одно явленіе, которое красною нитью проходитъ черезъ все развитіе *Lernaea*, по крайней мѣрѣ касательно всѣхъ мезодермическихъ образованій. Мезодерма какого-нибудь сегмента, или группа сильно развитыхъ въ послѣдствіи мышцъ, какъ напр. продольныя спинныя мышцы, или, наконецъ, цѣлый комплексъ мезодермическихъ образованій, которыя разовьются только во время личиночной жизни, а въ теченіе зародышевой остаются въ видѣ обособленнаго, но не дифференцированнаго зачатка (постэмбриональная мезодерма),— всѣ обособляются сразу въ видѣ сравнительно небольшого числа обыкновенно болѣе крупныхъ клѣтокъ, которыя затѣмъ производятъ болѣе мелкія. Какъ будетъ видно дальше, среди тѣхъ или другихъ мезодермическихъ зачатковъ вплоть до довольно позднихъ стадій развитія можно нерѣдко замѣтить болѣе крупныя клѣтки, вполне сохранившія свой эмбриональный характеръ „первичныхъ клѣтокъ“. Правильнаго рядоваго расположенія клѣтокъ мезодермы не наблюдается. Напротивъ того, онѣ расположены болѣею частью безъ всякаго порядка (напр. въ зачаткахъ мезодермы конечностей) и самыя крупныя клѣтки лежатъ страннымъ образомъ не непременно позади группы болѣе мелкихъ, а часто въ центрѣ или на переднемъ концѣ ея.

На этой стадіи обособляется мезодерма переднихъ и заднихъ антеннъ. На цѣломъ яйцѣ (рис. 32, *mes. ant*) можно видѣть на бокахъ зародыша на концахъ его поперечнаго

діаметра двѣ группы крупныхъ мезодермическихъ телобластовъ, просвѣчивающихъ черезъ плоскую эктодерму. Это общій зачатокъ мезодермы обѣихъ паръ антеннъ. Онъ подраздѣляется на два отдѣла; передній (справа 3 клѣтки, слѣва одна) передвигается дальше напередъ и даетъ мезодерму переднихъ антеннъ, задній остается на мѣстѣ и даетъ мезодерму заднихъ антеннъ. Разрѣзы (рис. 40, 41) показываютъ, что эти телобласты лежатъ въ углахъ, образованныхъ спинной или брюшной поверхностью яйца и его ребромъ.

Кромѣ описанныхъ крупныхъ мезодермическихъ элементовъ (телобластовъ) въ задней половинѣ яйца встрѣчаются еще и мелкіе; въ отличіе отъ крупныхъ они разсѣяны подъ спинной и брюшной эктодермой (рис. 40, 41) и расположены на стадіи *A* еще довольно симметрично. Эти мелкія клѣтки вѣроятно отдѣлились отъ краевыхъ еще во время эпиболіи. Большая часть ихъ передвигается напередъ и располагается впоследствии на переднемъ концѣ яйца, въ области образованія перваго зачатка центральной нервной системы (ср. рис. 47, 48). Въ передней половинѣ яйца на стадіи *A* никакихъ мезодермическихъ элементовъ не имѣется.

На заднемъ концѣ зародыша на его брюшной сторонѣ клѣтки эктодермы расположены повидимому совершенно симметрично (рис. 42, 43). Среди нихъ выдаются четыре очень короткихъ продольныхъ ряда болѣе крупныхъ и высокихъ клѣтокъ (*nbl*). Это невробласты задняго (метанаупліального) отдѣла брюшныхъ нервныхъ стволовъ.

Въ желткѣ на этой стадіи имѣется нѣсколько ядеръ. Чаще всего ихъ можно найти на спинной сторонѣ яйца, гдѣ раздѣлилась первая желточная клѣтка, но они встрѣчаются также и на брюшной, хотя гораздо рѣже. О формѣ и строеніи этихъ ядеръ (рис. 39 и 40 *dz*) было сказано выше.

Половые клѣтки занимаютъ то же положеніе, которое онѣ имѣли вслѣдъ за иммиграціей своей подъ эктодерму (рис. 32, 39, 40, *gz*).

II.

РАЗВИТІЕ ВНѢШНЕЙ ФОРМЫ ЗАРОДЫША.

(Рис. 32—38, табл. I и рис. 125—128, табл. IV).

Въ эмбриональномъ періодѣ развитія я различаю послѣднаго обрастанія желтка микромерами 11 стадій, обозначенныхъ на таблицахъ I и IV буквами *A—L*. Первая изъ нихъ (*A*, рис. 32, табл. I) только что мною описана съ достаточной подробностью. Слѣдующая (стадія *B*, рис. 33) отличается тѣмъ, что появляется зачатокъ центральной нервной системы и первыя двѣ пары конечностей наупліуса являются ясно выраженными. Зачатокъ нервной системы представленъ непарнымъ утолщеніемъ эктодермы на переднемъ полюсѣ (т. е. ребрѣ) яйца (*Spt*, рис. 33). Это утолщеніе вмѣстѣ съ другими элементами войдетъ впослѣдствіи въ составъ головного мозга зародыша. Я называю его теменной пластинкой (*Scheitelplatte*) и считаю гомологомъ теменной пластинки трохофоры. На этой стадіи кромѣ этого непарнаго утолщенія нѣтъ никакихъ другихъ зачатковъ нервной системы, которая во всѣхъ остальныхъ составныхъ частяхъ своихъ имѣетъ парное строеніе или по крайней мѣрѣ парное происхожденіе. Подъ теменной пластинкой лежатъ плоскія мезодермическія клѣтки (*mez*, рис. 33). Конечности состоятъ изъ едва замѣтнаго утолщенія эктодермы на ребрѣ яйца и лежащихъ подъ этими утолщеніями въ небольшомъ числѣ разсѣянныхъ мезодермическихъ элементовъ. Рис. 33 изображаетъ яйцо со спинной стороны. Утолщенія эктодермы конечностей продолжаются съ ребра яйца на его спинную поверхность въ видѣ нѣскольکو болѣе рѣзко окрашенныхъ секторовъ. Первая пара антеннъ прилежитъ къ теменной пластинкѣ. Вторая пара расположена въ задней половинѣ яйца. Скопленіе крупныхъ клѣтокъ на заднемъ концѣ зародыша отличается

прежде всего тѣмъ, что онѣ вообще нѣсколько меньшихъ размѣровъ, чѣмъ на предыдущей стадіи. Мезодермическіе телобласты начинаютъ расходиться въ обѣ стороны. Это расходженіе выражено только выемкой по срединѣ передней границы хвостоваго скопленія мезодермы; а такъ какъ телобласты заходятъ гораздо дальше напередъ съ брюшной стороны зародыша, то на рисункѣ, снятомъ со спинной стороны его (рис. 33), расходящіяся клѣтки изображены въ видѣ двухъ массъ неопредѣленныхъ очертаній, просвѣчивающихъ черезъ желтокъ.

Стадія С. (рис. 34, табл. I и 64, 67, 68, табл. II). Разсматривая яйцо со спинной стороны, мы видимъ зачатки 3 паръ конечностей, въ видѣ болѣе ясно и опредѣленно обозначенныхъ эктодермическихъ утолщеній, элементы которыхъ расположены концептрическими кругами. Центры этихъ системъ лежатъ тѣмъ ближе къ ребру яйца, чѣмъ позднѣе конечность образовалось (*md*, рис. 64). Остальныя эктодермическія клѣтки расположены неправильно въ средней части спинной поверхности; въ передней и задней трети ея онѣ располагаются дугами обращенными вершиной къ центру яйца. Въ передней части спинной поверхности бросается въ глаза поперечный дугообразный рядъ крупныхъ клѣтокъ, вытянутыхъ вдоль яйца и имѣющихъ болѣе крупныя пузырчатые ядра. Это клѣтки передняго спинного органа, который вскорѣ атрофируется. Впереди спинного органа находится парное утолщеніе эктодермы (рис. 34, 64, 68, *gs*), отдѣленное отъ теменной пластинки обыкновенными эктодермическими клѣтками. Эти утолщенія представляютъ зачатки сложныхъ глазъ и ихъ ганглиевъ (вторичный мозгъ). Назади спинная поверхность покрыта крупными эктодермическими клѣтками, которыя только что обособились отъ индифферентныхъ и до сихъ поръ сохраняютъ свой эмбриональный характеръ. Онѣ даютъ происхожденіе заднему спинному органу (*Dor*, рис. 64).

Съ брюшной стороны находимъ подъ зачатками конечностей и какъ непосредственное ихъ продолженіе 3 пары такихъ же точно центровъ размноженія эктодермическихъ клѣтокъ. Это

ганглии соответственныхъ сегментовъ. Они нѣсколько меньшихъ размѣровъ, чѣмъ утолщенія эктодермы отвѣчающихъ имъ конечностей и не такъ ясно и рѣзко выражены. На переднемъ концѣ брюшной стороны зародыша впереди ганглиевъ первой пары антеннъ (рис. 67, табл. II, *gn. ant.*), находится утолщеніе эктодермы (*Ic*), въ парности котораго можно убѣдиться только на разрѣзахъ. Это самостоятельный отдѣлъ нервной системы; я обозначаю его названіемъ *procerebrum*. Онъ появляется одновременно съ теменной пластинкой и, слѣдовательно, имѣется уже на предыдущей стадіи, но тогда еще не виденъ на препаратахъ цѣлыхъ зародышей.

На слѣдующей 4-ой стадіи (**D**, рис. 35 табл. I) конечности начинаютъ выпячиваться и въ то же время онѣ быстро передвигаются впереди. Вторая пара антеннъ лежитъ уже въ передней половинѣ яйца, а мандибулы на передней границѣ задней половины. Отдѣльные составныя части нервной системы слились другъ съ другомъ и на препаратахъ цѣлыхъ зародышей уже болѣе не различимы. Брюшная цѣпочка (*Nv*) является въ видѣ двухъ полосокъ болѣе тѣсно скученныхъ эктодермическихъ ядеръ. Она продолжается напередъ въ парный теперь мозгъ, въ которомъ нельзя больше различить границъ отдѣльныхъ составныхъ частей. Непарная теменная пластинка раздѣлилась на правую и лѣвую половины и слилась съ остальными составными частями мозга. Каждая изъ половинокъ мозга (*G*) состоитъ изъ брюшнаго отдѣла и спиннаго. Послѣдній отвѣчаетъ, если не въ цѣломъ, то отчасти, вторичному мозгу. Половые клѣтки занимаютъ то же положеніе, что и въ стадіи *A*. Впереди половыхъ клѣтокъ въ передней четверти яйца появляется непарное медіальное утолщеніе эктодермы (*m. ect.*)—зачатокъ верхней губы, передней кишки и нѣкоторыхъ другихъ образований. Спинные органы, не видимые на препаратахъ цѣлыхъ зародышей, дегенерируютъ на этой и слѣдующей стадіяхъ.

На стадіи **E** (рис. 36) конечности наупліуса нѣсколько вытягиваются и появляются 2 пары слѣдующихъ конечностей:

челюсти (*mx*) и первая пара челюстных ножек (*mxr₁*). Впрочем, челюсти уже заложены на стадіи *D*, но не видны еще снаружи. Въ отличіе отъ наупліусовыхъ конечностей остальные закладываются не на ребрѣ яйца, а на его брюшной поверхности, хотя и у самого края ея (ср. рис. 37, *mxr₂*), и быстро передвигаются затѣмъ прямо впереди, удаляясь по мѣрѣ развитія своего отъ ребра яйца. Первая система рѣзче обособилась отъ остальной эктодермы. Въ брюшныхъ нервныхъ стволахъ можно различить два отдѣла: передній, изогнутый дугой параллельно краямъ яйца, и задній, который тянется прямо назадъ параллельно срединной плоскости. Передній отдѣлъ, слагается изъ гангліевъ наупліальныхъ сегментовъ, т. е. содержитъ 3 пары узловъ, отвѣчающихъ тремъ парамъ конечностей наупліуса, и можетъ быть названъ наупліальнымъ отдѣломъ брюшныхъ стволовъ. Задній — метанаупліальный отдѣлъ начинается гангліями челюстного сегмента, которые занимаютъ углы, образуемые обоими отдѣлами. Узлы каждой пары раздѣлены широкимъ промежуткомъ плоской эктодермы въ наупліальномъ отдѣлѣ и узкой перетяжкой — въ метанаупліальномъ. Узлы сегмента челюстей занимаютъ въ этомъ отношеніи середину, такъ какъ промежутокъ между ними еще довольно широкъ. При основаніи мандибулъ замѣчается кучка интенсивно окрашенныхъ тѣлецъ (*Ms.*). Это ядра особаго скопленія мезодермическихъ клѣтокъ, насчетъ котораго развиваются и паростаютъ мускулы наупліусовыхъ конечностей.

Стадія F (рис. 37) снаружи отличается очень мало отъ предыдущей. Конечности наупліуса сильно вырастаютъ и стягиваются впереди. Челюсти и первая пара челюстных ножекъ значительно передвинуты напередъ. Залагается 6-я пара конечностей (вторая пара челюстных ножекъ). Половые клѣтки передвинулись назадъ и лежатъ позади 5-ой пары конечностей (*mxr₁*). Позади челюстей (*mx*) подъ эктодермой появляется по группѣ крупныхъ мезодермическихъ клѣтокъ съ большими, но хорошо красящимися ядрами. Эти клѣтки обособляются собственно уже на стадіи *D*, но только на стадіи *F* становятся видимыми снаружи. На ихъ счетъ ра-

зовъется цѣлый рядъ органовъ въ постэмбриональномъ періодѣ. Въ теченіе всего эмбриональнаго періода онѣ не играютъ почти никакой роли. Я называю ихъ поэтому постэмбриональной мезодермой.

Стадія G (рис. 38) характеризуется появленіемъ двухъ паръ торакальных конечностей. Зародышъ имѣетъ, слѣдовательно, на этой стадіи полное число сегментовъ и конечностей, развивающихся въ эмбриональный періодъ. Торакальныя конечности, какъ и въ предыдущихъ метанаупліальныхъ сегментахъ, появляются на заднемъ краю брюшной поверхности зародыша и по мѣрѣ своего развитія передвигаются прямо напередъ, постепенно удаляясь при этомъ отъ ребра яйца (ср. положеніе *mxr*, на рис. 37 и 38). Метанаупліальныя конечности отличаются въ этомъ отношеніи отъ наупліальныхъ, которыя передвигаются напередъ, неизмѣнно сохраняя свое положеніе на ребрѣ яйца.

Одновременно съ конечностями обозначаются и отвѣчающіе имъ узлы брюшныхъ первныхъ стволовъ. Передній наупліальный отдѣлъ ихъ, дугообразно изогнутый, занимаетъ теперь гораздо меньшее пространство, чѣмъ на предыдущей стадіи, благодаря концентраціи его составныхъ частей. Въ немъ уже нельзя различить отдѣльныхъ элементовъ (т. е. гангліевъ обѣихъ антеннъ и гангліевъ мандибулъ) въ видѣ самостоятельныхъ узловъ. Они слились въ одну гангліозную массу. Слѣдующія затѣмъ 5 паръ узловъ наиболѣе рѣзко выражены именно на этой стадіи; они занимаютъ $\frac{2}{3}$ длины зародыша.

Половыя кѣтки перестаютъ быть видимыми на цѣломъ яйцѣ и для того, чтобы прослѣдить ихъ дальше, нужно обратиться къ разрѣзамъ.

На стадіи **H** (рис. 125, табл. IV) рѣзко обозначаются зачатки торакальных конечностей. На предыдущей стадіи онѣ были представлены только утолщеніями эктодермы; теперь онѣ начинаютъ выпячиваться наружу.

На стадіи I (рис. 126) торакальные конечности становятся двувѣтвистыми. Наупліальный отдѣлъ нервныхъ стволовъ теперь уже едва замѣтенъ.

Стадія K (рис. 127) характеризуется тѣмъ, что торакальные конечности вытягиваются въ длину. Рядъ мышечныхъ зачатковъ, образовавшихся еще на предыдущихъ стадіяхъ, становится теперь видимымъ и снаружи на препаратахъ цѣлыхъ зародышей. Эти зачатки слагаются изъ скопленій мезодермическихъ элементовъ съ крупными и большею частью блѣдно окрашенными ядрами. Границъ отдѣльныхъ клѣтокъ не видно; онѣ располагаются нѣсколькими правильными рядами, продольными (въ продольныхъ мышцахъ) или поперечными (въ поперечныхъ). Такихъ зачатковъ на рис. 127 можно видѣть 3 пары: одну пару продольныхъ мышечныхъ массъ (dln), видимую ясно уже на предыдущей стадіи (рис. 126, dln), и 2 пары поперечныхъ мышечныхъ массъ (qm_1 и qm_2).

Обѣ пары челюстныхъ ножекъ (mhr_1 и mhr_2) сближены другъ съ другомъ; задняя вдается нѣсколько въ промежутокъ между нервными стволами и передней парой. Отдѣльные конечности наупліуса не всегда возможно различить на препаратахъ цѣлыхъ зародышей. На рис. 127, напр., ихъ видно всего 2 пары. Изъ нихъ передняя (ant) представляетъ первую пару антеннъ, задняя (md) — вторую пару антеннъ и мандибулы, взаимно прикрывающія другъ друга.

Головной мозгъ являлся на предыдущихъ стадіяхъ въ видѣ двухъ отдѣльныхъ интенсивно окрашенныхъ массъ; въ дѣйствительности обѣ половинѣ мозга остаются разѣединенными только до стадіи F, когда онѣ вновь соединяются другъ съ другомъ посредствомъ поперечнаго мостика, котораго толщина (въ дорзовентральномъ направленіи) значительно меньше толщины боковыхъ массъ. Поэтому-то непарная часть мозга и не была замѣтна на цѣломъ зародышѣ. Начиная со стадіи I (рис. 126) мозгъ пріобрѣтаетъ видъ непарнаго эллипсоидальнаго органа. Это происходитъ вслѣдствіи концентраціи мозга; парныя боковыя части его болѣе сближены другъ съ другомъ и отдѣльныя лопасти ихъ менѣе рѣзко выдаются;

средняя, непарная часть мозга, состоящая главнымъ образомъ изъ волоконъ (*Punksubstanz*) значительно толще, чѣмъ на предыдущихъ стадіяхъ; она выступаетъ теперь въ видѣ болѣе свѣтлаго поля въ центрѣ мозга (рис. 127 и 128). Брюшные первные стволы сближены по срединной линіи и наупліальный отдѣлъ ихъ совершенно не замѣтенъ. Онъ выровнялся и отдѣльные гангліи его слились другъ съ другомъ въ одну окологлоточную гангліозную массу.

Головной мозгъ не достигаетъ теперь передняго конца яйца, онъ нѣсколько оттянутъ назадъ. Благодаря этому становится видимымъ глазъ наупліуса, появившійся на стадіи *G*, но до сихъ поръ прикрытый и скрытый головнымъ мозгомъ. Глазъ особенно рѣзко выдѣляется, благодаря отложенію пигмента между отдѣльными кубками его. Непосредственно позади мозга лежитъ ротовое отверстіе. Впяченіе передней кишки такъ же, какъ и глазъ, образовалось еще на стадіи *G*.

На уровнѣ основанія мандибулъ нѣсколько позади ротового отверстія находится пара довольно глубокихъ, но узкихъ впяченій эктодермы (*inv*, рис. 127). На рисункѣ, какъ было указано, видимая конечность (*md*) представляетъ собственно вторую пару антеннъ и прикрывающія ихъ отчасти мандибулы; видимое основаніе конечности принадлежитъ второй парѣ антеннъ; основаніе болѣе короткихъ мандибулъ лежитъ ниже, на уровнѣ упомянутыхъ впяченій.

Боковыя скопленія метанаупліальной мезодермы (*Ms*₂) на стадіяхъ *I*, *K*, *L* (рис. 126—127) значительно увеличиваются сравнительно съ предыдущими стадіями. Уже на стадіи *I* среди ихъ элементовъ отлагается пигментъ. На стадіи *K* пигмента гораздо больше и на неокрашенныхъ и непросвѣтленныхъ препаратахъ цѣлыхъ яицъ онъ просвѣчиваетъ сквозь ткани на бокахъ зародыша въ видѣ пары красновато-бурыхъ пятенъ (*lpgf*) довольно правильныхъ очертаній; въ дѣйствительности онъ отлагается безъ всякой правильности среди клѣтокъ метанаупліальной мезодермы и вообще въ мезодермическихъ элементахъ, окружающихъ различныя органы. Крупныя мезодермическія клѣтки (*Ms*₂) разсѣяны подъ эктодермой брюшной стороны зародыша на гораздо болѣе значительномъ

пространствѣ, чѣмъ передано на рис. 127. Здѣсь обозначены только тѣ изъ нихъ, которыя, скучиваясь мѣстами тѣснѣе, особенно рѣзко бросаются въ глаза.

На рис. 128, который изображаетъ послѣднюю стадію эмбриональнаго развитія (L), видно нѣсколько скопленій этихъ элементовъ (Ms_2 —снаружи и со внутри отъ дистальныхъ концовъ второй пары челюстныхъ ножекъ, mxr_2). Эта стадія по внутреннему строенію зародыша мало отличается отъ предыдущей, но довольно рѣзко отличается отъ нея по внѣшнему виду его.

Въ брюшной нервной цѣпочкѣ нельзя замѣтить никакихъ слѣдовъ отдѣльныхъ ганглиевъ. Она состоитъ изъ пары короткихъ ганглиозныхъ стволовъ, соединенныхъ съ головнымъ мозгомъ посредствомъ ганглиозныхъ комиссуръ. Нервные стволы значительно толще, но въ то же время значительно короче, чѣмъ на предыдущихъ стадіяхъ. Задній конецъ ихъ едва достигаетъ основанія передней пары торакальныхъ ножекъ. Головной мозгъ тоже сильно оттянутъ назадъ (укороченіемъ первыхъ стволовъ) и далеко не достигаетъ передняго конца зародыша. Благодаря этому хорошо виденъ глазъ наупліуса, который даже отдѣленъ отъ мозга довольно широкимъ промежуткомъ.

Конечности вполне сформировались. Короткія челюсти явственно выпячены наружу (mx). Длинные челюстные ножки первой пары (mxr_1) тянутся далеко назадъ по бокамъ нервныхъ стволовъ; дистальные концы ихъ нѣсколько загнуты ко внутри. Въ противоположность этимъ двумъ парамъ конечностей, челюстные ножки второй пары (mxr_2) кажутся развитыми гораздо меньше, чѣмъ на предыдущихъ стадіяхъ. Это происходитъ оттого, что раньше онѣ представляли утолщенія эктодермы, хорошо видимыя съ поверхности на препаратахъ цѣлыхъ зародышей. Теперь эти эктодермическія утолщенія втянулись внутрь и только клѣтки, непосредственно окружающія узкое наружное отверстіе втяченія, выступаютъ на поверхности въ видѣ болѣе интенсивно окрашеннаго кружка. Втяченія эти лежатъ ко внутри отъ переднихъ челюстныхъ ножекъ, приблизительно на уровнѣ середины ихъ длины. Обѣ

пары торакальных конечностей состоятъ изъ короткаго и широкаго двучленнаго основанія (pp_1 и pp_2) и двухъ одпочленныхъ вѣтвей ($exor.p_1$ и $exor.p_2$; $endor.p_1$ и $endor.p_2$). Первый членникъ основанія очень коротокъ и вовсе не виденъ на цѣломъ зародышѣ. Переднія плавательныя ножки прикрываютъ основаніе заднихъ. Линія прикрѣпленія торакальной конечности къ соотвѣтственному сегменту имѣетъ косое направленіе по отношенію къ срединной линіи; она направлена со внутри и спереди—наружу и назадъ. Поэтому-то основанія второй пары ножекъ (pp_2) выступаютъ изъ подъ экзоподитовъ первой пары ($exor.p_1$) на ихъ наружной сторонѣ.

Сегменты отдѣлены другъ отъ друга только на брюшной сторонѣ бороздками, имѣющими такое же косое направленіе, какъ и линіи прикрѣпленія конечностей т. е. со внутри и спереди—наружу и назадъ. Борозды эти очень глубокія на наружныхъ своихъ концахъ становятся ко внутри все менѣе замѣтными и теряются совершенно, далеко не достигая срединной брюшной линіи. На спинной сторонѣ зародышъ не представляетъ никакихъ признаковъ сегментаціи. Передній торакальный сегментъ ($segm.p_1$) отдѣленъ только сзади отъ слѣдующаго. Спереди онъ слитъ съ головогрудью. Передняя и задняя границы второго торакальнаго сегмента обозначены очень ясно на наружномъ краю его ($segm.p_2$), который выдается съ каждой стороны изъ подъ протоподитовъ обѣихъ паръ ножекъ. Задняя граница его выражена гораздо рѣзче передней. За этимъ сегментомъ слѣдуетъ еще узкій 3-ій ($segm.p_3$), наружный край котораго выступаетъ изъ подъ второй плавательной ножки, съ наружной стороны ея; и здѣсь задняя граница сегмента выражена рѣзче передней. За нимъ слѣдуетъ небольшой несегментированный задній отдѣлъ зародыша.

Метаууплѣальные продольные (dln) и поперечные (qm_1 , qm_2) мускулы развиты гораздо сильнѣе. Изъ двухъ группъ поперечныхъ мышцъ, видимыхъ на цѣломъ зародышѣ, задняя (qm_2) принадлежитъ первому торакальному сегменту, передняя (qm_1) другимъ сегментамъ головогруды, т. е., вѣроятно, судя по мощному ея развитію, двумъ сегментамъ обѣихъ паръ челюстныхъ ножекъ. Изъ другихъ органовъ, не упомянутыхъ на

предыдущихъ стадіяхъ, слѣдуетъ еще указать на предполагаемый мной рудиментъ антеннальной железы — по бокамъ глаза, нѣсколько позади него (*andr*); затѣмъ, на двѣ группы крупныхъ мезодермическихъ элементовъ (*Ms*), вполне похожихъ на описанныя выше клѣтки метапаупіальной мезодермы (*Ms₂*). Эти элементы прикрываютъ съ брюшной стороны боковые кубки глаза, благодаря чему остается видимымъ только средній брюшной кубокъ (*mb*).

Впяченіе передней кишки (*stm*) и боковыя впяченія эктодермы при основаніи мандибулъ (*inv*) не подверглись никакимъ видимымъ снаружи измѣненіямъ, они только углубились.

III.

ВТОРОЙ ПЕРИОДЪ.

(Стадіи *B — F*, табл. I, рис. 33—37).

Нервная система. Первый зачаток нервной системы появляется на раннихъ фазахъ стадіи *B* на переднемъ полюсѣ яйца, т. е. на его ребрѣ, какъ разъ насупротивъ закрывшагося blastopora, въ видѣ непарнаго утолщенія эктодермы, которое я называю выше теменной пластинкой (*Scheitelplatte*) (*Spt*, рис. 46 и 61, т. II). Теменная пластинка и blastopore расположены, такимъ образомъ, на противоположныхъ концахъ продольной оси зародыша. Теменная пластинка занимаетъ всю ширину ребра яйца (рис. 61). Спинная граница ея совпадаетъ со спиннымъ краемъ ребра яйца. Съ брюшной стороны она безъ замѣтной границы продолжается въ утолщеніе эктодермы, занимающее передній конецъ брюшной поверхности яйца (*Pc*, рис. 44, 61 и 67; на рис. 67 это утолщеніе представлено съ поверхности яйца на нѣсколько болѣе поздней стадіи *C*); я обозначаю это утолщеніе *procerebrum* и вижу въ немъ самостоятельную составную часть центральной нервной системы.

Procerebrum съ самаго начала обнаруживаетъ признаки парнаго строенія, правда очень слабо выраженные. На поперечныхъ разрѣзахъ видно, что правая и лѣвая половины его раздѣлены полоской изъ одного или двухъ рядовъ менѣе высокихъ клѣтокъ (*m*, рис. 44). Въ теменной пластинкѣ, наоборотъ, самыя высокія клѣтки лежатъ какъ разъ въ срединной плоскости, отсюда по направленію къ краямъ пластинки высота клѣтокъ постепенно убываетъ (рис. 46). Въ непарности теменной пластинки и парности *procerebrum* я вижу весьма существенное отличіе ихъ другъ отъ друга. На этомъ основаніи я различаю ихъ какъ вполне

самостоятельныя образованія, хотя, какъ было указано, они переходятъ другъ въ друга на брюшномъ краю ребра яйца. Здѣсь, слѣдовательно, можно предполагать границу между ними.

На стадіи *B* нервная система представлена только теменной пластинкой и *procerebrum*. Передніе брюшныя ганглии закладываются только на слѣдующей стадіи (*C*). На стадіи *B* они еще недостаточно ясно выражены. Однако, уже на стадіи *A* дифференцировались въ эктодермѣ клѣтки, которыя дадутъ современемъ происхожденіе нервнымъ элементамъ (*nbl*, рис. 42, 43). На стадіи *B* находимъ на заднемъ концѣ брюшной стороны зародыша такіе-же продольные ряды невробластовъ (рис. 45) и въ каждомъ изъ нихъ 4 или 5 клѣтокъ (рис. 61). Непосредственно прилежащія къ нимъ спереди клѣтки эктодермы расположены очень правильно и образуютъ два поперечныхъ дугообразно изогнутыхъ ряда (рис. 70). Ихъ ядра интенсивнѣе окрашены и на поверхностныхъ срѣзахъ кажутся значительно меньшихъ размѣровъ, чѣмъ вообще ядра спинной эктодермы; въ дѣйствительности они нисколько не меньше, но нѣсколько сжаты сбоковъ, такъ какъ расположены тѣснѣе, и потому вытянуты вдоль яйца. Такое-же расположеніе имѣютъ передніе невробласты. Они образуютъ такой же изогнутый поперечный рядъ, въ которомъ можно различить уже не 4, а 6 клѣтокъ (*nbl*, рис. 70). На переднемъ концѣ полосы невробластовъ обособляются, слѣдовательно, новые продольные ряды ихъ. Ядра ихъ кажутся съ поверхности гораздо меньше ядеръ прилежащихъ къ нимъ эктодермическихъ клѣтокъ и въ отличіе отъ нихъ вытянуты поперекъ яйца. Въ дѣйствительности они вытянуты главнымъ образомъ перпендикулярно къ поверхности яйца, отчего и кажутся такими маленькими. Слѣдующіе затѣмъ 3 или 4 поперечныхъ ряда невробластовъ приближаются по своему строенію къ крупнымъ клѣткамъ (мезодермическимъ и индифферентнымъ), покрывающимъ задній конецъ зародыша. Они имѣютъ такіе-же пузырчатые ядра и, кромѣ меньшихъ размѣровъ, ничѣмъ отъ нихъ не отличаются.

На раннихъ фазахъ стадіи *C* та часть теменной пластинки, которая обращена къ спинной сторонѣ яйца, является подраз-

дѣленной на три доли посредствомъ двухъ неглубокихъ бороздъ, вдающихся въ нее со стороны желтка (рис. 65). Средняя доля (*Spt*) слгаается изъ болѣе высокихъ клѣтокъ, чѣмъ боковыя (*gn. ap.*). Прилежащая къ *procerebrum* часть теменной пластинки (т. е. обращенная къ брюшной сторонѣ яйца) остается нераздѣленной (рис. 66, *Spt*), и въ нее продолжаютъ всѣ три лопасти спинной половины. Серіи горизонтальныхъ продольныхъ разрѣзовъ зародыша показываютъ, что по мѣрѣ удаленія отъ спинного края теменной пластинки средняя лопасть увеличивается въ размѣрахъ, а боковыя наоборотъ убываютъ (ср. рис. 225, табл. VI).

На болѣе позднихъ фазахъ стадіи *C* средняя лопасть спинной половины теменной пластинки совершенно исчезаетъ (рис. 63). Боковыя лопасти (*gn. ap.*) зато гораздо сильнѣе развиты и, надо думать, развились насчетъ элементовъ средней лопасти. Онѣ раздѣлены глубокой бороздой, которая становится менѣ замѣтной по мѣрѣ приближенія къ нераздѣленному брюшному отдѣлу теменной пластинки. Этотъ послѣдній теперь менѣ широкъ и сдвинутъ нѣсколько на брюшную сторону яйца, такъ что виденъ на скошенныхъ къ брюшной сторонѣ и впередъ поперечныхъ разрѣзахъ (рис. 47, *Spt*), прошедшихъ около самаго ребра яйца.

Такимъ образомъ изъ теменной пластинки обособляются на ея спинной сторонѣ парныя утолщенія эктодермы, которыя занимаютъ апикальное положеніе, т. е. сравнительно со всѣми остальными составными частями головного мозга наиболѣе приближены къ переднему полюсу яйца. Они вѣроятно отвѣчаютъ парнымъ апикальнымъ органамъ чувствъ и ихъ гангліямъ. Съ другой стороны изъ всѣхъ органовъ чувствъ зародыша *Lernaea* и взрослыхъ *Copepoda* вообще лобные органы чувствъ (*frontale Sinnesorgane*) наиболѣе соответствуютъ этимъ утолщеніямъ по своему положенію непосредственно впереди рудиментовъ сложныхъ глазъ (которые на мой взглядъ принадлежатъ уже спинной сторонѣ). На этомъ основаніи я предполагаю первый зачатокъ лобныхъ органовъ въ описанныхъ парныхъ утолщеніяхъ эктодермы, обособляющихся на спинной сторонѣ теменной пластинки.

Procerebrum особенно хорошо виденъ на этой стадіи какъ на поперечныхъ разрѣзахъ (рис. 48, *Рс*), такъ и на поверхностныхъ срѣзахъ (рис. 67, *Рс*).

На стадіи *С* появляется на спинной сторонѣ яйца еще одна составная часть головного мозга, такъ называемый вторичный мозгъ (*Grobber*, 81), т. е. рудименты сложныхъ глазъ и ихъ ганглиевъ. На поверхностныхъ срѣзахъ спинной стороны яйца на стадіи *В* (рис. 69) ихъ еще совершенно не замѣтно. Крупныя клѣтки передняго спинного органа (*Doa*) едва отличимы отъ остальныхъ клѣтокъ эктодермы и занимаютъ передній конецъ яйца. На раннихъ фазахъ стадіи *С* (рис. 64) эктодермическія клѣтки, лежащія впереди спинного органа (*Doa*), усиленно размножаются и производятъ элементы (*gs*), ядра которыхъ окрашены интенсивнѣе и съ поверхности кажутся меньше ядеръ обыкновенныхъ эктодермическихъ клѣтокъ, сильно сплюснутыхъ параллельно поверхности яйца. На болѣе позднихъ фазахъ той же стадіи клѣтки вторичнаго мозга (*gs*, рис. 68) образуютъ два симметрично расположенныхъ скопленія, которыя нѣсколько отбѣсняютъ назадъ крупныя клѣтки передняго спинного органа. Разрѣзы показываютъ, что вторичный мозгъ, какъ и первичный (т. е. теменная пластинка и *procerebrum*), слагается изъ высокихъ тѣсно скученныхъ клѣтокъ, расположенныхъ однимъ слоемъ (рис. 73—75). Парность вторичнаго мозга очень ясно видна на поперечныхъ разрѣзахъ. На рис. 48 изображенъ такой разрѣзъ, прошедшій черезъ загнутые впередъ концы передняго спинного органа (*Doa*, рис. 48; ср. рис. 68); ко внутри отъ нихъ лежатъ задніе концы утолщеній вторичнаго мозга (*gs*).

Благодаря наступающему вскорѣ размноженію клѣтокъ спинного органа, вторичный мозгъ передвигается нѣсколько впередъ и заходитъ со спинной стороны яйца на его ребро (рис. 74, *gs*); въ нѣкоторыхъ случаяхъ онъ даже вполне перемѣщенъ на ребро яйца (рис. 73 и 75). Отъ теменной пластинки и ея дериватовъ онъ отдѣленъ большею частью глубокой перетяжкой (*x*, рис. 73 и 75). Иногда на мѣстѣ этой перетяжки я находилъ крупныя клѣтки съ большими пузырьчатыми ядрами (*z*, рис. 74), чрезвычайно похожими на ядра

клеток спинного органа. Рис. 60 представляет скошенный къ спинной сторонѣ и назадъ поверхностный срѣзь передняго конца яйца. Крупныя ядра (*z*) образуютъ дугу, окружающую вторичный мозгъ (*gs*) спереди. Сзади онъ окруженъ крупными клетками передняго спинного органа (*Doa*, рис. 64 и 68). Такимъ образомъ вторичный мозгъ является совершенно окруженнымъ полнымъ кольцомъ крупныхъ эктодермическихъ клетокъ. Но каково значеніе клетокъ *z* и имѣютъ ли онѣ какое нибудь отношеніе къ спинному органу, мнѣ осталось совершенно неяснымъ тѣмъ болѣе, что онѣ имѣются далеко не всегда.

На стадіи *C* залагаются брюшныя гангліи трехъ сегментовъ наупліуса. Поверхностныя срѣзы брюшной стороны яйца представляютъ картину, очень похожую на срѣзы спинной стороны (рис. 64). Мы имѣемъ здѣсь на краяхъ яйца тоже три пары центровъ размноженія эктодермическихъ клетокъ, т. е. три пары зачатковъ гангліевъ. Они вполне отвѣчаютъ центрамъ размноженія эктодермическихъ клетокъ на спинной сторонѣ яйца (т. е. зачаткамъ конечностей), но менѣе рѣзко выражены и, какъ показываютъ разрѣзы (рис. 49—57), сдвинуты нѣсколько напередъ. На рис. 67 видны гангліи первой пары антеннъ (*gn. ant.*); они прилежатъ къ *procerebrum*. Гангліи второй пары антеннъ лежатъ приблизительно на концахъ поперечнаго діаметра яйца. Отъ предшествующей пары и слѣдующихъ за ними гангліевъ мандибулъ они совершенно независимы и отдѣлены отъ тѣхъ и другихъ довольно широкимъ промежуткомъ равномерно тонкой эктодермы. Рис. 51 представляетъ разрѣзъ, прошедшій впереди второй пары антеннъ и ихъ гангліевъ, рис. 55—разрѣзъ, прошедшій позади нихъ.

Гангліи развиваются въ связи съ отвѣчающей каждому изъ нихъ конечностью и слагаются изъ одного ряда высокихъ эктодермическихъ клетокъ. При этомъ каждый изъ гангліевъ достигаетъ своей максимальной высоты въ пунктѣ, лежащемъ не на одномъ уровнѣ съ серединой конечности, а нѣсколько впереди отъ нея. Особенно ясно это выражено въ мандибулярныхъ гангліяхъ. Здѣсь почти весь ганглій лежитъ впереди

конечности; на разрѣзѣ черезъ середину ганглія (рис. 56) задѣтъ только передній край мандибулы (*md*). На разрѣзѣ, прошедшемъ черезъ середину этой конечности (рис. 57), задѣтъ только задній край ганглія. То же самое, но въ мѣѣ рѣзкой формѣ, мы видимъ на рис. 52—54 для гангліевъ второй пары антеннъ (*gn. ant.*₂), особенно съ лѣвой стороны рисунковъ. Наконецъ, у гангліевъ первой пары антеннъ (рис. 49, 50) этого почти незамѣтно.

Остается еще указать на одну черту строенія, вѣроятно общую всѣмъ брюшнымъ первнымъ узламъ наупліуса, но выраженную ясно только въ гангліяхъ второй пары антеннъ (рис. 52, 54, 71, 72, *gn. ant.*₂). Каждый изъ нихъ подраздѣленъ легкой перетяжкой на 2 отдѣла—наружный и внутренній. Надъ наружнымъ отдѣломъ ихъ скопляются часто мезодермическія клѣтки, благодаря чему это подраздѣленіе выступаетъ гораздо рѣзче. Оба отдѣла имѣютъ приблизительно одинаковую величину и высоту (иногда выше наружный отдѣлъ, иногда внутренній) и состоятъ изъ одного ряда почти одинаковыхъ клѣтокъ; перетяжка между ними приходится на границѣ двухъ сосѣднихъ клѣтокъ и среднія клѣтки каждаго отдѣла только немного выше крайнихъ. Отъ прилежащей къ нимъ съ наружной стороны довольно высокой эктодермы гангліи отчетливо отграничены только на тѣхъ разрѣзахъ, гдѣ выступаетъ и раздѣленіе ихъ на два отдѣла.

Гангліи мандибулъ продолжаются назадъ въ двѣ полоски болѣе высокихъ и крупныхъ эктодермическихъ клѣтокъ; эти полоски (рис. 58, *nbl*) отдѣлены другъ отъ друга промежутокъ плоской эктодермы, спереди довольно широкимъ, а дальше назадъ состоящимъ изъ одного только продольнаго ряда очень плоскихъ клѣтокъ (рис. 58, *ect*). Назадъ правая и лѣвая полоска сходятся другъ съ другомъ по срединной линіи (рис. 59, *nbl*). Это, очевидно, невробласты предъидущей стадіи. Въ области хвостоваго скопленія крупныхъ мезодермическихъ элементовъ и покрывающихъ ихъ индифферентныхъ (или вѣроятно, на этой стадіи уже чисто эктодермическихъ) невробласты гораздо меньше остальныхъ клѣтокъ, но отличаются отъ нихъ болѣе компактнымъ ядромъ (рис. 59 и 63, *nbl*). По-

лоски невробластовъ напередѣ шире и суживаются по мѣрѣ приближенія къ заднему концу зародыша. На рис. 58 можно различить 3 невробласта въ правой полоскѣ; на рис. 59 ихъ всего четыре въ обѣихъ и, наконецъ, на рис. 63—на заднемъ полюсѣ яйца, гдѣ заканчиваются полосы, ихъ видно только два.

На стадіи *D*, ближайшей изъ изученныхъ мною и дѣйствительно очень близкой къ предъидущей, въ развитіи нервной системы успѣлъ совершиться рѣзкій скачекъ. Во-первыхъ всѣ части ея теперь являются парными, т. е. непарная теменная пластинка раздѣлилась вполне на двѣ половины. Во-вторыхъ вся нервная система представляетъ теперь пару связанныхъ зачатковъ, которые тянутся непрерывно по всей длинѣ зародыша; другими словами, всѣ ея составныя части, первоначально самостоятельныя и разобщенныя, вступили въ связь другъ съ другомъ на обѣихъ сторонахъ зародыша.

Въ головномъ мозгу уже нельзя больше строго различать отдѣльныхъ составныхъ частей его. Поперечные разрѣзы (рис. 84—86) показываютъ, что мозгъ состоитъ изъ двухъ боковыхъ массъ, занимающихъ передній конецъ зародыша и раздѣленныхъ довольно широкимъ промежуткомъ (рис. 84, *g*). Эти массы продолжаются съ ребра яйца какъ на его спинную сторону, такъ и на брюшную—въ спинныя и брюшныя лопасти мозга, которыя переходятъ другъ въ друга на ребрѣ яйца безъ рѣзкой границы (рис. 85, 86; *gs*, *gp*). Спинныя лопасти, по крайней мѣрѣ ихъ задніе концы, несомнѣнно отвѣчаютъ вторичному мозгу, брюшныя—первичному (т. е. теменной пластинкѣ + *procerebrum*) или, точнѣе, части первичнаго мозга.

Брюшные узлы всѣ связаны другъ съ другомъ продольными комиссурами и передніе изъ нихъ (*gn. ant.*, рис. 87)—узлы первой пары антеннъ—связаны съ брюшными лопастями мозга (*gp*, рис. 86) посредствомъ пары широкихъ, но невысокихъ утолщеній эктодермы; это задніе концы обѣихъ половинокъ *procerebrum*, которые еще не успѣли сконцентрироваться и разойтись въ стороны въ той степени, какъ остальные составныя части мозга. Ганглии первой пары антеннъ отъ послѣд-

нихъ довольно ясно обособлены, потому что они гораздо уже. Отъ комиссуръ (рис. 88, табл. III; *со. ant.*₂), связывающихъ ихъ съ гангліями второй пары антеннъ, они отличаются только тѣмъ, что они нѣсколько шире и клѣтки ихъ нѣсколько выше; но, какъ и комиссуры, они слагаются всего изъ одного ряда клѣтокъ. Гангліи второй пары антеннъ (*gn. ant.*₂; рис. 88, 89) и мандибуларные (*gn. md.*, рис. 90) на этой стадіи преобладаютъ по своимъ размѣрамъ надъ всѣми остальными; они развиты сильнѣе, чѣмъ на предыдущей и послѣдующихъ стадіяхъ, и слагаются изъ двухъ слоевъ клѣтокъ. Эти три пары гангліевъ образуютъ дугообразно изогнутый наупліальный отдѣлъ первичныхъ стволовъ. Онъ продолжается въ пару эктодермическихъ утолщеній, которыя тянутся прямо назадъ, сближенные другъ съ другомъ по срединной линіи. Въ этомъ заднемъ, метанаупліальномъ, отдѣлѣ на стадіи *D* обособлено уже двѣ пары узловъ. На переднемъ концѣ его находятся узлы челюстей (рис. 91, *gn. mx*). Они тѣсно связаны съ зачатками самихъ челюстей, но нѣсколько выше ихъ. Назади они явственно обособлены отъ узловъ первой пары челюстныхъ ножекъ или, точнѣе, отъ общихъ зачатковъ этихъ узловъ и отвѣчающихъ имъ конечностей (рис. 92, *gn. mxp.*₁). На слѣдующей стадіи (*E*) эти узлы отграничиваются сзади отъ несегментированнаго задняго отдѣла первичныхъ стволовъ (*Nervenwülste*).

По мѣрѣ своего образованія гангліи передвигаются впередъ. Вмѣстѣ съ тѣмъ передвигаются въ томъ же направленіи и конечности, но гораздо быстрѣе гангліевъ. Поэтому уже на стадіи *D* гангліи, лежавшіе сначала впереди конечностей, находятся значительно позади нихъ. Такъ гангліи первой пары антеннъ расположены на уровнѣ передней границы основанія слѣдующей пары (рис. 87, т. II; рис. 88, т. III; *gn. ant.*₁). Гангліи второй пары антеннъ менѣе удалены отъ отвѣчающихъ имъ конечностей; они лежатъ на уровнѣ ихъ дистальныхъ концовъ (рис. 88, 89, т. III; *gn. ant.*₂). Положеніе третьей пары гангліевъ относительно той же пары конечностей еще болѣе приближается къ первоначальному. Она еще лежитъ при основаніи мандибулъ.

На стадіи *F* брюшная нервная система зародыша представлена наиболѣе полно, такъ какъ выражены почти всѣ ганглии, входящіе въ составъ ея у взрослой формы. Наупліальный отдѣлъ ея значительно укоротился, благодаря концентраціи отдѣльных узловъ, сближенію и отчасти сліянію ихъ другъ съ другомъ, а также общему передвиженію напередъ всѣхъ вообще гангліевъ. Гангліевъ первой пары антеннъ теперь уже совершенно нельзя различить. Весь наупліальный отдѣлъ нервной системы состоитъ изъ двухъ многослойныхъ эктодермическихъ тяжей, которые назади образуютъ 2 пары слабыхъ вздутій, а впереди продолжаются безъ сколько нибудь замѣтнаго перехода въ брюшныя лопасти головного мозга. Эти 2 пары вздутій (рис. 93, 94, 119; *gn. ant.*₂ и *gn. md*) представляютъ узлы заднихъ антеннъ и мандибулъ въ послѣдній моментъ ихъ самостоятельнаго существованія; уже на ближайшей стадіи (*G*) мы не найдемъ въ наупліальномъ отдѣлѣ никакихъ слѣдовъ отдѣльных гангліевъ. Онъ превращается въ гангліозную массу окружающую впаčenje передней кишки (глочныя комиссуры).

Зато въ метанаупліальномъ отдѣлѣ обозначены на стадіи *F* всѣ ганглии, которые вообще являются выраженными, хотя и временно, у зародыша *Lernaea*. Такихъ гангліевъ пять паръ. Они представляютъ мѣстныя утолщенія нервныхъ стволовъ. Передніе изъ нихъ, т. е. ганглии максилъ, лежатъ не въ одной сагитальной плоскости съ остальными, такъ какъ они нѣсколько раздвинуты (рис. 96 и 120, *gn. mx*). Заднія четыре пары отвѣчаютъ двумъ парамъ челюстныхъ ножекъ (*gn. mxr.*₁ и *gn. mxr.*₂) и двумъ переднимъ парамъ торакальных конечностей (*gn. p.*₁ и *gn. p.*₂) (рис. 121; 98—102).

Мы видимъ, такимъ образомъ, рядъ различій въ развитіи наупліального и метанаупліального отдѣловъ брюшной нервной системы. Отдѣльные ганглии самостоятельны въ первомъ случаѣ и связаны другъ съ другомъ съ перваго момента своего появленія въ другомъ; одни лежатъ на краяхъ брюшной стороны зародыша, причѣмъ оба ганглія каждой пары значительно удалены отъ друга, другіе — по срединѣ брюшной стороны и попарно сближены другъ съ другомъ.

Помимо этого слѣдуетъ отмѣтить еще одну отличительную черту метанаупліальныхъ гангліевъ; это телобластическій способъ ихъ развитія. Наупліальные узлы слагаются съ самаго начала изъ одного слоя клѣтокъ, которыя ничѣмъ не отличаются отъ высокихъ клѣтокъ эктодермы вообще. Путемъ размноженія этихъ клѣтокъ они становятся многослойными. Метанаупліальные узлы слагаются изъ небольшого числа крупныхъ клѣтокъ (рис. 92, 100, 102, справа), т. е. невробластовъ, отъ которыхъ затѣмъ отдѣляются во внутри болѣе мелкія клѣтки. Такіе невробласты можно различить и на болѣе позднихъ стадіяхъ внутри каждаго ганглія (ср. *N* на рис. 96, 98 — 100, 107 — 110, 115, 117). Большею частью на поперечныхъ разрѣзахъ ихъ встрѣчается въ каждомъ гангліи по два, рѣдко одинъ или три.

Рис. 225 (табл. VI) представляетъ схематически всѣ составныя части центральной нервной системы въ ихъ взаимныхъ генетическихъ отношеніяхъ.

Развитіе мезодермы и конечностей. На стадіи *A* мы имѣемъ слѣдующія мезодермическія образованія: 1) скопленіе крупныхъ мезодермическихъ телобластовъ на заднемъ полюсѣ яйца и разсѣяныя между ними немногочисленныя мелкія мезодермическія клѣтки; 2) крупныя мезодермическія клѣтки на бокахъ зародыша, приблизительно на концахъ его поперечнаго діаметра; эти боковыя скопленія уже распались каждое на двѣ группы; одна изъ нихъ остается на мѣстѣ и дастъ мезодерму второй пары антеннъ, другая передвинется впередъ и дастъ мезодерму первой пары антеннъ; 3) мелкія мезодермическія клѣтки, разсѣянныя въ задней половинѣ зародыша подъ брюшной и спинной эктодермой и сначала расположенныя довольно симметрично.

На стадіи *B* крупныя клѣтки, образующія скопленіе на хвостовомъ концѣ зародыша (*mes* и *ind*; рис. 33, табл. I рис. 46, 61 т. II) еще совершенно обнажены, т. е. не прикрыты плоской эктодермой. Онѣ расположены строго симметрично (рис. 46). Изъ нихъ поверхностныя представляютъ еще, можетъ быть,

индифферентные элементы, которые только современем превратятся въ эктодермическіе, отдѣливъ отъ себя извѣстное число мезодермическихъ. За исключеніемъ этого поверхностнаго слоя, всѣ остальные крупныя клѣтки хвостоваго скопленія принадлежатъ всецѣло среднему зародышевому листку. Отсюда послѣдовательно обособляются всѣ мезодермическія образованія зародыша болѣе или менѣе ясно обозначенными группами клѣтокъ, сохраняющихъ до довольно позднихъ стадій развитія свой эмбриональный характеръ.

На стадіи *C* (рис. 63) отъ хвостоваго скопленія эмбриональной мезодермы обособляется справа и слѣва по группѣ телобластовъ, представляющихъ мезодерму мандибулъ. Само хвостовое скопленіе раздѣляется по срединной линіи на двѣ половины, которыя расходятся нѣсколько въ стороны; оно становится такимъ образомъ парнымъ. Поверхностный слой крупныхъ клѣтокъ состоитъ теперь изъ чисто эктодермическихъ элементовъ. Онъ тоже является раздѣленнымъ на двѣ половины по срединѣ брюшной стороны зародыша нѣсколькими продольными рядами невробластовъ, вдающимися въ него спереди (рис. 59 и 63, *nbl*). Здѣсь невробласты рѣзко отличаются отъ сосѣднихъ клѣтокъ тѣмъ, что они гораздо меньшихъ размѣровъ и имѣютъ болѣе компактные и интенсивно окрашенные ядра. На спинной сторонѣ крупныя клѣтки эктодермы не только не расходятся по срединной линіи, но въ видѣ клина вдаются сзади въ плоскую эктодерму зародыша и заходятъ довольно далеко напередъ вдоль срединной спинной линіи (ср. рис. 64 и 75, *Dor*). Эти крупныя эктодермическія клѣтки, покрывающія хвостовой конецъ зародыша, вѣроятно всѣ (т. е. какъ спинныя, такъ и брюшныя) современемъ дегенерируютъ и пойдутъ на образованіе задняго спиннаго органа.

На стадіи *D* отъ хвостовыхъ скопленій мезодермическихъ телобластовъ обособляется съ каждой стороны еще по одной группѣ клѣтокъ (*Ms*₂, рис. 92, т. III). Онѣ очень характерны по своимъ довольно крупнымъ размѣрамъ и большею частью правильной сферической формѣ. Тѣло ихъ очень ясно выражено и на болѣе позднихъ стадіяхъ; крупное ядро на раннихъ

стадіяхъ окрашено еще довольно блѣдно, какъ и у всѣхъ молодыхъ эмбриональныхъ клѣтокъ (рис. 92), но на болѣе позднихъ становится богаче хроматиномъ, чрезвычайно интенсивно красится и всегда рѣзко контурировано (ср. Ms_2 , рис. 98—ст. F ; рис. 108—ст. G ; рис. 152, 153, табл. IV—ст. K).

На цѣломъ яйцѣ ихъ еще не видно на стадіи D , онѣ становятся замѣтными только начиная со стадіи F (Ms_2 , рис. 37). Это клѣтки постэмбриональной мезодермы. Онѣ лежатъ въ небольшомъ числѣ подъ брюшной эктодермой на уровнѣ промежутка между максиллами и первой парой челюстныхъ ножекъ. На слѣдующихъ затѣмъ стадіяхъ ($G—L$, рис. 38, т. I и рис. 125—128, т. IV) эти клѣтки вмѣстѣ съ конечностями и брюшными нервными узлами передвигаются напередъ и въ то же время значительно увеличиваются въ числѣ. Онѣ представляютъ зачатокъ ряда органовъ (раковинныя железы, целомническіе мѣшки, скорлуповыя железы); зачатокъ, рано обособляющійся отъ остальной мезодермы и въ теченіе всего эмбриональнаго періода развитія остающійся не дифференцированнымъ.

Парное хвостовое скопленіе эмбриональной мезодермы сохраняется и въ слѣдующемъ періодѣ развитія на заднемъ концѣ зародыша (рис. 101, 102, 103, 119, 120, табл. III; *Mes* и *mes*).

Оставляя пока въ сторонѣ остальные мезодермическія образованія, рассмотримъ теперь развитіе конечностей.

На раннихъ фазахъ стадіи B (рис. 44, 46) ихъ собственно еще вовсе нѣтъ. Обозначены только мѣста, гдѣ вскорѣ появятся первыя двѣ пары конечностей, группами мезодермическихъ клѣтокъ, о происхожденіи которыхъ было сказано выше. Двѣ переднія группы (ant_1) представляютъ мезодерму первой пары антеннъ и лежатъ вблизи краевъ теменной пластинки. Заднія двѣ (ant_2) — представляютъ мезодерму второй пары антеннъ и лежатъ въ задней половинѣ яйца. Въ это время вся эктодерма зародыша (за исключеніемъ указанныхъ въ своемъ мѣстѣ элементовъ нервной системы, т. е. теменной пластинки, *procephalon* и невробластовъ) остается еще рав-

номѣрно плоской и снаружки конечности ничѣмъ не обозначены. На болѣе позднихъ фазахъ той же стадіи *B* (рис. 33, табл. I и рис. 69, 65, 66, т. II) эктодерма быстро утолщается надъ этими группами мезодермическихъ клѣтокъ; а такъ какъ послѣднія лежатъ на ребрѣ яйца и притомъ ближе къ его спинной поверхности (ср. рис. 40 и 41), то и утолщенія съ ребра яйца заходятъ сначала только на его спинную сторону, а затѣмъ уже, нарастая, распространяются и на брюшную. Эти брюшные продолженія ихъ (рис. 67, *gn. ant.*₁) уже не относятся къ конечностямъ, а представляютъ зачатки отвѣчающихъ имъ гангліевъ.

Остановимся нѣсколько на стадіи *C* (рис. 63, 64). Здѣсь мы имѣемъ уже три пары конечностей и столько же гангліевъ. Зародышъ переходитъ, слѣдовательно, въ стадію наупліуса. Каждая конечность находится въ связи со своимъ гангліемъ; но каждый отдѣльный зачатокъ, общій для данной конечности и ея ганглія, является вполне самостоятельнымъ и независимымъ образованіемъ.

Первая пара антеннъ лежитъ позади крупныхъ клѣтокъ передняго спинного органа—на спинной сторонѣ яйца (рис. 64) и позади краевъ теменной пластинки—на его ребрѣ (рис. 63 и 65); отъ теменной пластинки эти конечности съ самаго начала *вполнѣ обособлены*. Отвѣчающіе имъ гангліи лежатъ позади *procerebrum* (рис. 67, *gn. ant.*₁). Вторая пара антеннъ лежитъ на концахъ поперечнаго діаметра яйца; сравнительно съ предыдущей стадіей онѣ очень незначительно передвинулись напередъ. Мандибулы прилежатъ къ хвостовому скопленію мезодермическихъ телобластовъ.

Поперечные разрѣзы показываютъ, что въ утолщеніяхъ эктодермы конечностей клѣтки всего выше и расположены особенно тѣсно на ребрѣ яйца, слѣдовательно недалеко отъ границы конечности и ея ганглія (рис. 49, *ant.*₁; 53, *ant.*₂; 57, *md*). Онѣ здѣсь выклиниваются внутрь зародыша, благодаря чему образуется иногда легкое вдавленіе на его поверхности. Но болѣею частью такого вдавленія не замѣчается; ядра клѣтокъ располагаются въ ихъ расширенныхъ внутреннихъ концахъ и въ своей совокупности образуютъ чашеобразную фигуру

(ср. рис. 65 и 57). Эти вдавленія, выпяченія или мѣстныя утолщенія зачатка конечности отвѣчаютъ (по отношенію къ ея дефинитивному положенію) ея верхней (спинной) границѣ, хотя большая элементовъ, насчетъ которыхъ она образуется и лежитъ выше (т. е. къ спинной и на спинной сторонѣ). Происходитъ это такимъ образомъ, что та небольшая часть эктодермическаго утолщенія, которая лежитъ между дномъ вдавленія или чаши и брюшной поверхностью (т. е. зачаткомъ ганглія) выпячивается наружу и вверхъ по направленію къ спинной сторонѣ яйца; она нарастаетъ насчетъ лежащихъ выше клѣтокъ, которыя постепенно спускаются къ ней со спинной стороны. Говоря иначе, дно вдавленія вросаетъ внутрь по направленію къ брюшной сторонѣ зародыша. Въ результатѣ конечность представлена короткимъ мѣшкомъ (рис. 87), который прикрѣпленъ на всемъ своемъ протяженіи къ брюшному краю ребра яйца и загнутъ вверхъ къ спинной сторонѣ зародыша. Затѣмъ конечности вытягиваются назадъ и дистальные концы двухъ заднихъ паръ расщепляются на двѣ вѣтви (рис. 88, 89, 91). Такую форму имѣютъ конечности наупліуса на стадіи *D*. На стадіяхъ *E* и *F* онѣ не испытываютъ никакихъ существенныхъ измѣненій. Онѣ только сильно вытягиваются въ длину и быстро передвигаются впередъ.

Мезодерма каждой конечности или, точнѣе, cadaго сегмента дифференцируется, начиная со стадіи *C*, на два отдѣла. Немногочисленныя мезодермическія клѣтки, расположенныя надъ гангліями (рис. 49, 52 — 54, 56 — 57, 71, 72) представляютъ матеріалъ для развитія соединительно-тканныхъ элементовъ нервной системы. Всѣ остальные мезодермическія клѣтки идутъ 1) на развитіе мышцъ и соединительно-тканныхъ образований внутри конечности и 2) на развитіе длинныхъ и сильныхъ мышцъ, заведующихъ движеніемъ всей конечности, т. е. парныхъ пучковъ спинныхъ мышцъ наупліуса. Послѣднія начинаютъ дифференцироваться очень рано изъ тѣхъ мезодермическихъ клѣтокъ, которыя лежатъ въ области каждой конечности подъ спинной эктодермой. На стадіи *D* мы уже находимъ здѣсь по группѣ громадныхъ, сплюснутыхъ клѣтокъ, большею частью нѣсколько вытянутыхъ въ поперечномъ

направленіи (рис. 88—92, т. III, *Ml*). Наружные концы этихъ клѣтокъ, слѣдуя по ребру яйца, загибаются къ брюшной сторонѣ по направленію къ конечностямъ. На стадіяхъ *D—F* послѣднія представляютъ плотныя образованія, т. е. эктодермическіе мѣшки, полость которыхъ выполнена мезодермическими клѣтками, правда лежащими довольно рыхло. Между наружными (дистальными) концами спинныхъ мышцъ и конечностями лежитъ еще запасъ мезодермическихъ клѣтокъ, не вошедшихъ въ составъ ни тѣхъ, ни другихъ. Отъ нихъ вѣроятно отдѣляются въ одну сторону клѣтки, которыя присоединяются къ зачатку конечности, въ другую сторону клѣтки, насчетъ которыхъ паростаютъ спинныя мышцы. На стадіи *D* можно различить съ каждой стороны собственно только двѣ группы такихъ клѣтокъ: одну впереди основанія заднихъ антеннъ (*mes*, рис. 87, т. II) и вторую впереди основанія мандибулъ (*Ms*, рис. 89 и 90, т. III). Первая группа состоитъ изъ небольшого количества клѣтокъ; вторая изъ довольно значительнаго, и притомъ онѣ здѣсь усиленно размножаются. При основаніи первой пары антеннъ имѣются только разсѣяныя въ очень небольшомъ числѣ мелкія мезодермическія клѣтки; вѣроятно, мезодерма этого (перваго) сегмента очень скоро потребляется вся на развитіе мускулатуры.

Спинныя мышцы имѣютъ сначала поперечное направленіе. При наступающемъ на стадіяхъ *E* и *F* быстромъ передвиженіи конечностей напередъ — за ними слѣдуютъ дистальныя (наружныя) концы мышцъ; проксимальныя (внутреннія) концы ихъ остаются на мѣстѣ; мышцы такимъ образомъ измѣняютъ постепенно свое поперечное направленіе въ косое. Въ то же время онѣ сильно вытягиваются въ длину. Поэтому теперь на поперечныхъ разрѣзахъ мы встрѣчаемъ въ мышечныхъ зачаткахъ цѣлый рядъ ядеръ, т. е. цѣлый рядъ клѣтокъ (ср. рис. 94—96, *Ml*).

Уже на стадіи *D* группа мускулообразовательныхъ клѣтокъ, лежащая въ сегментѣ мандибулъ (рис. 89—90), начинаетъ пріобрѣтать совершенно специфическій характеръ; при сравнительно объемистомъ тѣлѣ онѣ имѣютъ небольшое ядро,

настолько жадно поглощающее краски, что оно является окрашеннымъ почти сплошь. Поэтому эти клѣтки бросаются въ глаза даже на препаратахъ цѣлыхъ зародышей и выступаютъ рѣзко при основаніи мандибуль въ видѣ группы интенсивно окрашенныхъ мелкихъ тѣлецъ (рис. 36, 37, 38, *Ms.*).

На стадіи *F* количество этихъ клѣтокъ значительно возрастаетъ; онѣ встрѣчаются на цѣломъ рядѣ разрѣзовъ впереди и позади основанія мандибуль (рис. 94 и 95, *Ms.*). На ихъ счетъ образуются все новыя и новыя мышечныя клѣтки (рис. 95).

На стадіи *G* онѣ лежатъ только позади основанія мандибуль (рис. 106 и 107, *Ms.*) и представляютъ по своему строенію и положенію всѣ переходныя формы отъ выше описанныхъ элементовъ съ мелкимъ, по интенсивно окрашеннымъ ядромъ, къ крупнымъ и вытянутымъ мышечнымъ клѣткамъ съ громаднымъ пузырьчатымъ ядромъ. Теперь онѣ нѣсколько сдвинуты къ спинной сторонѣ яйца; задніе концы зачатковъ спинныхъ мышцъ наупліуса заканчиваются характерными мелкоядерными міобластами.

Что касается мезодермическихъ клѣтокъ, лежащихъ на стадіи *D* впереди основаній заднихъ антеннъ, то онѣ, если не всѣ, то почти всѣ потребляются во время развитія антеннъ; возможно, что оставшіяся присоединяются къ группѣ міобластовъ, лежащей сначала при основаніи мандибуль; эта группа на стадіи *F* разрослась какъ назадъ, такъ и впередъ, и подходит во всякомъ случаѣ очень близко къ основанію второй пары антеннъ (ср. рис. 93 и 94). Такимъ образомъ, если изъ трехъ парныхъ группъ мезодермическихъ клѣтокъ обособленныхъ на стадіи *C* (рис. 63), переднія двѣ всецѣло или почти всецѣло идутъ на развитіе соответственныхъ конечностей и ихъ мускулатуры, задняя пара содержитъ, помимо матеріала для развитія мезодермическихъ образований мандибуларнаго сегмента, еще запасъ элементовъ, на счетъ которыхъ нарастаютъ спинныя мышцы, вѣроятно, всѣхъ трехъ сегментовъ наупліуса.

Таково въ общихъ чертахъ развитіе конечностей наупліуса. Конечности слѣдующихъ, метанаупліальныхъ, сегментовъ

развиваются нѣсколько иначе. Во-первыхъ онѣ лежатъ съ самаго начала дѣликомъ на брюшной сторонѣ яйца; во-вторыхъ связь ихъ со своими гангліями еще тѣснѣе, чѣмъ у наупліальныхъ конечностей. Въ самомъ дѣлѣ, въ моментъ своего появленія конечность вмѣстѣ со своимъ гангліемъ представляетъ одинъ общій зачатокъ, въ которомъ даже трудно провести между ними границу (рис. 91, табл. III; *mx* и *gn. mx*; стадія *D*—максиллы и ихъ гангліи). На еще болѣе ранней стадіи (рис. 92; *gn. mxr*; стадія *D*—гангліи челюстныхъ ножекъ первой пары) мы видимъ утолщеніе эктодермы, которое по положенію своему на нѣкоторомъ разстояніи отъ наружныхъ краевъ брюшной поверхности отвѣчаетъ скорѣе одному только ганглію. Трудно рѣшить, содержитъ ли уже это утолщеніе и элементы конечности или они должны еще дифференцироваться снаружки отъ него, хотя и въ связи съ нимъ. Эти утолщенія продолжаются назадъ въ двѣ полоски невробластовъ; я считаю, слѣдовательно, возможнымъ, что крупныя клѣтки, названныя мною невробластами, производятъ кромѣ элементовъ нервной системы и элементы эктодермы конечностей. Раздѣленіе общаго зачатка на гангліи и конечность начинается съ того момента, когда нѣсколько особенно крупныхъ клѣтокъ (среди вообще крупныхъ клѣтокъ) зачатка начнутъ отдѣлять отъ себя ко внутри, т. е. въ сторону желтка, болѣе мелкія (ср. рис. 91, 92, 96, 100, 102, *N*); гангліи становятся тогда многослойными и вырастаютъ въ выпинку. Всѣ четыре пары метанаупліальныхъ конечностей (т. е. максиллы, двѣ пары челюстныхъ ножекъ и первая пара плавательныхъ ножекъ), заложенные на послѣдней стадіи (*F*) второго эмбриональнаго періода, представлены пока однослойными утолщеніями эктодермы и лежащими подъ ними въ небольшомъ числѣ мелкими мезодермическими клѣтками.

Я утверждалъ выше (стр. 22), что мезодерма каждого сегмента обособляется справа и слѣва въ видѣ небольшого числа крупныхъ телобластовъ. Дѣйствительно, на уровнѣ каждой конечности мы находимъ на ребрѣ яйца нѣсколько крупныхъ мезодермическихъ клѣтокъ и кромѣ того мелкіе мезодермическіе элементы на брюшной сторонѣ въ области

самой конечности (рис. 96, 100, 101, 102). Но такъ какъ всѣ метанаупліальныя конечности развиваются на очень ограниченномъ пространствѣ, то и принадлежащіе отдѣльнымъ сегментамъ телобласты сближены и не обособлены ясно другъ отъ друга. Въ каждомъ частномъ случаѣ поэтому затруднительно установить принадлежность той или другой крупной мезодермической клѣтки тому или другому сегменту. Въ области метанаупліальной мезодермы ея элементы легко смѣшались мезодермическими телобластами. На стадіи *F* тѣ и другіе чрезвычайно похожи другъ на друга. Напр., на рис. 96, справа, мы видимъ 2 крупныхъ мезодермическихъ клѣтки на уровнѣ челюстей: къ нимъ очень близко подходятъ сзади клѣтки метанаупліальной мезодермы (рис. 98, *Ms*₂), расположенныя настолько рыхло, что опредѣлить точно ихъ границу совершенно невозможно. То же самое можно сказать и о рис. 99 (*Ms*₂, телобласты сегмента переднихъ челюстныхъ ножекъ или клѣтка метанаупліальной мезодермы).

Остается еще упомянуть о тѣхъ мелкихъ и плоскихъ мезодермическихъ клѣткахъ, которыя на стадіи *A* лежатъ на брюшной сторонѣ яйца въ довольно симметричномъ еще порядкѣ. На стадіяхъ *B* и *C* мы не находимъ вообще на брюшной поверхности зародыша никакихъ мезодермическихъ элементовъ (ср. рис. 40 и 49—57), за исключеніемъ тѣхъ немногихъ, которые лежатъ въ области брюшныхъ нервныхъ узловъ и которыхъ происхожденіе, какъ было указано, съ большою вѣроятностью иное. Но на переднемъ концѣ зародыша, именно на брюшномъ краю ребра яйца, подъ непарнымъ, нераздѣлившимся еще отдѣломъ теменной пластинки (рис. 66 и 47, *mes*) лежитъ рядъ мелкихъ мезодермическихъ клѣтокъ; кромѣ того такія же клѣтки разсѣяны въ области *procerebrum*; весьма вѣроятно, что это передвинувшіяся напередъ мелкія клѣтки, которыя на стадіи *A* лежали подъ эктодермой брюшной поверхности.

Передняя кишка и верхняя губа. На стадіи *D* появляется на брюшной сторонѣ зародыша по срединѣ между гангліями переднихъ антеннъ непарное утолщеніе эктодермы

(*m. ect.*, рис. 35, табл. I; рис. 76 и 87, табл. II). Оно выстлано со внутри мелкими мезодермическими клетками, которые мы видели на стадиях *B* и *C* разбѣянными подъ теменной пластинкой и *prosegmentum* (о происхожденіи ихъ ср. стр. 23 и 51). Это медіальное утолщеніе даетъ происхожденіе верхней губѣ и выпяченію передней кишки, которое образуется на его заднемъ концѣ. Насчетъ разбѣянныхъ подъ нимъ мезодермическихъ клетокъ разовьется главнымъ образомъ мускулатура верхней губы.

На стадіи *D* это утолщеніе вполне обособлено отъ окружающихъ его зачатковъ нервной системы и отдѣлено отъ нихъ кругомъ промежуткомъ плоской эктодермы (рис. 87). На стадіи *F* на его уровнѣ лежатъ передвинувшіеся впередъ и мощно развитые ганглии заднихъ антеннъ, а затѣмъ, нѣсколько позже, и сближенные съ ними ганглии мандибулы. Между медіальнымъ утолщеніемъ эктодермы и прилежащими къ нему нервными зачатками уже нѣтъ больше рѣзкой границы. На поперечныхъ разрѣзахъ черезъ передній конецъ зародыша вся эктодерма брюшной стороны представляетъ сплошное утолщеніе. Зачатокъ передней кишки и оба ганглия (заднихъ антеннъ) обозначены на немъ въ видѣ трехъ мѣстныхъ возвышеній (*stm.* и *gn. ant.*, рис. 93).

Начало образованія выпяченія передней кишки отмѣчено пока только круговымъ расположеніемъ клетокъ на заднемъ концѣ медіальнаго утолщенія эктодермы (ср. также рис. 122).

Энтодерма. Мы видели, что на стадіи *A* энтодерма зародыша изъ одной первоначальной клетки (макромера) успѣла превратиться въ синцитій, въ которомъ индивидуальность отдѣльныхъ элементовъ выражена только ихъ ядромъ. Въ теченіе дальнѣйшаго развитія зародыша отдѣльные элементы синцитія могутъ совершенно обособляться отъ него и временно стать самостоятельными, чтобы затѣмъ снова утратить свою индивидуальность, погружившись въ желтокъ. Таковы, напр., тѣ желточные клетки, которыя во время дегенерации спинного органа выдѣляются въ его остатки, выступивъ изъ желтка (см. стр. 60) Дальнѣйшая судьба *всѣхъ* желточ-

ныхъ клѣтокъ сводится къ постепенному обособленію ихъ на поверхности желтка для образованія эпителія средней кишки. Число элементовъ энтодермическаго синцитія все убываетъ; опъ снова обращается въ клѣтку — при одномъ элементѣ внутри желтка; наконецъ, уже въ постэмбриональный періодъ, въ желткѣ не остается ни одного элемента и онъ представляетъ тогда мертвый запасъ питательнаго матеріала.

На стадіяхъ *B* и *C* число желточныхъ элементовъ постепенно возрастаетъ (*dz*, рис. 52, 53, 72, 74, табл. II; изображенныя на рис. 74 три желточныхъ клѣтки сняты съ трехъ разрѣзовъ одного зародыша). По своему строенію и формѣ (рис. 72), и положенію у поверхности желтка они ничѣмъ не отличаются отъ предыдущей стадіи. На стадіи *D* число ихъ становится довольно значительнымъ (*dz*, рис. 76, 77, табл. II; рис. 88 — 89 табл. III). Рис. 135 (табл. IV) дастъ достаточно ясное представленіе о положеніи и распредѣленіи ихъ въ желткѣ. Изображенныя здѣсь желточные клѣтки сняты съ 7-ми послѣдовательныхъ разрѣзовъ одного зародыша. Въ общемъ онѣ расположены въ области первнхъ стволовъ на брюшной сторонѣ желтка и въ средней части его спинной стороны. Разумѣется, желточные клѣтки встрѣчаются и въ другихъ мѣстахъ желтка, по большая часть ихъ собрана или въ области образованія эпителія средней кишки (въ средней части брюшной стороны), или въ области образованія и дегенерации спинныхъ органовъ (въ средней части спинной стороны), въ судьбѣ которыхъ имъ приходится играть важную роль. На ребрѣ желтка онѣ встрѣчаются очень рѣдко. Первая желточная клѣтка (протоплазма и ядро макромера) расположена на спинной сторонѣ желтка. Повидимому часть немногочисленныхъ первыхъ дериватовъ ея быстро перекочевываетъ на его брюшную сторону, слѣдуя по его поверхности и огибая его ребро. Но не меньшая, если не большая, часть ихъ остается на мѣстѣ. Послѣ этого спинныя и брюшныя желточные клѣтки размножаются самостоятельно. Глубоко внутри желтка ихъ никогда не бываетъ на стадіяхъ *A* — *E* и *G* — *L*. Только на стадіи *F* ихъ можно встрѣтить тамъ и притомъ только въ области послѣднихъ остатковъ

передняго (рис. 96, 122) или задняго спинного органа (рис. 102, 103). Онѣ имѣютъ тогда совершенно своеобразное строеніе и форму.

Что касается вообще строенія желточныхъ клѣтокъ, то, начиная со стадіи *D* и до стадіи *F* включительно, онѣ подвергаются цѣлому ряду видоизмѣненій, особенно на спинной сторонѣ зародыша; въ слѣдующемъ періодѣ развитія онѣ возвращаются къ первоначальной формѣ и сохраняютъ ее до конца, т. е. до своего превращенія въ клѣтки энтелиа средней кишки. На стадіяхъ *D* и *E* ядра желточныхъ клѣтокъ построены довольно однообразно. Они имѣютъ большею частью видъ рѣзко контурированныхъ пузырьковъ правильной сферической формы съ довольно значительнымъ количествомъ интенсивно окрашенныхъ хроматиновыхъ зеренъ, прилежащихъ къ внутренней сторонѣ ядерной оболочки (рис. 76, 77, 83 табл. II; 88, 89, табл. III; 135, табл. IV). Встрѣчаются, но рѣдко, ядра, сохранившія свое первоначальное строеніе, которое нужно вообще признать типичнымъ для желточныхъ элементовъ (рис. 135). На стадіи *F* строеніе ихъ представляетъ наибольшее разнообразіе. Ядра чаще всего имѣютъ чечевицеобразную форму (рис. 102, *dx*; 122, *ent*) и рѣзкіе контуры. Отношеніе ихъ краскамъ сильно варьируетъ; въ противоположность предъидущимъ стадіямъ, они окрашиваются сплошь и довольно однородно, если вообще красятся. Помимо этого наблюдаются различныя формы ядеръ внутри желтка, въ области спинныхъ органовъ. Оставляя ихъ пока въ сторонѣ (см. стр. 60), остановимся на судьбѣ тѣхъ желточныхъ элементовъ, которые на стадіяхъ *D* — *F* разсѣяны на брюшной сторонѣ зародыша въ области нервныхъ стволовъ. На стадіи *F* мы ихъ почти не находимъ въ передней половинѣ яйца; они собрались отсюда почти всѣ къ одному пункту въ области медиальнаго утолщенія эктодермы (рис. 122. *ent*). Когда на заднемъ концѣ этого утолщенія начинается формироваться впяченіе передней кишки, то желточные клѣтки собираются къ нему и прикладываются къ его поверхности. На рис. 122 онѣ имѣютъ чечевицеобразную форму и окрашены равномерно и довольно интенсивно.

Онѣ расположены на поверхности желтка; въ пространствѣ между ними и утолщенной эктодермой разсѣяны мезодермическія клѣтки. На поперечномъ разрѣзѣ, изображенномъ на рис. 93, эти желточныя клѣтки (*ent*) уже могутъ быть названы клѣтками эпителія средней кишки; онѣ имѣютъ видъ интенсивно окрашенныхъ серповидныхъ тѣлецъ и въ сущности тоже строеніе, что и на рис. 122, съ той разницей, что онѣ выпнуты соотвѣтственно выпуклой поверхности зачатка передней кишки, къ которой онѣ плотно прилежатъ. На уровнѣ первой пары челюстныхъ ножекъ (ср. рис. 37) и дальше назадъ мы опять встрѣчаемъ на брюшной сторонѣ зародыша разсѣяныя желточныя клѣтки чечевицеобразной формы, обычной для этой стадіи (рис. 98, 102).

Спинные органы. Спинныхъ органовъ у *Lernaea* два — передній и задній — и оба должны быть отнесены къ категоріи непарныхъ, несмотря на то, что въ переднемъ имѣются указанія на возможность его раздѣленія на два отдѣльных органа.

Передній органъ появляется еще на стадіи *B* впереди только что залагающихся антеннъ первой пары (рис. 69, табл. II, *Doa*). Онъ представляетъ поперечный рядъ клѣтокъ нѣсколько большихъ размѣровъ, чѣмъ сосѣднія (рис. 61); эти клѣтки отличаются съ самаго начала отъ сосѣднихъ нѣсколько болѣе крупными пузырчатыми ядрами съ однимъ или нѣсколькими скопленіями хроматина внутри. На стадіи *C* (рис. 64 и 68) клѣтки спинного органа оттѣсняются назадъ образующимися впереди нихъ утолщеніями вторичнаго мозга. Онѣ имѣютъ съ поверхности яйца призматическую форму, вытянуты вдоль яйца и расположены въ одинъ дугообразно изогнутый поперечный рядъ.

Въ продольномъ разрѣзѣ (рис. 62, 72, *Doa*) онѣ имѣютъ болѣею частью пирамидальную форму, т. е. передній конецъ ихъ, прилежащій къ высокимъ клѣткамъ вторичнаго мозга утолщенъ, а задній, который граничитъ съ плоскими клѣтками спинной эктодермы, вытянутъ. Впереди вторичнаго мозга на ребрѣ яйца находятся крупныя клѣтки,

по строенію своего ядра напоминающія клетки спинного органа (z, рис. 60 и 74). Онѣ, однако, не образуютъ такого правильнаго ряда и повидимому расположены безъ строго опредѣленнаго порядка. Имѣютъ-ли онѣ какое-нибудь отношеніе къ спинному органу, мнѣ выяснить не удалось, какъ и вообще ихъ дальнѣйшую судьбу. Но если только онѣ дѣйствительно принадлежатъ спинному органу, то онѣ образуетъ въ такомъ случаѣ полное замкнутое кольцо вокругъ вторичнаго мозга.

Сначала позади крупныхъ клетокъ спинного органа лежатъ обыкновенныя плоскія клетки спинной эктодермы (рис. 74, 75). Затѣмъ крупныя клетки, расположенныя на наружныхъ концахъ поперечнаго ряда, начинаютъ усиленно дѣлиться въ поперечномъ направленіи и каждая изъ нихъ даетъ происхожденіе короткому продольному ряду изъ трехъ, четырехъ клетокъ меньшихъ размѣровъ, но всетаки значительно болѣе крупныхъ и высокихъ, чѣмъ остальные клетки спинной эктодермы. Рис. 62 и 75 представляютъ два сагиттальныхъ разрѣза одного и того же зародыша. Крупныя клетки, лежащія по срединѣ спинного органа, еще не раздѣлились (рис. 75, *Doa*), тогда какъ лежащія ближе къ наружнымъ концамъ органа произвели уже позади себя по ряду меньшихъ клетокъ (рис. 62, *doa*); многократныя дѣленія крупныхъ клетокъ чередуются со стадіями покоя (рис. 62). Начинаясь въ двухъ пунктахъ на наружныхъ концахъ спинного органа, размноженіе его крупныхъ элементовъ распространяется постепенно по направленію къ его срединѣ. На рис. 73 изображена одна изъ послѣднихъ фазъ этого процесса. Здѣсь большая часть крупныхъ клетокъ, и притомъ преимущественно лежащія на лѣвомъ разстояніи отъ наружныхъ концовъ органа, находится въ состояніи дѣленія; онѣ уже значительно уменьшились въ размѣрахъ и, вѣроятно, совершенно распадутся на меньшія клетки. Крупныя клетки, занимающія самую средину спинного органа, еще не дѣлятся; дѣленіе ихъ не только запаздываетъ, но повидимому и вообще совершается менѣе энергично, чѣмъ у наружныхъ.

Результатомъ размноженія крупныхъ клѣтокъ передняго спинного органа являются двѣ подушки утолщенной эктодермы. Эти подушки слагаются изъ продольныхъ рядовъ менѣе крупныхъ клѣтокъ, образуются въ области наружныхъ концовъ спинного органа и нарастаютъ по направленію къ его срединѣ, другъ другу на встрѣчу. Одновременно съ ростомъ органа происходитъ и его дегенерація. Она начинается уже на стадіи *C* и, понятно, въ самыхъ старыхъ частяхъ органа, на обоихъ наружныхъ концахъ его. Отсюда она распространяется съ той и другой стороны по направленію къ его срединѣ. Лучшія картины разрушенія какъ передняго, такъ и задняго органовъ наблюдаются на стадіяхъ *D* и *E* и главнымъ образомъ для задняго. Мы рассмотримъ ихъ дальше одновременно для обоихъ спинныхъ органовъ, а теперь остановимся нѣсколько на происхожденіи задняго.

Задній конецъ зародыша, какъ было указано (стр. 44), покрытъ на стадіи *C* очень крупными эктодермическими клѣтками, которыя отчасти приближаются по строенію своего ядра къ крупнымъ клѣткамъ передняго спинного органа и вообще похожи на молодые недифференцированныя клѣтки, сохранившія свой эмбриональный характеръ (рис. 64, *Dop*). На брюшной сторонѣ зародыша эти клѣтки менѣе высоки и раздѣлены по срединѣ полоской невробластовъ. На ребрѣ лица и на его спинной сторонѣ онѣ значительно выше (рис. 75, *Dop*). Онѣ не раздѣлены здѣсь на двѣ симметричныя половины, но вдаются сзади клиномъ въ плоскую спинную эктодерму. Это крупныя клѣтки задняго спинного органа.

На стадіи *D* (рис. 76, *dop*, *dop*₁) вдоль всей задней половины спинной поверхности зародыша тянется по срединѣ ея узкая полоска клѣтокъ (въ поперечномъ разрѣзѣ — рис. 80, *dop*), гораздо болѣе крупныхъ и высокихъ, чѣмъ остальные клѣтки спинной эктодермы, но въ то же время меньшихъ, чѣмъ упомянутыя крупныя клѣтки задняго спинного органа. По строенію своего ядра эти клѣтки приближаются къ обыкновеннымъ эктодермическимъ. На заднемъ концѣ полоски онѣ связаны рядомъ переходныхъ формъ съ

крупными клетками заднего органа (рис. 76). Последнія забираютъ теперь только ребро яйца, брюшная сторона зародыша отъ нихъ совершенно свободна. По аналогіи съ переднимъ органомъ надо думать, что вся спинная полоска меньшихъ клетокъ произошла отъ крупныхъ, изъ которыхъ только сравнительно немногія еще не успѣли раздѣлиться и сохранились на ребрѣ яйца. Исчезнувшія съ брюшной стороны крупныя клетки вѣроятно перемѣстились на ребро яйца, оттѣсненныя въ стороны брюшными первыми столбами, развивающимися въ это время изъ невробластовъ.

Разрушеніе заднего спинного органа начинается на его переднемъ концѣ и отсюда продолжается назадъ — отдѣльными островками. На переднемъ концѣ органа клетки, сгущиваясь тѣснѣе, образуютъ подушечку, выпуклую въ сторону желтка и отдѣленную перетяжкой отъ лежащей позади нея полоски (рис. 76, табл. II и 162, табл. IV, *dop.*). Ядра располагаются на внутреннихъ обращенныхъ къ желтку концахъ клетокъ, благодаря чему въ своей совокупности даютъ рисунокъ открытой наружу чаши, выполненной однородной протоплазмой. Затѣмъ позади передней подушки образуется другая (*dop.*, рис. 76, табл. II и 161, 162, табл. IV), за ней третья и т. д.

По мѣрѣ образованія подушекъ идетъ и разрушеніе ихъ, начиная съ передней. Поэтому на одной и той же серіи поперечныхъ разрѣзовъ можно встрѣтить различныя стадіи дегенераціи клетокъ заднего спинного органа. Понятно, что самыя раннія фазы дегенераціи наблюдаются въ заднемъ отдѣлѣ органа. Рис. 81 показываетъ, какъ одна изъ клетокъ спинного органа выклинивается внутрь, повидимому собираясь оторваться отъ эктодермы. На разрѣзахъ, прошедшихъ ближе къпереди, въ промежуткѣ между желткомъ и спиннымъ органомъ лежатъ совершенно свободно отдѣлившіяся отъ него клетки (*dop.* на рис. 82 — двѣ; на рис. 83 — одна). Онѣ показываютъ различныя фазы дегенераціи ядра, которое при этомъ принимаетъ самыя разнообразныя формы (ср. также рис. 78, *doa*). Оно иногда распадается на нѣсколько отдѣльностей и перѣдко даетъ картины, чрезвычайно напоминающія

каріокинетическія фігуры (рис. 82). Я бы и призналъ ихъ за таковыя безъ всякаго колебанія, если бы не видѣлъ рядомъ другихъ картинокъ, разъясняющихъ дѣйствительный смыслъ процесса. Очепь вѣроятно, что многіе изъ авторовъ, описавшихъ дѣленіе клѣтокъ спинного органа были введены въ заблужденіе такими именно картинками, хотя этимъ не исключается, конечно, возможность размноженія клѣтокъ спинного органа передъ дегенераціей его. На рис. 83 мы видимъ кромѣ того рядъ высокихъ клѣтокъ, принадлежащихъ спинному органу, но еще не успѣвшихъ отдѣлиться отъ него и связанныхъ съ эктодермой (одну—въ средней части рисунка и нѣсколько—съ правой стороны его); затѣмъ — внутри желтка — одну характерную желточную клѣтку (dz) и, наконецъ, однородно и блѣдно окрашенное тѣло (z_2), наполовину выступающее надъ его поверхностью. Я не могъ точно установить значенія этого тѣла, но думаю, что мы имѣемъ здѣсь клѣтку спинного органа, въ которой ядро уже совершенно дегенерировало и которой послѣдній остатокъ погружается въ желтокъ.

Изъ предыдущаго видно, что клѣтки каждой подушки отдѣляются отъ нея по одиночкѣ или небольшими группами, по крайней мѣрѣ въ началѣ процесса дегенераціи спинного органа. Тоже самое наблюдается на продольныхъ разрѣзахъ (рис. 161 и 162, табл. IV), относящихся къ нѣсколько болѣе поздней стадіи (E). Кромѣ того на тѣхъ же разрѣзахъ особенно отчетливо выступаетъ участіе желточныхъ клѣтокъ въ разрушеніи спинного органа. На одномъ изъ нихъ (рис. 162) представлены двѣ переднія подушки задняго органа (dop и dop_1). Мы видимъ здѣсь, что клѣтки обѣихъ подушекъ находятся еще въ связи съ эктодермой; въ передней ядра клѣтокъ дегенерируютъ и имѣютъ видъ небольшихъ очень интенсивно, но однородно окрашенныхъ тѣлецъ; подъ этой подушкой скопляются типичныя желчныя клѣтки (dz). Въ задней подушкѣ на этомъ же разрѣзѣ ядра даже сохранили еще нормальное строеніе, но на слѣдующемъ (рис. 161, dop_1)—подъ довольно плоскими клѣтками эктодермы мы находимъ въ желтѣхъ послѣдній остатокъ нѣсколькихъ клѣтокъ спинного

органа; ядра ихъ совершенно исчезли и онѣ слились въ одну однородную блѣдно окрашенную массу *внутри* которой проникли три желточныя клѣтки.

На рис. 78 и 79 (табл. II) представлена одна изъ послѣднихъ стадій дегенераціи передняго спинного органа. На рис. 79 слѣва мы видимъ утолщенную эктодермическую подушку; отдѣльныя клѣтки ея утратили ясныя очертанія, протоплазма ихъ слилась въ одну массу, ядра окрашены очень блѣдно и однородно. Въ промежуткѣ между желткомъ и эктодермой, стало быть *внѣ желтка*, лежитъ типичная желточная клѣтка (dz). Она состоитъ изъ почти голаго ядра; тонкій протоплазматическій слой, который надобно предполагать на его поверхности, незамѣтенъ даже при сильныхъ увеличеніяхъ. Кромѣ того *внѣ желтка* мы находимъ небольшія тѣла ясно контурированныя, но блѣдно и однородно окрашенныя (z_3). Такія же тѣла встрѣчаются и *внутри желтка* (z_1). Припомнимъ, что такія же тѣла встрѣчаются и на поверхности желтка на половину въ него погруженныя (рис. 83, z_2). Не можетъ быть, слѣдовательно, никакого сомнѣнія въ томъ, что эти тѣла перемѣщаются, и что мы имѣемъ передъ глазами три различныхъ момента этого перемѣщенія. Едва ли можно предполагать, чтобы это были желточные клѣтки, выходящія изъ желтка. Я думаю, что это послѣдніе остатки уже вполне дегенерировавшихъ клѣтокъ спинного органа, которые погружаются въ желтокъ. Рис. 78 соответствуетъ одной только лѣвой половинѣ рис. 79. Мы видимъ здѣсь рядъ дегенерирующихъ клѣтокъ спинного органа (doa) въ промежуткѣ между желткомъ и эктодермой; двѣ клѣтки, у которыхъ ядра совершенно разрушились—напути къ погруженію въ желтокъ (z_3 и z_2), и одну желточную клѣтку около поверхности желтка (dz ; на рисункѣ она передана совершенно неудовлетворительно). Такова лѣвая половина спинного органа. Отъ правой сохранились только послѣдніе остатки клѣтокъ, разсѣянныя въ желткѣ въ области правыхъ спинныхъ мускуловъ наупліуса въ видѣ описанныхъ блѣдно окрашенныхъ тѣлецъ (z_1 , рис. 79). Два тѣла, обозначенныхъ на этомъ рисункѣ справа желточными клѣтками (dz), отличаются отъ обычнаго на этой стадіи строенія ихъ

правда меньше, чѣмъ это передано на рисунокѣ; но контуры ихъ менѣе рѣзки и хроматиковыя зерна распредѣлены равномерно; возможно, что и они представляютъ дегенерирующія клѣтки спинного органа.

Такимъ образомъ, обѣ половины спинного органа разрушаются не вполне одновременно и одна изъ нихъ можетъ нѣсколько запаздывать. На стадіи *D* передній спинной органъ представляетъ рядъ полуразрушенныхъ клѣтокъ, частью еще связанныхъ съ эктодермой, частью разсѣянныхъ на довольно широкомъ пространствѣ конутри отъ правыхъ и лѣвыхъ спинныхъ мускуловъ наупліуса, наконецъ, частью погруженныхъ въ желтокъ. Въ области спинного органа скопляется много желточныхъ клѣтокъ. Нѣкоторыя изъ нихъ выползаютъ изъ желтка, другія погружаются внутрь слившихся между собой остатковъ клѣтокъ спинного органа. Къ концу стадіи *D* вся эта масса элементовъ, умирающихъ и дѣятельныхъ (желточные), собирается къ срединной плоскости въ одинъ комокъ; тѣ и другіе совершенно перемѣшаны и становится подчасъ трудно опредѣлить природу каждаго изъ нихъ въ отдѣльности (рис. 90, *doa*).

Послѣ всего сказаннаго едва-ли можетъ быть сомнѣніе въ роли, которую играютъ желточные клѣтки, скопляющіяся въ области спинныхъ органовъ. Поѣдаютъ ли онѣ только продукты распада клѣтокъ этихъ органовъ или, можетъ быть, содѣйствуютъ разрушенію ихъ тѣмъ или инымъ образомъ, конечно, опредѣлить трудно. Я правда не имѣю прямыхъ доказательствъ фагоцитарной роли желточныхъ клѣтокъ, такъ какъ не видалъ непосредственнаго заглатыванія ими остатковъ клѣтокъ спинного органа; но никто не станетъ сомнѣваться въ томъ, что клѣтки зародыша питаются насчетъ желтка, хотя только въ исключительныхъ случаяхъ возможно непосредственное наблюденіе. Желточные клѣтки очень невелики, и притомъ на поверхности ихъ пузырчатого ядра только въ рѣдкихъ случаяхъ можно констатировать очень тонкій слой протоплазмы; это исключаетъ возможность прямыхъ наблюденій.

органа; ядра ихъ совершенно исчезли и онѣ слились въ одну однородную блѣдно окрашенную массу *внутри* которой проникли три желточныя клѣтки.

На рис. 78 и 79 (табл. II) представлена одна изъ послѣднихъ стадій дегенераціи передняго спинного органа. На рис. 79 слѣва мы видимъ утолщенную эктодермическую подушку; отдѣльныя клѣтки ея утратили ясныя очертанія, протоплазма ихъ слилась въ одну массу, ядра окрашены очень блѣдно и однородно. Въ промежуткѣ между желткомъ и эктодермой, стало быть *внѣ желтка*, лежитъ типичная желточная клѣтка (dz). Она состоитъ изъ почти голаго ядра; тонкій протоплазматическій слой, который надобно предполагать на его поверхности, незамѣтенъ даже при сильныхъ увеличеніяхъ. Кромѣ того *внѣ желтка* мы находимъ небольшія тѣла ясно контурированныя, но блѣдно и однородно окрашенныя (z_3). Такія же тѣла встрѣчаются и внутри желтка (z_1). Припомнимъ, что такія же тѣла встрѣчаются и на поверхности желтка на половину въ него погруженныя (рис. 83, z_2). Не можетъ быть, слѣдовательно, никакого сомнѣнія въ томъ, что эти тѣла перемѣщаются, и что мы имѣемъ передъ глазами три различныхъ момента этого перемѣщенія. Едва ли можно предполагать, чтобы это были желточные клѣтки, выходящія изъ желтка. Я думаю, что это послѣдніе остатки уже вполне дегенерировавшихъ клѣтокъ спинного органа, которые погружаются въ желтокъ. Рис. 78 соответствуетъ одной только лѣвой половинѣ рис. 79. Мы видимъ здѣсь рядъ дегенерирующихъ клѣтокъ спинного органа (doa) въ промежуткѣ между желткомъ и эктодермой; двѣ клѣтки, у которыхъ ядра совершенно разрушились—напути къ погруженію въ желтокъ (z_3 и z_2), и одну желточную клѣтку около поверхности желтка (dz ; на рисункѣ она передана совершенно неудовлетворительно). Такова лѣвая половина спинного органа. Отъ правой сохранились только послѣдніе остатки клѣтокъ, разсѣянные въ желткѣ въ области правыхъ спинныхъ мускуловъ наупліуса въ видѣ описанныхъ блѣдно окрашенныхъ тѣлецъ (z_1 , рис. 79). Два тѣла, обозначенныхъ на этомъ рисункѣ справа желточными клѣтками (dz), отличаются отъ обычнаго на этой стадіи строенія ихъ

правда меньше, чѣмъ это передано на рисунокѣ; но контуры ихъ менѣе рѣзки и хроматиновыя зерна распределены равномерно; возможно, что и они представляютъ дегенерирующія клѣтки спинного органа.

Такимъ образомъ, обѣ половины спинного органа разрушаются не вполне одновременно и одна изъ нихъ можетъ нѣсколько запаздывать. На стадіи *D* передній спинной органъ представляетъ рядъ полуразрушенныхъ клѣтокъ, частью еще связанныхъ съ эктодермой, частью разсѣянныхъ на довольно широкомъ пространствѣ конутри отъ правыхъ и лѣвыхъ спинныхъ мускуловъ науліуса, наконецъ, частью погруженныхъ въ желтокъ. Въ области спинного органа скопляется много желточныхъ клѣтокъ. Нѣкоторыя изъ нихъ выползаютъ изъ желтка, другія погружаются внутрь слившихся между собой остатковъ клѣтокъ спинного органа. Къ концу стадіи *D* вся эта масса элементовъ, умирающихъ и дѣятельныхъ (желточные), собирается къ срединной плоскости въ одинъ комокъ; тѣ и другіе совершенно перемѣшаны и становится подчасъ трудно опредѣлить природу каждаго изъ нихъ въ отдѣльности (рис. 90, *доа*).

Послѣ всего сказаннаго едва-ли можетъ быть сомнѣніе въ роли, которую играютъ желточные клѣтки, скопляющіяся въ области спинныхъ органовъ. Поѣдаютъ ли онѣ только продукты распада клѣтокъ этихъ органовъ или, можетъ быть, содѣйствуютъ разрушенію ихъ тѣмъ или инымъ образомъ, конечно, опредѣлить трудно. Я правда не имѣю прямыхъ доказательствъ фагоцитарной роли желточныхъ клѣтокъ, такъ какъ не видалъ непосредственнаго заглатыванія ими остатковъ клѣтокъ спинного органа; но никто не станетъ сомнѣваться въ томъ, что клѣтки зародыша питаются насчетъ желтка, хотя только въ исключительныхъ случаяхъ возможно непосредственное наблюденіе. Желточные клѣтки очень невелики, и притомъ на поверхности ихъ пузырчатого ядра только въ рѣдкихъ случаяхъ можно констатировать очень тонкій слой протоплазмы; это исключаетъ возможность прямыхъ наблюденій.

Укажу еще на то, что желточные клѣтки вообще построены довольно однообразно; какъ на стадіяхъ предшественныхъ періоду дегенераціи спинныхъ органовъ, такъ и на послѣдующихъ стадіяхъ; но въ этотъ періодъ онѣ измѣняютъ свое строеніе и измѣняютъ его нѣсколько разъ (ср. рис. 135, 161, 162, табл. IV; рис. 96, 98, 101, 102, 103, 122, табл. III). Весьма вѣроятно, что это связано съ той ролью, которую я имъ приписываю.

Наконецъ, еще одно явленіе говоритъ, какъ мнѣ кажется, въ пользу участія желточныхъ клѣтокъ въ разрушеніи спинныхъ органовъ, такъ какъ только при этомъ условіи оно получаетъ удовлетворительное объясненіе. Ко времени полнаго разрушенія ихъ, уже на стадіи *F* (послѣдней, на которой еще видны ихъ остатки), въ области какъ передняго, такъ и задняго органа встрѣчаются *глубоко внутри желтка* элементы своеобразнаго строенія и большею частью вытянутые въ дорзовентральномъ направленіи (рис. 96, 103; также 102 и 122). Они представляютъ равномерно окрашенные и не рѣзко контурированные зернистыя тѣла разнообразной формы (рис. 96, 103) или же болѣе приближаются къ типичнымъ желточнымъ клѣткамъ по своимъ рѣзкимъ контурамъ, блѣдной и однообразной окраскѣ и полулунной или серповидной формѣ (рис. 102 и 122). Ни на одной изъ предшественныхъ и послѣдующихъ стадій желточные клѣтки не наблюдаются такъ глубоко въ желткѣ. Онѣ всегда лежатъ около самой его поверхности и вытянуты параллельно ей. Къ этому же времени относится появленіе перваго зачатка эпителія средней кишки. Онъ образуется на счетъ желточныхъ клѣтокъ, прежде всего падъ дномъ впяченія передней кишки и нарастаетъ постепенно дальше назадъ путемъ присоединенія къ нему новыхъ желточныхъ элементовъ; затѣмъ—уже на болѣе позднихъ стадіяхъ—кишечный эпителий развивается и въ задней половинѣ зародыша. Надо думать, что, если можетъ быть и не всѣ, то многія изъ желточныхъ клѣтокъ, принимавшихъ участіе въ разрушеніи спинныхъ органовъ, наглотавшись продуктовъ распада его элементовъ, направляются со спинной стороны зародыша на брюшную по кратчайшему пути черезъ желтокъ,

чтобы присоединиться къ зачатку эпителія средней кишки. Такимъ образомъ, эти желточныя клѣтки вполнѣ сохранили свою жизнеспособность и значеніе настоящихъ энтодермическихъ элементовъ.

На стадіи *F* мы видимъ уже послѣдніе остатки спинныхъ органовъ. Оба органа лежатъ подъ равномерно плоской спинной эктодермой (рис. 122; ср. также рис. 95, 100, 103). Передній органъ представляетъ зернистую массу, въ которой разсыяны остатки клѣтокъ (рис. 95, 122, *doa*); передній конецъ задняго органа вполнѣ разрушенъ; мало замѣтные слѣды его еще лежатъ внутри желтка (рис. 122, *dop*), задній отдѣлъ его состоитъ изъ клѣтокъ на послѣднихъ ступеняхъ дегенераціи, погруженныхъ въ общую зернистую массу (рис. 100, *dop*) или изъ клѣтокъ съ дегенерирующими ядрами, но сохранившихъ еще правильныя очертанія и лежащихъ совершенно свободно между эктодермой и желткомъ (рис. 103, *dop*; рис. 122, *dop*₁). Вскорѣ и онѣ совершенно разрушатся. На стадіи *G* отъ спинныхъ органовъ не остается никакихъ слѣдовъ.

IV.

ТРЕТІЙ ПЕРІОДЪ.

Производныя эктодермы.

(Стадіи *G—L*; табл. I, рис. 38; табл. IV, рис. 125—128).

Нервная система. Къ концу второго періода развитія вся центральная нервная система представлена парнымъ зачаткомъ, непрерывнымъ съ каждой стороны отъ одного конца до другого и на всемъ своемъ протяженіи связанномъ съ эктодермой. Однако, уже на стадіи *F* начинается отщепленіе нервной системы отъ эктодермы и прежде всего въ головномъ мозгу. Мы видѣли, что мозгъ слагается изъ переднихъ или спинныхъ лопастей, въ составъ которыхъ вошли вторичный мозгъ и часть первичнаго, и изъ заднихъ или брюшныхъ лопастей, которыя образовались насчетъ *procephalum* и, вѣроятно, части теменной пластинки; кромѣ того съ ними на стадіи *F* слиты ганглии первой пары антеннъ.

Сначала спинныя и брюшныя лопасти переходятъ другъ въ друга безъ рѣзкой границы (стадіи *D—E*) и отличаются только тѣмъ, что первыя болѣе сближены, тогда какъ вторыя широко раздвинуты (ср. рис. 84—86 табл. II и 120—121 табл. III); но затѣмъ онѣ замѣтно обособляются другъ отъ друга съ обѣихъ сторонъ посредствомъ перехвата или выемки на наружной сторонѣ мозгового зачатка.

Въ мѣстѣ этой выемки и начинается отщепленіе мозга отъ эктодермы. Обособляющіеся такимъ образомъ отъ эктодермы перемычки между спинными и брюшными лопастями выгибаются внутрь по направленію къ срединной плоскости и навстрѣчу другъ другу (ср. рис. 111, который относится впрочемъ къ гораздо болѣе поздней стадіи—*H*). Уже въ концѣ стадіи *F* онѣ становятся вершинами и начинаютъ сли-

ваться другъ съ другомъ на сторонѣ, обращенной къ желтку (назадъ). Со стороны, обращенной къ эктодермѣ (впередъ) онѣ пока не сливаются и остаются раздѣленными даже на гораздо болѣе позднихъ стадіяхъ посредствомъ глубокой медіальной борозды (рис. 111). Головной мозгъ получаетъ такимъ образомъ на стадіи *G* въ поперечномъ разрѣзѣ форму буквы *x*; отъ непарной, небольшой, центральной мозговой массы (рис. 123 — центральная мозговая масса въ продольномъ разрѣзѣ) отходитъ пара спинныхъ лопастей, которыя со-всѣмъ сближены другъ съ другомъ и раздѣлены глубокой, но узкой бороздой (рис. 104, 112 *lob. d*), и пара широко раздвинутыхъ брюшныхъ лопастей (*lob. v.*); въ широкую и неглубокую выемку между послѣдними вдается зачатокъ верхней губы и отчасти впяченіе передней кишки (рис. 104, *stm* — передняя стѣпка пищевода; рис. 112, *m. ect*).

Головной мозгъ почти совершенно отшнуровывается отъ эктодермы на стадіяхъ *G—H*. Онъ сохраняетъ съ ней связь нѣсколько дольше на ребрѣ яйца (рис. 97) и еще дольше въ области образованія цѣлаго ряда органовъ чувствъ, именно непарнаго глаза пауціуса (рис. 123, *lb* и *mb*) лобныхъ органовъ чувствъ (*fr. or.*; рис. 112, 118, табл. III; 142, табл. IV) и рудиментовъ сложныхъ глазъ (*oc*, рис. 97, 113, рис. 143).

Брюшныя лопасти мозга продолжаютъ безъ сколько нибудь замѣтной границы въ мощныя утолщенія эктодермы (*sgn*; рис. 105 — стад. *G*, рис. 113 — стад. *H*), которыя тянутся по бокамъ пищевода и постепенно убываютъ въ вышинѣ и толщинѣ. Кажущаяся рѣзкая граница между ними и мозгомъ на рис. 124 обусловлена тѣмъ, что здѣсь перерѣзаны только внутренній край ихъ. Это глоточныя комиссуры. Ихъ было бы правильнѣе назвать глоточнымъ гангліознымъ кольцомъ, такъ онѣ образуются путемъ сліянія гангліевъ заднихъ антеннъ и мандибулъ. Въ этомъ не трудно убѣдиться сопоставивъ рис. 93 съ рис. 105 и 113 и рис. 119 — 120 съ 124. На заднемъ концѣ гангліозныхъ глоточныхъ комиссуръ легко различить узкія и невысокія настоящія продольныя комиссуры, соединяющія ихъ со слѣдующей затѣмъ парой челюстныхъ гангліевъ (рис. 106; *co. mx*).

Брюшная нервная цѣпочка складается на стадіяхъ *G—H* изъ пяти паръ гангліевъ, соответствующихъ пяти заднимъ парамъ предыдущей стадіи. Онѣ отвѣчаютъ, слѣдовательно, сегментамъ челюстей, двухъ паръ челюстныхъ ножекъ и двумъ переднимъ торакальнымъ. Эти гангліи гораздо выше и длиннѣе, чѣмъ на предыдущей стадіи и занимаютъ въ своей совокупности двѣ трети длины зародыша, начиная отъ его задняго конца.

Точечное вещество, т. е. нервныя волокна, появляется сначала напередѣ, въ головномъ мозгу, и затѣмъ постепенно распространяется назадъ въ полномъ соответствіи со всѣмъ ходомъ развитія нервной системы. Прежде всего оно наблюдается въ мозговой комиссурѣ т. е. въ центральной массѣ мозга, именно въ заднемъ отдѣлѣ ея, прилежащемъ къ желтку (рис. 123). Помимо продольныхъ волоконъ здѣсь наблюдаются въ значительномъ количествѣ трансверзальныя (рис. 104, 112, 123); въ боковыхъ частяхъ мозговой комиссуры встрѣчаются дорзо-вентральныя волокна (рис. 97). Затѣмъ (на стад. *H*) точечное вещество появляется въ начальномъ отдѣлѣ глоточныхъ комиссуръ въ видѣ продольныхъ волоконъ (рис. 124).

На стадіи *G*, какъ и на предыдущей, въ каждомъ гангліи, начиная съ челюстного, можно различить нѣсколько крупныхъ клѣтокъ (*N*) съ наружной стороны его и по большей части одинъ только слой мелкихъ клѣтокъ на внутренней сторонѣ (*n*). На стадіи *H* брюшныя гангліи становятся многослойными и подраздѣляются каждый вдоль на два отдѣла медіальный и латеральный (рис. 117); въ основаніи, т. е. на наружной сторонѣ каждаго отдѣла, залегаютъ крупныя невробласты. Такое раздѣленіе впрочемъ далеко не всегда видно съ такой ясностью, какъ на рис. 117. Иногда оно почти незамѣтно, и, только тщательно разсмотрѣвъ серію разрѣзовъ любого ганглія, можно убѣдиться, что хоть и слабыя признаки такого раздѣленія имѣются въ каждомъ изъ нихъ. Напомню, что нѣчто аналогичное наблюдалось и въ гангліяхъ трехъ наупліальныхъ сегментовъ, хотя и въ нѣсколько иной формѣ; такимъ образомъ это явленіе приходится признать общимъ для наупліальныхъ и метанаупліальныхъ гангліевъ. Въ промежуткахъ между

гангліями, т. е. въ продольныхъ комиссурахъ, такого подраздѣленія нѣтъ (рис. 116); не видно также и невробластовъ; и здѣсь, впрочемъ, наблюдаются иногда болѣе крупныя клѣтки, но онѣ меньше разнятся отъ остальныхъ, чѣмъ настоящіе типичныя невробласты и встрѣчаются не съ такимъ постоянствомъ.

Наконецъ мѣстами и то довольно рѣдко, но какъ въ самихъ гангліяхъ, такъ и въ продольныхъ комиссурахъ, наблюдаются *одиночными парами* ядра очень крупныхъ разбѣровъ, имѣющія въ разрѣзѣ очень характерную форму прямоугольныхъ треугольниковъ (рис. 116, *hp*). Они рѣзко очерчены, пузырчаты и весь хроматинъ ихъ собранъ въ одинъ центральный комокъ. Они лежатъ на брюшной поверхности гангліевъ или комиссуръ по обѣимъ сторонамъ срединной плоскости, сближены другъ съ другомъ и почти соприкасаются. Клѣтки, которымъ они принадлежатъ, повидимому не входятъ въ составъ нервныхъ стволовъ и относятся къ гиподермѣ.

Дальнѣйшія измѣненія центральной нервной системы на послѣднихъ стадіяхъ эмбриональнаго развитія (*I—L*) заключаются: 1) въ отложеніи точечнаго вещества по всей длинѣ ея, 2) въ полномъ отщепленіи ея отъ эктодермы и развитіи волокнистыхъ поперечныхъ комиссуръ между гангліями каждой пары, 3) въ сліяніи отдѣльныхъ брюшныхъ узловъ и сильномъ укороченіи всей нервной системы.

Уже на стадіи *I* можно различить небольшія гнѣзда точечнаго вещества во всѣхъ брюшныхъ гангліяхъ до самого задняго. Оно появляется въ каждомъ изъ нихъ въ видѣ одного гнѣзда, которое затѣмъ разрастается и соединяется съ гнѣздами предъидущаго и послѣдующаго гангліевъ. На стадіяхъ *K* и *L* точечное вещество представляетъ въ обоихъ нервныхъ стволахъ по непрерывному тяжу (рис. 164 и 165). На уровнѣ промежутковъ между поперечными комиссурами нервныя клѣтки покрываютъ точечное вещество со всѣхъ сторонъ, но скопляются главнымъ образомъ на наружной и брюшной сторонахъ гангліевъ (рис. 147 и 152); со спинной стороны нервныхъ стволовъ клѣтки образуютъ менѣе толстый слой и, наконецъ, на

внутренней сторонѣ ихъ расположены въ одинъ только слой. Поперечныя комиссуры выражены вообще очень слабо; онѣ представлены тонкимъ пучкомъ волоконъ, соединяющимъ гнѣзда точечнаго вещества обоихъ ганглиевъ одной пары; онѣ лежатъ на уровнѣ верхней (спинной) границы точечнаго вещества и разумѣется, въ этомъ мѣстѣ прерывается слой ганглиозныхъ клѣтокъ, выстилающій внутреннюю поверхность ганглія. Такихъ комиссуръ я могъ насчитать 4—5 на уровнѣ 4 заднихъ паръ ганглиевъ. Узлы челюстей соединены очень широкими комиссурами (рис. 148, 149); на уровнѣ послѣднихъ точечное вещество обнажено какъ со спинной, такъ и съ брюшной стороны. Глоточныя комиссуры (рис. 145—146) спаяны другъ съ другомъ позади ротового отверстія и отличаются мощнымъ развитіемъ точечнаго вещества при небольшомъ сравнительно количествѣ нервныхъ клѣтокъ, лежащихъ исключительно на наружной и брюшной сторонѣ ихъ. Со спинной стороны точечное вещество покрыто только нѣсколькими плоскими соединительно-тканными клѣтками (*bk*, рис. 145).

Въ головномъ мозгу точечнаго вещества гораздо больше, чѣмъ на предъидущихъ стадіяхъ; въ заднемъ отдѣлѣ мозга оно одѣто плоскими соединительно-тканными клѣтками, а поверхъ ихъ нервными; эти соединительно-тканныя ядра (*bk*) особенно замѣтны въ мѣстѣ выхода нерва (*nv. w.*), вѣроятно, нерва первой пары антеннъ. Внутри точечнаго вещества мозга залегаютъ крупныя соединительно-тканныя ядра (*Bk*, рис. 143); такія же ядра встрѣчаются и въ глоточныхъ комиссурахъ (145, *Bk*) и въ гангліи челюстей (рис. 148).

О формѣ мозга и распредѣленіи въ немъ точечнаго вещества даютъ вполне достаточное представленіе рисунки въ слѣдующей послѣдовательности: 141, 142, 143, 136, 144, 146, 145 и т. д. а также рис. 164 и 165. Укажу только, что на рис. 144 мы видимъ, кромѣ заднихъ концовъ спинныхъ лопастей (*lob. d.*) и брюшныхъ (*lob. v.*), еще небольшія промежуточныя лопасти (*lob. int.*). Образование ихъ связано, какъ я думаю, отчасти съ развитіемъ нервовъ переднихъ антеннъ, утолщенный корешокъ которыхъ (*nv. w.*) приподнимаетъ въ видѣ вздутія лежащую надъ нимъ группу ганглиозныхъ

клетокъ; отчасти оно связано съ проникновеніемъ внутрь мозга мезодермическихъ элементовъ; имъ служатъ повидимому путемъ эти нервы, по поверхности обнаженныхъ волоконъ которыхъ они пробираются къ точечному веществу мозга.

На стадіяхъ *K* и *L* вся нервная система отшнуровалась отъ эктодермы за исключеніемъ очень немногихъ пунктовъ. Оставляя въ сторонѣ головной мозгъ, такихъ пунктовъ имѣется два: одинъ въ заднемъ отдѣлѣ глоточныхъ комиссуръ, на уровнѣ основанія мандибулъ, слѣдовательно, приблизительно въ области теперь неразличимыхъ мандибулярныхъ гангліевъ (рис. 146, *mtst*); другой въ области поперечной комиссуры челюстныхъ гангліевъ (рис. 149, *mtst*). Въ этихъ мѣстахъ гиподерма образуетъ высокій гребень, вдающійся въ промежутокъ между нервными стволами и упирающійся вершиной въ точечное вещество, съ которымъ повидимому находится въ извѣстной связи. Это такъ называемый *Mittelstrang* нѣмецкихъ авторовъ. О строеніи его даютъ ясное представленіе рисунки въ такой послѣдовательности: 144, 146, 145, 147, 148, 149. Онъ начинается непосредственно позади ротового отверстія высокимъ, но узкимъ утолщеніемъ эктодермы (рис. 144), которое дальше назадъ превращается въ упомянутый выше гребень, связанный съ точечнымъ веществомъ спайки глоточныхъ комиссуръ (рис. 146). Гребень этотъ слагается изъ нѣсколькихъ слоевъ клетокъ; его длина приблизительно равна его ширинѣ, такъ какъ онъ встрѣчается всего на нѣсколькихъ разрѣзахъ. Назадъ онъ продолжается въ утолщеніе эктодермы (рис. 145), менѣе высокое, но шириною превосходящее сѣченіе первыхъ стволовъ; послѣдніе повидимому только что отщепились отъ этого утолщенія и оставили на его внутренней поверхности свой отпечатокъ. Эктодермическое утолщеніе все убываетъ въ вышинѣ и ширинѣ (рис. 147, 148) и на заднемъ концѣ своемъ, на уровнѣ основанія челюстей и, вѣроятно, ихъ гангліевъ, снова вступаетъ въ связь съ нервной системой. Оно образуетъ здѣсь гребень такого же характера, какъ въ области глоточныхъ комиссуръ, но только гораздо меньшихъ размѣровъ и изъ небольшого числа клетокъ (рис. 149). Дальше назадъ средняя часть брюшной экто-

дермы остается равномерно тонкой на всемъ протяженіи нервныхъ стволовъ (рис. 152, 153).

Каково происхожденіе этого срединнаго тяжа? Начнемъ съ задняго конца его. На стадіи *G* ганглии челюстей (*gn. mx*, рис. 107, табл. III), а особенно ихъ переднія продольныя комиссуры, связывающія ихъ съ глоточными (*co. mx*, рис. 106), раздѣлены довольно широкимъ промежуткомъ плоской эктодермы. На стадіи *H* эти ганглии и комиссуры сближаются другъ съ другомъ, причемъ лежащая между полоса плоской эктодермы становится все уже и вмѣстѣ съ тѣмъ выше. Она образуетъ какъ-бы самостоятельное утолщеніе (рис. 114 *mt. st*), сжатое между нервными стволами, но въ отличіе отъ этихъ послѣднихъ слагается изъ болѣе крупныхъ и блѣднѣе окрашенныхъ клѣтокъ. Труднѣе гораздо выяснитъ происхожденіе передняго отдѣла срединнаго тяжа, но я думаю, что онъ также происходитъ насчетъ полосы плоской эктодермы, раздѣлявшей ганглии двухъ паръ, вошедшихъ въ составъ глоточныхъ комиссуръ (ганглии заднихъ антеннъ и мандибулъ). Уже на стадіи *G* эти слившіеся другъ съ другомъ на каждой сторонѣ ганглии приближены къ срединной плоскости (рис. 105, *sgn*). Лежавшія между ними клѣтки плоской эктодермы должны быть по необходимости хотя отчасти зажаты между комиссурами. Онѣ тѣмъ не менѣе не входятъ непосредственно въ составъ нервной системы, а сначала отщепляются отъ нервнаго зачатка.

Срединный тяжъ, какъ было упомянуто, сохраняетъ связь съ нервнымъ зачаткомъ въ области двухъ наиболѣе сильно развитыхъ поперечныхъ спаекъ его. Несомнѣнно, что онъ пролиферируетъ клѣтки, которыя проникаютъ въ промежутокъ между нервными стволами и скопляются подъ двумя поперечными спайками ихъ (рис. 146). О дальнѣйшей судьбѣ этихъ клѣтокъ я ничего сказать не могу. Въ полномъ соотвѣтствіи съ развитіемъ спаекъ находится величина двухъ пролиферирующихъ гребней. Тамъ, гдѣ ихъ вовсе нѣтъ, спайки слабо развиты; таковы поперечныя комиссуры всѣхъ гангліевъ, слѣдующихъ за челюстными. Сопоставляя съ этимъ все сказанное выше, я прихожу къ заключенію, что срединный

тяжъ принимаетъ вѣроятно нѣкоторое участіе въ образованіи поперечной комиссуры челюстныхъ ганглиевъ и поперечной спайки ганглиозныхъ глоточныхъ комиссуръ; идутъ ли отдѣляющіяся отъ него клѣтки на образованіе нервнаго вещества или только ткани невроглии — я высказаться не могу. Если и допускать, что срединный тяжъ входитъ въ составъ нервной ткани, во всякомъ случаѣ изъ изложеннаго видно, что его участіе въ образованіи нервной системы можетъ быть только весьма ограничено; его никакимъ образомъ нельзя признать составною частью ея, равносильной боковымъ стволамъ (*Seitenstränge*).

Изъ периферическихъ нервовъ я могъ прослѣдить на послѣднихъ стадіяхъ эмбриональнаго развитія, не считая зрительныхъ, еще только 3 пары и одинъ непарный. Послѣдній отходитъ отъ мозговой комиссуры (рис. 123, табл. III; 151, табл. IV; *nv. m.*) съ брюшной стороны, лежитъ въ срединной плоскости и подходитъ къ группѣ клѣтокъ, отшнуровывающихся отъ эктодермы на брюшномъ краю ребра яйца (*v. std*) Это *симпатическій нервъ*.

Что касается парныхъ нервовъ, то изъ нихъ двѣ пары отходятъ отъ брюшныхъ лопастей мозга, а третья уже отъ глоточныхъ комиссуръ на уровнѣ ротового отверстія или даже нѣсколько позади него. О корешкахъ передней пары (*nv. w.*, рис. 144) я уже упоминалъ; это *нервы переднихъ антеннъ*. Они сильно дивергируютъ, почему ихъ нельзя видѣть ни на поперечныхъ разрѣзахъ, ни на продольныхъ; на косыхъ разрѣзахъ, проведенныхъ подъ угломъ 45° къ срединной плоскости, я могъ прослѣдить эти нервы до основанія переднихъ антеннъ, причемъ, какъ мнѣ казалось, онѣ отдавали вѣтви антенпальной железѣ, расположенной при основаніи каждой антенны.

Вторая пара нервовъ (*nv.*, рис. 150) отходитъ отъ брюшныхъ лопастей мозга ниже и ко внутри отъ нервовъ и переднихъ антеннъ, но почти въ одной поперечной плоскости съ послѣдними; эти нервы гораздо толще и короче, направлены прямо впередъ и скоро достигаютъ эктодермы; послѣднес

обстоятельство не позволяет считать ихъ нервами заднихъ антеннъ, основаніе которыхъ находится снаружи и позади основанія переднихъ антеннъ.

Наконецъ, *третья пара нервовъ*, выходящая изъ комиссуръ, еще болѣе приближена къ срединной плоскости (рис. 165, *nv*₁) и тянется далеко впередъ. Не можетъ быть сомнѣнія, что они не имѣютъ никакого отношенія къ мандибуламъ, основаніе которыхъ лежитъ позади ротового отверстія (ср. рис. 145, слѣва); съ другой стороны очень вѣроятно, судя по мѣсту ихъ выхода, что они *иннервируютъ заднія антенны*.

Въ составъ симпатической нервной системы, кромѣ упомянутого выше непарнаго нерва (*nv. m*, рис. 123, т. III и 151, т. IV), отходящаго отъ задней поверхности мозговой комиссуры, входитъ еще *непарный гангліи*. На разсматриваемыхъ стадіяхъ онъ представляетъ утолщеніе эктодермы (*v. std.*), лежащее на ребрѣ яйца подъ зачаткомъ глаза и съ самаго начала связанное съ симпатическими нервомъ. Онъ вырастаетъ въ грушевидное образование, которое на послѣднихъ стадіяхъ эмбриональнаго развитія совершенно отшнуровывается отъ эктодермы (*v. std.*, рис. 139, 140, 164, т. IV). Когда у личинки съ переходомъ ея отъ стадіи метанаупліуса къ циклоповидной развивается ротовой конусъ, симпатическій гангліи попадаетъ въ основаніе верхней губы, (*v. std.*, рис. 199, 201, т. VI). Онъ состоитъ теперь изъ массивнаго сплетенія волоконъ и небольшого количества нервныхъ клѣтокъ, собранныхъ въ его вытянутомъ концѣ, обращенномъ къ мозгу. Онъ можетъ быть названъ по своему дефинитивному положенію верхнегубнымъ или, что лучше, по своему происхожденію — лобнымъ (*ganglion frontale*). Подобный же гангліи извѣстенъ у всѣхъ *Malacostraca* и у нѣкоторыхъ *Phyllopora*. По всей вѣроятности онъ соответствуетъ лобному ганглію *Tracheata*.

На послѣднихъ стадіяхъ эмбриональнаго развитія нервная система сильно укорачивается (рис. 127, 128, 164, 165). Съ развитіемъ обѣихъ паръ торакальных ножекъ и отвѣчающихъ имъ сегментовъ обѣ заднія пары гангліевъ передвигаются нѣсколько напередъ. Сначала онѣ лежатъ на уровнѣ конечностей, но затѣмъ значительно опережаютъ ихъ. На

стадіи *L* задняя граница второй пары торакальных ганглиевъ лежитъ впереди основанія переднихъ плавательныхъ ножекъ и отстоитъ отъ задняго конца зародыша приблизительно на разстояніи одной трети его длины. Назади эти ганглии, все утончаясь (рис. 153), продолжаютъ въ пару тонкихъ клѣточныхъ тяжей, которые теряются въ утолщенной многослойной эктодермѣ позади основанія первой пары торакальныхъ ножекъ (рис. 154). Одновременно съ перемѣщеніемъ напередъ задняго конца центральной нервной системы ея передній конецъ отодвигается назадъ; сначала головной мозгъ просто отбѣсняется назадъ развивающимися впереди него органами (глазъ наупліуса, антеннальные, окологлазные и лобная железы), но потомъ онъ повидимому перемѣщается вполнѣ самостоятельно подъ вліяніемъ общей концентраціи нервной системы и сліянія отдѣльныхъ брюшныхъ ганглиевъ. Длина всей центральной нервной системы на послѣднихъ эмбриональных стадіяхъ немногимъ превышаетъ половину длины зародыша.

Лобные органы чувствъ и рудименты сложныхъ глазъ становятся замѣтными, начиная со стадіи *G—H*, когда почти вполнѣ отщепившійся отъ эктодермы головной мозгъ сохраняетъ съ нею связь въ немногихъ пунктахъ. Парой такихъ пунктовъ являются лобные органы (рис. 112, табл. III; *fr. or.*); другой парой—рудименты сложныхъ глазъ (рис. 97, 113; *oc.*). Тѣ и другіе были временно потеряны нами изъ виду, благодаря полному сліянію отдѣльныхъ составныхъ частей мозга на стадіяхъ *D—F*. За исключеніемъ этихъ пунктовъ, головной мозгъ вскорѣ совершенно отщепляется отъ эктодермы.

На стадіи *H* лобные органы еще не обособлены ни отъ эктодермы, ни отъ головного мозга; кромѣ обыкновенныхъ эктодермическихъ клѣтокъ въ составъ ихъ входитъ по одной гигантской клѣткѣ (рис. 118). На болѣе позднихъ стадіяхъ (*K—L*) лобные органы обособляются, какъ отъ окружающей ихъ плоской эктодермы, такъ и отъ мозга (рис. 142, табл. IV; *fr. or.*). Они состоятъ изъ группы болѣе высокихъ эктодермическихъ клѣтокъ и одной или двухъ гигантскихъ клѣтокъ, лежащихъ на внутренней сторонѣ органовъ. Отъ спинныхъ

лопастей головного мозга, съ которыми они связаны тяжемъ, все утончающимся по направленію къ мозгу, обособляется для каждаго органа особый небольшой гангліи (рис. 142).

Лобные органы въ первый моментъ своего появленія на стадіи *C* лежатъ на ребрѣ яйца. На разсматриваемыхъ теперь стадіяхъ они перемѣщены на спинную сторону зародыша. Они прилежатъ къ переднему концу спинныхъ лопастей мозга на наружной сторонѣ ихъ и, слѣдовательно, широко раздвинуты въ стороны (ср. рис. 142).

Рудименты сложныхъ глазъ съ самаго начала (стадія *C*) лежатъ на спинной сторонѣ зародыша, непосредственно примыкая къ лобнымъ органамъ. Въ третьемъ періодѣ развитія они занимаютъ относительно послѣднихъ то же положеніе; они лежатъ, именно, непосредственно позади лобныхъ органовъ и ко внутри отъ нихъ, т. е. они болѣе сближены другъ съ другомъ, хотя раздѣлены всетаки широкимъ промежуткомъ довольно высокой эктодермы (ср. рис. 113, 123, табл. III и 143, 164, 165, табл. IV). На стадіяхъ *G—H* въ нихъ можно различить нѣсколько кѣлокъ, болѣе крупныхъ, чѣмъ обыкновенныя эктодермическія, и отличающихся отъ нихъ по строенію своего ядра (рис. 97), но затѣмъ эта разниа сглаживается (рис. 143, 165).

Чтобы не возвращаться болѣе къ этимъ органамъ чувствъ при описаніи метаморфоза личинки, прибавлю здѣсь нѣсколько словъ о дальнѣйшей ихъ судьбѣ. У только что вышедшей изъ яйца личинки (*metanauplius*) они сохраняются въ томъ же почти видѣ, какъ на послѣднихъ эмбриональных стадіяхъ. Затѣмъ они становятся все менѣе и менѣе замѣтными. У свободной и прикрѣпленной циклоповидной личинки (*Cyclopidstadium*) ихъ можно найти безъ особыхъ затрудненій. Какъ рудименты сложныхъ глазъ, такъ и лобные органы чувствъ представляютъ едва замѣтныя утолщенія эктодермы, связанныя съ мозгомъ. Дальше, у куколкообразныхъ личинокъ (*Puppenstadien*) и взрослой формы ихъ различить другъ отъ друга я не могъ. Спинныя лопасти мозга подходятъ къ эктодермѣ очень близко и повидимому съ нею связаны, но соответствуетъ-ли эта связь остатку лобныхъ органовъ, или сложныхъ

глазъ, или тѣхъ и другихъ вмѣстѣ, для меня осталось не выясненнымъ. Судя, впрочемъ, по характеру этой связи и по положенію ея, она напоминаетъ скорѣе остатокъ рудиментовъ сложныхъ глазъ.

Строеніе и развитіе непарнаго глаза. Непарный глазъ развивается въ теченіе послѣдняго (3-го) эмбриональнаго періода, въ концѣ котораго и получаетъ свое дефинитивное строеніе. Во время метаморфоза онъ измѣняется очень мало. На позднихъ стадіяхъ метаморфоза—у куколкообразныхъ личинокъ (*Puppenstadien*)—и у взрослой формы вся его поверхность покрыта пигментомъ; глазъ является, такимъ образомъ, заключеннымъ въ сплошную пигментную капсулу. Кромѣ того, между отдѣльными кубками его отлагается гораздо больше пигмента, чѣмъ у зародыша. Этотъ пигментъ сильно затрудняетъ изслѣдованіе. Но помимо этого мнѣ вообще не удавалось получить у взрослой формы такихъ хорошихъ картинъ строенія глаза, какъ у зародыша на позднихъ стадіяхъ и у молодыхъ личинокъ. На нихъ-то я и останавлиюсь главнымъ образомъ.

Глазъ слагается изъ трехъ частей, имѣющихъ значеніе самостоятельныхъ зрительныхъ органовъ. Какъ извѣстно, у нѣкоторыхъ *Copepoda* (*Corycaeus*, *Copilia*, *Sapphirina*, а также у *Notodromas* изъ *Ostracoda*) разьединены и находятся на нѣкоторомъ разстояніи другъ отъ друга (Claus 91a). У *Lernaea* онѣ сближены другъ съ другомъ. Изъ нихъ двѣ обращены въ стороны и нѣсколько наклонены къ спинной сторонѣ, третья обращена къ брюшной сторонѣ и немного отклонена впередъ (рис. 164). Въ промежуткѣ между ними отлагается пигментъ, образующій 3 кубка, представляющихъ основу для каждого изъ трехъ глазъ. Такъ какъ названіе непарнаго глаза прилагается обыкновенно ко всѣмъ тремъ зрительнымъ органамъ, вмѣстѣ взятымъ, то я буду различать ихъ подъ именемъ глазныхъ кубковъ (брюшного и спинныхъ).

Разсмотримъ сначала строеніе спинныхъ кубковъ. Рис. 211—213 представляютъ серію поперечныхъ разрѣзовъ черезъ глазъ зародыша на стад. *K—L*, рис. 214—217—серію

такихъ же разрѣзовъ черезъ глазъ свободно плавающей циклопообразной личинки (*Cyclopidstadium*). Первая отличается тѣмъ, что пигмента здѣсь очень немного въ промежуткахъ между отдѣльными кубками. Самый пигментъ состоитъ изъ мелкихъ зеренъ, залегающихъ внутри особой прозрачной основы, которая имѣетъ въ разрѣзѣ форму буквы Х съ короткими спинными колѣнами и очень рѣзко очерчена (*pgs*). Извлеченъ-ли изъ нея пигментъ въ данномъ случаѣ дѣйствіемъ реактивовъ или, можетъ быть, онъ не успѣлъ отложиться въ болѣе значительномъ количествѣ, я высказаться не рѣшаюсь. Внутри этой основы я не нашелъ никакихъ форменныхъ элементовъ. Тѣмъ не менѣе я думаю, что она образуется изъ небольшого числа клѣтокъ мезодермическаго происхожденія, подобныхъ тѣмъ мелкимъ и плоскимъ клѣткамъ, которыя одѣваютъ глазъ снаружи и которыхъ больше всего на поверхности брюшного кубка (*dkz*). Когда у взрослой формы весь глазъ окружается слоемъ пигмента, то послѣдній является точно также отложеннымъ въ видѣ зеренъ, сгруппированныхъ иногда въ нити и переплетающихся волокна, внутри такой же прозрачной и рѣзко контурированной основы, которая и образуетъ собственно стѣнку пигментной капсулы. Клѣтокъ въ ней тогда уже нельзя больше констатировать, но я нисколько не сомнѣваюсь, что наружная стѣнка капсулы образуется насчетъ мелкихъ покровныхъ клѣтокъ глаза, путемъ измѣненія самой протоплазмы ихъ. Вотъ почему я называю Х-образную основу глазныхъ кубковъ — пигментной перегородкой, независимо отъ того, сколько въ ней пигмента. Въ серіи рис. 214—217, въ передней части глаза, мы находимъ надъ спинными колѣнами пигментной перегородки кубковъ (*pgs*) двѣ свободно лежащія клѣтки (рис. 214, 215); такія же клѣтки имѣются постоянно и у зародыша. Быть можетъ, это тѣ мезодермическіе элементы, насчетъ которыхъ образуется пигментная перегородка.

Въ основаніи спинныхъ кубковъ залегаеъ слой окрашающаго и довольно сильно преломляющаго свѣтъ вещества, которое въ разрѣзѣ представляется волокнистымъ или, правильнѣе, слоистымъ (*ll*). Этотъ слой описанъ Гартгомомъ

(Hartog, 88) и Клаусомъ (91 *a* и *b*) подъ именемъ *tapetum* и слагается по ихъ мнѣнію изъ отражающихъ свѣтъ чешуекъ. Я могу констатировать клѣточную природу и этого слоя. Онъ слагается для каждаго спинного кубка изъ одной только клѣтки, съ громаднымъ ядромъ, сплюснутымъ параллельно внутренней поверхности кубка (*tzl*, рис. 211). На препаратахъ, изображенныхъ на рис. 214—216, вмѣсто *tapetum* мы видимъ въ спинныхъ кубкахъ по одной плоской клѣткѣ, обнимающей ихъ основаніе (*tzl*, *tl*).

Свѣточувствительныхъ клѣтокъ въ каждомъ изъ спинныхъ кубковъ 6—8. Онѣ образуютъ въ своей совокупности открытую наружу чашу, полость которой выполнена свѣтопреломляющимъ аппаратомъ (*ls*) сферической формы. Эта линза представляетъ продуктъ выдѣленія повидимому одной только клѣтки, вѣроятно, мезодермическаго происхожденія. На рис. 212 и 213 мы видимъ конутри отъ линзы крупное ядро (*sz*), прилежащее къ ней своей поверхностью и благодаря этому получающее полулунную форму. Кромѣ того подъ линзой (т. е. съ брюшной стороны ея) и на нѣкоторомъ отъ нея разстояніи постоянно наблюдается очень небольшое ядро пирамидальной формы (*lz*). Оно обращено своимъ основаніемъ къ линзѣ. Большое ядро еще до выдѣленія линзы въ началѣ развитія глаза сразу бросается въ глаза, благодаря своимъ размерамъ (рис. 97, т. III) и съ перваго момента образованія линзы находится къ ней въ указанныхъ отношеніяхъ. Я думаю поэтому, что оно принадлежитъ клѣткѣ, выдѣляющей линзу. Каково значеніе меньшаго ядра, мнѣ осталось не яснымъ. Оно становится замѣтнымъ только на послѣднихъ эмбріональных стадіяхъ, когда линза уже образовалась. У личинки (рис. 214—216) границы отдѣльныхъ клѣтокъ глаза видны очень ясно. Линза лежитъ совершенно свободно. Сзади она прикрыта остаткомъ выдѣлившей ее клѣтки. Ни большого, ни маленькаго ядра больше не видно. Спереди линза прикрыта одной крупной клѣткой, похожей на клѣтки ретины (*sz*, рис. 211, 212); она отличается отъ послѣднихъ только тѣмъ, что ядро не имѣетъ центральнаго хроматиноваго комка; хроматинъ его состоитъ изъ довольно равномерно распределенныхъ зеренъ.

Съ боковъ линза открыта, если не считать, конечно, мелкихъ и плоскихъ мезодермическихъ покровныхъ клѣтокъ (*dkz*), одѣвающихъ всю поверхность глаза.

Брюшной кубокъ глаза слагается изъ 9 элементовъ¹⁾. Изъ нихъ мы встрѣчаемъ на фронтальныхъ разрѣзахъ только 7 (рис. 210 и 219), такъ какъ другіе два лежатъ обыкновенно не въ одной плоскости съ ними. Эти 7 элементовъ расположены такимъ образомъ, что 6 изъ нихъ, представляющихъ клѣтки ретины, лежатъ вокругъ одной центральной (*schz*). Последняя отсылаетъ внутрь кубка нить или стержень, который отходитъ отъ поверхности ея ядра и продолжается повидимому за предѣлы внутренней поверхности ретины (рис. 212 и 217, *schz*). Остальные 2 клѣтки брюшного кубка находятся въ передней части его. На личиночныхъ стадіяхъ ихъ можно иногда встрѣтить и на фронтальныхъ срѣзахъ. Онѣ занимаютъ тогда мѣсто передней клѣтки ретины (*v. spz*, рис. 218; ср. рис. 219). Мы видимъ, слѣдовательно, на такомъ разрѣзѣ брюшного кубка всего 8 клѣтокъ, т. е. кромѣ этихъ двухъ еще одну центральную и 5 клѣтокъ ретины. На поперечныхъ разрѣзахъ эти 2 клѣтки лежатъ большею частью ближе къ наружной поверхности брюшного кубка, чѣмъ остальные 7 (*v. spz*, рис. 139, табл. IV; рис. 216, табл. VI), но иногда и на одномъ уровнѣ съ ними (рис. 211, *v. spz*). Отъ нихъ отходитъ толстый безструктурный тяжъ, который прободаетъ дно брюшного кубка, тянется дальше по направленію къ спинной сторонѣ въ промежуткѣ между обоими спинными кубками и заканчивается внутри двухъ клѣтокъ, лежащихъ на спинной сторонѣ послѣднихъ ближе къ заднему концу ихъ (рис. 216, *d. spz*); онъ служитъ какъ бы подвѣскомъ брюшному кубку. На позднихъ эмбриональных стадіяхъ подвѣска вовсе не видно; онъ скрытъ внутри пигментной перегородки кубковъ (ср. рис. 212, 213). Но всегда отчетливо видна та пара клѣтокъ, въ которой онъ заканчивается на

¹⁾ Гартогъ нашелъ у *Cyclops* въ брюшномъ кубкѣ такое же число элементовъ, изъ нихъ 8 периферическихъ, расположенныхъ вокругъ одного центрального (Hartog. 8^a, p. 33).

спинной сторонѣ (*d. spz*, рис. 140, т. IV и рис. 213, т. VI). На ранних стадіях развитія глаза онъ рѣзко бросается въ глаза, прежде чѣмъ остальные элементы глаза успѣютъ дифференцироваться (*r*, рис. 104, т. III), но затѣмъ я не могъ больше найти его ни на одной изъ эмбриональных стадій. На препаратѣ, изображенномъ на рис. 216, онъ виденъ только благодаря полному отсутствію пигмента и пигментной перегородки (т. е. прозрачной основы, въ которой отлагается пигментъ). Подвѣсокъ не имѣетъ ничего общаго съ нитью, отходящей отъ центральной клѣтки.

Дно спинныхъ кубковъ выстлано *tapetum*. Не безъ труда можно убѣдиться въ наличности аналогичнаго образованія и въ брюшномъ кубкѣ. На поперечныхъ разрѣзахъ черезъ переднюю часть глаза мы находимъ на днѣ брюшного кубка подъ клѣтками ретины два ядра (*tzm*, рис. 211 и 218, табл. VI и рис. 139, табл. IV). Они лежатъ на одномъ уровнѣ съ ядрами обѣихъ тапеціальныхъ клѣтокъ спинныхъ кубковъ, т. е. въ одной съ ними поперечной плоскости, имѣютъ яйцевидную или грушевидную форму и обращены другъ къ другу своими тупыми концами; ихъ заостренные концы иногда слегка загнуты внизъ. Благодаря тому, что при рѣзкихъ контурахъ они содержатъ только минимальное количество хроматиновыхъ зеренъ, а иногда имѣютъ видъ совершенно безцвѣтныхъ прозрачныхъ тѣлъ, я принялъ ихъ сначала за тѣ „кутикулярныя палочки“, которыя были описаны Клаусомъ (91a и b) для парного глаза многочисленныхъ *Entomostraca*, а затѣмъ въ частности найдены у паразитическихъ *Copepoda* (*Penella*; Mrazek, 95). Но на другихъ препаратахъ я нашелъ тѣ же тѣла въ видѣ несомнѣнныхъ типичныхъ ядеръ (рис. 139). На слѣдующихъ дальше назадъ поперечныхъ разрѣзахъ (рис. 212, 213) вмѣсто этихъ ядеръ мы находимъ пару прозрачныхъ и очень ясно очерченныхъ образований обнимающихъ вмѣстѣ дно брюшного кубка. Это *tapetum*. Оно состоитъ здѣсь изъ двухъ половинокъ, которыя раздѣлены нитью, отходящей отъ центральной клѣтки (рис. 212), и изъ которыхъ каждой отвѣчаетъ одно изъ описанныхъ выше двухъ ядеръ. Обѣ половины *tapetum* прилежатъ другъ

къ другу довольно широкими поверхностями и постепенно убываютъ въ вышины по направленію къ наружнымъ краямъ своимъ. Въ отличіе отъ спинныхъ кубковъ *tapetum* брюшного не обнаруживаетъ слоистаго строенія, а является совершенно однороднымъ.

На своей наружной поверхности брюшной кубокъ, какъ и спинные, одѣтъ плоскими покровными клѣтками. Не смотря на меньшіе его размѣры, на его поверхности такихъ клѣтокъ гораздо больше, чѣмъ у спинныхъ кубковъ. Какъ было упомянуто, покровныя клѣтки и элементы, насчетъ которыхъ образуется основа пигментной перегородки кубковъ, на мой взглядъ вполне соотвѣтствуютъ другъ къ другу какъ по своему происхожденію, такъ и по своей дальнейшей судьбѣ. Они образуютъ вмѣстѣ вокругъ каждаго кубка замкнутую соединительно-тканную капсулу. Но тѣ изъ нихъ, которые лежатъ на внутренней сторонѣ кубковъ метаморфизуются очень рано, тогда какъ лежащія на ихъ наружной сторонѣ не измѣняются до самыхъ послѣднихъ стадій постэмбриональнаго развитія.

Итакъ, мы находимъ въ брюшномъ кубкѣ всѣ элементы спинныхъ, за исключеніемъ линзъ и выдѣляющихъ ихъ клѣтокъ, но сверхъ того центральную клѣтку и пару брюшныхъ клѣтокъ подвѣска—элементы, которыхъ нѣтъ внутри спинныхъ кубковъ. Они имѣются однако въ промежуткѣ между этими послѣдними. Это можно утверждать съ полной достовѣрностью по крайней мѣрѣ относительно клѣтокъ подвѣска (его спинныя клѣтки, *d. spz*, рис. 216). Кромѣ того *tapetum*, состоящій изъ одной только клѣтки въ спинныхъ кубкахъ, слагается въ брюшномъ изъ двухъ клѣтокъ. Эти два факта привели меня къ убѣжденію *въ парномъ происхожденіи брюшного кубка*. Я думаю, что онъ слагается изъ двухъ, нѣкогда самостоятельныхъ, но затѣмъ слившихся другъ съ другомъ отдѣльныхъ кубковъ. Каждый изъ нихъ имѣетъ свое *tapetum* изъ одной клѣтки, какъ въ спинныхъ кубкахъ. Подвѣсокъ лежитъ въ сущности въ промежуткѣ между обоими кубками правой и лѣвой стороны. Центральная клѣтка брюшного кубка отвѣчаетъ, вѣроятно, тѣмъ элементамъ, насчетъ кото-

рыхъ образуется основа пигментной перегородки между тремя кубками. Какъ остатокъ этой перегородки между нѣкогда самостоятельными обоими брюшными кубками является нить, отходящая отъ ядра центральной кѣтки. Послѣ сляпія ихъ произошла нѣкоторая перегруппировка ихъ элементовъ; благодаря этому срединная плоскость проходить не въ промежуткѣ между кѣтками ретины того и другаго, а пересекаетъ двѣ изъ нихъ (ср. рис. 219).

Въ пользу первоначальной парности брюшного кубка говорятъ и наблюденія Гукка (Hoeck, 84) надъ иннервацией глаза взрослыхъ *Lepadidae*. У нихъ подходит къ глазу четыре нерва: пара толстыхъ латеральныхъ и пара болѣе тонкихъ медіальныхъ. Нусбаумъ (M. Nussbaum, 90) и Клаусъ (91a) отрицаютъ какую бы то ни было связь обоихъ медіальныхъ нервовъ съ глазомъ. Нусбаумъ считаетъ ихъ принадлежащими другому органу (железѣ), а по Клаусу они „*verlaufen unter Ramifikationen über das Auge hinaus*“. Отношенія ихъ къ глазу, слѣдовательно, не совсѣмъ ясны. Принявъ однако во вниманіе, что брюшной кубокъ имѣется въ рудиментарномъ состояніи у наупліуса *Lepadidae*, хотя и отсутствуетъ будто-бы совершенно у взрослыхъ (Claus, 91a), становится въ высшей степени вѣроятнымъ, что пара медіальныхъ нервовъ принадлежитъ именно брюшному кубку.

Клаусу принадлежатъ единственное подробное изслѣдованіе непарнаго глаза ракообразныхъ (91a и b). Онъ показалъ, что глазъ слагается большею частью изъ трехъ кубковъ, которые могутъ быть и разъединены (*Corycaeiidae*). На этомъ основаніи онъ считаетъ тройственность глаза его основнымъ признакомъ. По моему мнѣнію глазъ паренъ во всѣхъ своихъ частяхъ и слагается изъ четырехъ гомодинамныхъ частей. Брюшной кубокъ часто менѣе развитъ чѣмъ боковые; нѣрѣдко ему недостаетъ линзы и онъ слагается изъ меньшаго числа свѣточувствительныхъ кѣтокъ; иногда онъ является въ рудиментарномъ состояніи (наупліусы *Lepas*) или даже вовсе отсутствуетъ (циприсовидныя личинки и взрослые *Lepadidae*). Несомнѣнно, что мы имѣемъ дѣло съ регрессирующимъ органомъ. Тройственность глаза, слѣдовательно, не

первоначальное состояніе его, а является выраженіемъ регресса обоихъ брюшныхъ кубковъ.

Гартогъ замѣтилъ у *Cyclops*, что зрительный нервъ подходитъ къ каждому кубку съ наружной стороны его и первый высказалъ мысль, что „*the optic elements are reversed, as in the eye of Dendrocoelum lacteum*“ (Hartog, 88, p. 33). Позднѣ Клаусъ наблюдалъ тѣ же отношенія нерва къ клѣткамъ ретины у ряда *Entomostraca*. Выѣстъ съ тѣмъ онъ нашелъ внутри каждой изъ клѣтокъ ретины на внутренней сторонѣ ея по „кутикулярной палочкѣ“. На этомъ основаніи онъ обобщаетъ мысль Гартога и приходитъ къ заключенію, что непарный глазъ представляетъ „*ein inverses Becherauge*“ (Claus, 91a и b),

Относительно „палочекъ“ слѣдуетъ замѣтить, что онѣ вообще имѣютъ у ракообразныхъ очень разнообразную форму (конусовидную, серповидную, полулунную, шиловидную, призматическую); онѣ помѣщаются большею частью на внутренней сторонѣ зрительныхъ клѣтокъ, обращенной къ *tapetum* и пигменту; иногда на обращенныхъ другъ къ другу сторонахъ ихъ (Mrazek, 95). Природа ихъ совершенно неизвѣстна. У *Lernaea* я ихъ не нашелъ вовсе, ни у зародышей, ни у молодыхъ личинокъ. На болѣе позднихъ личиночныхъ стадіяхъ, начиная съ циклопообразной, и у взрослыхъ я нашелъ на внутренней сторонѣ клѣтокъ ретины образованія, безъ сомнѣнія отвѣчающія этимъ „палочкамъ“. У личинокъ они непостоянны и я не могъ убѣдиться въ наличности такой „палочки“ въ каждой изъ клѣтокъ ретины. Сначала они дѣйствительно имѣютъ форму небольшихъ палочекъ. Но у взрослыхъ они гораздо крупнѣе и очертанія ихъ нерѣзки и довольно неопредѣленны. Большею частью форма ихъ приближается къ полулунной, причемъ одинъ изъ роговъ обращенъ къ пигменту, другой къ ядру зрительной клѣтки. Они вовсе не окрашиваются. Имѣемъ ли мы передъ собой полость, изъ которой извлечено содержимое, свернувшуюся жидкость или болѣе плотное твердое тѣло, я не могъ опредѣлить. Но наимѣнѣе вѣроятнымъ мнѣ представляется послѣднее. Мнѣ кажется

поэтому, что вѣтъ достаточныхъ основаній считать эти образованія перцепирующими свѣтъ концевыми аппаратами *).

Что касается отношеній зрительныхъ нервовъ къ клѣткамъ ретины, то въ этомъ пунктѣ я совершенно расхожусь съ наблюденіями Гартога, Клауса который утверждаетъ, что первъ входитъ въ кубки глаза съ наружной стороны и что „*seine Fasern in die Distalenden der Zellen der Retina übergehen*“ (Claus, 91a, p. 8). Относительно ближайшихъ отношеній волоконъ зрительнаго нерва къ клѣткамъ ретины я ничего сказать не могу, такъ какъ считаю недостаточными тѣ грубыя картины, которыя можно получать помощью обыкновенныхъ эмбриологическихъ методовъ изслѣдованія. Но я могу удостовѣрить, что у *Lernaea* зрительный нервъ вступаетъ въ каждый изъ кубковъ съ внутренней (проксимальной) стороны его, т. е. со стороны *tapetum* и пигментной перегородки.

Зрительный нервъ выходитъ изъ мозговой комиссуры на ея задней сторонѣ, обращенной у зародыша къ желтку (*nv. na*, рис. 123, т. III; рис. 151, 164, т. IV). Онъ окруженъ при основаніи своемъ пигментнымъ кольцомъ, выделяемымъ двумя особенно крупными клѣтками (рис. 142, т. IV, *pz*). Обѣ клѣтки сближены съ брюшной стороны нерва. Пигментное кольцо состоитъ изъ мелкихъ зеренъ и трехъ крупныхъ пигментныхъ тѣлъ; одно изъ нихъ лежитъ съ брюшной стороны нерва въ промежуткѣ между ядрами обѣихъ пигментныхъ клѣтокъ, оба другія лежатъ на спинной сторонѣ нерва. Вскорѣ по выходѣ своемъ изъ мозга зрительный нервъ дѣлится на три вѣтви, которыя тянутся въ прямомъ направленіи къ глазу и другъ съ другомъ очень сближены. Нервъ брюшного кубка подходит къ нему сзади и со спинной стороны (рис. 151, *nv. na₃*) и вступаетъ въ него со стороны пигментной перегородки (*pzs*). На указанномъ рисункѣ видны: тапеціальная клѣтка

*) Проф. А. С. Догеля и обязанъ указаніемъ, что такія же образованія имѣются *внутри* колбочекъ и палочекъ ретины многихъ позвоночныхъ, въ ближайшемъ соосѣдствѣ съ ядромъ ихъ. У стерляди ихъ по два въ каждой зрительной клѣткѣ; одно изъ нихъ лежитъ съ наружной стороны ядра, другое съ внутренней.

брюшного кубка (*tz*), три клѣтки ретины и вклинивающаяся между ними меньшая клѣтка, ядро которой занимаетъ болѣе поверхностное положеніе (*y*); эта клѣтка продолжается наискось къ спинной сторонѣ и назадъ въ толстый отростокъ и представляетъ, вѣроятно, одну изъ брюшныхъ клѣтокъ подвѣска брюшного кубка. На спинной сторонѣ пигментной перегородки лежатъ одна изъ спинныхъ клѣтокъ подвѣска. Клѣтки ретины имѣютъ суженные проксимальные концы, загнутые назадъ по направленію къ мѣсту входа зрительнаго нерва. На другомъ сагиттальномъ разрѣзѣ той же серіи, задѣвшемъ слегка дно спинного кубка (*lb*) и прошедшемъ черезъ соответствующую боковую вѣтвь нерва (*nv. na*), мы встрѣчаемъ въ брюшномъ кубкѣ тѣ же элементы, а въ спинномъ одну клѣтку ретины и срѣзанный кусокъ *tapetum*. Нервъ подходитъ здѣсь къ спинному кубку сзади и входитъ въ него по поверхности *tapetum*, едва отклоняясь отъ средней плоскости.

О развитіи глаза я могу сказать не много. Первымъ появляется подвѣсокъ глаза на стадіи *G*, когда самый глазъ еще совершенно незамѣтенъ (рис. 104, табл. III, *r*). Онъ представляетъ безструктурный, блестящій, сильно преломляющій свѣтъ тяжъ, который отходитъ отъ вершины крупной конусообразной клѣтки, прилежащей своимъ основаніемъ къ спинной эктодермѣ. Отсюда онъ вдается въ промежутокъ между обѣими спинными лопастями мозга, образуя на пути своемъ нѣсколько волнообразныхъ изгибовъ; послѣднее вѣроятно вызвано сокращеніемъ тканей при консервировкѣ. Своимъ брюшнымъ концомъ подвѣсокъ упирается въ мозговую комиссуру. Выдѣляющая его клѣтка съ самаго начала обособлена отъ эктодермы и, насколько я могу судить по моимъ препаратамъ, мезодермического происхожденія. По всей вѣроятности, затѣмъ образуются изъ нея обѣ спинныя клѣтки подвѣска.

На стадіи *H* на поперечныхъ разрѣзахъ, прошедшихъ впереди мозговой комиссуры и подвѣска, гдѣ, стало быть, обѣ половины мозга вполне отдѣлены другъ отъ друга (рис. 111), виденъ перерѣзанный зрительный нервъ и, почти на

одномъ уровнѣ съ нимъ, двѣ клѣтки съ крупными ядрами (*pz*). Онѣ отсылаютъ на встрѣчу другъ другу два клювообразныхъ отростка, которые образуютъ надъ нервомъ неполное полукольцо; это тѣ клѣтки, которыя впоследствии выдѣляютъ при основаніи корешка зрительнаго нерва полное пигментное кольцо. Надъ пигментными клѣтками лежитъ съ каждой стороны по группѣ элементовъ (*lb*), плотно прилежащихъ къ обращеннымъ другъ къ другу поверхностямъ спинныхъ лопастей мозга (*lob. d*). Эти элементы очень похожи на нервные, но расположены нѣсколько болѣе рыхло. Это клѣтки ретины. Откуда онѣ дифференцируются, изъ эктодермы-ли непосредственно или изъ мозгового зачатка, я съ точностью установить не могъ, но первое представляется мнѣ болѣе вѣроятнымъ. Нѣкоторыя указанія въ этомъ смыслѣ даетъ рис. 123, представляющій сагиттальный и почти медіальный разрѣзъ глаза. Здѣсь задѣто дно одного изъ спинныхъ кубковъ (*lb*) и перерѣзанъ почти по срединѣ брюшной кубокъ. Мы видимъ въ послѣднемъ 5 клѣтокъ, изъ которыхъ передняя лежитъ еще въ эктодермѣ. Задняя клѣтка, прилежащая къ мѣсту входа въ кубокъ зрительнаго нерва, гораздо крупнѣе остальныхъ и отличается отъ нихъ по своему строенію. Это, по всей вѣроятности, иммигрирующая внутрь брюшного кубка брюшная клѣтка подвѣска. Ея положеніе въ этотъ моментъ указываетъ намъ тотъ путь, по которому мезодермическіе элементы проникаютъ внутрь глазного зачатка; они слѣдуютъ вдоль нерва и затѣмъ по внутренней сторонѣ кубковъ, которой послѣдніе обращены другъ къ другу. Впоследствии она перемѣстится напередъ, въ переднюю часть брюшного кубка. При этомъ и самый подвѣсокъ, лежащій сначала позади глазного зачатка, совершенно измѣнитъ свое положеніе. Пока онъ еще направленъ своимъ брюшнымъ концомъ (*r*, рис. 123) назадъ; на болѣе позднихъ стадіяхъ спинной конецъ его почти остается на мѣстѣ, а брюшной передвигается далеко напередъ (рис. 151, *y*).

При сравненіи рис. 123 (табл. III) и 151 (табл. IV), одинаковое число клѣтокъ брюшного кубка въ томъ и другомъ случаѣ и сходство ихъ расположенія, за исключеніемъ одной клѣтки подвѣска (*y*, рис. 151), позволяетъ предполагать, что

остальные 4 клѣтки соответствуютъ другу на обоихъ рисункахъ. Если такъ, то передняя клѣтка брюшного кубка, еще лежащая въ эктодермѣ на рис. 123, отвѣчаетъ клѣткѣ *tz* рис. 151; эта послѣдняя несомнѣнно не имѣетъ отношенія къ ретинѣ, а представляетъ одну изъ клѣтокъ *tapetum* брюшного кубка. Такимъ образомъ приходится признать эктодермическое происхожденіе *tapetum*, казавшееся мнѣ а priori мало вѣроятнымъ.

Передняя кишка представляетъ на стадіи *H* (*stm*, рис. 113, 123, т. III) уже глубокое впяченіе эктодермы, направленное почти прямо къ спинной сторонѣ и на слѣпомъ концѣ своемъ загнутое назадъ. На стадіи *J* (*oes*, рис. 151, т. IV) оно немного длиннѣе; передняя стѣнка его образуетъ около самого ротового отверстія выпяченіе (*vde*), которое направлено впередъ и, какъ мнѣ кажется, вдается въ многослойное теперь эктодермическое утолщеніе верхней губы, отбѣсняя его элементы конутри, т. е. въ сторону желтка. На стадіяхъ *K—L* передняя кишка (рис. 164, *oes*) сильно вытянута въ длину, ея слѣпой конецъ нѣсколько вздутъ, круто загнутъ назадъ и поконится на брюшныхъ нервныхъ стволахъ. Выпяченіе передней стѣнки пищевода (*vde*) мало увеличивается въ длину, зато оно сильно разрастается въ ширину, особенно на дистальномъ концѣ своемъ, и имѣетъ на поперечныхъ разрѣзахъ видъ длинной, но узкой щели. (рис. 142, 143, 136) При этомъ наружная стѣнка этой щели слагается не изъ двухъ листковъ, т. е. наружной эктодермы и брюшной стѣнки самого выпяченія, какъ на стадіи *J* (рис. 151), а только изъ одного (ср. рис. 142, 143, 136, 164, 165); другими словами брюшная стѣнка выпяченія и наружная эктодерма тѣсно сливаются другъ съ другомъ и дальнѣйшій ростъ этой наружной стѣнки мѣшка происходитъ путемъ растягиванія ея. Въ области слѣпого конца мѣшка его брюшная стѣнка ясно обособлена отъ наружной эктодермы, что хорошо видно на продольныхъ разрѣзахъ. Онѣ образуютъ вмѣстѣ короткую складку, которая продолжается назадъ въ однослойную пластинку, все утончающуюся по мѣрѣ приближенія къ рото-

вому отверстию. Внутренняя стѣнка мѣшка рѣзко ограничена отъ покрывающихъ ее эктодермическихъ клѣтокъ, расположенныхъ менѣе тѣсно (рис. 151, 142). Между этими клѣтками и желткомъ разбѣяны интенсивно окрашенные, обыкновенныя, мелкія мезодермическія клѣтки (*mes*, рис. 151, 143, 136), а въ области передняго конца мѣшка и болѣе крупныя, похожія на клѣтки постэмбриональной мезодермы (*Ms*, рис. 151, 142). Мпѣ не удалось выяснить значеніе этого выпяченія стѣнки пищевода, такъ какъ я потерялъ его изъ виду у только что вышедшей изъ яйца личинки. Вѣроятно, оно имѣетъ отношеніе къ образованію верхней губы при развитіи ротового конуса (*Mundkegel*) у циклоповидной личинки. Я не думаю однако, чтобы дѣло сводилось къ простому выворачиванію складки эктодермы наружу.

Задняя кишка образуется выпяченіемъ эктодермы на ребрѣ яйца, на его заднемъ (вегетативномъ) полюсѣ, слѣдовательно на томъ мѣстѣ, гдѣ закрылся blastopore. Она появляется на стадіи *J* и на послѣднихъ эмбриональных стадіяхъ представляетъ короткій, но широкій, слѣпой мѣшокъ, направленный прямо впередъ (*pr*, рис. 164, 157—159).

Лобная железа выдѣляетъ у куколкообразныхъ личинокъ такъ наз. лобный органъ прикрѣпленія (*Stirnband*). Она лежитъ у зародыша на переднемъ концѣ его, на спинномъ краю ребра яйца. Происхожденіе ея изъ эктодермы очень ясно видно на рис. 140 (*d. std*). Эктодермическія клѣтки образуютъ сначала простое утолщеніе. Этотъ первый моментъ развитія железы мы, можетъ быть, имѣемъ на рис. 123 (табл. III). Мы видимъ здѣсь непосредственно подъ брюшнымъ кубкомъ глаза утолщеніе эктодермы, вдающееся внутрь зародыша. Топографически оно не вполне отвѣчаетъ положенію железы на позднихъ стадіяхъ. Но то мѣсто, которое она займетъ впоследствии, теперь занято зачаткомъ глаза и мозгомъ. Возможно, что съ передвиженіемъ глаза и мозга назадъ вся прилежащая къ нимъ эктодерма испытаетъ такое же перемѣщеніе. Затѣмъ клѣтки железнатаго зачатка сливаются своими

границами и превращаются въ протоплазматическое многоядерное тѣло, залегающее еще въ эктодермѣ, по очень ясно от нея ограниченное (рис. 140). Зачатокъ потомъ опускается подъ эктодерму, края которой надъ нимъ сходятся (рис. 164). Онъ большею частью вытянутъ въ поперечномъ направленіи и имѣетъ на поперечныхъ разрѣзахъ бисквитообразную форму, на продольныхъ почти правильную сферическую. Ядра по большей части имѣютъ видъ небольшихъ интенсивно и сплошь окрашенныхъ тѣлецъ и подчасъ очень неправильную форму; распредѣлены они весьма неравномѣрно. На этихъ стадіяхъ лобная железа чрезвычайно похожа на симпатическій гангліи (*v. std*), который я и принялъ сначала за железу (ср. рис. 139, 140, 151) на основаніи этого сходства.

Дефинитивное строеніе лобной железы передаютъ рис. 220 и 224 (табл. VI), одинъ въ продольномъ, другой въ поперечномъ разрѣзѣ. Она представляетъ цѣлый комплексъ, какъ бы гроздь, многоядерныхъ плазматическихъ массъ, которыя вполне обособлены другъ отъ друга и изъ которыхъ каждая заканчивается въ спинной эктодермѣ суженнымъ концомъ болѣе или менѣе длинной шейки (рис. 224). На рис. 220 видно, что одна изъ такихъ долекъ железы отсылаетъ въ *rostrum* узкій протокъ изъ двухъ вытянутыхъ клѣтокъ, лежащихъ одна за другой. Протокъ, слѣдовательно, интрацеллулярный. Въ немъ просвѣчиваетъ секретъ железы въ видѣ блестящаго стержня, который однимъ концомъ лежитъ внутри самой дольки, а другимъ заканчивается въ эктодермѣ *rostrum*. Это несомнѣнно остатокъ лобнаго органа прикрѣпленія, наружная часть котораго, выступавшая изъ отверстія железы, сброшена животнымъ при послѣдней линькѣ.

Большинство долекъ не имѣетъ связи съ *rostrum* и, какъ было упомянуто, отсылаетъ суженную шейку въ спинную эктодерму. Быть можетъ, это обстоятельство объясняется слѣдующимъ образомъ. Кромѣ описаннаго зачатка лобной железы въ образованіи ея, вѣроятно, принимаетъ участіе и рядъ другихъ, вступающихъ изъ эктодермы такимъ же образомъ. На рис. 140, напр., по бокамъ его лежатъ утолщенія эктодермы, которыя имѣютъ, можетъ быть, такое именно зна-

ченіе. Лобная железа представляет цѣлый рядъ самостоятельныхъ железъ, тѣсно сгруппированныхъ, но открывающихся въ разныхъ пунктахъ. Изъ нихъ одна группа открывается на *rostrum* и образуетъ личиночный органъ прикрѣпленія, другая—на спинной поверхности и представляетъ дефинитивный органъ прикрѣпленія оплодотворенной самки къ ея новому хозяину.

Во всякомъ случаѣ, на спинной сторонѣ зародыша, кромѣ лобной железы, дифференцируются такимъ же образомъ еще другія, вполне на нее похожія. Между ними есть парныя (*hd*, рис. 136, 143, 168) и непарныя (*hd*, рис. 164). Особыхъ выводныхъ протоковъ онѣ не имѣютъ и прилежатъ къ эктодермѣ, изъ которой образовались. Представляютъ-ли онѣ самостоятельныя кожныя железы или, можетъ быть, имѣютъ какое нибудь отношеніе къ лобной железнѣ, я прослѣдить не могъ.

Эндоскелетъ. На стадіи *J* развивается на брюшной сторонѣ зародыша пара глубокихъ и узкихъ впяченій эктодермы (*inv*, рис. 145, 146, 167). Они лежатъ на уровнѣ основаній мандибулъ, съ внутренней стороны ихъ, слѣдовательно, по бокамъ глоточныхъ комиссуръ; слѣпые концы ихъ направлены къ спинной сторонѣ и слабо конвергируютъ. Эти впяченія представляютъ, вѣроятно, зачатки хитинового эндоскелета, именно сухожилій для прикрѣпленія какихъ-нибудь сильныхъ мышцъ. Такъ какъ мандибулы слабо развиты у личинокъ и взрослыхъ, а самый сосательный хоботъ, въ которомъ онѣ лежатъ, обладаетъ множествомъ мышцъ, посредствомъ которыхъ совершаетъ сильныя сосательныя движенія, то весьма вѣроятно, что сухожилія эти служатъ точками прикрѣпленія мышцъ хобота. Я могъ прослѣдить ихъ и у личинокъ (напр., *inv* на рис. 171, табл. V) въ видѣ впяченій, только гораздо болѣе длинныхъ, до куколкообразной стадіи. Дальше я потерялъ ихъ изъ виду.

V.

ТРЕТИЙ ПЕРИОДЪ.

(Продолженіе)

Конечности, мезодерма, энтодерма и половыя клѣтки.

Конечности и сегментация зародыша. Въ самомъ началѣ третьяго періода развитія, на стадіи *G* (рис. 38), уже заложены всѣ тѣ конечности зародыша, съ которыми онъ покидаетъ яйцевой мѣшокъ. Изъ нихъ только задняя пара (т. е. вторая пара торакальных ножекъ) залагается на стадіи *G*, остальные появились еще въ предшествующемъ періодѣ развитія. Конечности наупліуса я вовсе оставляю въ сторонѣ, упомяну только о томъ, что на стадіи *G* онъ уже вооруженъ цѣлымъ рядомъ щетинокъ. Всѣ слѣдующія конечности представлены утолщеніями эктодермы, многослойными у переднихъ конечностей (рис. 107, т. III, *mx*) и однослойными у болѣе молодыхъ—заднихъ (рис. 110, *p*₁), и прилежащими къ этимъ утолщеніямъ мезодермическими элементами.

На стадіи *H* (рис. 125, т. IV) первая пара челюстныхъ ножекъ получаетъ преобладающее развитіе надъ лежащими впереди и позади нея конечностями (т. е. челюстями и задними челюстными ножками). Онѣ начинаютъ выпячиваться (*mxp*₁, рис. 115, табл. III), и одновременно съ ними также обѣ пары торакальных конечностей (рис. 117, 125). Процессъ этотъ совершается слѣдующимъ образомъ. На границѣ зачатковъ переднихъ челюстныхъ ножекъ и ихъ гапглій эктодерма образуетъ пару щелевидныхъ выпяченій, вытянутыхъ вдоль зародыша и дивергирующихъ нѣсколько назадъ, соответственно очертавіямъ внутренней границы зачатка конечности; выпяченія нарастаютъ не прямо въ дорзо-вентральномъ направленіи, параллельно срединной плоскости, но сильно отклоняются въ

стороны (ср. рис. 115 и 117); при этомъ они гораздо глубже пазади и къ передней границѣ конечности постепенно исчезаютъ; нарастаетъ дальше только задній конецъ впяченія, огибая заднюю границу зачатка конечности. Такимъ образомъ послѣдняя освобождается сначала только на своемъ дистальномъ концѣ и на внутреннемъ краю; передняя линія прикрѣпленія ея не обозначена сколько нибудь ясно; задняя имѣетъ не поперечное, а сначала косое направленіе, которое по мѣрѣ вытягиванія конечности приближается къ поперечному. Торакальныя конечности освобождаются путемъ образованія такихъ же точно щелевидныхъ впяченій, имѣющихъ только иное направленіе. Они вытянуты почти поперекъ зародыша и отвѣчаютъ преимущественно задней границѣ зачатка конечности, которая имѣетъ нѣсколько косое положеніе; поэтому съ самаго начала торакальныя ножки конвергируютъ къ срединной линіи своими свободными концами.

На стадіи *J* торакальныя конечности вытягиваются въ длину и переднія изъ нихъ раздѣляются на своемъ концѣ на двѣ вѣтви (рис. 137 и 138); дефинитивную (для зародыша) форму и число члениковъ всѣ конечности получаютъ уже на стадіи *K*, и на стадіи *L* эти членики только нѣсколько рѣзче обособляются другъ отъ друга на препаратахъ цѣлыхъ зародышей, но разрѣзы той или другой стадіи не представляютъ замѣтной разницы.

Разсмотримъ по порядку, начиная съ челюстей, конечности зародыша на двухъ послѣднихъ эмбріональных стадіяхъ. Челюсти (*mx*) выпячиваются такимъ же путемъ, какъ и переднія челюстные ножки, но гораздо меньше послѣднихъ (рис. 128, 148, 149); при основаніи ихъ лежитъ по скопленію мезодермическихъ элементовъ, насчетъ которыхъ разовьются ихъ мышцы (*mes. mx*). Передняя пара челюстныхъ ножекъ или вторая пара челюстей по Гисбрехту (Giesbrecht, 93) (*mxr₁*) сильно вытянута въ длину и конвергируетъ своими загнутыми внутрь концами (рис. 128, 152, 166, 167, 168); при основаніи ихъ лежитъ по чрезвычайно мощному мышечному зачатку (*mes. mxr₁*, рис. 149). Вторая пара челюстныхъ ножекъ, единственная по Гисбрехту, (*mxr₂*) развита слабѣе всѣхъ конечностей. Онѣ лежатъ теперь ко внутри отъ предыдущихъ на

уровнѣ середины ихъ длины (рис. 128, 167). Разрѣзы показываютъ, что онѣ превратились въ глубокія впяченія эктодермы (рис. 152, 166). Торакальные конечности (p_1 , p_2) имѣютъ лопастную форму и сплющены въ дорзовентральномъ направленіи; ливніи прикрѣпленія ихъ имѣютъ косое направленіе. Передняя пара прикрываетъ почти совершенно заднюю (рис. 128, 155—159). Каждая изъ нихъ состоитъ изъ двухъ членистаго основанія (протоподитъ, pp_1 и pp_2) и двухъ одночленныхъ вѣтвей (эндоподитъ, *endor. p₁* и *endor. p₂*; экзоподитъ, *exor. p₁* и *exor. p₂*). Благодаря положенію конечности, обѣ вѣтви ея лежатъ не на одномъ уровнѣ и отходятъ не отъ задняго, а отъ внутренняго края втораго членика основанія (базиподита). Поэтому на одномъ поперечномъ разрѣзѣ можно нерѣдко встрѣтить обѣ вѣтви и задней конецъ основанія (ср. рис. 128 и 156, 157), и конечность кажется въ такихъ случаяхъ трехвѣтвистой. На всѣхъ указанныхъ рисункахъ виденъ только дистальный членикъ основанія конечностей; онъ то собственно и обозначенъ вездѣ протоподитомъ (pp_1 и pp_2). Проксимальный членикъ (коксоподитъ) очень коротокъ и широкъ; поэтому его трудно прослѣдить на поперечныхъ разрѣзахъ и виденъ онъ ясно только на продольныхъ; напр., на рис. 165 видны коксоподиты передней и задней торакальных конечностей *). Замѣчательная особенность ихъ состоитъ въ томъ, что коксоподиты каждой пары конечностей сливаются другъ съ другомъ. Они соединяются посредствомъ перемычки, вполне обособленной отъ брюшной стѣнки тѣла. Эти перемычки представлены (безъ обозначенія) на рис. 164, прошедшемъ по срединѣ въ промежуткѣ между конечностями той и другой стороны; онѣ представляютъ зачатокъ аппарата, известнаго у *Copepoda* подъ именемъ промежуточной пластинки (*Zwischenplatte*) и служащаго для полного согласованія дѣйствія обѣихъ конечностей одной пары при плаваніи. Клаусъ (Claus, 94) и Гартогъ (Hartog, 88) утверждаютъ, что полость этой пластинки сообщается непосредственно съ брюшной полостью тѣла, помимо сообщенія съ полостями

*) На указанномъ рисункѣ они не имѣютъ особаго обозначенія буквами.

конечностей. Какъ видно на рис. 164, пластинка вполне обособлена отъ брюшной стѣнки тѣла и представляетъ выростъ основныхъ члениковъ самихъ конечностей, а не промежуточный придатокъ брюшной стѣнки.

На стадіяхъ *K—L* зародышъ состоитъ изъ несегментированной спаружи головогруды, несущей шесть паръ конечностей, трехъ ясно выраженныхъ торакальных сегментовъ, изъ которыхъ передніе два снабжены конечностями, и концевой отдѣла (*telson*). Передній торакальный сегментъ почти не отграниченъ отъ головогруды. Границы остальныхъ сегментовъ обозначены вполне отчетливо. Всего рѣзче онѣ на заднемъ концѣ зародыша и выражены все слабѣе по мѣрѣ приближенія къ головогруды. Какъ было указано въ главѣ о развитіи вѣшней формы зародыша, эти границы выражены только на брюшной сторонѣ посредствомъ поперечныхъ бороздъ, которыя, соотвѣтственно положенію основаній конечностей, имѣютъ косое направленіе (т. е. отъ краевъ зародыша онѣ направлены къ срединной линіи и впередъ). Такая сегментация обозначена только на краяхъ зародыша; по мѣрѣ приближенія къ срединной брюшной линіи борозды становятся менѣе глубокими и затѣмъ постепенно исчезаютъ, далеко не достигая ея. Задняя граница перваго торакальнаго сегмента хорошо видна на поперечныхъ и продольныхъ разрѣзахъ (*fp*₁, рис. 155—158; 168). Дно борозды представляетъ утолщеніе эктодермы, которое клиномъ вдается внутрь зародыша по направленію къ желтку. Спереди первый торакальный сегментъ всетаки отдѣленъ отъ головогруды едва замѣтнымъ эктодермическимъ валикомъ, видимымъ только на нѣкоторыхъ продольныхъ разрѣзахъ (рис. 168, *fat*). Задняя граница втораго торакальнаго сегмента представлена менѣе широкой, но болѣе глубокой бороздой съ такимъ же утолщеннымъ эктодермическимъ валикомъ на днѣ (рис. 159, *fp*₂; рис. 167—позади *gm*₂). Наконецъ, задняя граница третьяго торакальнаго сегмента представляетъ очень узкое и глубокое впяченіе эктодермы, въ стѣнкѣ котораго ядра клѣтокъ расположены очень правильно и равномерно (рис. 158, 159, 166; *fp*₃). Этимъ объясняется, почему на препаратахъ цѣлыхъ зародышей (рис. 128) очень

рѣзко выступаютъ въ видѣ самостоятельныхъ образований наружные концы второго и третьяго торакальных сегментовъ (*segm. p₂*, *segm. p₃*) и *telson* (рис. 166, справа отъ *fp₃*, безъ особаго обозначенія), тогда какъ передній торакальный сегментъ кажется совершенно не обособленнымъ отъ головогруды; переднюю границу его слѣдуетъ искать на цѣломъ зародышѣ въ промежуткѣ между первой и второй группами поперечныхъ мышцъ (рис. 128, *qm₁*, и *qm₂*).

Мезодерма. На стадіи *G*, кромѣ уже описанной пары скопленій специфическихъ мезодермическихъ элементовъ на уровнѣ переднихъ челюстныхъ позжекъ (*постэмбриональная мезодерма, Ms₂*) и пары скопленій мусколообразователей спинныхъ мышцъ *наупліуса (Ms₁)*, мы находимъ въ головогруды еще одно парное скопленіе крупныхъ мезодермическихъ клѣтокъ (*Ms*, рис. 105, 106, т. III). Оно лежитъ почти на одномъ уровнѣ съ міобластами, но всецѣло на брюшной сторонѣ зародыша, однимъ ровнымъ слоемъ (рис. 106), тогда какъ міобласты расположены неправильной кучкой на ребрѣ яйца и заходятъ преимущественно на его спинную сторону. Эти скопленія простираются впередъ довольно далеко, гораздо дальше міобластовъ и сближены другъ съ другомъ на своемъ переднемъ концѣ въ области впяченія передней кишки, непосредственно позади головного мозга (рис. 105, *Ms*). По своему строенію элементы ихъ чрезвычайно похожи на клѣтки постэмбриональной мезодермы. Они имѣютъ такую же сферическую форму, явственное тѣло и крупное, интенсивно окрашенное, зернистое ядро. Происхожденіе ихъ мы не вполне ясно. Они могли прямо отдѣлиться отъ постэмбриональной мезодермы и передвинуться напередъ, на что повидимому указываетъ ихъ сходство съ пею; но въ такомъ случаѣ слѣдовало бы ожидать связи между передними скопленіями мезодермы и постэмбриональной, между тѣмъ они раздѣлены довольно широкимъ промежуткомъ. Вотъ почему мы кажется гораздо болѣе вѣроятнымъ ихъ происхожденіе *in situ* отъ мелкихъ плоскихъ мезодермическихъ клѣтокъ, которыхъ было довольно много въ этой области на предъидущей стадіи (*mes* рис. 95, 122; стад. *F*).

Кромѣ того на стадіи *G* находимъ на уровнѣ переднихъ торакальныхъ пожекъ съ каждой стороны по два мезодермическихъ зачатка. Одинъ изъ нихъ (рис. 110, *qm*) лежитъ на брюшной сторонѣ, прямо надъ утолщеніемъ эктодермы этой конечности и представляетъ поперечную полосу крупныхъ мезодермическихъ клѣтокъ, которыя съ самаго начала обнаруживаютъ наклонность располагаться нѣсколькими правильными поперечными рядами. Это зачатокъ главнымъ образомъ пучка поперечныхъ мышцъ головогруды (т. е. сегментовъ, лежащихъ впереди перваго торакальнаго; *qm*, на рис. 128, 153, 168, т. IV) и отчасти мезодермы передней торакальной конечности. Другой зачатокъ лежитъ на ребрѣ яйца (*dltm*, рис. 109, 110, 117), ближе къ его брюшной сторонѣ и состоитъ изъ трехъ, очень короткихъ пока, продольныхъ рядовъ крупныхъ клѣтокъ съ пузырьчатыми ядрами. Это зачатокъ продольныхъ спинныхъ метанаупліальныхъ мышцъ, принадлежащихъ всѣмъ сегментамъ, слѣдующимъ за наупліальными. Сзади къ нимъ прилежатъ безъ особаго порядка нѣсколько довольно крупныхъ мезодермическихъ клѣтокъ обыкновеннаго строенія, похожихъ на клѣтки зачатка поперечныхъ мышцъ головогруды (*qm*).

Помимо этихъ дифференцированныхъ мезодермическихъ образований, на заднемъ концѣ зародыша сохраняется и парное скопленіе эмбриональной мезодермы. Элементы его теперь не такъ велики и мало отличаются отъ клѣтокъ *qm* (рис. 110); ихъ очень не много уже на этой стадіи и для того, чтобы отдѣлить отъ себя новыя мезодермическіе зачатки, имъ приходится усиленно размножаться. На слѣдующихъ стадіяхъ отъ нихъ послѣдовательно обособляются зачатки поперечныхъ мышцъ перваго торакальнаго сегмента (рис. 128, 154, 168, *qm*₂), а затѣмъ и втораго (рис. 155, 156, 168, *qm*₃). Одновременно съ этимъ, какъ и постоянно, отъ эмбриональной мезодермы отдѣляются мелкія бродячія клѣтки, всюду разсѣяныя подъ эктодермой по одиночкѣ или небольшими группами; такихъ клѣтокъ, понятно, больше всего на заднемъ концѣ зародыша (ср. рис. 155—159, *mes* и *dfb*).

Прослѣдимъ теперь судьбу cadaго изъ этихъ зачатковъ въ отдѣльности. Переднее скопленіе мезодермы на своемъ пе-

реднемъ концѣ даетъ происхожденіе *парному образованію*, для меня *совершенно загадочному* (г. ор, рис. 105, 112, 113, 118, табл. III). Съ каждой стороны передней кишки мезодермическія клѣтки собираются въ шаровидное тѣло (рис. 105); границъ отдѣльныхъ клѣтокъ въ немъ не видно; ядра ихъ увеличиваются въ размѣрахъ и получаютъ пузырчатое строеніе, т. е. хроматиновые зерна ихъ собираются въ одинъ или нѣсколько крупныхъ комковъ.

На стадіи II эти образованія измѣняютъ нѣсколько свою форму. На продольныхъ разрѣзахъ (рис. 118) они имѣютъ грушевидную форму и направлены узкимъ концомъ впередъ; такую же форму имѣетъ и поперечное сѣченіе ихъ, причемъ узкій конецъ направленъ внутрь, къ зачатку передней кишки (рис. 113). Суженный передній конецъ загадочныхъ органовъ продолжается въ тонкій тяжъ, который тянется съ каждой стороны прямо впередъ къ ребру яйца и заканчивается здѣсь въ эктодермѣ (рис. 118). Въ тяжѣ я могъ различить только одно небольшое ядро, вытянутое вдоль него. Относительно мезодермической природы самого загадочнаго органа не можетъ быть сомнѣній, но происхожденіе его подвѣска осталось для меня темнымъ; я не имѣю никакихъ основаній высказываться въ пользу образованія его насчетъ мезодермическихъ или эктодермическихъ элементовъ; съ послѣдними онъ имѣетъ во всякомъ случаѣ больше сходства по строенію своего ядра. Можно прослѣдить и на поперечныхъ разрѣзахъ, если не самый подвѣсокъ, то по крайней мѣрѣ вытянутый передній конецъ загадочнаго органа. Онъ лежитъ въ выемкѣ между спинными и брюшными долями мозга и настолько плотно прилежитъ къ послѣднимъ (рис. 112, г. ор), что мѣстами бываетъ трудно различить его.

На стадіи I мы видимъ на продольныхъ разрѣзахъ мозга почти такую же картину, какъ на рис. 118, т. е. между спинными и брюшными лопастями мозга залегаетъ почти такое же грушевидное образованіе, только съ той разницей, что клѣтки его не отличаются по своему строенію отъ элементовъ нервной системы; я не могъ констатировать связи этого образованія съ эктодермой. Къ удивленію моему

я сначала никакъ не могъ найти его на поперечныхъ разрѣзахъ. На уровнѣ задней границы мозга то мѣсто, которое занималъ расширенный задній конецъ загадочнаго органа, оказалось теперь занятымъ промежуточными лопастями мозга почти такъ же развитыми, какъ на рис. 144 (ср. стр. 68). На поперечныхъ разрѣзахъ мозга, прошедшихъ ближе впереди, легко можно найти и на самыхъ позднихъ стадіяхъ развитія на поверхности брюшныхъ лопастей мозга, недалеко отъ границы ихъ со спинными, одну или нѣсколько кѣтокъ нѣсколько иного строенія, напоминающихъ своими ядрами кѣтки загадочнаго органа болѣе раннихъ стадій (рис. 136, слѣва, онѣ ошибочно обозначены *dr*; рис. 143 справа—небольшой выступъ на поверхности брюшной доли мозга). Эти кѣтки вполне соответствуютъ по своему строенію и положенію кѣткамъ *r.* от рис. 112.

Эти факты приводятъ меня къ заключенію, что промежуточные лопасти мозга слагаются главнымъ образомъ не изъ нервныхъ кѣтокъ, а изъ мезодермическихъ. Другими словами, эти лопасти представляютъ придаточный органъ мозга, если не цѣликомъ, то по крайней мѣрѣ значительной своей частью. Въ пользу этого предположенія говоритъ и дальнѣйшая судьба ихъ. Тотчасъ послѣ первой линьки, наступающей очень скоро (въ теченіе первыхъ сутокъ) послѣ вылупленія зародыша изъ яйцевого мѣшка, въ стадіи циклопообразной личинки не остается никакихъ слѣдовъ отъ промежуточныхъ лопастей (рис. 170—172, т. V). Головной мозгъ имѣетъ пару соединительно—тканыхъ подвѣсковъ, проксимальные концы которыхъ находятся въ области, близко подходящей къ положенію заднихъ концовъ промежуточныхъ лопастей на стадіи *L*, т. е. къ мѣсту выхода нервовъ переднихъ антеннъ.

Каковы же роль и значеніе загадочнаго органа и его отношеніе къ промежуточнымъ лопастямъ мозга? Я думаю, что промежуточные лопасти въ томъ видѣ, какъ онѣ изображены на рис. 144, все-таки не вполне отвѣчаютъ загадочному органу. Въ этомъ пунктѣ развивается корешокъ толстаго нерва, который при выходѣ своемъ изъ мозга могъ нѣсколько приподнять лежащіе надъ нимъ первые элементы; такимъ образомъ на по-

верхности брюшныхъ лопастей образовался легкій выступъ. Съ другой стороны, такъ какъ кѣтки загадочнаго органа, прилежащаго въ томъ же пунктѣ къ мозгу, утратили свой характерный видъ, ихъ становится невозможно отличить отъ нервныхъ кѣтокъ.

Еще одно обстоятельство даетъ намъ нѣкоторыя указанія на судьбу загадочнаго органа. На позднихъ стадіяхъ развитія мы находимъ внутри точечнаго вещества мозга (рис. 143, *Bk*) и гангліозныхъ глоточныхъ комиссуръ (рис. 145, *Bk*) крупныя ядра, описанныя у ракообразныхъ разными авторами за соединительно-тканныя. Затѣмъ внутри мозга, на границѣ точечнаго вещества и нервныхъ кѣтокъ, мы видимъ мелкія соединительно-тканныя ядра (рис. 144, *bk*; такихъ ядеръ здѣсь четыре; одно подъ правой спинной лопастью, другое подъ лѣвой промежуточной и два съ верхней и нижней стороны корешка нерва, *nv. w.*). Такія же точно небольшія ядра имѣются на поверхности обнаженнаго со спинной стороны точечнаго вещества глоточныхъ комиссуръ (рис. 145, *bk*). Сопоставляя все сказанное, я прихожу къ заключенію, что загадочные органы представляютъ, вѣроятно, зачатки подвѣсковъ мозга и придаточныхъ элементовъ нервной системы (соединительно-тканныхъ). Они прикладываются своими широкими задними концами къ тѣмъ мѣстамъ поверхности мозга, къ которымъ прикрѣпляются впоследствии его подвѣски. Въ этихъ пунктахъ обнажается точечное вещество, благодаря развитію нервовъ. Отсюда элементы загадочнаго органа, отрываясь отъ него, проникаютъ внутрь мозга, слѣдуя по корешку нерва и по поверхности точечнаго вещества; затѣмъ они проникаютъ и внутрь самого точечнаго вещества.

На послѣднихъ стадіяхъ развитія по бокамъ мозга, между мышцами наупліусовыхъ конечностей, разсѣяны группы кѣтокъ, образующія тѣла разнообразной формы, по своему строенію напоминающія загадочный органъ на раннихъ стадіяхъ развитія (рис. 136, *drs.*). Начало образованія ихъ изъ мезодермическихъ элементовъ видно на рис. 112 (*drs*). Эти тѣла повидимому связаны отчасти другъ съ другомъ и представляютъ собственно извитые тяжи. На рис. 136, слѣва и

справа, видна связь двухъ наиболѣе крупныхъ и симметрично расположенныхъ такихъ тѣлъ со сѣуженнымъ концомъ загадочнаго органа, который на этомъ уровнѣ вполнѣ на нихъ походить по строенію ядеръ составляющихъ его клѣтокъ. Я думаю, что эти извитые тяжи образуютъ дистальную часть мозговыхъ подвѣсковъ, которые у личинокъ (ср. рис. 170—172, т. V) прикрѣплены къ эктодермѣ не на ребрѣ яйца, а на спинной сторонѣ. Сохраняется ли при этомъ и первоначальная связь загадочнаго органа съ эктодермой или нѣтъ, я рѣшить не могъ. Нѣкоторыя изъ такихъ скопленій мезодермическихъ элементовъ имѣютъ, можетъ быть, отношеніе къ образованію мезодермической части антеннальной железы (ср. стр. 104—105).

Не всѣ клѣтки передняго скопленія мезодермы потребляются на образованіе загадочнаго органа. Часть ихъ остается впереди пищевода въ промежуткѣ между брюшной поверхностью головного мозга и верхней губой съ ея придаточными органами (рис. 142, *Ms*; также рис. 151—на уровнѣ выпяченія передней стѣнки пищевода) рядомъ съ мелкими мезодермическими клѣтками (рис. 136, 143, 144, 151; *mes*); Другая часть ихъ уходитъ еще дальше впередъ и располагается впереди мозга, подъ глазомъ двумя симметричными группами (151, 139, 140; *Ms*); эти клѣтки становятся особенно крупными. На ихъ счетъ развивается пара железокъ лежащихъ по бокамъ брюшнаго кубка глаза (*dr*, рис. 212^c табл. VI). Эти железки имѣютъ гроздевидную форму. Чрезвычайно тонкій протокъ железы на томъ протяженіи, на которомъ я могъ прослѣдить его, состоитъ изъ одной клѣтки; слѣдовательно онъ интрацеллуларенъ. Протокигибаютъ съ обѣихъ сторонъ глазъ и теряются на уровнѣ его спинной стороны. Чтобы не возвращаться къ этимъ железамъ, упомяну, что онѣ имѣются и у взрослой формы, но здѣсь представляютъ другое строеніе (*dr*, рис. 223, табл. VI). Эллипсоидальное тѣло ихъ состоитъ изъ однородно красящейся протоплазмы съ разсѣянными въ ней ядрами. Границы отдѣльныхъ клѣтокъ не видно. Ядра собраны на обонхъ концахъ железы. Выводной протокъ окрашенъ гораздо блѣднѣе. Въ сѣуженной средней части его я не нашелъ ядеръ. Они

собраны въ значительномъ количествѣ въ его расширенномъ дистальномъ концѣ. Ядра здѣсь гораздо меньшихъ размѣровъ, чѣмъ въ железахъ и вытянуты вдоль протока. Проксимальный конецъ протока также расширенъ и охватываетъ тѣло железы; въ немъ встрѣчаются очень рѣдкія ядра такой же формы и строенія, какъ въ дистальномъ концѣ протока.

Весьма вѣроятно, что въ составъ окологлазныхъ железокъ входятъ, если не всѣ клѣтки, изображенныя на рис. 139 и 140 (*Ms*), то по крайней мѣрѣ значительно большее число ихъ, чѣмъ можно предполагать, судя по размѣрамъ железы на рис. 212. Вообще мнѣ очень рѣдко удавалось видѣть ее (всего на двухъ препаратахъ) въ томъ видѣ, какъ она изображена на этомъ рисункѣ. Я думаю, что здѣсь перерѣзана только одна изъ нѣсколькихъ долекъ ея.

Слѣдующее по направленію спереди назадъ скопленіе специфическихъ мезодермическихъ элементовъ—это *мускулообразователи наупліусовыхъ мышцъ*. На послѣднихъ эмбриональных стадіяхъ ихъ остается очень немного (рис. 145). Почти всѣ они пошли уже на образованіе мышечныхъ волоконъ (*Mi*). Что касается гистогенеза послѣднихъ, то въ этомъ отношеніи укажу только на одинъ фактъ, на которомъ впрочемъ не могу особенно настаивать за неполнотой моихъ наблюденій. Вопреки общепринятому теперь взгляду, я думаю, что волокна по крайней мѣрѣ наупліусовыхъ, а можетъ быть и метауупліальныхъ мышцъ, развиваются не изъ одной клѣтки, а изъ цѣлаго ряда ихъ. Мы видѣли, что во второмъ періодѣ развитія отъ обѣихъ группъ мускулообразователей постоянно присоединяются новыя клѣтки къ мышечнымъ зачаткамъ. Послѣдніе связаны съ мускулообразователями цѣлымъ рядомъ переходныхъ формъ. Конечно, можно было бы думать, что каждая такая клѣтка производитъ только лишнее волокно въ томъ или другомъ пучкѣ; но если сопоставить громадное число міобластовъ на стад. *F—G* (*Ms*, рис. 94, 95 и 106), когда еще нѣтъ ни одного сократительнаго волокна, съ незначительнымъ числомъ мышечныхъ волоконъ на послѣднихъ стадіяхъ эмбриональнаго развитія, то сразу бросается въ глаза, что первыхъ гораздо больше, чѣмъ послѣднихъ.

На стадіяхъ *F—H* зачатки мышцъ наупліуса представляють протоплазматическіе тяжи, содержащіе большое количество ядеръ (*M*, рис. 94—96 и 106—108); такіе синцитіи могли произойти, по моему мнѣнію, только путемъ сліянія міобластовъ. На стадіи, промежуточной между *H* и *I*, въ каждомъ тяжѣ появляется по одному волокну сократительнаго вещества; эти волокна быстро утолщаются и на стадіи *K* достигаютъ громадной толщины (рис. 166, 168, *cs*). На поперечныхъ разрѣзахъ (рис. 136, 145, 149, *M*) хорошо видно положеніе сократительнаго вещества въ саркоплазмѣ; по большей части оно лежитъ эксцентрично. Въ поперечномъ сѣченіи оно совершенно одnorodно и блестяще и имѣетъ правильную круглую форму. Мышечныя ядра расположены безъ опредѣленнаго порядка (рис. 166, 168). Саркоплазма зерниста и почти не красится; сосѣднія волокна часто сливаются другъ съ другомъ своею саркоплазмой (рис. 149). Никакихъ оболочекъ мышечныя волокна не имѣютъ и саркоплазма ихъ остается совершенно обнаженной.

На раннихъ постэмбриональныхъ стадіяхъ (*metanauplius* и *Cyclopidstadium*) до прикрѣпленія личинокъ къ жабрамъ камбалъ мышцы наупліусовыхъ сегментовъ (куда относятся и мышцы сосательнаго хобота или по крайней мѣрѣ мышцы верхней губы) сохраняютъ приблизительно то же строеніе. Съ прикрѣпленіемъ личинки очень быстро дегенерируютъ всея мышцы, въ томъ числѣ и наупліусовыя. У куколообразныхъ прикрѣпленныхъ личинокъ (*Puppenstadien*) ихъ очень трудно прослѣдить. Онѣ получаютъ опять то строеніе, которое имѣли въ моментъ перваго появленія сократительнаго вещества. Саркоплазма интенсивно красится и имѣетъ правильный рѣзкій контуръ; ядра крупны, пузырчаты и содержатъ одинъ или нѣсколько крупныхъ хроматиновыхъ комковъ; сократительное вещество является въ поперечномъ разрѣзѣ волокна въ видѣ небольшого блестящаго зернышка, лежащаго въ саркоплазмѣ. У взрослой формы эти мышцы регенерируютъ, но развиты гораздо слабѣе, чѣмъ у зародышей позднихъ стадій или у молодыхъ личинокъ. Отъ основанія наупліусовыхъ конечностей и сосательнаго хобота онѣ продолжаютъ недалеко назадъ и наружу и заканчиваются на

бокахъ или брюшной сторонѣ; въ противоположность мышцамъ зародыша, онѣ теперь никогда не достигаютъ спинной стороны тѣла.

Продольныя метанауплиальныя спинныя мышцы (*dln*) представляютъ на стадіи *G* три очень короткихъ ряда крупныхъ клѣтокъ (рис. 109, 110). Онѣ лежатъ на ребрѣ яйца, ближе къ его брюшной сторонѣ; съ самаго начала эти ряды могутъ быть обозначены какъ спинной, средній и брюшной. Очень скоро клѣтки каждаго ряда сливаются другъ съ другомъ. Образовавшіеся такимъ образомъ тяжи быстро нарастаютъ путемъ присоединенія къ нимъ сзади новыхъ клѣтокъ; въ то же время въ каждомъ тяжѣ на поперечныхъ разрѣзахъ встрѣчаемъ уже не одно, а нѣсколько ядеръ (рис. 137, 138), т. е. они располагаются въ немъ въ нѣсколько продольныхъ рядовъ, но безъ особенной правильности на стадіи *I*. На стадіяхъ *K—L* передній конецъ зачатковъ спинныхъ мышцъ достигаетъ уровня максиллъ и сдвинутъ на спинную сторону (рис. 149); задній конецъ ихъ лежитъ на брюшной сторонѣ на уровнѣ основанія второй пары торакальных ножекъ (рис. 156, 157). Ядра располагаются въ каждомъ тяжѣ правильными продольными рядами, что хорошо видно на продольныхъ разрѣзахъ (рис. 163). Протоплазма самихъ тяжей получаетъ едва замѣтное продольно-волокнистое строеніе; эта продольная полосатость обусловлена, очевидно, появленіемъ первыхъ мускульныхъ фибриллъ. На поперечныхъ разрѣзахъ группы тонкихъ фибриллъ становятся замѣтными внутри каждаго изъ трехъ тяжей только у молодыхъ личинокъ (*metanauplius*).

Поперечныя мышцы представляютъ въ первый моментъ своего образованія правильные поперечные ряды вполне изолированныхъ клѣтокъ (*qm* рис. 110). На позднихъ стадіяхъ онѣ состоятъ изъ тяжей, происшедшихъ путемъ сліянія этихъ клѣтокъ (*qm*, рис. 153). У зародыша стадій *K—L* три пары поперечныхъ мышцъ: передняя лежитъ въ заднемъ концѣ головогруды, т. е. впереди основанія первой пары торакальных ножекъ (*qm*₁; рис. 128, 153, 163, 168); вторая пара—въ первомъ торакальномъ сегментѣ (*qm*₂; рис. 128, 154, 155, 163, 168), и третья—во второмъ торакальномъ (*qm*₃, рис. 156—159, 168).

Первая и вторая пара слагаются, какъ и продольныя метанаупліальныя мышцы, изъ трехъ массъ брюшной, средней и спинной; третья пара не всегда раздѣлена также ясно на эти три отдѣла. Вообще продольныя и поперечныя сѣченія продольныхъ и поперечныхъ мышцъ представляютъ полное сходство. Сократительное вещество развивается въ послѣднихъ нѣсколько позже.

Метанаупліальныя мышцы отличаются отъ наупліальныхъ тѣмъ, что каждый изъ тяжей производитъ не одно мышечное волокно, какъ въ мышцахъ наупліуса, а цѣлый пучекъ ихъ. Обѣ спинныхъ мышечныхъ массы слагаются, слѣдовательно, изъ трехъ мышечныхъ пучковъ каждая (см. табл. V). На стадіяхъ *K—L* вокругъ спинныхъ мышечныхъ зачатковъ образуется соединительно-тканый футляръ изъ разсѣянныхъ мелкихъ мезодермическихъ клѣтокъ. Обыкновенно въ этихъ клѣткахъ отлагается темно-бурый пигментъ (рис. 152, 153, *lpgf*).

У зародышей стадій *H—I* появляются на бокахъ въ области скопленій постэмбриональной мезодермы *пигментныя пятна*, которыя имѣютъ красно-бурый цвѣтъ у спиртовыхъ экземпляровъ и темно-бурый на просвѣтленныхъ препаратахъ. Эти пятна увеличиваются въ размѣрахъ на стадіяхъ *K—L*; на непросвѣтленныхъ препаратахъ очертанія ихъ кажутся довольно правильными, но на просвѣтленныхъ оказывается, что пигментъ распределенъ въ высшей степени неправильно и что „пятна“ какъ непрерывнаго скопленія пигмента определенныхъ очертаній вовсе нѣтъ. Количество его варьируетъ у различныхъ зародышей. Отлагается онъ главнымъ образомъ на внутренней поверхности клѣтокъ постэмбриональной мезодермы, и внутри нихъ, а также въ соединительно-тканыхъ футлярахъ продольныхъ метанаупліальныхъ спинныхъ мышцъ (*l. pgf*, рис. 152, 153, 163).

На стадіяхъ *K—L* у зародышей появляется другая пара пятенъ, на этотъ разъ скопленій пигмента вполне определенныхъ и непрерывныхъ очертаній (*p. pgf*, рис. 158—159). Этотъ пигментъ отложенъ по бокамъ впяченія задней кишки (*pr*) въ двухъ группахъ мезодермическихъ элементовъ, судьбу и значеніе которыхъ я дальше не прослѣдилъ.

На позднихъ эмбриональныхъ стадіяхъ помимо уже описанныхъ болѣе или менѣе специфическихъ мезодермическихъ элементовъ, встрѣчаются, преимущественно на брюшной сторонѣ зародыша и въ задней половинѣ его, *элементы, разстланные безъ строго опредѣленнаго порядка*; впрочемъ, на заднемъ концѣ зародыша они еще расположены довольно симметрично (157—159, *mes*). Большею частью это мелкія, часто плоскія клѣтки. Назади онѣ нѣсколько крупнѣе (рис. 159). На спинной сторонѣ такихъ клѣтокъ очень немного; на стадіи *I* онѣ начинаютъ здѣсь собираться на поверхности желтка вдоль срединной линіи въ узкую полосу, которая на стадіяхъ *K—L*, начинаясь у самаго дна задней кишки, достигаетъ уровня второй пары челюстныхъ ножекъ, т. е. половины длины зародыша (рис. 164, *dfb*). Назади, гдѣ полоска образовалась всего раньше, она шире и клѣтки ея расположены тѣснѣе. Дальше впереди она суживается, клѣтки ея располагаются рыхлѣе, болѣе плоски и убываютъ въ числѣ (рис. 155—157, *dfb*; на послѣднемъ рисункѣ клѣтки эти ошибочно изображены погруженными въ желтокъ). На переднемъ концѣ своемъ полоска слагается въ ширину всего изъ двухъ клѣтокъ (рис. 152, *dfb*); вотъ почему се иногда бываетъ трудно прослѣдить на поперечныхъ разрѣзахъ до передняго ея конца. Эта спинная полоска мелкихъ и плоскихъ элементовъ представляетъ первый зачатокъ *кишечно-волокнуистаго листка мезодермы*.

Чтобы покончить съ производными мезодермы, мнѣ остается упомянуть еще объ одномъ органѣ, хотя я и не имѣю прямыхъ доказательствъ его мезодермическаго происхожденія. Это *антеннальныя железы*, имѣющія у *Lernaea* характеръ рудиментарнаго органа и исчезающія совершенно во время метаморфоза прикрѣпленной личинки. Появляются онѣ еще на стадіи *G* между передними и задними антеннами. Здѣсь (рис. 111, т. III, *ap. dr.*) мы находимъ въ промежуткѣ между наружной эктодермой и отщепившимися отъ нея передними концами брюшныхъ лопастей мозга—по плотному скопленію клѣтокъ съ каждой стороны. Эти скопленія такъ тѣсно прилежатъ къ брюшнымъ лопастямъ мозга, что на первыхъ порахъ я принималъ ихъ за продолженіе послѣднихъ

Отъ эктодермы они ясно отграничены назадъ, но ближе къпереди съ нею связаны. Участіе эктодермическихъ элементовъ въ образованіи этого зачатка антеннальной железы очевидно. Что касается степени участія элементовъ мезодермы, то объ этомъ я ничего не могу сказать опредѣленнаго. На позднихъ эмбриональных стадіяхъ (рис. 140, 141, 150) антеннальная железа состоитъ изъ расширенной булавовидно проксимальной части и суженной дистальной, прикрѣпленной къ эктодермѣ (рис. 141). Элементы той и другой представляютъ нѣкоторые различія: въ проксимальномъ отдѣлѣ они тѣснѣе скучены, менѣе крупны, но окрашены гораздо интенсивнѣе, чѣмъ въ дистальномъ. На многихъ препаратахъ элементы, изъ которыхъ слгается проксимальный отдѣлъ железы, чрезвычайно напоминаютъ элементы загадочнаго органа и извитыхъ мезодермическихъ тяжей (рис. 136, *dvs*), изъ которыхъ нѣкоторые образуютъ въ послѣдствіи соединительно-тканые подвѣски мозга; другіе, какъ было упомянуто (стр. 29), представляютъ, можетъ быть группы мезодермическихъ элементовъ, идущихъ на образованіе проксимальнаго отдѣла антеннальных железъ. Наконецъ, къ зачаткамъ антеннальных железъ прилежатъ крупныя кѣтки передняго скопленія мезодермы (рис. 139, 140, *Ms*). Онѣ, вѣроятно, присоединяются къ этимъ зачаткамъ и непосредственно, и только сравнительно небольшая часть ихъ идетъ на образованіе окологлазныхъ железъ. На косыхъ разрѣзахъ, проведенныхъ подъ угломъ 45° къ срединной плоскости видно, что отъ антеннальных железъ отходитъ по отростку внутрь основанія заднихъ антеннъ.

На 141 рис. эктодерма образуетъ легкое вдавленіе въ мѣстѣ соединенія ея съ антеннальной железой; весьма вѣроятно, что эта картина получена искусственно и не даетъ указаній на начало образованія въ железнѣ просвѣта, такъ какъ на послѣднихъ эмбриональных стадіяхъ и у метанаупліуса антеннальныя железы являются плотными образованіями безъ всякаго намека на *lumen*. У циклоповидныхъ личинокъ (на продольныхъ разрѣзахъ) кѣтки железъ расположены параллельными рядами, нѣсколько изогнутыми дугообразно; железа представляетъ повидному трубку, образующую правильные

петлеобразные извивы. Наконецъ у куколкообразныхъ личинокъ (*Puppenstadien*) я уже не могъ больше найти этихъ органовъ.

Энтодерма. Въ главѣ III (стр. 54—55) было описано образованіе передняго зачатка средней кишки (*ent*, рис. 93 и 123, т. III) въ области дна эктодермического пищевода на послѣдней стадіи второго періода развитія (*F*). Въ третьемъ періодѣ этотъ зачатокъ нарастаетъ спереди назадъ, образуется затѣмъ надъ дномъ впяченія задней кишки другой—задній зачатокъ, который нарастаетъ впередъ и встрѣчается на стадіяхъ *K—L* съ переднимъ на уровнѣ основанія переднихъ торакальных конечностей.

Передній зачатокъ (*ent*, рис. 105, 113, 123) представляетъ на стадіяхъ *G—H* продольную узкую полосу высокихъ клѣтокъ съ небольшими интенсивно окрашенными ядрами. Своимъ переднимъ концомъ онъ прикрываетъ дно впяченія передней кишки, нѣсколько загнутое назадъ. Границы отдѣльныхъ клѣтокъ въ немъ не видно. Онѣ плотно прижаты къ желтку и частью не вполне отъ него обособлены. Наростаніе эпителиальной полоски совершается путемъ присоединенія къ ней новыхъ желточныхъ клѣтокъ, которыя при этомъ выходятъ совершенно изъ желтка на его поверхность. Послѣднія вообще сосредоточены теперь почти всѣ въ срединной части брюшной стороны желтка надъ нервными стволами и въ промежуткѣ между ними (*dz*, рис. 106, 107, 108, 116). На спинной сторонѣ желтка ихъ можно встрѣтить только еще на стадіи *G*—въ области уже исчезнувшихъ совершенно спинныхъ органовъ. Такія желточные клѣтки, какъ я думаю, перемѣстятся вскорѣ на брюшную сторону по кратчайшему пути черезъ желтокъ (ср. стр. 62—63). Особенно много желточныхъ элементовъ около передняго конца эпителиальной полоски (рис. 97, т. III и 145, т. IV), т. е. въ мѣстѣ ея первоначальнаго образованія. На ихъ счетъ передній зачатокъ эпителия средней кишки нарастаетъ, правда очень слабо, въ ширину. Главнымъ образомъ онъ нарастаетъ своимъ заднимъ концомъ назадъ и на болѣе позднихъ стадіяхъ (*J—K*) достигаетъ уровня обѣихъ паръ челюстныхъ ножекъ (*end*, рис. 145—149 и 152, т. IV).

На стадіи *J* начинается формироваться на заднемъ (вегетативномъ) полюсѣ яйца впяченіе задней кишки и вмѣстѣ съ тѣмъ надъ дномъ его начинается дифференцироваться задній зачатокъ средней кишки. Какъ и передній онъ образуется сразу на довольно значительномъ протяженіи на счетъ желточныхъ клѣтокъ.

Оба зачатка остаются разъединенными очень короткое время на стад. *J—K*. Они раздѣлены на уровнѣ основанія переднихъ торакальныхъ конечностей короткимъ промежуткомъ, на протяженіи котораго вѣтъ непрерывной эпителиальной полоски; вмѣсто того на поверхности желтка вдоль срединной брюшной линіи разсѣяны желточные клѣтки (*dz*, рис. 153, 154, 155), изъ которыхъ большинство уже утратило свои структурныя особенности и приближается по характеру своего ядра къ клѣткамъ эпителиальныхъ зачатковъ средней кишки. Дальше назадъ такія клѣтки группируются въ непрерывную полоску (рис. 156), состоящую еще изъ очень ограниченного числа элементовъ и не обособленную отъ желтка. Только на заднемъ концѣ своемъ впереди дна проктодеального впяченія, гдѣ задній зачатокъ средней кишки наиболѣе развитъ, онъ приближается вполнѣ по своему строенію къ переднему. Вообще же онъ развитъ гораздо слабѣе и слагается изъ гораздо меньшаго числа элементовъ (ср. рис. 164). На послѣдней эмбриональной стадіи (*L*) оба зачатка средней кишки слиты другъ съ другомъ и образуютъ непрерывную полоску, которая тянется отъ дна передней кишки до задней.

На образованіе этой полоски потребляются всѣ желточные элементы. Я не могъ больше найти ихъ на послѣдней эмбриональной стадіи, по крайней мѣрѣ такихъ, которые позволяли бы допустить ихъ независимость отъ образованія кишечнаго эпителия. Тѣ немногія желточные клѣтки, которыя на стадіи *L* сохранили еще свое типичное строеніе, находятся очень близко къ зачатку средней кишки (рис. 145); это заставляетъ предполагать, что и онѣ не замедлятъ присоединиться къ нему.

У личинокъ уже не имѣется въ желткѣ никакихъ элементовъ. Единственное наблюденное мною исключеніе представлено на рис. 176 (т. V). Желточная клѣтка обхватываетъ своими

отростками двѣхъ сосѣднихъ шарообразныхъ отдѣльностей, на которыя распадается желтокъ у циклопообразныхъ личинокъ. Кромѣ этого единственнаго случая, я не могъ найти ни одного элемента въ желткѣ личинокъ, начиная съ только что вылупившихся изъ яйца.

Половые клѣтки. Происхожденіе ихъ было описано на стр. 17—18. Въ теченіи всего перваго періода развитія онѣ только очень немного передвинулись назадъ и сохранили то крестообразное относительное расположеніе, которое имѣли въ первый моментъ своего обособленія на стадіи *gastrula* (ср. рис. 32—37, т. I). Мы оставили ихъ на стадіи *G*, когда онѣ перестаютъ быть видимыми на прешаратахъ цѣлыхъ зародышей (ср. гл. II, о развитіи внѣшней формы). Это обусловлено тѣмъ, что перемѣстившись назадъ, онѣ оказываются прикрытыми сближенными въ своемъ метанауплиальномъ отдѣлѣ нервными стволами (рис. 110, *gsp.*), а не плоской эктодермой, раздѣляющей передніе (науплиальные) концы нервныхъ стволовъ, какъ на предыдущихъ стадіяхъ. Онѣ лежатъ теперь на уровнѣ промежутка между задними челюстными ножками и передними торакальными.

Изъ 4 половыхъ клѣтокъ двѣ, лежащія въ срединной плоскости, могутъ быть названы средними, другія двѣ, лежащія въ одной поперечной плоскости, — крайними.

На стадіи *G* среднія клѣтки лежатъ въ выемкѣ между обоими нервными стволами, а крайнія отдѣляются нервными стволами въ обѣ стороны и лежатъ снаружки отъ нихъ на бокахъ зародыша (*gz*, рис. 109, т. III). Вскорѣ затѣмъ (на той же стадіи) среднія клѣтки также расходятся въ стороны. Онѣ при этомъ сильно измѣняютъ свою форму и развиваютъ отростки въ родѣ псевдоподій, помощью которыхъ, вѣроятно, выходятъ изъ выемки между нервными стволами на поверхности послѣднихъ (*gzm*, рис. 131, т. IV). Такимъ образомъ въ извѣстный моментъ съ каждой стороны зародыша имѣется по двѣ половыхъ клѣтки, т. е. одна крайняя и одна средняя. На рис. 133 и 134, представлены всѣ четыре половыхъ клѣтки одного зародыша. Съ правой стороны (рис. 134) мы находимъ двѣ сближенныхъ другъ съ другомъ половыхъ

клетки. Они лежат снаружи от первого ствола на границе брюшной поверхности и ребра яйца. Обе клетки левой стороны далеко от них отстали и представляют более раннюю фазу того же процесса перемещения. Крайняя клетка (рис. 133, слева, ошибочно обозначена *gzt* вм. *gzl*) покоится на поверхности левого первого ствола, средняя (*gzt*, справа) только что выступила сюда из выемки между нервными стволами.

Половые клетки правой и левой стороны сливаются затѣмъ попарно въ одну. На рис. 129—132 видны еще всѣ 4 половых клетки одного зародыша. Обе клетки правой стороны (рис. 131 и 132) находятся на еще болѣе ранней стадіи развитія, чѣмъ у описаннаго выше зародыша; средняя клетка (*gzt*, рис. 131) еще лежитъ въ выемкѣ между нервными стволами. Клетки левой стороны, напротивъ, уже сливаются другъ съ другомъ и захвачены въ самый моментъ сліянія. Рис. 129 и 130 изображаютъ два послѣдовательныхъ разрѣза черезъ отчасти слившіяся другъ съ другомъ клетки. На одномъ изъ нихъ перерѣзано ядро средней клетки (*gzt*, рис. 129), на другомъ ядро крайней (*gzl*, рис. 130).

На стадіи *H* мы находимъ съ каждой стороны зародыша уже по одной только половой клеткѣ съ однимъ ясно очерченнымъ зернистымъ ядромъ (рис. 137, который относится впрочемъ къ стадіи *J*).

Каковъ смыслъ этого сліянія можетъ объяснить только судьба ядеръ обѣихъ сливающихся клетокъ. На рис. 133—134 ядро крайнихъ клетокъ (*gzl*) распалось на нѣсколько отдѣльностей рѣзкихъ очертаній и съ хроматиновымъ скоплениемъ каждое. Ядро средней клетки (*gzt*) представляетъ на рис. 133 свѣтлое эллипсоидальное поле, не имѣющее рѣзкаго контура; хроматиновые элементы всѣ связаны другъ съ другомъ ахроматиновой нитью, образующей полное кольцо. На рис. 134 ядро средней клетки (*gzt*) отличается тѣмъ, что свѣтлое поле имѣетъ менѣе правильную форму и образуетъ выступы, соотвѣтственно каждому изъ хроматиновыхъ скопленій. Ядра обѣихъ сливающихся клетокъ представляютъ тѣ же самыя различія на рис. 129—130. И здѣсь ядро крайней

клетки (*gal*) распалось на несколько повидному совершенно самостоятельных отдѣльностей, имѣющихъ видъ рѣзко очерченныхъ пузырьковъ, съ однимъ скопленіемъ хроматина внутри каждой. Ядро средней клетки на рис. 129—130 отвѣчаетъ по структурѣ своей ядру средней же клетки на рис. 134 съ той разницей, что хроматиновые элементы не связаны болѣе другъ съ другомъ ахроматиновымъ кольцомъ, а лежатъ внѣ послѣдняго; кромѣ того свѣтлое поле имѣетъ еще болѣе неправильную форму. Изъ 5 хроматиновыхъ элементовъ 4 сближены попарно; соотвѣтственно этому почти сферическое свѣтлое поле образуетъ на своей поверхности 3 выступа, въ которыхъ и распределены хроматиновые скопленія.

Такимъ образомъ въ томъ и другомъ случаѣ, справа и слѣва, ядро крайней клетки распадается на несколько самостоятельныхъ отдѣльностей, имѣющихъ каждое строеніе клеточнаго ядра, т. е. представляющихъ блѣдные пузырьки съ рѣзкимъ контуромъ и скопленіемъ хроматина внутри. Ядро средней клетки претерпѣваетъ болѣе сложный метаморфозъ. Оболочка его растворяется и хроматиновые элементы повидному выталкиваются въ протоплазму.

Дальнѣйшую судьбу ядеръ половыхъ клетокъ мнѣ прослѣдить не удалось. Непосредственно послѣ слиянія клетокъ внутри общей протоплазмы ихъ я видѣлъ на рядѣ препаратовъ нѣсколько образований (по большей части три), изъ которыхъ каждое могло бы быть признано ядромъ. Эти образования напоминаютъ нѣсколько по величинѣ, формѣ и строенію ядро обѣихъ половыхъ клетокъ на стадіи *H* (рис. 137); это небольшіе, слабо, но ясно контурированные пузырьки; содержимое ихъ по блѣдной окраскѣ своей приближается къ протоплазмѣ и отличается отъ нея только тѣмъ, что въ немъ разсыяны немногочисленные и очень мелкія зерна.

На слѣдующихъ стадіяхъ ядро постепенно возвращается къ своей первоначальной формѣ. Оно увеличивается въ размѣрахъ, получаетъ рѣзкія очертанія и содержимое его (ядерный сокъ) становится безцвѣтнымъ, хроматиновые элементы становятся крупнѣе и менѣе многочисленны, но всетаки ихъ сохраняется много; ядро сохраняетъ зернистый видъ до конца

развитія и не получаетъ того пузырьчатого строенія, которое оно имѣло до стадіи *G*.

Таковы факты. Они допускаютъ только два возможныхъ объясненія. Въ половой клѣткѣ, происшедшей путемъ слиянія двухъ первоначальныхъ, ядро временно исчезаетъ отъ наблюденія; новое ядро могло образоваться или насчетъ ядеръ обѣихъ слившихся клѣтокъ или насчетъ ядра только одной изъ нихъ, тогда какъ ядро другой дегенерируетъ. Въ первомъ случаѣ мы имѣемъ передъ собой копулацію; во второмъ—поглощеніе одной клѣтки другою. Я не имѣю никакихъ фактовъ, которые позволили бы мнѣ остановиться на первомъ толкованіи, и потому выбираю второе, какъ несомнѣнный *minimum*; этимъ я конечно не исключаю возможности копулаціи половыхъ клѣтокъ. Если принять поглощеніе одной клѣтки другою, становится понятнымъ, почему ядра обѣихъ сливающихся клѣтокъ подвергаются неодинаковымъ измѣненіямъ; но какое изъ нихъ дегенерируетъ, то ли, которое распадается на отдѣльности, или то, которое повидимому расплывается въ протоплазмѣ, я долженъ оставить безъ отвѣта.

Я думаю, что изъ четырехъ первоначальныхъ половыхъ клѣтокъ двѣ мужскія и двѣ женскія. Поглощеніемъ тѣхъ или другихъ опредѣляется полъ зародыша. Въ обоихъ разобранныхъ примѣрахъ (рис. 129—132 и 133—134) судьба одноименныхъ (т. е. крайнихъ или среднихъ) клѣтокъ одинакова, и слѣдовательно оба зародыша одного пола.

На послѣднихъ эмбриональных стадіяхъ половыя клѣтки перемѣщаются постепенно съ брюшной стороны зародыша на спинную и въ то же время дальше назадъ. Рис. 155—157 и 163 показывают ихъ положеніе на стад. *L*. Онѣ лежатъ надъ задними концами продольныхъ (метанауплиальныхъ) спинныхъ мышцъ. Замѣчу, что рис. 155, 156, 157 относятся къ тремъ различнымъ зародышамъ. Въ концѣ эмбриональнаго развитія половыя клѣтки начинаютъ размножаться. Я никогда не наблюдалъ ихъ дѣленія, но у нѣкоторыхъ зародышей стадіи *L* находилъ по 2—3 половыхъ клѣтки съ каждой стороны.

Никакихъ половыхъ различій подмѣтить я не могъ. Вокругъ половыхъ клѣтокъ собираются въ небольшомъ числѣ разбѣянные мелкіе мезодермическіе элементы. Они пойдутъ въ послѣдствіи на образованіе едва замѣтной *tunica propria* половой железы и по своей непосредственной связи (у личинки) съ мезодермическимъ слоемъ кишечника могутъ быть причислены къ кишечно-волокнистому листку мезодермы.

VI.

М Е Т А М О Р Ф О З Ъ.

(таб. V и VI).

На послѣдней стадіи эмбріональнаго развитія зародышъ обладаетъ тремя торакальными сегментами, изъ которыхъ передніе два несутъ вполнѣ сформированныя двувѣтвистыя конечности, усаженные щетинками. По общепринятой классификаціи личинокъ *Copepoda* такой зародышъ отвѣчаетъ, по степени развитія конечностей, одной изъ стадій ряда циклопообразныхъ личинокъ (*Cyclopidstadien*), по терминологіи Клауса (93 *b* и *c*), или копеподообразныхъ (*Copepodidstadien*), по терминологіи Гисбрехта (Giesbrecht, 95). Зародышъ правда отличается отъ нихъ тѣмъ, что у него еще не обозначены задніе торакальные сегменты (т. е. у *Lernaea* одинъ 4-ый, такъ какъ 5-ый не залагается вовсе), не обособленъ *abdomen* и еще не развита *furca*. Покидая яйцо, зародышъ сбрасываетъ только верхнюю кутикулу, т. е. наупліальную, и сохраняетъ нижнюю — метанаупліальную. Эта послѣдняя гораздо толще, чѣмъ на эмбріональныхъ стадіяхъ. Молодая личинка (рис. 169, т. V) готовится къ первой линькѣ, которая наступаетъ приблизительно часовъ черезъ 12 послѣ вылупленія. Гиподерма отстаетъ отъ метанаупліальной кутикулы и всѣ метанаупліальныя конечности вытягиваются нѣсколько изъ своихъ футляровъ. Поэтому онѣ не замѣтны снаружи и прослѣдить ихъ можно только на разрѣзахъ. Третій торакальный сегментъ, съ такой ясностью выступавшій у зародыша, теперь совершенно не обозначенъ. Одинъ только задній границы переднихъ двухъ торакальныхъ сегментовъ рѣзко выражены. Такимъ образомъ, у личинки функціонируютъ только 3 пары конечностей наупліуса, а остальные плотно прижаты

къ брюшной поверхности и недѣлятельны. По внѣшнему виду личинка отвѣчаетъ, слѣдовательно, стадіи *metanauplius*. Я ограничиваюсь сказаннымъ, такъ какъ по внутреннему строенію она ничѣмъ почти не отличается отъ послѣдней стадіи эмбриональнаго развитія.

Метцгеръ первый открылъ половозрѣлыхъ самцовъ и самокъ *Lernaea branchialis* in copula на жабрахъ *Platessa flesus* и показалъ, что самка послѣ оплодотворенія отыскиваетъ новаго хозяина, въ данномъ случаѣ навагу (*Gadus navaga*), на жабрахъ которой и подвергается регрессивному метаморфозу (Metzger, 68). Затѣмъ Клаусъ описалъ детально съ внѣшней стороны помимо половозрѣлыхъ формъ еще рядъ личиночныхъ стадій, также найденныхъ прикрѣпленными къ жабрамъ камбалъ (Claus, 68). Но, насколько мнѣ извѣстно, свободный *metanauplius*, его линька и свободная циклопообразная личинка до сихъ поръ никѣмъ не наблюдались. Это тѣмъ болѣе странно, что вывести ихъ изъ яйца очень легко, и не требуетъ много времени (сутки). Самая молодая изъ описанныхъ Клаусомъ личинокъ представляетъ циклопообразную стадію съ двумя парами торакальных конечностей; за отвѣчающими этимъ конечностямъ сегментами, изъ которыхъ передній слитъ съ головогрудью, слѣдуетъ еще 2 сегмента безъ конечностей и короткій абдоминальный отдѣлъ, снабженный фуркальными отростками. Таковы же точно свободно плавающія циклопообразныя личинки, которыя я выводилъ изъ яйца. Такая личинка совершаетъ на жабрахъ камбалы 5 линекъ и послѣ послѣдней изъ нихъ превращается въ половозрѣлую форму. Первые четыре линьки раздѣляютъ такое же число такъ называемыхъ куколкообразныхъ стадій (*Puppenstadien*, Claus, 68) въ теченіе которыхъ личинка пассивно прикрѣплена къ хозяину посредствомъ лобнаго органа прикрѣпленія (*Stirnband*); на немъ сохраняется послѣ каждой линьки остатокъ старой кутикулы въ видѣ воронкообразнаго придатка. Куколкообразныя стадіи характеризуются тѣмъ, что на ряду съ эволюционными явленіями, какъ ростъ всего тѣла, увеличеніе числа конечностей,

развитіе разныхъ внутреннихъ органовъ, у личинокъ рѣзко обнаруживаются регрессивные признаки; конечности ихъ лишены щетинокъ, сегментация тѣла и членистость конечностей выражены слабѣе, все тѣло получаетъ неуклюжую форму. Этотъ регрессивный метаморфозъ наступаетъ съ момента пассивнаго прикрѣпленія паразита къ своему хозяину, слѣдовательно послѣ линьки циклопообразной личинки, приерѣпленной активно при помощи своихъ заднихъ антеннъ. Онъ продолжается до тѣхъ подъ, пока паразитъ не возвратитъ себѣ возможности свободнаго передвиженія, сбросивъ во время послѣдней линьки (6-ой отъ начала метаморфоза) вмѣстѣ съ кутикулой 4-ой куколкообразной стадіи и лобный органъ прикрѣпленія. Взрослая *Lernaea* по формѣ тѣла и строенію конечностей гораздо ближе къ циклопообразной личинкѣ, чѣмъ къ любой изъ куколкообразныхъ. Какъ и та, она прикрѣпляется къ хозяину активно помощью своихъ заднихъ антеннъ.

Регрессивный метаморфозъ куколкообразныхъ личинокъ касается не только внѣшняго вида и наружныхъ органовъ ихъ; онъ захватываетъ, и внутренніе органы животного, особенно мышечную систему. Продольныя метанаупляльныя мышцы, сильно развитыя у свободныхъ личинокъ и взрослой формы (*dlm*, табл. V), совершенно утрачиваютъ свои сократительныя волокна и получаютъ характеръ еще слабо развитыхъ зачатковъ, гораздо меньшихъ размѣровъ, чѣмъ даже у зародышей послѣднихъ эмбриональных стадій (ср. рис. 198, табл. V и 152—154, табл. IV). Но и здѣсь, конечно, этотъ регрессивный метаморфозъ имѣетъ временный характеръ. Во время послѣдней линьки мышцы быстро возстановляютъ сократительное вещество.

Другіе органы, какъ антеннальныя железы и лобные органы чувствъ, регрессируютъ внѣ зависимости отъ временнаго пассивнаго прикрѣпленія личинки. Они представляютъ настоящіе рудиментарные органы. Регрессъ ихъ начинается поэтому раньше. Уже у свободной циклопообразной личинки можно констатировать только ихъ остатки. Ганглии

лобныхъ органовъ чувствъ при этомъ вѣроятно сливаются съ мозгомъ.

Свободная циклопообразная личинка. По вѣншему виду она подходитъ ближе всѣхъ остальныхъ стадій метаморфоза къ взрослому животному (рис. 199, 201, табл. VI). Тѣло ея состоитъ изъ двухъ отдѣловъ: широкаго — передняго и узкаго — задняго. Въ составъ перваго входитъ головогрудь вмѣстѣ со слитымъ съ нею переднимъ торакальнымъ сегментомъ и свободный 2-ой сегментъ, одинаковой ширины съ головогрудью. Задній отдѣлъ тѣла слагается изъ двухъ узкихъ торакальных сегментовъ безъ конечностей и короткаго несегментированнаго абдоминальнаго отдѣла. Передній конецъ тѣла вытянутъ въ клювъ (*rostrum*), къ основанію котораго прикрѣплены обѣ пары антеннъ. Ротовое отверстіе находится на вершинѣ ротового конуса (*Mundkegel*), который развился на счетъ срединнаго утолщенія эктодермы и лежащихъ подъ нимъ мезодермическихъ клѣтокъ (ср. стр. 51—52 и 86—87). Впяченіе передней кишки съ самаго начала находилось на заднемъ концѣ этого утолщенія. Соответственно этому изъ двухъ губъ, слагающихъ ротовой конусъ, верхняя (*lpo*, рис. 170, 171, 172, табл. V и 199, 201, 221 табл. VI) болѣе развита и содержитъ почти всѣ мышцы сосательнаго аппарата и его ганглій (*v. std*, рис. 199, 201). Она имѣетъ форму четырехгранной неправильной пирамиды, т. е. въ сѣченіи форму трапеціи (*lpo*, рис. 221), и обращена самой узкой гранью внизъ, къ нижней губѣ (*lpi*). Послѣдняя представляетъ желобъ, обхватывающій верхнюю губу; въ сѣченіи она имѣетъ форму подковы.

Антенны и торакальныя конечности вѣрно описаны Клаусомъ (68); я упоминалъ уже (стр. 92—93), что поперечныя перемычки, соединяющія обѣ ножки одной пары (*Zwischenplatten*), являются съ самаго начала непосредственнымъ продолженіемъ перваго членика основанія, который очень коротокъ и самъ по себѣ почти не замѣтенъ. Поэтому въ основномъ отдѣлѣ конечности нужно считать 2 членика, а не одинъ, какъ это дѣлаетъ Клаусъ.

Мандибулы (*md*, рис. 170) состоятъ изъ короткаго нечленистаго основанія, которое прямо продолжается въ двѣ сильно хитинизированныя вѣтви. Нитевидный эндоподитъ вдается въ полулунную полость ротового конуса черезъ его боковую щель, между верхней губой и краями нижней (рис. 170, т. V и 221, т. VI). Экзоподитъ, болѣе массивный и загнутый ко внутри, лежитъ внѣ ротового конуса.

Челюсти (*mx*, рис. 171, 172) представляютъ короткіе, простые нечленистые придатки и заканчиваются слабо загнутымъ внутрь крючкомъ. Онѣ лежатъ уже внѣ ротового конуса. Переднія челюстныя пожки, или заднія челюсти по Гисбрехту, (*mx₁*, рис. 173, 174) состоятъ изъ двухъ члениковъ и заканчиваются такимъ же крючкомъ, какъ челюсти. Заднія челюстныя пожки, единственныя по Гисбрехту (Giesbrecht, 93), пока все еще не выражены ни у самцовъ, ни у самокъ; онѣ представлены у тѣхъ и другихъ парой эктодермическихъ впяченій (*e. mx₂*, рис. 175), какъ и на послѣднихъ стадіяхъ эмбриональнаго развитія.

Выведенныя мною изъ яицъ циклопообразныя личинки жили, свободно плавая въ водѣ, до 9 сутокъ. За это время онѣ нисколько не измѣнились по внѣшнему виду и сравнительно мало по внутреннему строенію. Я заражалъ такими личинками (3—4 дневными) камбаль, осторожно подводя пипетку съ личинками къ самому рту рыбы и выпуская ихъ понемногу. Паразиты, увлекаемые токомъ воды при дыхательныхъ движеніяхъ рыбы, попадали ей въ ротъ, а оттуда въ жаберную полость, гдѣ немедленно прикрѣплялись къ жабернымъ листочкамъ. Это было видно каждый разъ по безпкойнымъ движеніямъ рыбы. Такія личинки, прожившія до 9 сутокъ на жабрахъ рыбы ничѣмъ не отличались по внѣшнему виду отъ описанныхъ Клаусомъ и отъ найденныхъ мною самимъ въ большомъ числѣ уже прикрѣпленными къ жабрамъ камбаль.

Прикрѣпленная циклопообразная личинка по внутреннему строенію довольно сильно отличается отъ свободной, особенно,

если взять для сравненія свободную личинку, не старше 1—2 суток; для такой личинки нормальнымъ образомъ только что настало время отыскать себѣ хозяина. Нѣсколько иначе обстоитъ дѣло съ личинками, которыми я пользовался въ своихъ опытахъ. Онѣ были поставлены внѣ возможности прикрѣпиться къ жабрамъ рыбы и, слѣдовательно, лишены питательнаго матеріала, насчетъ котораго совершается дальнѣйшее развитіе при нормальномъ ходѣ его. Въ условіяхъ такого искусственно вызваннаго голоданія развитіе шло тѣмъ не менѣе своимъ чередомъ. На 5-ый—6-ой день (послѣ линьки) у нихъ замыкалась средняя кишка, всегда совершенно замкнутая у прикрѣпленной личинки. По степени развитія другихъ органовъ, главнымъ образомъ придаточныхъ железъ яйцеводовъ (*Kittdrüsen*), онѣ все-таки никогда не приближались совершенно къ прикрѣпленной личинкѣ. Къ сожалѣнію мнѣ не удалось получить хорошихъ препаратовъ голодающихъ личинокъ, такъ какъ онѣ фиксировались очень плохо разнообразными способами, примѣненными мною. У прикрѣпленной личинки заложены почти всѣ органы взрослого животнаго. Если сравнить ее съ метанаупліусомъ, между ними оказывается такая громадная разница, какой не встрѣчается между сосѣдними стадіями въ теченіе всего развитія. Гораздо меньше, но все же очень значительно отличается свободная циклопообразная личинка вскорѣ послѣ линьки отъ прикрѣпленной. Я думаю поэтому что циклопообразная стадія самая продолжительная. Какъ я уже упоминалъ, у меня имѣются, личинки, которыя прикрѣпились къ камбалѣ на 4-ый день послѣ линьки метанаупліуса и пробыли на жабрахъ рыбы 9 дней, не измѣнившись. Онѣ слѣдовательно находились на циклопообразной стадіи въ теченіе 13 дней; возможно, конечно, что эта стадія гораздо продолжительнѣе.

Слѣдующія затѣмъ 4 нуколкообразныя стадіи вѣроятно болѣе кратковременны, такъ какъ дальнѣйшее развитіе сводится главнымъ образомъ къ росту уже заложенныхъ и сформированныхъ органовъ и только очень незначительной, медленной и постепенной дифференцировкѣ новыхъ. Первая ку-

колкообразная стадія отличается отъ циклопообразной только отрицательными признаками, упомянутыми выше; вторая имѣетъ зачатокъ третьей пары торакальныхъ ножекъ; на третьей стадіи онѣ развиты почти одинаково съ двумя передними, и появляется зачатокъ четвертой пары, послѣдней у *Lernaea*; наконецъ, на четвертой стадіи всѣ четыре пары торакальныхъ конечностей развиты одинаково

Всѣ эти личинки, начиная съ прикрѣпленной циклопообразной, равно какъ и половозрѣлая форма, изображены и описаны Клаусомъ съ достаточною подробностью (Claus, 68). Его рисунки вошли въ извѣстный учебникъ сравнительной эмбріологии Коршеля и Гейдера, и я счелъ поэтому излишнимъ снова перерисовывать ихъ, тѣмъ болѣе, что они болѣею частью совершенно точно передаютъ все существенное. Къ описанію Клауса нужно сдѣлать, однако, одну довольно важную поправку. Онъ утверждаетъ совершенно ошибочно, что заднія челюстные ножки появляются у самцовъ на первой куколкообразной стадіи въ видѣ пары маленькихъ бугорковъ; на слѣдующей стадіи онѣ будто бы слагаются даже изъ двухъ члениковъ каждая; наконецъ, на третьей куколкообразной стадіи (изображенной на рис. 10—11, табл. IV упомянутой работы Клауса) заднія челюстные ножки достигаютъ размѣровъ переднихъ, съ самаго начала метаморфоза довольно сильно развитыхъ. Эти конечности совершенно отсутствуютъ у самки и развиваются только у самца.

По моимъ наблюденіямъ онѣ появляются у самца на послѣдней (4-ой) куколкообразной стадіи сразу въ своей definitiva формѣ. На предшествующихъ стадіяхъ, начиная съ первой куколкообразной, онѣ представлены впяченіями эктодермы, дистальный конецъ которыхъ постепенно выворачивается обратно по направленію къ поверхности тѣла; но онѣ никогда не достигаютъ ея, снаружѣ вовсе не видны и остаются скрытымъ внутри полости впяченія. На рис. 197 (т. V) передана часть поперечнаго разрѣза личинки на 3-ей куколкообразной стадіи, прошедшаго на уровнѣ заднихъ челюстныхъ ножекъ. Рис. 1 (въ текстѣ, стр. 120) представляетъ схематически весь ходъ развитія этихъ конечностей.

У самки эта пара конечностей атрофируется очень рано. На первой куколкообразной стадіи выпяченія заднихъ челюстныхъ ножекъ отшнуровываются постепенно отъ эктодермы,



Рис. 1. — Схема развитія заднихъ челюстныхъ ножекъ самца (въ сагиттальномъ разрьзѣ). А и В—свободная и прикрѣпленная циклопообразныя стадіи. С и D—II и IV куколкообразныя стадіи.

по остатки ихъ сохраняются внутри тѣла даже у взрослого животнаго въ видѣ плотныхъ скопленій кѣлокъ, ядра которыхъ расположены очень правильно (е. *tex*₂, рис. 181) *).

Въ дальнѣйшемъ изложеніи я совершенно опускаю большую часть тѣхъ незначительныхъ измѣненій органовъ, которыя не представляютъ интереса въ смыслѣ выясненія ихъ происхожденія или значенія. Нѣкоторые изъ болѣе существующихъ впрочемъ уже упомянуты въ глав. IV и V, и только немногихъ придется здѣсь коснуться. Я сосредоточилъ свое вниманіе главнымъ образомъ на развитіи раковинныхъ железъ,

*) Я считаю излишнимъ подчеркивать, что обѣ пары челюстныхъ ножекъ представляютъ самостоятельныя конечности, какъ это показали для *Soropoda* вообще Ганзенъ (Hansen, 93) и Гисбрехтъ (Giesbrecht, 93), а не разошедшіяся вѣтви одной и той же пары, какъ думали до недавняго времени на основаніи работъ Клауса, который самъ призналъ свою ошибку (Claus, 95 a). Изъ предыдущихъ главъ ясно, что онѣ развиваются такъ же независимо другъ отъ друга, какъ и всѣ остальные конечности; каждой парѣ челюстныхъ ножекъ отвѣчаетъ особая пара ганглиевъ и онѣ принадлежатъ, слѣдовательно, различнымъ сегментамъ. Гисбрехтъ (l. c.) съ полнымъ основаніемъ предлагаетъ называть переднія челюстныя ножки задними челюстями и насчитываетъ такимъ образомъ только одну пару челюстныхъ ножекъ (вторая пара ихъ по старой терминологіи). Сегментъ, несущій эти конечности, принадлежитъ туловищу. Поэтому, даже въ тѣхъ случаяхъ, когда первый торакальный сегментъ обособленъ отъ лежащихъ впереди него, эти послѣдніе образуютъ вмѣстѣ головогрудь (*cephalothorax*), а не одну только голову, какъ принимали раньше. Головы принадлежатъ только переднія 5 паръ придатковъ (2 пары антеннъ, мандибулы и 2 пары максиллы). Я удержалъ вездѣ старыя названія конечностей, сдѣлавъ впрочемъ мѣстами необходимыя оговорки, такъ какъ новая терминологія не вошла еще во всеобщее употребленіе.

полости тѣла и половыхъ железъ съ ихъ протоками и придаточными частями. Изъ личиночныхъ стадій я остановлюсь поэтому главнымъ образомъ на циклопообразной, свободной и прикрѣпленной, такъ какъ на этой стадіи закладываются всѣ эти органы; куколкообразныхъ личинокъ я только коснусь, насколько это необходимо для полученія яснаго представленія о ходѣ превращенія циклопообразной личинки въ половозрѣлое животное.

Нервная система свободной циклопообразной личинки отличается еще болѣе сильной, чѣмъ у зародыша послѣдней эмбриональной стадіи, концентраціей своихъ частей и своей незначительной длиной. Въ головномъ мозгѣ спинныя и брюшныя лопасти очень слабо выражены (рис. 170—172). Отъ промежуточныхъ лопастей не осталось и слѣда (ср. стр. 68 и 96—98). Топографически имъ соотвѣтствуетъ мѣсто прикрѣпленія къ мозгу двухъ соединительно-тканыхъ тяжей, посредствомъ которыхъ мозгъ подвѣшенъ къ спинной стѣнкѣ тѣла (*gb*, рис. 172). Брюшныя стволы слиты другъ съ другомъ въ одну гангліозную массу со слабыми признаками первоначальной парности (рис. 173—175). Своимъ заднимъ концомъ она далеко не достигаетъ уровня основаній переднихъ торакальных ножекъ (рис. 199, 201) и продолжается назадъ въ пару короткихъ клѣточныхъ тяжей (рис. 176—177), которые теряются изъ виду на уровнѣ этихъ конечностей.

У взрослой формы головной мозгъ имѣетъ только слабо выраженные спинные рога, которые подходятъ къ гиподермѣ, и брюшные рога, которые продолжаются въ глоточныя комиссуры. Задній конецъ брюшной гангліозной массы продолжается въ пару волокнистыхъ нервныхъ стволовъ приблизительно такой же относительной длины, какъ клѣточные тяжи у циклопообразной личинки (рис. 183, 184, 186, *Nv*).

Относительно периферическихъ нервовъ, симпатическаго ганглія (*v. std*, рис. 199 и 201), лобныхъ органовъ чувствъ, рудиментовъ сложнаго глаза, непарнаго глаза (рис. 214—218), лобной железы (рис. 220 и 224) и эндоскелета (*inv*, рис. 171) см. главу IV.

Кишечный каналъ. Эпителій средней кишки представляетъ у свободной циклопообразной личинки все еще узкую медіальную полосу тѣсно прижатыхъ другъ къ другу клѣтокъ, которая прикрываетъ сверху брюшную гангліозную массу (рис. 173—177 и 201, *ent*). Желтокъ распался на довольно рыхло лежація шаровидныя зерна. Какъ правило, въ немъ нѣтъ больше никакихъ форменныхъ элементовъ уже у метанаупліуса. Всѣ желточные клѣтки выходятъ на брюшную поверхность желтка на послѣдней эмбріональной стадіи. Разумѣется, это не исключаетъ возможности встрѣтить въ желткѣ на первыхъ стадіяхъ метаморфоза запоздавшую желточную клѣтку, не успѣвшую присоединиться къ брюшной эпителиальной полоскѣ. Единственный такой случай, наблюденный мною, переданъ на рис. 176.

Наружный, мезодермическій слой средней кишки вполне окружаетъ теперь желтокъ и образуетъ вокругъ него совершенно замкнутый мѣшокъ (*dfb*, рис. 174—177). Онъ состоитъ изъ небольшого количества чрезвычайно плоскихъ клѣтокъ, растянутыхъ въ тонкую перепонку. Въ разрѣзѣ онъ имѣетъ видъ тонкой безструктурной нити и ядра клѣтокъ, удаленныя на громадныя разстоянія другъ отъ друга, образуютъ на такихъ нитяхъ какъ бы рѣдкіе узлы. Какъ и у зародыша, эти ядра собраны главнымъ образомъ вдоль срединной спинной линіи (рис. 201).

Такимъ образомъ средней кишки въ собственномъ смыслѣ, т. е. въ формѣ замкнутого мѣшка, выстланнаго железистымъ эпителиемъ, еще не имѣется, и личинка не принимаетъ еще никакой пищи. Доказательствомъ этому служитъ и то обстоятельство, что передняя кишка не открыта въ сторону желтка и кончается слѣпо (рис. 201). Личинка питается пока исключительно насчетъ желтка, количество котораго быстро убываетъ.

Тотчасъ послѣ прикрѣпленія циклопообразной личинки къ жабрамъ камбалы зачатокъ железистаго эпителія средней кишки, быстро разрастается на поверхности желтка, совершенно окружаетъ его и замыкается на его спинной сторонѣ. Средняя кишка получаетъ сейчасъ-же свое дефи-

нитивное строение. Она представляет тогда широкій мѣшокъ, который на задней границѣ головогруди суживается постепенно въ трубку (рис. 202, 179—191, *int*). Ея передній конецъ выдается впередъ надъ мѣстомъ сообщенія съ пищеводомъ (непосредственно позади ротового конуса, такъ какъ пищеводъ загнутъ назадъ) въ видѣ короткаго и широкаго слѣпого выроста (рис. 178), прилежащаго къ мозгу сзади и отчасти прикрывающаго его сверху.

Замыканіе средней кишки происходитъ главнымъ образомъ путемъ растягиванія уже готовыхъ элементовъ, тѣсно скученныхъ у свободно плавающей личинки. Это видно и изъ того, что теперь клѣтки железистаго эпителія, хотя и гораздо крупнѣе, но плоски и относительно гораздо ниже (ср. рис. 173—177 и 179—183). Въ заднемъ суженномъ отдѣлѣ средней кишки эпителій сохраняетъ и у взрослого животного болѣе эмбриональный характеръ и состоитъ изъ гораздо меньшихъ и тѣсно расположенныхъ клѣтокъ (рис. 187—191).

Въ переднемъ расширенномъ отдѣлѣ кишки можно различить два рода клѣтокъ: обыкновенныя плоскія клѣтки и высокія вздутыя, зернистая протоплазма которыхъ почти не окрашивается. Вторая категорія клѣтокъ несомнѣнно происходитъ отъ первой. Обыкновенная плоская клѣтка вырабатываетъ зернистые пищеварительные ферменты, какъ это давно наблюдали Веберъ и Френцель въ кишечномъ эпителіи вышихъ ракообразныхъ и въ недавнее время описалъ Клаусъ у *Ostracoda* (Claus, 95 b). Зерна скопляются на обращенной къ просвѣту кишки сторонѣ клѣтки, благодаря чему ея внутренній конецъ вздувается (рис. 196). Въ клѣткѣ можно различить тогда два отдѣла: окрашенный невысокій базальный отдѣлъ, содержащій ядро, и вздутый, вдающійся въ просвѣтъ кишки, периферическій отдѣлъ, неокрашающійся и переполненный зернами фермента (рис. 198, 179, 184). Въ полости кишки *Ostracoda* Клаусъ наблюдалъ зернистые шары, которые, по его мнѣнію, представляютъ отдѣлившіеся отъ клѣтокъ кишечнаго эпителія периферическіе отдѣлы ихъ, послѣ чего сами клѣтки снова регенерируютъ. Въ болѣе рѣдкихъ случаяхъ отъ эпителія отрываются цѣлыя клѣтки и за-

мѣщаются сосѣдними. У *Lernaea* послѣдній способъ отдѣленія ферментовъ преобладаетъ, если только онъ не единственный, какъ это описалъ Френцель (Frenzel, 92) для *Artemia*. На рис. 185 видно нѣсколько ферментныхъ клѣтокъ. вся протоплазма которыхъ переполнена зернами и не окрашивается. Ферментныя клѣтки выступаютъ затѣмъ на поверхность эпителия, и сосѣднія клѣтки сходятся подъ ними другъ съ другомъ (рис. 181—184). Наконецъ, можно наблюдать въ просвѣтѣ кишки оторвавшіяся отъ эпителия клѣтки, сохранившія еще свое ядро (рис. 186), а затѣмъ въ болѣе значительномъ числѣ и совершенно утратившія его (рис. 186, 197, 198). Ферментныя клѣтки наблюдаются преимущественно въ переднемъ расширенномъ отдѣлѣ средней кишки. Эпителий задняго отдѣла ея имѣетъ совершенно иное строеніе, но вздутыя клѣтки наблюдаются изрѣдка и здѣсь. Вѣроятно, что онъ служитъ не только запасомъ матеріала, насчетъ котораго регенерируетъ эпителий передняго отдѣла, а главнымъ образомъ всасывающимъ органомъ. Такимъ образомъ въ средней кишкѣ *Lernaea* можно различать 2 отдѣла: передній—преимущественно секреторный и задній—преимущественно всасывающій.

Задняя кишка остается замкнутой на своемъ слѣпомъ концѣ до конца метаморфоза. Только во время послѣдней линьки, при переходѣ личинки IV куколкообразной стадіи во взрослую форму, прорываются слѣпые концы средней и задней кишки и между ними устанавливается сообщеніе.

Мезодермическій слой кишечника является въ видѣ непрерывнаго слоя плоскихъ клѣтокъ на наружной поверхности железистаго эпителия—только въ заднемъ суженномъ отдѣлѣ средней кишки (рис. 188—191). Въ переднемъ расширенномъ отдѣлѣ ея онъ состоитъ изъ настолько растянутыхъ клѣтокъ, что не на всякомъ разрѣзѣ можно встрѣтить хотя бы одно ядро. Тѣмъ не менѣе болѣею частью можно констатировать на поверхности средней кишки тонкую пленку, представляющую растянутое до чрезвычайности тѣло клѣтокъ мезодермического слоя (рис. 179—182). По мѣрѣ приближенія къ задней границѣ головогруды начинаютъ все чаще встрѣчаться и ядра такихъ клѣтокъ

(рис. 183—186) и, наконецъ, начиная со второго торакальнаго сегмента, поверхность средней кишки покрыта плоскими клѣтками, сначала болѣе рѣдкими (рис. 187—188), а затѣмъ образующими непрерывный слой равномерной высоты (рис. 189—191).

Мезодерма. Всѣ рассмотрѣнные въ предыдущихъ главахъ мезодермическіе зачатки имѣютъ мезенхиматозный характеръ и до сихъ поръ не наблюдалось сплошныхъ, плотныхъ или полыхъ, эпителиальныхъ мезодермическихъ образований. Эти зачатки обособились послѣдовательно отъ хвостоваго скопленія эмбриональной мезодермы небольшими группами телобластовъ. Процессъ этотъ начался уже въ такой моментъ, когда сама эмбриональная мезодерма еще не вполне обособилась отъ эктодермы (крупныхъ индифферентныхъ клѣтокъ)—на стадіи *A*. Онъ продолжался затѣмъ черезъ весь эмбриональный періодъ развитія и, какъ я думаю, не заканчивается вмѣстѣ съ нимъ, а продолжается и во время метаморфоза. Если признавать *Arthropoda* за *Enterocoelia* въ смыслѣ *Coelomtheorie*, то свести всѣ мезодермическія образования къ одной общей схемѣ средняго листка довольно затруднительно. Можно правда причислить совокупность многочисленныхъ мышечныхъ зачатковъ къ соматическому листку и всю мезодерму бѣшечника къ сплахмическому; но и тогда остаются группы мезодермическихъ элементовъ, которыя даютъ происхожденіе комплексу разнообразныхъ органовъ и не могутъ быть причислены къ одному листку съ болѣе крупнымъ основаніемъ, чѣмъ къ другому. Таково, напр., переднее скопленіе мезодермы, на счетъ котораго развиваются загадочный органъ, антеннальныя железы и окологлазныя. Сюда же относится и постэмбриональная мезодерма, которая обособляется очень рано, вслѣдъ за зачатками мышцъ наупліусовыхъ сегментовъ, остается въ теченіе всего эмбриональнаго періода недифференцированной и переходитъ въ такомъ же состояніи въ тѣло молодой личинки. Изъ нея, какъ увидимъ далѣе, развивается у личинокъ рядъ разнообразныхъ органовъ (цѣломиче-

скіе мѣшки, раковинныя и скорлуповыя железы и по крайней мѣрѣ проксимальная часть половых протоковъ). Единственное реальное различіе, которое можно сдѣлать между многочисленными мезодермическими зачатками, это противопоставить эмбриональной мезодермѣ — постэмбриональную, которая сама обособляется отъ первой. Эмбриональная мезодерма производитъ мышечные и соединительно-тканные зачатки, постэмбриональная служитъ матеріаломъ для развитія эпителиальныхъ органовъ. Переднее скопленіе мезодермы можетъ быть слагается изъ гетерогенныхъ элементовъ (ср. стр. 94 и 104—105), на что повидимому указываетъ различная величина ихъ.

Источникъ всѣхъ вообще мезодермическихъ образований — хвостовое скопленіе недифференцированной эмбриональной мезодермы — вѣроятно сохраняется на заднемъ концѣ тѣла у личинки во все время метаморфоза ея и продолжаетъ отдѣлять отъ себя новые зачатки — преимущественно мышцъ и соединительно-тканныхъ образований вновь образующихся сегментовъ. Мало того, я думаю, что эмбриональная мезодерма сохраняется въ недифференцированномъ состояніи у взрослага животнаго, по крайней мѣрѣ у самки, которой предстоитъ еще пройти сложный регрессивный метаморфозъ послѣ оплодотворенія и перемѣны хозяина. У личинокъ задніе молодые сегменты почти сплошь выполнены мезодермическими элементами, изъ которыхъ вѣроятно большинству уже предназначена строго опредѣленная роль. Какіе же изъ нихъ, пройдя въ недифференцированномъ состояніи черезъ всѣ стадіи метаморфоза, перейдутъ какъ таковыя въ тѣло взрослага животнаго, опредѣлить невозможно. Сдѣланное мною предположеніе основано на томъ, что постэмбриональная мезодерма представляетъ зачатокъ органовъ преимущественно железистаго и вообще эпителиальнаго характера и что мышцы всѣхъ сегментовъ зародыша послѣдовательно обособляются отъ эмбриональной мезодермы. Тотъ же источникъ можно съ большою вѣроятностью предполагать и для мышцъ слѣдующихъ сегментовъ.

У взрослой самки въ абдоменѣ дѣйствительно имѣется рядъ плотныхъ скопленій мезодермическихъ клѣтокъ, изъ которыхъ,

какъ я думаю, разовьются мышцы и соединительная ткань гепитального сегмента, разрастающагося до гигантскихъ размѣровъ во время ея регрессивнаго метаморфоза. Эти скопленія имѣютъ форму шара или эллипсоида (k_1 , k_2 , рис. 190, 191, т. V; рис. 203 — 207, т. VI). Границы отдѣльныхъ клѣтокъ въ нихъ не замѣтно. Ядра располагаются по периферіи шара въ болѣе интенсивно окрашенномъ слоеъ протоплазмы, который переходитъ постепенно въ почти не окрашенную и безъядерную центральную протоплазму. Всѣ эти скопленія мезодермическихъ элементовъ парны и располагаются вдоль живота двумя спинными (k_1) и двумя брюшными (k_2) рядами. Спинныхъ паръ 5—6 и столько же брюшныхъ. Между тѣмъ какъ первая совершенно одинаковой величины и формы, вторыя нѣсколько различаются другъ отъ друга и не такъ правильно расположены. Это, вѣроятно, обусловлено тѣмъ, что онѣ испытываютъ нѣкоторое смѣщеніе, благодаря развитію на брюшной сторонѣ тѣла концевыхъ отдѣловъ половыхъ протоковъ. Эти образованія вполне самостоятельны и изолированы другъ отъ друга. Въ этомъ можно легко убѣдиться на поперечныхъ, сагиттальныхъ и фронтальныхъ разрѣзахъ. Иногда они отдѣлены другъ отъ друга прослойкой пигмента. Между ними и гиподермой разсыяны мезодермическіе элементы другого рода, ядра которыхъ нѣсколько крупнѣе, но окрашены гораздо блѣднѣе.

Помимо описанныхъ скопленій мезодермическихъ клѣтокъ имѣются еще точно такія же, но меньшихъ размѣровъ въ заднемъ концѣ живота (рис. 203). Кромѣ того въ торакальныхъ сегментахъ наблюдаются скопленія подобныхъ же интенсивно окрашенныхъ элементовъ, точно также парныя и вполне другъ отъ друга изолированныя, но съ тѣмъ отличіемъ, что ядра въ нихъ разсыяны равномерно и центральной неокрашенной протоплазмы въ нихъ не бываетъ (рис. 187 и 189). Возможно, что эти послѣднія происходятъ насчетъ постэмбриональной мезодермы, судя по связи ихъ съ цѣломическими мѣшками, изъ которыхъ большинство развивается несомнѣнно изъ нея.

Какъ бы то ни было, если я отношу происхожденіе большинства мезодермическихъ образованій абдомена на счетъ послѣдняго остатка эмбриональной мезодермы, то потому во первыхъ, что я не могъ убѣдиться въ наличности здѣсь характерныхъ клѣтокъ постэмбриональной мезодермы, которая лежитъ у зародыша и личинокъ болѣе раннихъ стадій въ головогрудѣ, едва заходя въ передніе торакальные сегменты; во вторыхъ постэмбриональная мезодерма представляетъ до извѣстной степени дифференцированную зачатокъ, во всякомъ случаѣ болѣе дифференцированную чѣмъ эмбриональная. Строгаго различія между той и другой провести, конечно, нельзя и нѣкоторые органы могутъ развиваться при участіи той и другой. Таковъ, напр. мезодермическій слой кишечника, который образуется сначала у зародыша на спинной сторонѣ насчетъ клѣтокъ эмбриональной мезодермы и затѣмъ замыкается во время метаморфоза на брюшной сторонѣ при участіи клѣтокъ постэмбриональной мезодермы. Это видно очень ясно на разрѣзахъ свободной циклопообразной личинки (Ms_2 , рис. 174—177) на боковыхъ стѣнкахъ мезодермическаго желточнаго мѣшка, особенно въ ближайшемъ сосѣдствѣ съ нервными стволами и на уровнѣ промежутка между задними челюстными ножками и передними торакальными. Здѣсь (рис. 176) чрезвычайно сплюснутыя и растянутыя клѣтки желточнаго мѣшка (djb) непосредственно связаны съ крупноядерными клѣтками постэмбриональной мезодермы (Ms_2). Если такимъ образомъ постэмбриональная мезодерма съ самаго начала спеціализирована въ извѣстномъ направленіи и не производитъ, напр., мышцъ, то эмбриональная остается совершенно не дифференцированной до самаго конца развитія, когда распадается на рядъ, можетъ быть, исключительно мышечныхъ и соединительно-тканыхъ зачатковъ.

О судьбѣ наупліусовыхъ мышцъ и о большинствѣ метанаупліальныхъ я упоминалъ въ предъидущей главѣ (стр. 100—103) Въ своемъ дефинитивномъ видѣ онѣ различаются прежде всего тѣмъ, что толстыя волокна первыхъ лежатъ изолированно, тогда какъ въ метанаупліальныхъ мышцахъ волокна раза въ два топыше и собраны въ правильные пучки

различной толщины въ разныхъ мышцахъ. Затѣмъ въ сократительномъ веществѣ наупліальныхъ мышцъ анизотропное и изотропное вещества чередуются болѣе толстыми слоями, чѣмъ въ метанаупліальныхъ мышцахъ. Благодаря этому поперечная полосатость первыхъ гораздо грубѣе и рѣзче.

Продольныя спинныя мышцы головогруды слагаются, напр., изъ трехъ очень толстыхъ пучковъ каждая (*dlm*, т. V). Онѣ лежатъ теперь на спинной сторонѣ, тянутся черезъ всю почти головогрудь и задніе концы ихъ сближены другъ съ другомъ надъ кишечникомъ (рис. 184). Поперечныя мышцы, лежащія у зародыша всецѣло на брюшной сторонѣ и направленныя отъ срединной плоскости прямо наружу, испытали значительныя перемѣщенія и въ особенности мышцы головогруды, т. е. мышцы сегментовъ, отвѣчающихъ обѣимъ парамъ челюстныхъ ножекъ (*qm*, рис. 128, т. IV). Онѣ имѣютъ почти продольное направленіе и сдвинуты къ спинной сторонѣ (*llm*, рис. 180—184). Передній конецъ ихъ отдаетъ къ основаніямъ этихъ конечностей пучки, которые съ ними связаны посредствомъ длинныхъ сухожилій, прикрѣпленныхъ въ свою очередь однимъ концомъ къ спинной стѣнкѣ тѣла, а другимъ къ основанію конечности и пересѣкающихъ (первичную) полость тѣла (рис. 173, 180, *sh*). Задній конецъ этихъ мышцъ раздѣляется на двѣ группы пучковъ, отдѣленныхъ другъ отъ друга соединительно-тканными перекладинами (рис. 184). Мышцы торакальных сегментовъ получаютъ дорзо-вентральное направленіе (обозначены ошибочно *gm* вм. *qm* на рис. 184—188). Въ постэмбриональный періодъ появляются кромѣ поперечныхъ мышцъ 3-го и 4-го торакальных сегментовъ еще продольныя брюшныя мышцы (*vlm*, рис. 180—184)—пара тонкихъ пучковъ, которые тянутся въ головогрудь по бокамъ нервныхъ стволовъ, начиная отъ уровня переднихъ челюстныхъ ножекъ, и продолжаютъ назадъ черезъ всѣ торакальные сегменты.

Заслуживаетъ упоминанія пара толстыхъ мышечныхъ волоконъ, по своей структурѣ совершенно подобныхъ наупліусовымъ мышцамъ. Они лежатъ въ задней половинѣ головогруды, подъ спинной гиподермой и надъ половыми желе-

зами, въ промежуткѣ между продольными спинными метанеуплиальными мышцами (*ad*, рис. 2 въ текстѣ, стр. 145 и рис. 183, 184, 186, т. V). Въ отличіе отъ наупліусовыхъ мышцъ эти волокна имѣютъ на своей поверхности очень ясно выраженную сарколемму. Я ихъ нашелъ только у взрослой ♀ У взрослого ♂ надъ заднимъ концомъ половыхъ железъ лежитъ группа клѣтокъ, похожихъ на ядра этихъ волоконъ; это, надо думать, міобласты ихъ, которые не развиваются у ♂ сократительнаго вещества. Мы имѣемъ здѣсь одинъ изъ тѣхъ органовъ, которые, залагаясь у обоихъ половъ, развиваются вполне у ♀ и останавливаются въ своемъ развитіи у ♂, вообще сохраняющаго нѣкоторыя черты строенія личинокъ.

Слѣдуетъ еще отмѣтить способъ дегенераціи мышцъ при временномъ регрессивномъ метаморфозѣ прикрѣпленныхъ личинокъ. Начиная съ первой куколкообразной стадіи, мышцы уменьшаются въ объемѣ и сократительное вещество ихъ исчезаетъ; оно какъ бы растворяется и всасывается саркоплазмой. На второй куколкообразной стадіи онѣ представляютъ тонкіе протоплазматическіе тяжи, въ которыхъ ядра располагаются правильными продольными рядами (рис. 196, 198). Однимъ словомъ, мы видимъ рядъ тѣхъ же картинъ, какія наблюдались при развитіи мышцъ, но только въ обратномъ порядкѣ. Фагоцитоза я не нашелъ и процессъ разрушенія сократительнаго вещества совершается, вѣроятно, химическимъ путемъ внутри самихъ волоконъ, какъ это описалъ Коротневъ при метаморфозѣ у насекомыхъ (Korotneff, 92). При послѣдней линькѣ мышцы сразу регенерируютъ и получаютъ у взрослого животнаго то же почти строеніе и развитіе, какое имѣли уже у циклопообразной личинки.

У свободной циклопообразной личинки (рис. 174 — 177) залагается большая часть органовъ, развивающихся изъ постэмбриональной мезодермы, именно брюшная и боковыя стѣнки мезодермической обкладки кишечника, цѣломические мѣшки (*lhs*), раковинныя (*ens*) и скорлуповыя железы (*kd*), имѣющіяся и у самцовъ. Рядомъ съ этими зачатками сохра-

няются еще пока на своемъ первоначальномъ мѣстѣ и типичныя не измѣненныя клѣтки постэмбриональной мезодермы (Ms_2 , рис. 174, 175). Часть ихъ потребляется затѣмъ на дальнѣйшее развитіе перечисленныхъ зачатковъ, другая служитъ матеріаломъ для развитія на послѣдующихъ стадіяхъ (начиная съ прикрѣпленной циклопообразной) половыхъ протоковъ, по крайней мѣрѣ проксимальной части ихъ у самца; на ихъ же счетъ образуются, можетъ быть, изолированныя парныя скопленія мезодермическихъ элементовъ, расположенныя у взрослого животного надъ цѣломическими мѣшками и съ ними связанныя (k , рис. 187, 189); наконецъ, отъ постэмбриональной мезодермы обособляются еще у свободной молодой циклопообразной личинки характерныя клѣтки, которыя собираются позади заднихъ концовъ брюшной гангліозной массы (M , рис. 177, 199, 201). Эти клѣтки сохраняются на томъ же мѣстѣ въ теченіе всего метаморфоза (рис. 192, 198) и у взрослого животного (рис. 183, 184, 186). Надъ ними тянутся парныя волокнистыя первныя стволы (Nv), въ которые продолжается задній конецъ брюшной гангліозной массы. Сначала онѣ расположены рыхло (рис. 177), затѣмъ образуютъ пару болѣе плотныхъ скопленій (рис. 192) и наконецъ границы отдѣльныхъ клѣтокъ совершенно сливаются (рис. 198, 183 — 186). Эти скопленія мезодермическихъ элементовъ по видимому вступаютъ въ извѣстныя отношенія съ задними концами скорлуповыхъ железъ (kd), къ которымъ прилежатъ настолько плотно на болѣе позднихъ стадіяхъ метаморфоза, что границу между тѣми и другими едва можно уловить, особенно еще благодаря сходству ихъ элементовъ.

Полость тѣла. Развитіе вторичной полости тѣла начинается съ того, что у свободной циклопообразной личинки появляется съ каждой стороны въ постэмбриональной мезодермѣ по нѣскольку полостей, расположенныхъ въ одинъ продольный рядъ. Ея клѣтки, лежавшія до сихъ поръ довольно рыхло, группируются вокругъ этихъ полостей въ непрерывныя эпителиальныя пластинки. Такимъ путемъ поло-

сти получаютъ собственные стѣнки. Другими словами—известная часть постэмбриональной мезодермы образуетъ съ каждой стороны по ряду сегментовъ вторичной полости тѣла (*lks*, рис. 175—177), другая часть сохраняется въ видѣ рыхло расположенныхъ клѣтокъ (*Ms*, рис. 174—176).

У свободной циклопообразной личинки я не могъ точно опредѣлить числа такихъ сегментовъ. Они находятся *in statu nascendi*. Поэтому трудно подчасъ свести къ одной общей схемѣ картины, полученныя на разныхъ препаратахъ. Но не трудно убѣдиться, что цѣломическіе мѣшки появляются сразу въ своемъ дефинитивномъ положеніи. Изъ нихъ задніе, расположенные у взрослого животнаго въ 3-мъ и 4-мъ торакальныхъ сегментахъ, понятно, еще не выражены у циклопообразной личинки. Передніе у нея имѣются, но мнѣ не удалось получить препаратовъ, на которыхъ они были бы такъ же хорошо видны, какъ послѣдующіе. Поэтому я и не изображаю ихъ на рисункахъ. Первая пара мѣшковъ, безусловно ясно выраженныхъ на моихъ разрѣзахъ свободной циклопообразной личинки, отвѣчаетъ по положенію 3-ей парѣ ихъ у взрослого животнаго, (рис. 175, *lks*). Она лежитъ на уровнѣ заднихъ челюстныхъ ножекъ. Цѣломическіе мѣшки вполне замкнуты; они имѣютъ тонкія стѣнки, сложенные изъ небольшого числа крупно-ядерныхъ клѣтокъ, содержащихъ по большей части пигментъ. Ихъ внутренняя стѣнка, обращенная къ желтку, продолжается непосредственно въ стѣнку желточнаго мѣшка (т. е. мезодермического слоя кишки) и является составною частью послѣдняго (рис. 177).

Брюшная стѣнка цѣломическихъ мѣшковъ продолжается въ мезодермическую перепонку, которая охватываетъ съ брюшной стороны брюшную гангліозную массу (рис. 177, *Nb*) и образуетъ вокругъ нея вмѣстѣ съ брюшной стѣнкой желточнаго мѣшка и при нѣкоторомъ участіи стѣнокъ самихъ сомитовъ вполне замкнутый каналъ. Насколько далеко этотъ каналъ продолжается впередъ и назадъ мнѣ не удалось прослѣдить. Его спинная стѣнка подчасъ вовсе не видна, такъ какъ она очень тонка и зажата между эпителиемъ средней кишки и брюш-

ной нервной системой. Большая часть ее элементов входит впоследствии въ составъ мезодермического слоя кишечника, который у взрослой формы не соприкасается болѣе съ брюшнымъ мозгомъ на значительномъ протяженіи (ср. рис. 179—184); нѣкоторая часть элементовъ спинной стѣнки этого канала вѣроятно остается на поверхности брюшной гангліозной массы и вмѣстѣ съ брюшной стѣнкой его образуетъ соединительно-тканную обкладку центральной нервной системы, плотно прирастающую къ ее поверхности. На нѣкоторыхъ препаратахъ обкладка иногда отстаетъ отъ послѣдней. Это видно, напр., на рис. 181. Здѣсь отъ обкладки отходятъ двѣ вертикальныя перегородки, которыя прикрѣпляются къ брюшной стѣнкѣ тѣла и ограничиваютъ расположенную подъ брюшной нервной системой кровеносную лакуну (ср. рис. 180).

У прикрѣпленной циклопообразной личинки цѣломические мѣшки (3—8, рис. 199) представляютъ уже совершенно ту же картину, что у взрослого животнаго, не только по положенію, но и по формѣ своей и относительнымъ размѣрамъ, разумѣется, за исключеніемъ самыхъ заднихъ. Эти послѣдніе представляютъ пока еще не мѣшки съ обособленными собственными стѣнками, а полости, разсѣяныя въ мезодермѣ, которая совершенно выполняетъ узкіе задніе торакальные сегменты и зачаточный абдоминальный отдѣлъ тѣла (рис. 199, 200, *h*). Такія же точно полости наблюдаются въ большомъ числѣ въ длинномъ абдоменѣ взрослой самки. Заднія изъ нихъ имѣютъ характеръ межтканевыхъ лаунъ и разсѣяны безъ опредѣленнаго порядка (рис. 191, *h*). Ближе впереди, на границѣ задняго торакальнаго сегмента, эти полости обширнѣе; онѣ расположены правильнѣе и ограничены правильно сгруппированными въ эпителиальныя пластинки клетками (рис. 190, *h*). Но такъ какъ въ ихъ расположеніи не наблюдается той строгой послѣдовательности, какъ въ настоящихъ цѣломическихъ мѣшкахъ, и такъ какъ онѣ кромѣ того не обособлены отъ сосѣднихъ органовъ въ видѣ свободно лежащихъ и вполне замѣнутыхъ мѣшковъ съ непрерывными собственными стѣнками, то я и не причисляю ихъ къ

цѣломическимъ сегментамъ. Тѣмъ не менѣе я считаю возможнымъ, что по крайней мѣрѣ переднія изъ этихъ абдоминальныхъ полостей отвѣчаютъ не выраженному у *Lernaea* заднему (5-му) торакальному и переднимъ абдоминальнымъ сегментамъ.

Полости отдѣльныхъ цѣломическихъ мѣшковъ вполне обособлены другъ отъ друга въ первый моментъ своего появленія у свободной циклообразной личинки; онѣ раздѣлены плотными скопленіями клѣтокъ постэмбриональной мезодермы. Начиная съ первой прикрѣпленной стадіи (куколкообразной), какъ и у взрослой формы, послѣдовательные сегменты вторичной полости тѣла отдѣлены другъ отъ друга однослойной перепонкой, которая одинаково продолжается въ боковые стѣнки какъ передняго, такъ и задняго цѣломического мѣшка (рис. 199, 202). Такимъ образомъ задняя и передняя стѣнка двухъ послѣдовательныхъ мѣшковъ не обособлены другъ отъ друга и стѣнки всѣхъ мѣшковъ образуютъ съ каждой стороны одно непрерывное цѣлое. Сегментации мезодермы, въ смыслѣ распада ея на плотныя или полныя отдѣльности, слѣдовательно, не наблюдается; она выражена только метамернымъ расположеніемъ полостей.

Наиболѣе полную картину цѣломическихъ мѣшковъ даютъ фронтальные разрѣзы. Рис. 202 представляетъ такой разрѣзъ послѣдней (IV) куколкообразной стадіи. Мы видимъ здѣсь 10 паръ полостей, изъ которыхъ 5 переднихъ лежатъ впереди перваго торакальнаго сегмента, 4 слѣдующихъ приблизительно соотвѣтствуютъ четыремъ торакальнымъ сегментамъ, только нѣсколько смѣщены впередъ, и, наконецъ, задняя—десятая—лежитъ на уровнѣ основаній четвертой пары торакальныхъ ножекъ. Передняя пара мѣшковъ лежитъ на уровнѣ головного мозга и впереди ротового отверстія (1, рис. 202). Вторая—на уровнѣ рта и передней кишки (2, рис. 202 и 178—179). Третья—на уровнѣ заднихъ челюстныхъ ножекъ (3, рис. 202 и 180—182; *lhs*, рис. 175). Четвертая и пятая—въ промежуткѣ между этими конечностями и передней границей перваго торакальнаго сегмента (4, 5, рис. 202 и 183, 184, 186; *lhs*, рис. 176, 177). Переднія двѣ пары цѣломи-

ческих мѣшковъ лежатъ ближе къ спинной сторонѣ тѣла. Начиная съ третьей пары, они расположены на брюшной сторонѣ кишки.

Вторая, третья и шестая пары мѣшковъ представляютъ нѣкоторыя особенности. Именно, имъ отвѣчаютъ три пары точно такъ же построенныхъ замкнутыхъ мѣшковъ, лежащихъ непосредственно подъ спинной стѣнкой тѣла. Эти спинные мѣшки обозначены вездѣ на рисункахъ той же цифрой, какъ соотвѣтственные брюшные (*2d, 3d, 6d*, рис. 179, 180, 182, 185, 186). Я назвалъ бы спинные мѣшки спинными отдѣлами 2-й, 3-ей и 6-ой пары цѣломическихъ мѣшковъ, если бы могъ съ увѣренностью утверждать, что эти послѣдніе дѣйствительно подраздѣляются во время развитія на спинной и брюшной отдѣлы. Относительно заднихъ спинныхъ мѣшковъ, отвѣчающихъ 6-ой парѣ брюшныхъ, это вполне допустимо; они возникаютъ въ непосредственной близости съ соотвѣтственными брюшными и перегородка между ними представляетъ съ самаго начала однослойную перепонку, состоящую изъ нѣсколькихъ очень плоскихъ клѣтокъ. Повторяю, раздѣленія одной первоначальной общей полости на двѣ—спинную и брюшную—не наблюдается, но такъ какъ онѣ возникаютъ въ непосредственномъ сосѣдствѣ и отдѣлены другъ отъ другъ только нѣсколькими клѣтками, то ихъ можно было бы разсматривать, какъ два отдѣла одного цѣломического мѣшка. Что касается двухъ переднихъ паръ спинныхъ мѣшковъ, отвѣчающихъ второй и третьей парамъ брюшныхъ, то мнѣ не удалось уловить первый моментъ ихъ появленія. Второй брюшной мѣшокъ правда граничитъ непосредственно съ соотвѣтственнымъ спиннымъ (рис. 179 — 180), но зато третій брюшной настолько удаленъ у взрослого животного отъ отвѣчающаго ему спинного (рис. 182), что едва-ли можно предполагать тутъ какую нибудь общность происхожденія. Да и у молодой свободной циклопообразной личинки третья пара брюшныхъ мѣшковъ лежитъ еще ближе къ брюшной стѣнкѣ тѣла (рис. 175 *lhs*). Она, стало быть, еще болѣе удалена отъ мѣста образованія соотвѣтственныхъ спинныхъ, которое, кстати замѣтить, пока выполнено мышцами наупліусо-

выхъ конечностей (*Ml*), гораздо менѣ развитыми у взрослой формы. Для переднихъ двухъ паръ спинныхъ мѣшковъ является, слѣдовательно, въ высшей степени вѣроятнымъ вполне независимое ихъ происхожденіе отъ отвѣчающихъ имъ по положенію брюшныхъ.

Изъ вышензложеннаго уже ясно, какое значеніе я приписываю этимъ мѣшкамъ. На мой взглядъ они представляютъ сегментированную вторичную полость тѣла. Я оставляю открытымъ вопросъ, насколько эта сегментация отвѣчаетъ дѣйствительной метамеріи, и насколько каждый отдѣльный цѣломическій мѣшокъ можетъ быть сравниваемъ съ зародышевымъ мезодермическимъ сомитомъ. Какъ бы то ни было, дефицитивная сегментация вторичной полости тѣла *Lernaea* приблизительно соотвѣтствуетъ наружной сегментации тѣла. Въ самомъ дѣлѣ, пяти заднимъ сегментамъ головогруды (т. е. сегментамъ заднихъ антеннъ, мандибулъ, челюстей и двухъ паръ челюстныхъ пожекъ) отвѣчаетъ такое же число парныхъ цѣломическихъ мѣшковъ, если не принимать въ расчетъ двѣ пары спинныхъ мѣшковъ, или если считать ихъ за обособленные отдѣлы брюшныхъ (ср. стр. 140—141). Четыремъ торакальнымъ сегментамъ отвѣчаетъ 4 или 5 паръ цѣломическихъ мѣшковъ, изъ которыхъ только передняя (6-ая) двойная. Задняя (10-ая) пара принадлежитъ или неразвивающемуся 5-му торакальному сегменту или же относится уже къ абдоминальному отдѣлу тѣла. Опредѣляя тотъ или другой мѣшокъ, какъ принадлежащій тому или другому сегменту тѣла, нельзя придавать никакого значенія тому обстоятельству, что мѣшки иногда не вполне отвѣчаютъ имъ, по своему положенію относительно конечностей. Не надо забывать, что и сами конечности испытали извѣстное перемѣщеніе впередъ, но далеко не одинаковое для сосѣднихъ конечностей. Могли быть смѣщены со своего первичнаго положенія и сегменты вторичной полости тѣла. Поэтому я не могу утверждать, что первая пара цѣломическихъ мѣшковъ непременно отвѣчаетъ второй парѣ антеннъ, а не мандибуламъ, вторая пара — мандибуламъ и т. д. Но оно мнѣ представляется наиболѣе вѣроятнымъ, судя по соотвѣт-

ствію общаго числа ціломическихъ мѣшковъ и сегментовъ. Для одного только сегмента переднихъ антеннъ я не нашелъ соотвѣствующихъ ціломическихъ мѣшковъ, но считаю ихъ существованіе, весьма вѣроятнымъ; во-первыхъ этотъ сегментъ по своему происхожденію, а на мой взглядъ и по своему морфологическому значенію, ничѣмъ не отличается отъ обоихъ другихъ паупиусовыхъ сегментовъ; во-вторыхъ, я дѣйствительно наблюдалъ небольшія полости впереди 1-ой пары ціломическихъ мѣшковъ, но не могъ убѣдиться, что онѣ обладаютъ непрерывными собственными стѣнками и не могъ ясно различить ихъ отъ отдѣльныхъ участковъ первичной полости тѣла, пересѣченной мѣстами соединительно-ткаными трабекулами.

Первичная полость тѣла сохраняется у взрослого животного и гораздо обширнѣе вторичной. Она разбита мѣстами посредствомъ трабекулъ, пластинокъ и перегородокъ на отдѣльные участки или синусы. Насколько послѣдніе замкнуты я не прослѣдилъ. Одинъ изъ такихъ синусовъ — брюшной медиальный, лежащій между брюшной нервной системой и стѣнкой тѣла (рис. 180 и 181), былъ уже упомянутъ. Такой же точно непарный спинной синусъ имѣется въ передней половинѣ головогруды. Онъ начинается на переднемъ концѣ тѣла, тянется надъ головнымъ мозгомъ и продолжается назадъ приблизительно до уровня половыхъ железъ (рис. 178 — 182, *Ир*). Боковыя стѣнки его образованы мѣстами стѣнками спинныхъ ціломическихъ мѣшковъ, мѣстами онъ ограниченъ особыми трабекулами (рис. 178). Брюшной стѣнкой служить ему напередѣ — головной мозгъ, назадъ — средняя кишка.

Итакъ, взрослое животное обладаетъ обширной первичной полостью тѣла, отъ которой болѣе или менѣе полно обособлено нѣсколько синусовъ, и менѣе обширной вторичной полостью тѣла, сегментированной въ извѣстномъ соотвѣствіи съ дѣйствительной метамеріей тѣла; эта сегментація усложняется еще тѣмъ, что въ нѣкоторыхъ сегментахъ тѣла развивается по 2 пары ціломическихъ мѣшковъ — спинная и брюшная (ср. стр. 140—142).

Раковинные железы (*Schalendrüsen*) или челюстные (*Kieferdrüsen*), по новой терминологии Клауса (Claus, 95), *) появляются у свободной циклопообразной личинки на уровне промежутка между основаниями передних челюстных ножек и впячениями задних и непосредственно впереди третьей пары (брюшных) целомических мѣшковъ (рис. 174, *ens*). Это собственно только одни концевые мѣшечки железъ. По своей эллипсоидальной формѣ они совершенно походятъ на упомянутые целомическіе мѣшки и точно также ориентированы, т. е. длинная ось ихъ направлена съ боковъ къ срединной плоскости и въ то же время наклонена со спинной стороны къ брюшной. Они представляютъ такіе же замкнутые мѣшки, какъ и целомическіе, точно такъ же слагаются изъ клѣтокъ постэмбриональной мезодермы, но съ той разницей, что въ составъ ихъ входитъ большее число клѣтокъ. Благодаря этому стѣнки ихъ состоятъ изъ довольно высокаго эпителия. Тождество происхожденія целомическихъ мѣшковъ и концевыхъ мѣшечковъ раковинныхъ железокъ показываетъ, что послѣдніе представляютъ обособившіеся участки вторичной полости тѣла. Никакихъ признаковъ протоковъ я уловить не могъ ни у циклопообразныхъ личинокъ, ни у куколкообразныхъ.

У взрослой формы вообще очень трудно получить удовлетворительныя картины раковинныхъ железокъ и подчасъ, особенно у самца, ихъ даже трудно отыскать. Нѣсколько препаратовъ, на которыхъ основано дальнѣйшее описаніе, относятся къ взрослой самкѣ. Раковинная железка состоитъ теперь изъ концевого мѣшечка (*ens*, рис. 179) и короткаго и довольно толстаго трубчатого отдѣла (*drg*). Клѣтки, изъ которыхъ слагается концевой мѣшечекъ, имѣютъ очень ясныя

*) Клаусъ принимаетъ названіе раковинной железки къ антеннальной железѣ *Ostracoda* на томъ основаніи, что она помещается въ стѣнкѣ раковины и что онъ называлъ ее такъ первоначально въ своихъ старыхъ работахъ. Тѣмъ же названіемъ онъ обозначаетъ и челюстную железу *Phyllopora*. Едва ли удобно называть различныя образованія однимъ именемъ и совершенно одинаковыя и равнозначущія разнымъ, такъ какъ такимъ образомъ въ терминологию вносится лишняя путаница.

границы; онъ вдаются своими клиновидно суженными внутренними концами въ полость мѣшечка, благодаря чему послѣдняя получаетъ неправильную форму. Трубчатый отдѣлъ железы отходитъ отъ обращеннаго къ нервнымъ стволамъ конца мѣшечка и тянется по направленію его длинной оси къ брюшной сторонѣ и къ срединной плоскости, образуя на пути своемъ слабый едва замѣтный изгибъ и, можетъ быть, слегка отклоняясь назадъ къ зачаткамъ заднихъ челюстныхъ ножекъ. На рис. 179 онъ не достигаетъ гиподермы. Мнѣ не удалось прослѣдить его дистальнаго конца дальше, чѣмъ это передано на рисунокѣ. Стѣнка его довольно толстая. Она рѣзко очерчена съ наружной и съ внутренней стороны и состоитъ изъ однороднаго, некрасящагося, сильно преломляющаго свѣтъ вещества. Я могъ насчитать въ ней три ядра и, судя по расположенію ихъ, просвѣтъ протока можетъ быть и интерцеллюларенъ. Просвѣтъ начинается у самаго концевога мѣшечка, но я не видалъ сообщенія его съ полостью послѣдняго.

Половыя железы у только что вылупившейся личинки (*metanauplius*) представлены, какъ и у зародышей послѣдней эмбриональной стадіи, небольшимъ числомъ (по 2—4 съ каждой стороны) крупныхъ клѣтокъ, лежащихъ на спинной сторонѣ надъ задними концами продольныхъ спинныхъ мышцъ. Но у зародыша обѣ половины парнаго полового зачатка находятся на значительномъ разстояніи другъ отъ друга. У личинки спинныя мышцы той и другой стороны, разрастаясь въ вышину и толщину, сближаются другъ съ другомъ. Одновременно сближаются и обѣ половины полового зачатка и вмѣстѣ съ тѣмъ онѣ отдѣляются мышцами къ срединной плоскости. Затѣмъ мышцы нарастаютъ далеко назадъ, и парный половой зачатокъ оказывается лежащимъ по обѣ стороны срединной плоскости въ промежуткѣ между спинными мышцами той и другой стороны. Половыя различія начинаютъ сказываться уже у метанауп-

ліуса въ томъ, что у самцовъ число половыхъ клѣтокъ нѣсколько больше чѣмъ у самокъ.

У свободной циклопообразной личинки половыя различія выражены вполне опредѣленно. У самокъ (*gz*, рис. 176, т. V) половой зачатокъ слагается изъ небольшого числа (6—8) крупныхъ клѣтокъ, рыхло расположенныхъ и въ силу этого сохраняющихъ сферическую или эллипсоидальную форму. Большія ядра ихъ пузырчаты и содержатъ 1—2 крупныхъ хроматиновыхъ тѣлецъ. У самцовъ число половыхъ клѣтокъ довольно значительно на этой стадіи (рис. 201, т. VI). Онѣ плотно прилежатъ другъ къ другу и расположены пока только въ два слоя (въ дорзо-вентральномъ направленіи); благодаря этому клѣтки имѣютъ клиновидную форму. На болѣе позднихъ стадіяхъ (рис. 198), когда онѣ располагаются въ нѣсколько слоевъ, форма ихъ становится многогранной. Хроматинъ ядра распределенъ въ немъ равномерно, чѣмъ въ половыхъ клѣткахъ самокъ; но рядомъ съ мелкими зернами въ немъ встрѣчается обыкновенно и нѣсколько болѣе крупныхъ тѣлецъ; иногда, впрочемъ, такихъ тѣлецъ вовсе нѣтъ и ядро является въ видѣ плотнаго и равномерно зернистаго тѣла (рис. 192, *gz*).

Положеніе половыхъ железъ въ полости тѣла и отношеніе ихъ къ цѣломическимъ мѣшкамъ представлено на рис. 176—177 для свободной циклопообразной личинки ♂ и на рис. 192 для прикрѣпленной личинки ♂ той же стадіи. На рис. 177 половой зачатокъ (*gz*) окруженъ плоскими мезодермическими клѣтками. Насколько замкнута спереди въ этотъ моментъ полость, которую они ограничиваютъ, я съ увѣренностью сказать не могу. На уровнѣ рисунка она почти замкнута. Снизу она ограничена при участіи клѣтокъ мезодермического слоя кишечника, съ боковъ клѣтками, совершенно имъ подобными и дѣйствительно съ ними связанными; со спинной стороны она повидимому ограничена пока одной гинодермой, къ которой прикрѣпляются ея боковыя стѣнки. Сзади эта полость вполне замкнута, какъ показываетъ рис. 177 (*gh*). Клѣтка, замыкающая ее съ брюшной стороны, въ то же время замыкаетъ со спинной — мезодермическій желточный

мѣшокъ. Такимъ образомъ задній конецъ половой полости и желточный мѣшокъ образуютъ вмѣстѣ въ разрѣзѣ вполне замкнутую восьмерку и клѣтки, образующія стѣнки первой, могутъ быть причислены къ кишечно-волокнутому листку мезодермы. Въ пользу этого говоритъ и полное сходство тѣхъ и другихъ какъ на рис. 176, такъ и на рис. 177. На рис. 196, который относится къ III куколкообразной стадіи $\mathcal{J}$, виденъ замкнутый задній конецъ половой полости (gh), но не видно больше связи между ея стѣнками и мезодермическимъ слоемъ кишечника. Ближе впередъ эта связь имѣется, но она гораздо сложнее (рис. 192). Отъ брюшной стѣнки половой полости отходить съ каждой стороны по перепонкѣ, которая прикрѣпляется къ спинной стѣнкѣ средней кишки. Кишка и половой зачатокъ раздѣлены слѣдовательно полостью, вполне замкнутой съ боковъ, по крайней мѣрѣ на известномъ протяженіи. Со спинной стороны отъ стѣнки половой полости отходить прямо вверхъ одна перепонка, которая прикрѣпляется къ стѣнкѣ тѣла двумя расходящимися нѣсколько листками. Сопоставляя съ этимъ тотъ фактъ, что половой зачатокъ лежитъ на уровнѣ 4-го и 5-го сегментовъ вторичной полости тѣла и что какъ разъ здѣсь спинные целомическіе мѣшки отсутствуютъ, тогда какъ впередъ и назадъ этой области сегменты вторичной полости тѣла представлены съ каждой стороны двойными мѣшками, я прихожу къ слѣдующему заключенію. Стѣнка половой полости образуется изъ элементовъ двухъ паръ спинныхъ целомическихъ мѣшковъ, которые отвѣчаютъ 4-ой и 5-ой парѣ брюшныхъ и сами остаются не выраженными. Сама полость представляетъ участокъ первичной полости тѣла, заключенный между стѣнками этихъ двухъ паръ спинныхъ целомическихъ мѣшковъ, сближенныхъ попарно къ срединной плоскости. Она какъ бы лежитъ въ спинномъ мезентеріи кишечника. Дѣйствительно, она подвѣшена къ спинной стѣнкѣ тѣла посредствомъ двойной перепонки. Съ брюшной стороны оба листка спинного мезентерія кишечника широко раздвинуты и пространство между ними, конечно, также представляетъ участокъ первичной полости тѣла. Между половымъ

зачаткомъ и его подвѣсками съ одной стороны и спинными мышцами съ другой остается справа и слѣва по широкому пространству, которое отвѣчаетъ слившимся съ первичной полостью тѣла полостямъ спинныхъ мѣшковъ 4-го и 5-го сегментовъ вторичной полости тѣла.

Напомню, что рис. 192 и 196 представляютъ разрѣзы заднихъ концовъ половыхъ железъ и притомъ мужскихъ личинокъ. Спереди половой зачатокъ покрытъ у нихъ разбѣянными мезодермическими клѣтками и половая полость повидимому не замкнута съ этой стороны. Это обусловлено, вѣроятно, направлениемъ роста половыхъ железъ. Нарастаетъ, именно. ихъ передній конецъ сначала прямо впередъ, а затѣмъ на I куколкообразной стадіи спускается по бокамъ кишки прямо къ брюшной сторонѣ, сильно при этомъ расширяясь (см. рис. 7 въ текстѣ, стр. 154). Съ этого момента можно различать въ сѣмянникѣ два отдѣла—спинной и боковой. Первый содержитъ первичныя половыя клѣтки (*gz*, рис. 198); второй сперматогоніи (*spr. g*) и, начиная съ IV куколкообразной стадіи, въ немъ можно наблюдать всѣ стадіи развитія сперматозоидовъ.

У молодыхъ (циклопообразныхъ) личинокъ задніе концы половыхъ зачатковъ настолько плотно прилежать другъ къ другу внутри половой полости, которую совершенно выполняютъ, что какъ бы сливаются въ одинъ непарный зачатокъ. Ближе къпереди обѣ половинны его нѣсколько расходятся. У взрослого животного спинные отдѣлы сѣмянниковъ сближены и соприкасаются почти на всемъ своемъ протяженіи, но имѣютъ каждый собственный полный контуръ.

Сѣмянники слагаются изъ однихъ половыхъ клѣтокъ. *Tunica propria* ихъ чрезвычайно тонка и является только въ видѣ рѣзкаго и правильнаго контура на поверхности крупныхъ половыхъ клѣтокъ. Отдѣльныхъ элементовъ (т. е. ихъ ядеръ) я въ ней вовсе не могъ замѣтить. Она образуется отчасти изъ стѣнокъ половой полости, въ которой лежитъ задній конецъ полового зачатка, отчасти изъ отдѣльныхъ клѣтокъ, разбѣянныхъ на передней поверхности его.

Что касается женскаго полового зачатка, то на болѣе позднихъ стадіяхъ метаморфоза отношенія его къ полости тѣла и мезодермическимъ образованіямъ еще менѣе ясны, чѣмъ у молодой свободной циклопообразной личинки. Стѣнка половой полости послѣдней совершенно распадается на свои составные элементы. Зачатокъ личниковъ состоитъ изъ небольшого числа крупныхъ клѣтокъ, но значительно меньшихъ, чѣмъ у молодыхъ личинокъ. Онѣ расположены очень рыхло, но вполне симметрично по обѣ стороны срединной плоскости, надъ кишкой; парность зачатка обнаруживается вполне ясно и теперь. На поверхности половыхъ клѣтокъ разбѣяны мелкіе мезодермическіе элементы, представляющіе вѣроятно, по аналогіи съ тѣмъ, что мы видѣли у самца, дериваты расщепившихся стѣнокъ спинныхъ мѣшковъ 4-го и 5-го сегментовъ вторичной полости тѣла. Только самый задній конецъ полового зачатка является на нѣкоторыхъ препаратахъ одѣтымъ непрерывной оболочкой и какъ бы заключеннымъ въ широко открытую впередъ камеру.

Развитіе сперматозоидовъ. На III куколкообразной стадіи (рис. 198) сѣмянникъ личинки содержитъ первичныя половыя клѣтки въ своемъ спинномъ отдѣлѣ (*gz*), тогда какъ весь боковой отдѣлъ до самаго устья сѣмяннаго протока (*vdf*) выполненъ крупными сперматогоніями (*spr. g*). И тѣло, и ядро у послѣднихъ меньшихъ размѣровъ, чѣмъ у первичныхъ половыхъ клѣтокъ; но относительные размѣры ядра здѣсь больше, и тѣло клѣтокъ выражено слабѣе. У первичныхъ половыхъ клѣтокъ ядра имѣютъ пузырчатое строеніе, у сперматогоній они очень интенсивно окрашиваются и производятъ впечатлѣніе равномерно зернистаго плотнаго тѣла.

На разрѣзѣ черезъ боковую часть сѣмянника зрѣлаго самца (рис. 209, т. VI) можно прослѣдить рядъ стадій развитія сперматозоидовъ. Такъ какъ боковая часть сѣмянника сообщается со спинною—спереди и съ внутренней стороны, а съ сѣмяннымъ протокомъ—сзади и съ наружной стороны, то понятно, что болѣе раннія стадіи образованія половыхъ элементовъ въ общемъ расположены въ верхней половинѣ и на

внутренней сторонѣ бокового отдѣла сѣмянника; болѣе поздня—на наружной сторонѣ и въ брюшной половинѣ его; вмѣстѣ съ тѣмъ на большинствѣ поперечныхъ разрѣзовъ можно встрѣтить большую часть перечисленныхъ ниже стадій развитія сперматозондовъ, но по мѣрѣ удаленія отъ передняго конца сѣмянной железы количество раннихъ стадій убываетъ и возрастаетъ количество позднихъ.

Въ верхнемъ и внутреннемъ углу изображеннаго разрѣза (рис. 209) лежатъ крупныя сперматогоніи (*spr. g*). Вдоль діагонали, соединяющей наружный верхній уголъ разрѣза и внутренний нижній расположены сравнительно мелкія клѣтки, но такого же точно строенія; это сперматогоніи послѣдняго поколѣнія (*spr. g₁*). Переходъ отъ нихъ къ крупнымъ сперматогоніямъ довольно рѣзокъ, не смотря на то, что послѣднія убываютъ постепенно въ величинѣ по мѣрѣ приближенія къ мелкимъ сперматогоніямъ послѣдняго поколѣнія. Остальная половина разрѣза запята главнымъ образомъ довольно крупными клѣтками или, вѣрнѣе, ядрами (*spr. c₂*), такъ какъ клѣточное тѣло выступаетъ только при сильныхъ увеличеніяхъ въ видѣ слабого второго контура на поверхности ихъ. По величинѣ они занимаютъ середину между самыми крупными и мелкими сперматогоніями. Ядро имѣетъ рѣзкій контуръ и едва-едва окрашивается въ очень блѣдный тонъ. Это сперматоциты, именно сперматоциты второго поколѣнія, и вотъ почему; въ непосредственномъ сосѣдствѣ съ ними, на наружной сторонѣ разрѣза и ближе къ брюшной сторонѣ, лежитъ группа веретенообразныхъ или, можетъ быть, чечевицеобразныхъ тѣлъ, очерченныхъ толстой линіей и интенсивно и равномерно окрашенныхъ (*spr. d*). Это, несомнѣнно, сперматиды; онѣ превращаются въ сперматоидонды уже въ половомъ протокѣ, въ начальномъ отдѣлѣ котораго онѣ имѣютъ еще совершенно туже форму и строеніе.

Кромѣ этихъ 4-хъ типовъ элементовъ встрѣчаются въ значительно меньшемъ числѣ еще два. Одинъ — это громадныя ядра эллипсоидальной формы съ рѣзкимъ тонкимъ контуромъ, совершенно неокрашенные и безъ всякаго видимаго содержимаго (*spr. c₁*). Они разлѣны на границѣ между сперматого-

пїями послѣдняго поколѣнія (*spr. g₁*) и сперматоцитами второго (*spr. c₂*). Они представляютъ сперматоцитовъ перваго поколѣнія или по крайней мѣрѣ одну изъ фазъ измѣненій ядра при первомъ редукціонномъ дѣленіи. Другая его фаза выражена послѣднимъ типомъ элементовъ сѣмянника — очень немногочисленными ядрами гораздо меньшихъ размѣровъ (*zw*), которыя, можетъ быть, представляютъ уже молодыхъ сперматоцитовъ 2-го поколѣнія (т. е. одну изъ послѣднихъ анафазъ перваго редукціоннаго дѣленія). По своей величинѣ они занимаютъ середину между тѣми и другими, также и по своему строенію; ядро такъ же блѣдно и такъ же контурировано, какъ ядра *spr. c₁*, но содержитъ небольшое количество хроматиновыхъ зеренъ и одно тѣльце (*Kernkörper*). На то же указываетъ и положеніе ихъ между сперматоцитами 1-го и 2-го поколѣній. Мнѣ не удалось наблюдать редукціонныхъ дѣленій; послѣдній моментъ второго изъ нихъ, можетъ быть, представленъ двумя ядрами *t* (рис. 209), которыя имѣютъ форму полусферъ и прилежатъ другъ къ другу своими широкими основапіями.

Что перечисленные элементы опредѣлены вѣрно, доказываютъ разрѣзы сѣмянника на IV куколкообразной стадіи. Здѣсь гораздо больше сперматоцитовъ перваго поколѣнія (т. е. такихъ же ядеръ, какъ *spr. c₁* на рис. 209). Около самаго устья сѣмяннаго протока наблюдаются преимущественно молодые сперматоциты второго поколѣнія (т. е. кѣтки, обозначенныя *zw* на рис. 209), еще не принявшіе той формы, которая свойственна имъ въ покоящемся состояніи.

Половые протоки самки. Не только у взрослой и зрѣлой самки, но даже у оплодотворенной на первый взглядъ совершенно отсутствуютъ яйцеводы. Они и дѣйствительно не обособлены въ видѣ связнаго, хотя бы и функціонально не развитаго еще зачатка. Развїтіе ихъ совершается только во время регрессивнаго метаморфоза самки послѣ прикрѣпленія ея къ дефинитивному хозяину, т. е. къ навагѣ. У свободно плавающей самки вполнѣ развитъ только концевой отдѣлъ полового аппарата и извѣстная часть его даже редуцируется послѣ оплодотворенія. Въ связи съ нимъ только что залагаются дисталь-

ные концы яйцеводовъ. Зачатковъ проксимальныхъ концевъ ихъ я съ полной достовѣрностью найти не могъ. На рис. 2 (въ текстѣ) представленъ поперечный разрѣзъ черезъ задній конецъ полового зачатка, который здѣсь одѣтъ непрерывной мезодермической оболочкой (*mes*). По бокамъ его лежатъ по группѣ мелкихъ и интенсивно окрашенныхъ мезодермическихъ клѣтокъ (*od. a*). Онѣ расположены такимъ образомъ, что производятъ впечатлѣніе поперечнаго разрѣза канала.

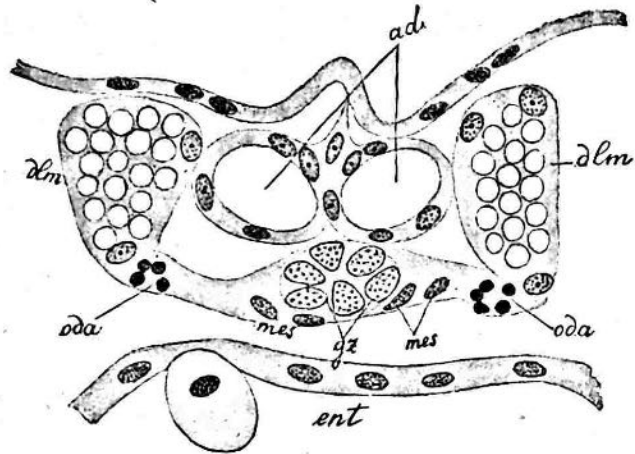


Рис. 2—Часть поперечнаго разрѣза взрослой самки. *ad*.—спинныя наупліальныя мышечныя волокна; *dln*—одинъ изъ трехъ пучковъ продольныхъ спинныхъ метанаупліальныхъ мышцъ; *ent*—эпителий средней кишки; *gz*—половыя клѣтки (задній конецъ половыхъ железъ); *mes*—мезодермическая обкладка половой железы; *od. a*—передніе зачатки яйцеводовъ.

Насколько въ этихъ клѣткахъ возможно видѣть зачатокъ проксимальнаго отдѣла яйцеводовъ, конечно, сказать трудно, тѣмъ болѣе что онѣ видны только на 2—3 послѣдовательныхъ разрѣзахъ; каналы слѣдовательно чрезвычайно коротки и только что начинаютъ формироваться. Къ тому же они находятся въ области задняго конца половыхъ железъ, тогда какъ яйцеводы сообщаются съ ними, какъ извѣстно, спереди. Это обстоятельство, впрочемъ, можетъ найти объясненіе въ томъ, что только задній конецъ полового зачатка фиксированъ въ извѣстномъ положеніи и только онъ лежитъ въ обособленномъ участкѣ (первичной) полости тѣла. Передній конецъ его впослѣдствіи сильно разрастется, поэтому онъ одѣтъ только разсыянными мезодермическими клѣтками. Яйцеводы залага-

ются на уровнѣ неподвижнаго конца половыхъ железъ и отсюда нарастаютъ впередъ, на встрѣчу переднему концу послѣднихъ, и назадъ—на встрѣчу обособленнымъ заднимъ концамъ яйцеводовъ.

Концевой отдѣлъ полового аппарата слагается изъ слѣдующихъ частей (рис. 3 въ текстѣ). На брюшной сторонѣ генитальнаго сегмента въ задней половинѣ его, но на раз-

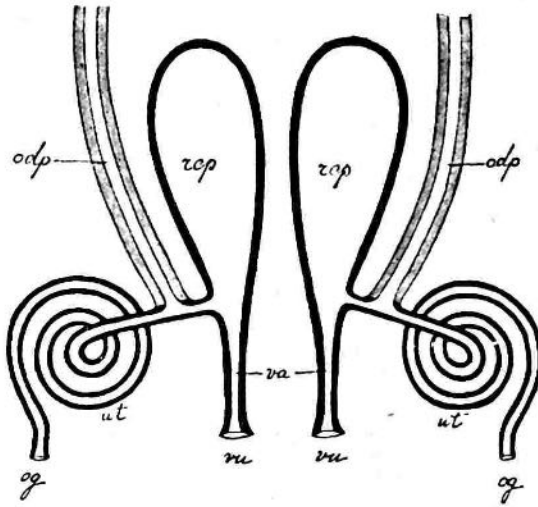


Рис. 3—Схема концевой отдѣла половыхъ протоковъ взрослой самки. Чернымъ тономъ обозначены эктодермическія части, сѣрымъ мезодермическія.
од.р.—задніе зачатки яйцеводовъ; ог—наружное отверстіе матки; rер—приемникъ сѣмени (*receptaculum seminis*); ut—матка (*uterus*); ва—влагалище (*vagina*); vu—наружное отверстіе влагалища (*vulva*).

стояніи приблизительно $\frac{1}{3}$ его длины отъ задняго конца, находится 2 пары отверстій. Одна изъ нихъ (*vulvae*) служитъ для оплодотворенія самки и къ нимъ самецъ прикрѣпляетъ сперматофоры. Эти отверстія сравнительно сближены другъ съ другомъ и ведутъ въ пару короткихъ каваловъ, которые могутъ быть названы влагалищами (*vaginae*). Влагалища (*va*, рис. 207, т. VI) тянутся почти прямо впередъ, слабо отклоняясь отъ срединной плоскости и отъ брюшной стѣнки тѣла. Они открываются въ парные приемники сѣмени (*receptacula seminis*)—слѣпые мѣшки, небольшіе и толстостѣнные у неоплодотворенной самки (*rер*, рис. 191, т. V) и очень объемистые и рас-

тянутые у оплодотворенной (*гср*, рис. 203, 204, т. VI). После оплодотворения наружные отверстия обоих влагалищ видимому совершенно закрываются (*ва*, рис. 207). Вторая пара отверстий (собственно половые отверстия) лежит несколько позади отверстий влагалищ и шире раздвинута (*ог*, рис. 203, т. VI). Она ведет в пару тонкостенных трубок (*ут*, рис. 203, 204, 206), извитых и свернутых клубком, другой конец которых сообщается с сѣмянным приемником соответственной стороны недалеко от входа в него из влагалища (*ор*, рис. 206). Это дистальный конец полового протока; он может быть назван маткой (*uterus*), так как через него проходят уже оплодотворенные яйца. На сагиттальных разрывах через abdomen (рис. 203 и 204) можно видеть, что от матки по спинной стороне приемника сѣмени тянется два правильных ряда мелких и интенсивно окрашенных клеток, с первого взгляда похожих на клетки стѣнки приемника.

Один из этих рядов короток и дальше середины длины *receptaculum seminis* мнѣ его прослѣдить не удавалось, другой продолжается далеко вперед почти до передней границы abdomen. Насколько могу судить по тѣмъ неполным картинамъ, которыя имѣются на моихъ препаратахъ, мы имѣемъ передъ собой первый моментъ образованія изъ изолированных мезодермическихъ клетокъ канала, именно дистального конца яйцевода (*одр*, рис. 3 въ текстѣ). Лучшія картины въ этомъ отношеніи даютъ разрывы послѣдней стадіи метаморфоза (IV куколкообразной). На рис. 4

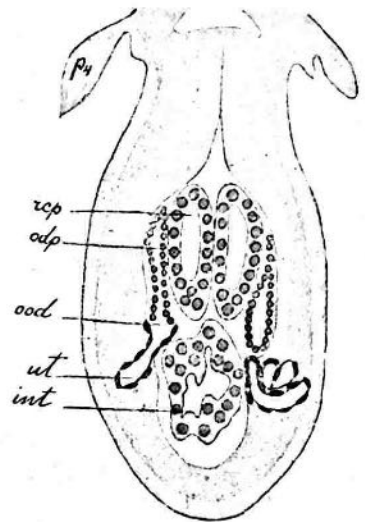


Рис. 4. — Фронтальный разрывъ через abdomen личинки самки на IV куколкообразной стадіи. Zeiss, D, oc. 2.
инт — кишечникъ; *одр*. — задній зачатокъ яйцевода; *оод* — сообщеніе яйцевода съ маткой; *рч* — заднія торикальные конечности; *гср* — приемникъ сѣмени; *ут* — матка.

въ текстѣ представленъ фронтальный разрывъ abdomen жен-

ской личинки. Здѣсь ясно виденъ каналъ (*od.p*), сложенный изъ небольшихъ, но очень тѣсно прилежащихъ другъ къ другу клѣтокъ, и сообщеніе его (*ood*) съ маткой (*ut*).

Развитіе этихъ частей (рис. 5 и 6 въ текстѣ) происходитъ на послѣднихъ стадіяхъ метаморфоза. На III куколкообразной стадіи закладываются пріемники сѣмени въ связи съ влажными въ видѣ пары эктодермическихъ впяченій (рис. 5).

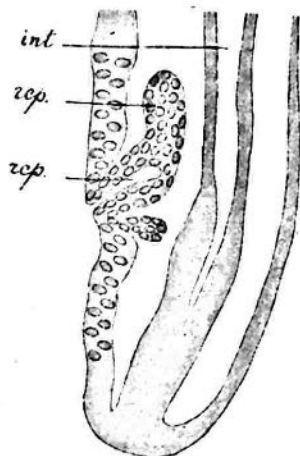


Рис. 5. Сагиттальный разръзъ черезъ abdomen личинки самки на III куколкообразной стадіи. Zeiss, D, oc. 2.
int—кишечникъ; *scr*—пріемникъ сѣмени.

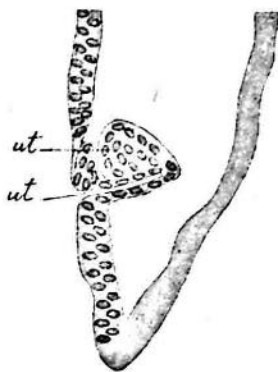


Рис. 6. Сагиттальный разръзъ черезъ abdomen личинки самки на IV куколкообразной стадіи. Zeiss, D, oc. 2.
ut—матка.

Стѣнка ихъ многослойна, а дно утолщено въ плотное тѣло, круто загнутое прямо впередъ. Матка точно также эктодермическаго происхожденія. Этотъ фактъ вполне согласуется съ тѣмъ, что извѣстно о развитіи дистальныхъ концовъ половыхъ протоковъ у различныхъ ракообразныхъ. На рис. 6 видно длинное и узкое впяченіе эктодермы, стѣнка котораго въ противоположность зачатку сѣмянного пріемника слагается изъ одного ряда клѣтокъ. Къ передней стѣнкѣ впяченія прилежитъ и органически съ нимъ связано плотное скопленіе клѣтокъ, протоплазма и ядра которыхъ окрашены нѣсколько блѣднѣе. Ничѣмъ больше эти клѣтки не отличаются отъ элементовъ стѣнки впяченія, и я считаю ихъ дериватами послѣдней. Въ расположеніи клѣтокъ этого плотнаго тѣла имѣется

та характерная черта, что эллипсоидальныя ядра прилежатъ другъ къ другу своими концами и образуютъ въ своей совокупности сложно свернутую нить. Рис. 6 относится къ IV куколкообразной стадіи, но зачатокъ *uterus* имѣется уже и на III. На другихъ препаратахъ (IV стадіи) въ немъ видна уже извитая полость. У взрослой формы эти извивы чрезвычайно сложны. Способомъ развитія *uterus* можетъ быть объяснено то обстоятельство, что полости двухъ сосѣднихъ извивовъ раздѣлены не двуслойной перегородкой, какъ слѣдовало бы ожидать, если представить себѣ свернутую клубкомъ трубку, а только однимъ рядомъ чрезвычайно вытянутыхъ клѣтокъ (рис. 203, 204, 206, т. VI и рис. 4 въ текстѣ); онѣ настолько плоски что имѣютъ видъ очень тонкой перепонки, а въ разрѣзѣ нити, въ которой ядра образуютъ продолговатые варикозныя утолщенія. Что касается того, какимъ путемъ происходитъ сообщеніе *uterus* съ *receptaculum seminis* съ одной стороны и съ зачаткомъ яйцевода съ другой, то наблюденій у меня на этотъ счетъ не имѣется. Можно было бы предполагать участіе дистальнаго конца яйцевода, какъ посредствующаго звѣна между маткой и пріемникомъ сѣмени. Я представляю себѣ сообщеніе матки съ пріемникомъ сѣмени, происшедшимъ посредствомъ срастанія этихъ двухъ эктодермическихъ выпяченій безъ всякаго участія мезодермическихъ элементовъ. Относительно яйцевода слѣдуетъ замѣтить, что онъ плотно прилежитъ къ пріемнику сѣмени. Способъ развитія полового протока самца позволяетъ думать, что яйцеводъ находится въ болѣе тѣсныхъ отношеніяхъ къ *receptaculum seminis*, чѣмъ къ *uterus*. Весьма вѣроятно, поэтому, какъ я думаю, что яйцеводъ открывается не въ *uterus* а въ *receptaculum* или, точнѣе, въ очень короткій боковой выростъ его, который сообщается съ *uterus*.

Заслуживаетъ упоминанія тотъ фактъ, что нерѣдко, изучая разрѣзы оплодотворенной самки, можно встрѣтить сперматозондовъ въ первичной полости тѣла ея, именно въ брюшномъ медіальномъ синусѣ. Во вторичной полости тѣла ихъ никогда не бываетъ. Брюшной синусъ бываетъ иногда выполненъ совершенно и сперматозоиды достигаютъ уровня

глотки (соотв. рис. 178). Это явление обусловлено тѣмъ, что при консервировкѣ растянутая и напряженная стѣнка одного изъ приемниковъ сѣмени разрывается на своемъ переднемъ слѣпомъ концѣ, благодаря повидимому очень сильному давлению обоихъ приемниковъ другъ на друга. Задній конецъ такого лопнувшего и спавшагося приемника виденъ на рис. 206 (справа).

Придаточныя железы полового аппарата. Остается еще разсмотрѣть строеніе и развитіе придаточныхъ железъ полового аппарата, такъ наз. скорлуповыхъ железъ (*Kittdrüsen*), отвердѣвающей секретъ которыхъ образуетъ яйцевые мѣшки и ихъ поперечныя перегородки. У свободной циклопообразной личинки появляется первый зачатокъ этихъ железъ въ видѣ пары плотныхъ продолговатыхъ тѣлъ, которыя тянутся на бокахъ зародыша отъ передняго конца головного мозга до заднихъ челюстныхъ ножекъ (*kd*, рис. 170—175). Они образуются насчетъ кѣлокъ постэмбриональной мезодермы, которыя на этой стадіи еще въ большемъ числѣ окружаютъ заднюю половину зачатковъ (*Ms*₂, рис. 173—175). На слѣдующихъ стадіяхъ послѣдніе почти не увеличиваются въ длину и не достигаютъ своими задними концами передней границы головогруды. Зато они быстро утолщаются и получаютъ благодаря этому громадныя размѣры уже у прикрѣпленной циклопообразной личинки (*kd*, рис. 192). Въ то же время ихъ элементы располагаются очень характернымъ образомъ.

Зачатки железъ прилежатъ къ эктодермѣ одной стороной своей, которая въ силу этого нѣсколько сплюснута. Остальная поверхность ихъ граничитъ съ разнообразными органами и зачатками и получаетъ поэтому неправильную форму. Если не принимать во вниманіе послѣдняго обстоятельства, то каждый изъ зачатковъ можетъ быть сравненъ по формѣ съ полуцилиндромъ, который плоской стороной прилежитъ къ эктодермѣ. Эллипсоидальныя ядра всѣ располагаются на выпуклой сторонѣ зачатка нѣсколькими рядами, и длинная ось ихъ направлена къ оси цилиндрической поверхности. Такимъ образомъ на сторонѣ зачатка, обращенной къ эктодермѣ, остается участокъ правильной полуцилиндрической формы,

въ которомъ нѣтъ ни одного ядра. Протоплазма этого участка почти совершенно не окрашивается. На дальнѣйшихъ стадіяхъ зачатки скорлуповыхъ железъ паростаютъ въ длину. Но такъ какъ они при этомъ не выходятъ за предѣлы головогруды и оба конца ихъ остаются какъ бы фиксированными въ своемъ положеніи, и такъ какъ кромѣ того паростаетъ только периферическая часть, содержащая ядра, то зачатки винтообразно закручиваются и образуютъ короткія петли. Поэтому безъядерная и неокрашающаяся протоплазма, лежавшая первоначально на обращенной къ эктодермѣ сторонѣ зачатка, теперь встрѣчается на серіи разрѣзовъ въ самыхъ разнообразныхъ положеніяхъ (*kd*, рис. 181 и 183). Кромѣ того на большей части поперечныхъ разрѣзовъ железы перерѣзаны 2 или 3 раза (рис. 178—184).

На I куколкообразной стадіи въ железахъ появляется просвѣтъ. Онъ представляетъ чрезвычайно тонкій каналъ, который лежитъ сначала приблизительно въ центрѣ безъядернаго участка протоплазмы (*lu*, рис. 180 и 183), но ближе къ свободной поверхности его. Затѣмъ, когда железа, паростая, закручивается, каналъ не слѣдуетъ за всѣми ея короткими петлеобразными извивами, а тянется почти прямо и какъ бы служитъ осью, вокругъ которой обернута сама железа. При этомъ онъ подходитъ иногда очень близко къ ея поверхности (рис. 178, 179, 182). На продольныхъ разрѣзахъ онъ обыкновенно виденъ на довольно значительной части своего протяженія.

На различныхъ стадіяхъ своего развитія, на поперечныхъ разрѣзахъ просвѣтъ железы кажется соединеннымъ нитью съ ея наружной поверхностью (рис. 198). Это ничто иное, какъ щель, посредствомъ которой онъ какъ будто открывается въ полость тѣла. Большею частью эта щель какъ бы заткнута изолированными мелкими мезодермическими клѣтками (рис. 183, справа), въ которыхъ иногда отлагается пигментъ (рис. 198), или тѣми элементами, которые еще ранѣе обособились отъ постэмбриональной мезодермы и образовали парное скопленіе, расположенное позади брюшной гангліозной массы и плотно приле-

жащее къ скорлуповымъ железамъ (М, рис. 184 и 192). Но что мы имѣемъ передъ собой дѣйствительно открытую наружу щель, вполне доказываетъ рис. 178 (слѣва). Развитие скорлуповой железы можно представить себѣ, слѣдовательно, схематически такимъ образомъ. Кѣтки постэмбриональной мезодермы образуютъ сначала плотное скопленіе, которое превращается въ желобообразную пластинку (рис. 192); края послѣдней, сходясь другъ съ другомъ, образуютъ капаль, который посредствомъ щели открывается въ (первичную) полость тѣла (рис. 198). Щель эта замыкается сначала въ средней части железы (рис. 179—182) и сравнительно долго (у взрослой, свободно плавающей самки) остается открытой на обоихъ концахъ (рис. 178 и 183).

Замыканіе происходитъ вѣроятно путемъ срастанія краевъ желоба и безъ участія постороннихъ элементовъ. У деформированной самки, несущей яйцевые мѣшки, стѣнка скорлуповой железы очень неравномѣрной толщины. Одна сторона ея (спинная) слагается изъ нѣсколькихъ слоевъ высокихъ кѣтокъ. Толщина ея постепенно убываетъ и на противоположной сторонѣ стѣнка железы слагается изъ одного ряда очень плоскихъ кѣтокъ.

На IV куколкообразной стадіи и у взрослой формы просвѣтъ железы выстланъ толстымъ слоемъ безструктурнаго сильно преломляющаго свѣтъ вещества; это, вѣроятно, секретъ железы. Какъ извѣстно, железы въ дефинитивномъ своемъ видѣ открываются въ задній конецъ яйцеводовъ. У свободно плавающей самки онѣ не достигаютъ не только живота, но даже перваго торакальнаго сегмента и лежатъ всецѣло въ головогрудн. Онѣ такимъ образомъ еще не имѣютъ сообщенія съ половыми протоками.

Парное скопленіе мезодермическихъ кѣтокъ, обособившееся отъ постэмбриональной мезодермы у свободной циклопообразной личинки и лежащее позади брюшной гангліозной массы, плотно прилежитъ здѣсь съ внутренней стороны къ скорлуповымъ железамъ. (М, рис. 192, 198, 183, 184). Сначала эти кѣтки довольно сильно отличаются отъ элементовъ железъ, но потомъ получаютъ настолько близкое съ ними сходство, что провести точную границу между тѣми и дру-

гими не всегда возможно. Весьма вѣроятно, что эти клѣтки находятся въ извѣстныхъ отношеніяхъ къ скорлуповымъ железамъ и служатъ матеріаломъ для дальнѣйшаго роста ихъ.

Чтобы не возвращаться болѣе къ этимъ железамъ, остается упомянуть о судьбѣ ихъ у самца. Рис. 192 и 198, на которые я ссылаюсь при описаніи ихъ развитія, относятся къ личинкамъ самцовъ. До III куколкообразной стадіи ихъ зачатки у обоихъ половъ почти одинаковы и только нѣсколько сильнѣе развиты у самки. Но между тѣмъ какъ у самки эти зачатки съ каждой послѣдующей стадіей все нарастаютъ, — они у самца наоборотъ, начиная съ I прикрѣпленной (циклопообразной) стадіи, хоть и немного, но замѣтно уменьшаются въ размѣрахъ, а главное стапваются бѣднѣе ядрами. Тѣмъ не менѣе они имѣются и у взрослого самца и мало отличаются (указанными отрицательными качествами) отъ того, что мы видимъ на рис. 198 у личинки III куколкообразной стадіи. Они имѣютъ характеръ можетъ быть регрессирующаго органа, но не дегенерирующаго зачатка. Собщенія съ половыми протоками я не могъ констатировать. Но если оно только имѣется, то его слѣдуетъ искать въ головогрудѣ въ начальномъ отдѣлѣ полового протока.

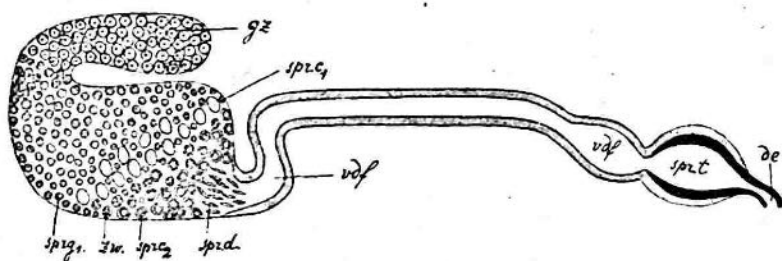


Рис. 7. Схема одной изъ половыхъ железъ самца и ея протока въ послѣдній моментъ личиночной жизни. Чернымъ тономъ обозначена эктодермическая часть протока, сѣрымъ — мезодермическая.

de — эктодермическій концевой отдѣлъ сѣмяннаго протока (*ductus ejaculatorius*); gz — первичныя половыя клѣтки; spr. g₁ — сперматогоніи послѣдняго поколѣнія; spr. c₁ и spr. c₂ — сперматоніи перваго и втораго поколѣній; spr. t — сперматиды; spr. t — сѣмянной пузырь (*vesicula seminalis*); vdf — мезодермическая часть сѣмяннаго протока (*vas deferens*); zw — одна изъ промежуточныхъ стадій между сперматоніями перваго и втораго поколѣній, т. е. одна изъ фазъ перваго редуціоннаго дѣленія.

Половые протоки самца. Рис. 7 (въ текстѣ) представляетъ общую схему половыхъ органовъ самца. Устье парнаго сѣмян-

ного протока сообщается съ парнымъ же сѣмянникомъ съ задней, брюшной и наружной стороны его (*vdf*, рис. 198, т. V). Тотчасъ по выходѣ своемъ изъ сѣмянника, т. е. на уровнѣ задней границы головогруды, протокъ круто заворачивается къ спинной сторонѣ (рис. 196). Восходящее колѣно опять загибается на томъ же уровнѣ подѣ прямымъ угломъ назадъ и отсюда сѣмянной протокъ тянется по спинной сторонѣ надъ кишкой черезъ всѣ торакальные сегменты (рис. 195). Въ заднемъ изъ нихъ онъ опять отклоняется нѣсколько въ брюшную сторонѣ, огибая кишку съ боковъ и образуя на пути своемъ легкое пузыревидное расширение. Въ короткомъ абдоминальномъ отдѣлѣ тѣла (генитальномъ сегментѣ) сѣмянной протокъ образуетъ второе болѣе объемистое расширение (*spr. t*, рис. 7 въ текстѣ и рис. 208, т. VI), въ которомъ лежитъ одна сперматофора. Это сѣмянной пузырь (*vesicula seminalis*, *Samenblase*, *Spermatophorenbehälter*). Оба сѣмянныхъ пузыря сближены другъ съ другомъ и почти выполняютъ полость генитальнаго сегмента, оставляя только на спинной сторонѣ его небольшое пространство, въ которомъ лежатъ кишка и продольныя мышцы. Посредствомъ очень короткаго канала, который нѣсколько отклоняется отъ сагиттальной плоскости наружу, каждый сѣмянной пузырь открывается наружу. Этотъ каналъ можетъ быть названъ выбрасывающимъ протокомъ (*ductus ejaculatorius*). Наружныя отверстія его расположены на заднемъ концѣ генитальнаго сегмента, широко раздвинуты и соответствуютъ по своему положенію скорѣе наружнымъ отверстіямъ матокъ у самки, чѣмъ отверстіямъ влагалищъ (*vulvae*).

Устье сѣмяннаго протока слагается изъ довольно крупныхъ, но блѣдно окрашенныхъ и сплюснутыхъ клѣтокъ (*vdf*, рис. 198). Въ стѣнкѣ начальнаго отдѣла сѣмяннаго протока (рис. 196), именно его восходящаго колѣна, какъ и въ устьѣ, границъ между отдѣльными элементами не видно. Ядра здѣсь иной (сферической) формы, меньшихъ размѣровъ и интенсивно окрашены. Они распределены неравномѣрно нѣсколькими многослойными группами. Эти группы ясно отграничены другъ отъ друга и на разрѣзѣ производятъ впечатлѣніе

самостоятельныхъ отдѣльностей, которыя только плотно прилежатъ другъ къ другу (рис. 196). Дальше назадъ въ головогрудь строеніе сѣмяннаго протока опять нѣсколько измѣняется. Онъ имѣетъ овальное поперечное сѣченіе (рис. 195). Въ верхней и боковыхъ стѣнкахъ его крупныя сферическія ядра расположены въ одинъ слой; въ нѣсколько утолщенной нижней (брюшной) стѣнкѣ его они образуютъ ихъ нѣсколько. Наконецъ, стѣнка сѣмянныхъ пузырей очень растянута и состоитъ изъ одного слоя не высокихъ клѣтокъ (*spr. t.* рис. 208). Она отчетливо видна только на спинной и брюшной сторонахъ. Наружная боковая стѣнка обоихъ сѣмянныхъ пузырей особенно растянута и плотно прилежитъ къ гиподермѣ, также чрезвычайно растянутой въ этой области. Та и другая не ограничены другъ отъ друга сколько нибудь замѣтнымъ образомъ и образуютъ вмѣстѣ какъ бы одну совершенно безъядерную оболочку. Ядра какъ гиподермы, такъ и стѣнокъ сѣмянныхъ пузырей, оттѣснены вверхъ и внизъ—къ спинной и брюшной сторонамъ.

Половые протоки покрыты снаружи, какъ и кишечникъ и остальные внутренніе органы, чрезвычайно плоскими мезодермическими клѣтками. Образуютъ ли эти послѣднія болѣе или менѣе непрерывный слой, хотя бы подобный той тонкой перепонкѣ, которую мы видѣли на поверхности кишечника, или имѣютъ значеніе только пунктовъ прикрѣпленія къ этимъ органамъ соединительно-тканыхъ подвѣсковъ и трабекулъ, пересѣкающихъ первичную полость тѣла, я не знаю. Встрѣчаются онѣ во всякомъ случаѣ очень рѣдко, по это не можетъ быть доводомъ противъ перваго предположенія, чему примѣромъ служить средняя кишка, весь мезодермическій слой которой далеко не вездѣ выраженъ замѣтнымъ образомъ у взрослого животнаго.

Сперматофоры (рис. 208) имѣютъ толстую безструктурную оболочку (*spr. h.*), такъ же сильно преломляющую свѣтъ, какъ наружная кутикула. Внутренняя поверхность оболочки выстлана чрезвычайно плоскими клѣтками, очень похожими на одну изъ стадій превращенія сперматидъ въ сперматозоидовъ. У молодого самца, т. е. тотчасъ вслѣдъ за послѣдней линькой личинки,

сперматофоры выполнены именно такими незрѣлыми сперматозоидами. Последніе, слѣдовательно, дозрѣваютъ только въ концевомъ отдѣлѣ половыхъ протоковъ. Сперматозонды окружаютъ комокъ своеобразнаго вещества, которое служитъ для опорожненія сперматофоры послѣ прикрѣпленія ея къ отверстию влагалища самки (*Austreibestoff*); оно тогда разбухаетъ и выдавливаетъ сперму внутрь влагалища. Это вещество выдѣляется еще во время личиночной жизни. На IV куколообразной стадіи въ половыхъ протокахъ встрѣчаются только комки его и еще нѣтъ сперматозондовъ. Оно вырабатывается по всей вѣроятности гомологомъ скорлуповой железы (*Kittdrüse*) самки, который у самца менѣе развитъ. Такъ какъ это вещество появляется въ начальномъ отдѣлѣ сѣмяннаго протока, то здѣсь, очевидно, послѣдній и долженъ сообщаться со своей придаточной железой.

Что касается положенія половыхъ протоковъ въ полости тѣла и ихъ отношеній къ целомическимъ мѣшкамъ, то вполне определенныя указанія даютъ поперечные разрѣзы перваго торакальнаго сегмента (рис. 195). Здѣсь находится 6-ой сегментъ вторичной полости тѣла, который слагается изъ двухъ паръ целомическихъ мѣшковъ — пары спинныхъ и пары брюшныхъ. Горизонтальное колѣно сѣмяннаго протока, проходящее черезъ этотъ сегментъ, зажато здѣсь съ каждой стороны между спиннымъ и брюшнымъ целомическимъ мѣшкомъ. Оно лежитъ, слѣдовательно, въ первичной полости тѣла.

Сѣмянные протоки залагаются у прикрѣпленной циклопообразной личинки (рис. 192, *vd/f*) насчетъ клѣтокъ постэмбриональной мезодермы; послѣднія образуютъ плотные сначала тяжи, съ переднимъ концомъ которыхъ сталкивается на I куколообразной стадіи передній конецъ половыхъ железъ, спускающійся по бокамъ кишечника со спинной стороны на брюшную. На рис. 192, справа, зачатокъ сѣмяннаго протока перерѣзанъ два раза, такъ какъ образуетъ петлю, пока горизонтальную, которая затѣмъ, выпрямляясь, превратится въ восходящее колѣно протока.

Какимъ путемъ образуется дистальная часть протока, путемъ-ли нарастанія этого зачатка назадъ или она диффе-

ренцируется in loco изъ элементовъ мезодермы, эмбриональной или постэмбриональной, я не прослѣдилъ. На II куколкообразной стадіи вся почти мезодермическая часть протока дифференцировалась и приближается своимъ заднимъ концомъ къ передней границѣ абдоминальнаго отдѣла тѣла. На той же стадіи въ ней появляется полость и, наконецъ, на III куколкообразной стадіи весь протокъ представляетъ полую трубку, которая своимъ заднимъ еще слѣпымъ концомъ вступаетъ въ связь съ эктодермическимъ концевымъ отдѣломъ полового аппарата.

Развитіе эктодермическаго отдѣла интересно въ томъ отношеніи, что позволяетъ установить полную гомологію различныхъ частей его у обоихъ половъ. Какъ и у самки, здѣсь залагаются части, соотвѣтствующія *receptacula seminis* и *vaginae*, но онѣ у самца не принимаютъ участія въ образованіи самой стѣнки половыхъ протоковъ и регрессируютъ на послѣднихъ личиночныхъ стадіяхъ.

На III куколкообразной стадіи у самца появляются, какъ и у самки, эктодермическія выпяченія, отвѣчающія *receptacula seminis* и *vaginae*, но менѣе ясно выраженныя. Эти выпяченія прилежатъ своими дистальными концами къ нарастающимъ къ нимъ спереди сѣмяннымъ протокамъ. На IV куколкообразной стадіи слѣпой конецъ мезодермическаго протока обрастаетъ эктодермическое выпяченіе, какъ это видно на рис. 8 (въ текстѣ); послѣднее между тѣмъ вполне отшнуровалось отъ эктодермы и представляетъ замѣнутый толсто-

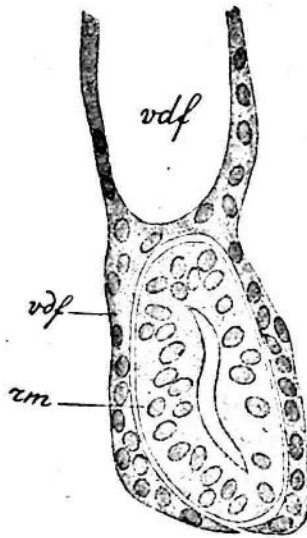


Рис. 8.—Сагиттальный разрѣзъ черезъ задній конецъ полового протока самца на IV куколкообразной стадіи. Мезодермическій сѣмянной протокъ (*vdf*) обрастаетъ своимъ слѣпымъ концомъ толстостѣнный мышокъ (*rm*), отшнуровавшійся отъ эктодермы и отвѣчающій *receptaculum seminis* самки. *Zeiss, ob. F, oc. 2.*

стѣнный мышокъ, впрочемъ, съ очень слабо выраженной полостью. Рудименты, отвѣчающіе влагалищамъ самки (*vaginae*),

очень незначительны и совершенно исчезают вслѣдъ за отшнуровываніемъ эктодермическихъ мѣшковъ (ср. рис. 10, стр. 160).

Дефинитивныя половыя отверстія и дистальные концы половыхъ протоковъ (*ductus ejaculatorii*) развиваются изъ пары другихъ впяченій эктодермы, которые лежатъ снаружи отъ первыхъ и гомологичны маткамъ (*uteri*) самки. Эти впяченія хорошо видны на поперечныхъ разрѣзахъ IV циклопообразной стадіи (рис. 9 въ текстѣ) и пока не сообщаются съ сѣмянными пузырями. Сообщение между ними устанавливается въ самый послѣдній моментъ этой стадіи, вѣроятно, уже во время послѣдней линки. Играютъ ли при этомъ какую нибудь роль гомологи сѣмянныхъ пріемниковъ самки, заключенные теперь въ мезодермическую оболочку, я непосредственно убѣдиться не могъ. Но я считаю такую роль ихъ весьма вѣроятной, тѣмъ болѣе, что и у самки зачатки дистальныхъ концовъ яйцеводовъ сообщаются съ матками въ ближайшемъ сосѣдствѣ съ мѣстомъ впаденія послѣднихъ въ пріемники сѣмени. Можетъ быть было-бы вѣрнѣе сказать, что и яйцеводъ и матка открываются въ очень короткій боковой выростъ пріемника сѣмени.

Рис. 8 показываетъ, что мезодермическая оболочка, обрастающая гомологи пріемниковъ сѣмени, остается неполной и открыта на своемъ заднемъ концѣ. На рис. 9 эктодермическія впяченія *ductus ejaculatorii* прямо прилежатъ къ нимъ и касаются ихъ непосредственно. Во всякомъ случаѣ ихъ участіе въ построении стѣнки полового протока можетъ быть только весьма ограни-

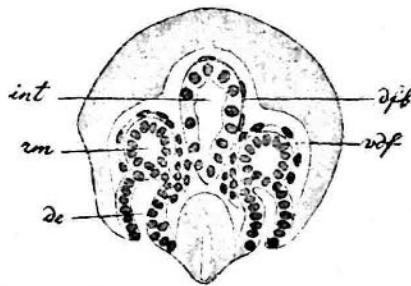


Рис. 9.—Поперечный разрѣзъ черезъ задній конецъ генитальнаго сегмента самца на IV куколкообразной стадіи. Образование полового отверстія и выбрасывающаго протока (*ductus ejaculatorius*). *de*—выбрасывающій протокъ; *djb*—мезодермическій слой кишечника; *int*—кишечникъ; *rm*—слѣпой замкнутой мѣшокъ, отщипнувавшійся отъ эктодермы и отъѣдающій *receptaculum seminis* самки; *vdf*—мезодермическій сѣменной протокъ (*vas deferens*), обрастающій своимъ слѣпымъ концомъ *rm*. Zeiss, ob. D, oc. 2.

ченнымъ. Еще во время личиночной жизни полость этихъ замкнутыхъ мѣшковъ почти редуцируется и превращается въ узкую щель. Ихъ стѣнки распадаются на небольшое число отдѣльностей и элементы ихъ нѣсколько разъединяются. Они вѣроятно выдѣляютъ оболочку сперматофоры и сохраняются на ея внутренней поверхности, образуя упомянутую выстилку плоскихъ клѣтокъ (рис. 208 и стр. 156). Когда послѣ перваго совокупленія у самца образуются новыя сперматофоры, то матеріалъ для образованія оболочки ихъ даютъ вѣроятно устья *ductus ejaculatorii*, т. е. сохранившіеся у самца небольшіе участки гомологовъ сѣмянныхъ пріемниковъ самки. При этомъ послѣдніе каждый разъ какъ бы возстапавлиются, пролиферируя элементы на внутреннюю поверхность мезодер-

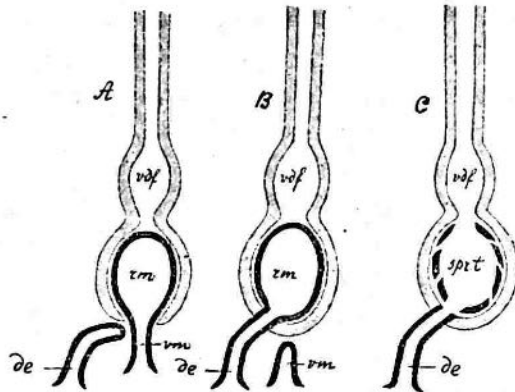


Рис. 10.—Схема развитія концевой отдѣла полового аппарата самца. Чернымъ цвѣтомъ обозначены эктодермическія части, сѣрымъ мезодермическія. А—конецъ III куколкообразной стадіи, В—IV куколкообразная стадіи, С—послѣдній моментъ личиночной жизни.

de—*ductus ejaculatorius*; *rm*—гомологъ сѣмянного пріемника самки (А, В) *spr. t.*—сѣмянной пузырь (С); *vdf.*—*vas deferens*; *vm*—гомологъ влагалища самки (А, В).

мической стѣнки сѣмянныхъ пузырей *). Весь ходъ развитія концевой отдѣла полового аппарата самца представленъ схематически на рис. 10.

*) У молодого самца еще до перваго совокупленія образуется въ заднемъ расширенномъ нѣсколько концѣ сѣмянныхъ протоковъ вторая пара сперматофоръ. На ихъ поверхности, обращенной къ сѣмяннымъ пузырямъ, ясно замѣтна оболочка. Она продолжается въ оболочку сперматофоры, лежащей въ сѣмянномъ пузырьѣ. Послѣдніи еще не замкнута на своемъ проксимальномъ концѣ и содержимое ея еще связано съ содержимымъ сѣмянного протока.

VII.

ОБЩІЙ ОБЗОРЪ.

Дробленіе. — Происхожденіе зародышевыхъ листковъ. — Мезодермическія образованія. — Половыя клітки. — Морфологія нервной системы. — Спинные органы. — Наупліусъ и трохофора.

Дробленіе яйца. Въ извѣстномъ учебникѣ эмбриологіи Гейдеръ (Korschelt und Heider, 92) сводитъ различные способы дробленія яйца ракообразныхъ къ 4-мъ главнымъ типамъ: I) полное и равномерное (*Lucifer*); II) сначала полное, затѣмъ поверхностное, причемъ: а) бластодерма образуется сразу на всей поверхности яйца (*Branchipus*?, свободно живущія *Copepoda*?, *Cirripedia*?, *Eupagurus*, лѣтнія яйца нѣкоторыхъ *Cladocera*) или б) бластодерма образуется сначала на брюшной сторонѣ и отсюда нарастаетъ къ спинной (*Amphipoda*); III) чисто поверхностное, причемъ: а) бластодерма образуется сразу на всей поверхности яйца (многія *Decapoda*, зимнія и многія лѣтнія яйца *Cladocera*) или б) бластодерма, какъ въ типѣ II б, образуется сначала на брюшной сторонѣ (нѣкоторыя *Isopoda* и *Decapoda*); IV) дискоидальное (нѣкоторыя *Isopoda*, *Cuma*, *Mysis*, нѣкоторыя паразитическія *Copepoda*?)

Полное и равномерное дробленіе вовсе не представляетъ такого рѣдкаго и исключительнаго явленія, какъ это принимаетъ Гейдеръ. Брауеръ (A. Brauer, 92) наблюдалъ его у *Branchipus*, а Шимкевичъ (96) у нѣкоторыхъ паразитическихъ *Copepoda* (*Chondracanthus gibbosus* и *C. merlucci*). Кромѣ того дробленіе яйца свободно живущихъ *Copepoda*, по наблюденіямъ Гроббена (Grobben, 81), Урбановича (85) и Геккера (V. Haescker, 97), слѣдуетъ скорѣе отнести къ первому типу Гейдера, чѣмъ ко второму, какъ

впрочемъ и сдѣлалъ это Гроббенъ *). Результатомъ дробленія является здѣсь *coeloblastula* съ явственно выраженной сегментаціонной полостью, хотя и содержащей въ небольшомъ количествѣ желточныя зерна.

Относительно дискоидальнаго дробленія Гейдеръ высказываетъ сомнѣніе, встрѣчается ли оно вообще у *Arthropoda*. Ко всѣмъ указаніямъ, имѣющимся на этотъ счетъ въ литературѣ, онъ относится очень скептически и предполагаетъ, что они основаны на неполныхъ наблюденіяхъ, сдѣлавъ впрочемъ оговорку въ пользу тогда новыхъ наблюденій Нусбаума (I. Nusbaum, 91) надъ *Ligia*.

Къ числу немногихъ примѣровъ дискоидальнаго дробленія у ракообразныхъ относятся и нѣкоторыя паразитическія *Copepoda*. Ванъ-Бенеденъ (E. Van-Beneden, 70 b) описываетъ его для яицъ *Lernaeopoda* и *Hessia*, у которыхъ бластодерма развивается путемъ дѣленія двухъ крупныхъ клѣтокъ, лежащихъ на поверхности желтка. Но такъ какъ съ одной стороны не выяснено происхожденіе этихъ двухъ клѣтокъ, а съ другой — не исключена возможность постоянного присоединенія къ бластодермѣ новыхъ элементовъ, которые, можетъ быть, отдѣляются отъ лежащаго или лежащихъ внутри желтка, то показанія Ванъ-Бенедена не могутъ считаться безспорными. По крайней мѣрѣ дробленіе яйца *Lernaea* дѣйствительно можетъ ввести наблюдателя въ заблужденіе, если не прослѣдить весь процессъ отъ начала до конца, а тѣмъ болѣе если при этомъ не дѣлать разрѣзовъ. Очень вѣроятно, что случаи, описанные Ванъ-Бенеденомъ, сводятся къ типу сегментаціи яйца *Lernaea*.

Такимъ образомъ сомнѣнія Гейдера вполне оправдываются относительно *Copepoda* **). Нельзя однако согласиться съ его

*) Урбановичъ (85) считаетъ дробленіе у *Cyclops* поверхностнымъ.

**) Гейдеръ ошибочно ссылается (стр. 321) на работу Ванъ-Бенедена и Бессельса (Van Beneden et Bessels, 70 c) вмѣсто указанной мною работы одного Ванъ-Бенедена (70 b). Въ первой работѣ авторы описываютъ происхожденіе бластодермы такимъ образомъ: изъ желтка выходитъ небольшое число клѣтокъ, размноженіемъ которыхъ она и образуется. Эти первые бластомеры выходятъ у *Anchorella*, какъ у *Lernaea*, на головномъ концѣ яйца, тогда какъ у *Clavella* они будто-бы выходятъ на

аргументаціей. Онъ настаиваетъ на томъ, что если бы среди ракообразныхъ дѣйствительно встрѣтились несомнѣнные примѣры дискоидальной сегментаціи, то послѣдняя все-таки представляетъ совершенно своеобразный типъ, выработавшійся изъ поверхностнаго, тогда какъ настоящая дискоидальная сегментація (напр. у *Cephalopoda*) является видоизмѣненіемъ неравномѣрной, которая не наблюдается у ракообразныхъ. «Denn wo sich discoidale Furchung aus der totalen inäqualen entwickelt hat, finden wir, dass der Bildungspol der Keimscheibe dem animalen Pole, ihr allmählich sich ausbreitender Rand dem Blastoporus und der Dotterpropf dem vegetativen Pole des Eies entspricht»: Далѣе «Hier aber... entspricht der Bildungspol der Keimscheibe der Ventralseite des Embryos und alle Beobachtungen deuten darauf hin, dass auch hier die Keimblätterbildung, vor Allen der verwischte Process der Gastrulation eingeleitet wird. Die Umwachsung des Nahrungsdotters vollzieht sich hier von der Ventralseite gegen die Dorsalseite und hat hier offenbar mit der Gastrulation Nichts zu thun» (стр. 321). На этомъ основаніи Гейдеръ предполагаетъ, что большинство извѣстныхъ примѣровъ дискоидальной сегментаціи сводится къ типу II b, т. е. сегментація сначала полная, затѣмъ поверхностная, причемъ бластодерма образуется сперва на брюшной сторонѣ яйца и отсюда наростаетъ къ спинной. Къ тому же типу онъ причисляетъ и сегментацію личицъ *Cirripedia*.

Существованіе у *Arthropoda* дискоидальнаго дробленія доказывается наблюденіями Брауера (А. Брауер, 94) надъ развитіемъ скорпіона. Однако Брауеръ вполне раздѣляетъ взглядъ Гейдера на своеобразность дискоидальнаго дробленія у *Arthropoda* и генетическую связь его съ поверхностнымъ. Къ скорпіону соображенія Гейдера

его хвостовомъ концѣ. Тутъ очевидная ошибка: сопоставляя стадіи, представленныя на моихъ рис. 14 и 32 (табл. I), я не имѣя промежуточныхъ, Ванъ-Бенеденъ предположилъ, что индифферентныя клѣтки (*ind*) стадіи А соответствуютъ по своему положенію бластомерамъ рис. 14 и отсюда заключилъ, что бластодерма наростаетъ сзади напередъ.

и Брауера вполне приложимы, но они несколько не оправдываются по отношенію къ ракообразнымъ. У нихъ наблюдается еще и типъ полной, но неравномѣрной сегментации, котораго существованіе совершенно отрицаетъ Гейдеръ. При этомъ „der Bildungspol der Keimscheibe“ совершенно совпадаетъ съ апикальнымъ полюсомъ яйца и паростающий край бластодермического колпачка вполне отвѣчаетъ blastopore, какъ того требуетъ Гейдеръ. Этотъ способъ дробленія повидимому довольно распространенъ среди ракообразныхъ. У *Copepoda*, онъ наблюдался пока только въ одномъ, описанномъ мною случаѣ, но я имѣю основаніе думать, что онъ встрѣчается, если можетъ быть и не всегда, то очень часто у паразитическихъ формъ съ нитевидными, одиорядными яйцевыми мѣшками. Кромѣ того этому же типу дробленія слѣдуютъ и представители другого отряда — *Cirripedia*.

Въ своемъ предварительномъ сообщеніи (93) я сравнивалъ дробленіе яйца *Lernaea* съ дробленіемъ у *Cirripedia*, какъ оно было тогда извѣстно по работамъ Ланга (A. Lang, 78), Насонова (87) и Книповича (92). Съ тѣхъ поръ я дополнилъ свои наблюденія и убѣдился, что дѣленія единственнаго макромера и всѣхъ микромеровъ *совпадаютъ*, т. е. происходятъ почти *одновременно*. Такимъ образомъ послѣдовательно и правильно смѣняются стадій 2-хъ, 4-хъ, 8-ми, 16-ти blastomeres, т. е. число микромеровъ остается всегда нечетнымъ (1, 3, 7, 15). Разумѣется наблюдались, по сравнительно рѣдко, и промежуточные стадіи, когда дѣленіе тѣхъ или другихъ микромеровъ запаздывало; число ихъ могло стать при этомъ временно четнымъ, если запаздывало дѣленіе непарнаго, т. е. самаго молодого макромера. Наблюденія, сдѣланныя за послѣдніе годы относительно *Cirripedia* позволяютъ еще болѣе сблизить первыя стадіи развитія ихъ съ тѣмъ, что я описалъ для *Copepoda*. Не только сегментация, но и образованіе зародышевыхъ листковъ оказывается у тѣхъ и другихъ чрезвычайно сходнымъ, я думаю даже, что совершенно тождественнымъ.

По Лангу и Насонову яйцо *Balanus* дѣлится на микромеръ и макромеръ, послѣ чего продолжаетъ дробиться одинъ

микромеръ. Продукты его дѣленія представляютъ чисто эктодермическіе элементы. Они обрастаютъ макромеръ, который содержитъ элементы мезо—и энтодермы. Опираясь на отрывочныя наблюденія Нусбаума ¹⁾ (M. Nussbaum, 87) и невѣрно понятыя рисунки русской работы Насонова, Гейдеръ (l. c.) отрицаетъ за процессомъ обрастанія макромера микромерами значеніе эпиболія. Онъ производитъ зародышевые листки отъ дна небольшого углубленія бластодермы на вегетативномъ полюсѣ яйца, вопреки наблюденіямъ Насонова. Согласно послѣднимъ изъ бластодермы иммигрируютъ внутрь только двѣ кѣтки своеобразнаго строенія, которыя присоединяются къ зачатку мезодермы, обособляющемуся отъ дериватовъ макромера, и, какъ я думаю, представляютъ половыя кѣтки. Энтодерма во всякомъ случаѣ представлена макромеромъ и съ самаго начала отъ микромеровъ совершенно независима. Этого совершенно достаточно для правильной оцѣнки эпиболія.

По наблюденіямъ Грума (Groot, 94) у *Lepas* и *Balanus* во время сегментации къ микромерамъ, происшедшимъ путемъ дѣленія перваго макромера, присоединяются новые, отдѣлившіеся отъ макромера. Такого, напр., происхожденіе 3-го микромера. Образованіе зародышевыхъ листковъ Грумъ описываетъ согласно съ Насоновымъ.

Шимкевичъ (96), обсуждая различные способы дробленія яйца у *Copepoda parasita*, также отмѣчаетъ сходство въ этомъ отношеніи между *Lernaea* и *Cirripedia*, но указываетъ при этомъ на два различія между ними. Во-первыхъ у *Cir-*

¹⁾ По Нусбауму послѣ почти полнаго обрастанія макромера микромерами, край поверхностнаго слоя мелкихъ кѣтокъ заворачивается внутрь на одной сторонѣ яйца и такимъ путемъ образуется съ этой стороны на поверхности желтка второй слой кѣтокъ. Нусбаумъ считаетъ его энтодермой, не принимая въ расчетъ элементовъ желтка, и видитъ, конечно, тогда гаструляцию не въ обрастаніи макромера микромерами, а въ описанномъ выше процессѣ заворачиванія края бластодермы. Но всѣ остальные авторы вполнѣ согласны въ томъ, что энтодерма представлена макромеромъ и его дериватами, и что слой кѣтокъ, лежащій между желткомъ и эктодермой, представляетъ мезодерму. Они расходятся только въ вопросѣ о происхожденіи последней.

ripedia желтокъ дробится, чего нѣтъ у *Lernaea*; во-вторыхъ макромеръ содержитъ у послѣдней только энтодерму, тогда какъ у *Cirripedia* онъ представляетъ мезоэнтодерму. Первому различію я не придаю никакого значенія, такъ какъ и у *Lernaea* къ концу эпиболии имѣется внутри желтка нѣсколько элементовъ. Что самый желтокъ не распадается на отвѣчающіе этимъ элементамъ участки, мнѣ кажется не существеннымъ. Важнѣе второе различіе, но и оно отчасти устраняется послѣдними наблюденіями Байглоу (M. Bigelow, 96) падъ началомъ развитія *Lepas*.

Сегментация здѣсь точно такъ же, какъ у *Lernaea*, типично неравномѣрная. Дѣленія макромера совпадаютъ съ дѣленіями микромеровъ, т. е. въ то же время какъ отъ него отдѣляется новый микромеръ, всѣ остальные дѣлятся пополамъ. Такимъ образомъ число ихъ всегда нечетное и стадіи 1, 3, 7, 15 микромеровъ (т. е. 2, 4, 8, 16 бластомеровъ) послѣдовательно смѣняются другъ друга. Къ моменту 5-го дѣленія макромера на поверхности его имѣется 30 микромеровъ, которые почти вполнѣ покрываютъ желтокъ, за исключеніемъ небольшого пространства на вегетативномъ полюсѣ. Отдѣляющійся отъ макромера 31-й макромеръ замыкаетъ это пространство (бластопоръ). Между тѣмъ какъ при первыхъ 4-хъ дѣленіяхъ макромера отъ него отдѣлялись чисто эктодермическіе микромеры, при 5-мъ дѣленіи отдѣляется чисто мезодермическій, а самъ макромеръ съ этого момента содержитъ одну только энтодерму. Продукты дѣленія мезодермического макромера обрастаются затѣмъ окружающими ихъ эктодермическими элементами. Если теперь сравнить съ этимъ то, что мы видѣли у *Lernaea*, то различіе сказывается въ слѣдующемъ. Макромеръ у *Lernaea* отдѣляетъ отъ себя всѣ экто- и мезодермическіе элементы еще задолго до конца эпиболии и становится чисто энтодермическимъ на стадіи *blastula*. По числу своихъ элементовъ (около 32) она вѣроятно вполнѣ отвѣчаетъ той стадіи *Lepas*, когда элементы всѣхъ зародышевыхъ листовъ являются вполнѣ обособленными. Но у *Lepas* элементы мезодермы обособлены отъ эктодермическихъ; у *Lernaea* оно можетъ быть и имѣетъ мѣсто, но этого не замѣтно. Если при-

пять, что всѣ краевыя клѣтки содержатъ элементы экто-и мезодермы до конца эпиболии, то различіе между *Lernaea* и *Leras* сведется только къ тому, что элементы экто-и мезодермы обособляются отъ макромера у первой — вмѣстѣ, а у второго — порознь.

Дробленіе яйца *Laura gerardiae*, по Книповичу (92), вполне совпадаетъ съ тѣмъ, что было сначала описано мною (93) для *Lernaea*, а затѣмъ Грумомъ (94) для *Balanus* и *Leras*. Наблюденія Книповича впрочемъ отрывочны; онъ видѣлъ стадіи 4, 6, 8 микромеровъ, расположенныхъ, какъ и у *Lernaea*, въ 2 ряда. Если тутъ только нѣтъ той же ошибки въ наблюденіи, въ которую впадало большинство изслѣдователей *Cirripedia* и впалъ сначала я самъ, т. е. если непарный микромеръ не былъ принятъ по аналогіи съ остальными за парный, то можетъ быть указанная числа микромеровъ объясняются запаздываніемъ то дѣленія макромера, то дѣленія тѣхъ или другихъ микромеровъ. Но возможно также, что нарушеніе правильности во времени дѣленія макромера и микромеровъ повело къ такому измѣненію характера дробленія, что оно можетъ быть признано поверхностнымъ (въ смыслѣ Гейдера), если не принимать во вниманіе его происхожденія. Къ этому типу его дѣйствительно и отнесъ Книповичъ. Но между поверхностнымъ дробленіемъ типа II *b* или III *b* (Гейдера) и дробленіемъ яйца *Laura* остается то существенное различіе, что въ первомъ случаѣ бластодерма образуется сначала на брюшной сторонѣ яйца и обрастаніе ею желтка не имѣетъ значенія гастрюляціи, тогда какъ у *Laura* бластодерма образуется вѣроятно, какъ у остальныхъ *Cirripedia* и *Lernaea*, на головномъ концѣ (анимальномъ полюсѣ) и нарастаніе ея имѣетъ значеніе эпиболии.

Своеобразный типъ дробленія, отличающійся отъ собственнаго всѣмъ изслѣдованнымъ *Cirripedia*, наблюдался только у *Sacculina* Ванъ-Бенеденомъ (*E. Van Beneden*, 70 *b*) и Коссманомъ¹⁾. Здѣсь яйцо сначала дѣлится на 4 одн-

¹⁾ Цитирую по Korschelt und Heider, p. 316.

наковыхъ blastomeres, которые затѣмъ распадаются каждый на макро — и микромеръ, послѣ чего всѣ 4 макромера сливаются другъ съ другомъ. Не зная дальнѣйшихъ стадій, трудно судить о генетическихъ отношеніяхъ этого типа дробленія къ другимъ.

Такимъ образомъ у Arthropoda встрѣчается и довольно распространена неравнобѣрная сегментация, а слѣдовательно у нихъ, вопреки мнѣнію Гейдера и Брауера, вполне возможна типичная дискондальная, такая же точно, какъ у Cephalopoda. Тотъ типъ дискондальной сегментации, который наблюдается у *Ligia* по Нусбауму (J. Nusbäum 91 и 93) и у скорпиона по Брауеру (A. Brauer, 94) ничего общаго съ предыдущимъ не имѣетъ. Одинъ выработался изъ неравнобѣрнаго дробленія, другой изъ поверхностнаго. Послѣдній было бы правильнѣе назвать поверхностнымъ частичнымъ, въ отличіе отъ настоящаго дискондальнаго. Внѣшняя видимая разница между ними та, что при дискондальномъ дробленіи зародышевый дискъ образуется на головномъ концѣ яйца. Наростаніе его къ хвостовому концу яйца представляетъ эпиболлическую гастролу. При поверхностномъ частичномъ дробленіи зародышевый дискъ появляется на брюшной сторонѣ яйца и паростаетъ на спинную. Этотъ процессъ не имѣетъ ничего общаго ни съ гастролой, ни вообще съ образованіемъ листковъ.

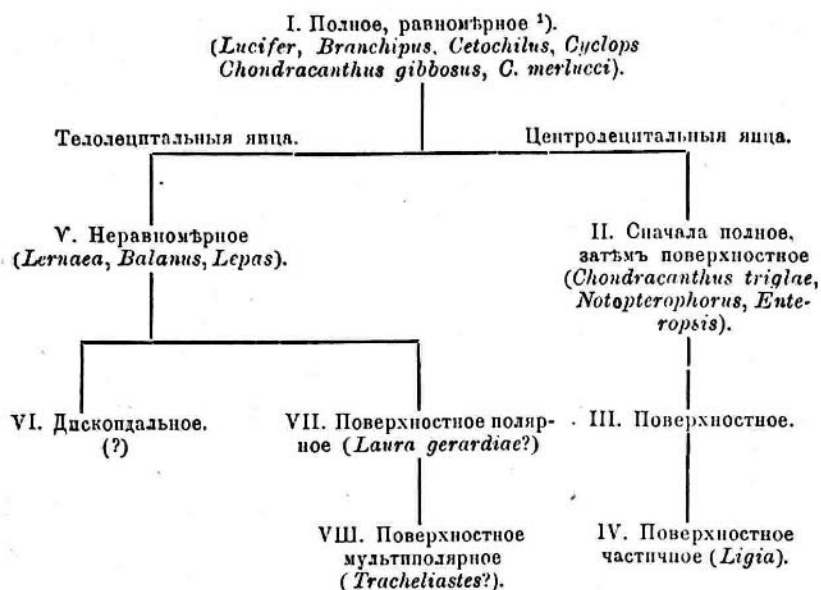
Безъ сомнѣнія почти одинаковые способы дробленія яйца, которые не представляютъ видимыхъ различій, могутъ вырабатываться самостоятельно и независимо различными путями. Таковы, напр., различныя модификаціи поверхностнаго дробленія. Типы Гейдера II, III и IV представляютъ постепенный и полный рядъ модификацій типа I въ одномъ направленіи въ силу централецитарнаго строенія яйца. Другой путь, по которому могло идти видоизмѣненіе, обусловленъ телецитарнымъ строеніемъ яйца. Изъ неравнобѣрнаго дробленія *Lernaea* и *Cirripedia* могъ выработаться особый типъ, который можно назвать поверхностнымъ полярнымъ. Здѣсь бластодерма образуется сначала на ограниченной поверхности яйца, какъ въ типѣ Гейдера III b, но не на брюшной сто-

ропѣ, а на головномъ концѣ его; образованіе зародышевыхъ листковъ происходитъ посредствомъ эпиболической гастрюлы. Переходную форму отъ неравнобѣрнаго дробленія къ поверхностному полярному, можетъ быть, представляетъ, напр., дробленіе у *Laura gerardiae*, какъ оно было описано Книповичемъ (92).

Наконецъ, поверхностное полярное дробленіе могло видоизмѣниться въ поверхностное мультиполярное. Последнее дѣйствительно встрѣчается у *Copepoda parasita* и притомъ съ одной особенностью, которая связываетъ его поверхностнымъ полярнымъ. Именно у *Tracheliastes*, по Шимкевичу (Schimkewitsch, 96), въ центрѣ яйца сохраняется плазматическая масса, отъ которой періодически отдѣляются клѣтки, распределяющіяся по всей поверхности желтка; затѣмъ бластодерма стягивается къ брюшной сторонѣ яйца. Шимкевичъ сравниваетъ центральную протоплазматическую массу съ макромеромъ *Lernaea*, и, мнѣ кажется, вполне справедливо. Едва ли, однако, можно ожидать у *Tracheliastes* эпиболической гастрюлы, какъ это предполагаетъ Шимкевичъ. Если только бластодерма *Tracheliastes* парастаетъ съ брюшной стороны на спинную, что всего вѣроятнѣе, то въ этомъ процессѣ нельзя видѣть гастрюляціи уже потому, что бластопоръ не можетъ лежать на спинной сторонѣ яйца. Положеніе бластопора и моментъ гастрюляціи, можно опредѣлить только по мѣсту и способу дифференцировки мезодермы, такъ какъ очень вѣроятно, что и у *Tracheliastis* желтокъ съ его протоплазмой и ядромъ представляетъ эпидерму. Въ этомъ последнемъ обстоятельствѣ заключалось бы тогда очень существенное отличіе отъ поверхностнаго дробленія центростремительныхъ яицъ, напр., *Astacus*.

Не выходя даже за предѣлы одного отряда *Copepoda*, можно видѣть, что видоизмѣненія способовъ дробленія и образованія листковъ шли у нихъ двумя указанными выше путями. Такъ яйца *Chondracanthus triglae*, *Notopterophorus* и *Enteropsis dubius* центростремительны и подвергаются сначала полному, затѣмъ поверхностному дробленію по типу Гейдера IIa (Schimkewitsch, 96). Гепетическія от-

пошенія различныхъ способовъ дробленія яйца ракообразныхъ могутъ быть представлены слѣдующей схемой (типы I—IV по Гейдеру):



Происхожденіе зародышевыхъ листковъ. Подобно тому, какъ первичнымъ типомъ дробленія яйца ракообразныхъ является полное и равномѣрное дробленіе, первичнымъ способомъ образованія зародышевыхъ листковъ слѣдуетъ считать здѣсь инвагинаціонную гастралу, что было вѣрно отмѣчено многими авторами (Korschelt u. Heider, 91, p. 344; A. Brauer, 92; J. Wagner, 94, p. 362). Энтодерма правда

¹⁾ Мэкъ Мёрричъ (Mc Murrich, 95) считаетъ первичнымъ типомъ дробленія яйца Crustacea — центролепитальное, т. е. поверхностное. Безспорно, яйца некоторыхъ Crustacea обладали некогда большимъ количествомъ питательнаго желтка и утрата его представляетъ вторичное явленіе. Таковы, напр. яйца *Moina*. Но доказательствомъ этому служатъ только дальнѣйшее ихъ развитіе. Такъ у *Moina*, по Гроббену (Grobbe, 79), сегментация поверхностная, и гастральное впаденіе сдвинуто на брюшную сторону, какъ у личинокъ съ большимъ количествомъ желтка. Изъ того, что желтокъ былъ утраченъ въ некоторыхъ случаяхъ, никоимъ образомъ не слѣдуетъ, что его некогда было больше у всѣхъ ракообразныхъ, у которыхъ его теперь мало, если слѣдующія стадіи не дадутъ на это прямыхъ указаній.

редко отшнуровывается у Crustacea въ видѣ замкнутого мѣшечка и даже сама инвагинація видоизмѣнена большею частью въ иммиграцію клѣтокъ на ограниченномъ пространствѣ бластодермы, на которомъ при этомъ образуется и углубленіе. Не считать послѣднее гастральнымъ впяченіемъ и не придавать ему никакого значенія, какъ это дѣлаетъ Самасса по отношенію къ *Moina* (Samassa, 93), мнѣ кажется совершенно недопустимымъ.

Точно также неправъ, я думаю, и Геккеръ (V. Haesker, 92), производя гастралу *Cyclops* отъ мультиполярной иммиграціи и образованія энтодермы путемъ деламинаціи. Здѣсь до гастрულациі одинъ изъ бластомеровъ дѣлится въ тангентальномъ направленіи на центральную (первичную половую) клѣтку и периферическую, которая долго остается въ бластодермѣ; впоследствии и она уходитъ въ blastocoel и производитъ обѣ первичныя клѣтки мезодермы. Гастральное впяченіе образуется благодаря тому, что 4—5 бластомеровъ, представляющихъ энтодермическіе телобласты, повторно и одновременно дѣлятся въ тангентальномъ направленіи и производятъ такимъ образомъ по 6 энтодермическихъ клѣтокъ. Въ позднѣйшей своей работѣ (97) Геккеръ описываетъ гаструлацию нѣсколько иначе. Энтодермическая пластинка изъ 10—11 клѣтокъ впячивается въ blastocoel сразу, послѣ чего энтодермическій мѣшечекъ только нарастаетъ дѣленіемъ нѣсколькихъ клѣтокъ, расположенныхъ на краяхъ бластопора. Геккеръ сравниваетъ свои наблюденія съ тѣмъ, что было описано Гроббенемъ (Grobben, 81) для *Cetochilus*, но сохраняетъ повидимому свой прежній взглядъ (92) на независимое происхожденіе у *Copepoda* инвагинаціонной гастролы. Нельзя не согласиться съ Геккеромъ, что дифференцировка энтодермы изъ телобластовъ или при ихъ участіи выработалась здѣсь вполне самостоятельно. Но, на мой взглядъ, въ ней нельзя видѣть причины образованія энтодермы тѣмъ характернымъ путемъ, который позволяетъ узнать въ извѣстной стадіи гастралу; она обусловила только нѣкоторую своеобразность гаструлациі, которая у *Copepoda* вообще выражена въ чрезвычайно ясной и типичной формѣ, не смотря на самые

разнообразные способы дробленія. Дифференцировка энтодермы у *Cyclops* въ видѣ немногочисленныхъ телобластовъ конечно представляетъ вторичное явленіе, и его нельзя связывать непосредственно съ иммиграціей или деламинаціей, какъ это дѣлаетъ въ данномъ случаѣ Геккеръ, такъ какъ это явленіе совершенно иного порядка. Понятно, что телобластизація зачатка можетъ превратить его первоначальную инвагинацію въ иммиграцію, такъ какъ 2—3 клѣтокъ слишкомъ мало, чтобы образовать связанный мѣшечекъ.

Есть цѣлый рядъ другихъ причинъ, которыя въ тѣхъ или другихъ случаяхъ исказили гастрულацию. Не говоря уже о большомъ количествѣ желтка, какъ наиболѣе общей причинѣ, въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ могутъ быть и свои спеціальныя. Такъ у *Branchipus*, по Брауеру (A. Brauer, 92), энтодерма образуется путемъ полярной иммиграціи, несмотря на то, что результатомъ дробленія является coeloblastula съ развитой сегментаціонной полостью. Брауеръ, ставитъ это въ связь съ тѣмъ, что яйцо очень рано окружается оболочкой и что оно проходитъ первыя стадіи внутри тѣла матери.

На основаніи сказаннаго я считаю способъ образованія энтодермы путемъ инвагинаціи первичнымъ и унаслѣдованнымъ отъ Annelides, не только у *Copepoda*, но и Crustacea вообще. Образование энтодермы путемъ иммиграціи у нихъ вторично выработалось изъ инвагинаціи ¹⁾.

¹⁾ Это несколько, разумѣется, не противорѣчитъ тѣмъ глубокимъ соображеніямъ, которыя побудили Мечникова (Metschnikoff, 86) признать наиболѣе первичнымъ способомъ дифференцировки энтодермы у Metazoa — иммиграцію. Понятно, что тотъ рядъ модификацій въ способахъ образованія листковъ, который наблюдается въ развитіи Crustacea (инвагинація, полярная иммиграція, мультиполярная иммиграція сначала на ограниченномъ, а затѣмъ на болѣе обширномъ пространствѣ бластодермы) нельзя распространять на всѣхъ Metazoa, и конечную стадію такого же ряда видѣтъ въ деламинаціи энтодермы у гидромедузъ, какъ это дѣлаетъ Самасса (Samassa, 93).

Взгляды Мечникова выли до послѣдняго времени къ сожалѣнію сравнительно мало послѣдователей и только недавно Phagocytellatheorie стала фигурировать въ учебникахъ на первомъ мѣстѣ (Bergh, 95). Излишне повторять всѣ тѣ соображенія, по которымъ инвагинація, какъ общій онтогенетическій процессъ, представляетъ въ очень многихъ случаяхъ сокращенный способъ дифференцировки зачатковъ сравнительно съ иммиграціей и ея ближайшими видоизмѣненіями (т. е. массовой пролифераціей и отщепленіемъ

Процессъ эпиболіи у *Lernaea* интересенъ въ одномъ отношеніи. Онъ совершенно не отвѣчаетъ тому обычному грубому и, мнѣ кажется, уже устарѣлому объясненію эмбриологическихъ явленій принципомъ неравнобѣрнаго роста, которое повторяетъ О. Гертвигъ въ одномъ изъ своихъ послѣднихъ сочиненій (О. Hertwig, 98). Края колпачка микромеровъ (стадія blastula, рис. 23 и 24, табл. I) не потому пропикаютъ въ промежутокъ между желткомъ и стѣнкой яйцевой камеры, что вышележащіе микромеры, усиленно размножаясь, проталкивали бы ихъ туда; точно также клѣточный покровъ желтка обрастаетъ его вовсе не въ силу равнобѣрнаго размноженія всѣхъ своихъ элементовъ. Напротивъ, съ самаго начала краевыя клѣтки какъ бы активно вѣдряются въ узкій промежутокъ между желткомъ и стѣнкой яйцевой камеры и при этомъ принимаютъ разнообразную форму (ср. рис. 26—31), не смотря на то, что имъ приходится преодолевать сопротивленіе желтка. Они увлекаютъ за собой выше

отъ многослойнаго эпитедія). По отношенію къ мезодермѣ едва ли можетъ быть сомнѣніе въ томъ, что образованіе ея путемъ инвагинаціи, наблюдаемое въ сравнительно рѣдкихъ и исключительныхъ случаяхъ, не можетъ безъ большихъ натяжекъ считаться первичнымъ (ср. Н. Е. Ziegler, 98). Хорошимъ примѣромъ появленія эпителиальной складки тамъ, гдѣ она никоимъ образомъ не можетъ имѣть значенія первичнаго способа образованія зачатка, уже по самому характеру послѣдняго, служить выпяченіе склеротома у селакій, какъ на это давно указалъ Циглеръ (Н. Е. Ziegler, 88). Очевидно, что здѣсь мы имѣемъ сокращенный способъ дифференцировки опредѣленныхъ мезенхиматозныхъ зачатковъ, вызванный массовой пролифераціей клѣтокъ на ограниченномъ пространствѣ. Выпяченіе склеротома у *Amphioxus* Циглеръ также считаетъ вторичнымъ явленіемъ. Нейтонъ (95) объясняетъ такими же механическими причинами инвагинацію мезодермы у настьковыхъ и не признаетъ за этимъ процессомъ значенія гаструляціи. Противъ той схемы гаструлы настьковыхъ, которая была дана Ковалевскимъ (Kowalevsky, 86) и Гейдеромъ (Heider, 89 и 92) можно помимо этого сдѣлать то возраженіе, что полость выпяченія мезодермы (нижняго пласта) не отвѣчаетъ архентерической (Шимкевичъ, 89), и весьма вѣроятно, что само выпяченіе дѣйствительно представляетъ только механически обусловленное вторичное явленіе. Тѣмъ не менѣе, сведи образованіе листковъ къ его первоначальной формѣ, т. е. къ массовой иммиграціи энтодермическихъ и мезодермическихъ клѣтокъ (или однихъ послѣднихъ) на опредѣленномъ пространствѣ, мнѣ кажется вполне законнымъ видѣть въ этомъ процессѣ гаструляцію или по крайней мѣрѣ слѣды ея (ср. также Холодковскій, 91).

лежація клітки, на что особенно ясно указываетъ форма послѣднихъ на рис. 30 (справа), и при этомъ постепенно *растягиваютъ* ихъ. Послѣднее ясно видно изъ сравненія рис. 31 и 39; на первомъ нѣсколько растянуты только ближайшія къ краевымъ клітки, тогда какъ расположенныя на ребрѣ яйца значительно выше; здѣсь впрочемъ можно было бы объяснить разницу высоты клітокъ разницей испытываемаго ими давленія на ребрѣ яйца и его поверхностяхъ, но рис. 39 убѣдительно показываетъ, что къ концу эпиболіи наиболѣе растянутыми и плоскими оказываются какъ разъ тѣ клітки, которыя, будучи расположены на ребрѣ яйца, все время испытывали наименьшее давленіе.

Способность краевыхъ клітокъ къ такому активному перемѣщенію доказывается еще тѣмъ, что отдѣльныя изъ нихъ могутъ отрываться отъ колпачка микромеровъ и въ одиночку, совершенно независимо отъ другихъ, передвигаться по поверхности желтка (рис. 23, *bl. m.*). Такимъ кліткамъ приходится слѣдовательно преодолѣть кромѣ сопротивленія желтка еще и силу сцѣпленія съ остальными, т. е. свой цитотаксисъ (Roux). Такимъ образомъ эпиболія совершается благодаря стремленію микромеровъ къ заднему (вегетативному) полюсу яйца подъ вліяніемъ неизвѣстной силы, вліяніемъ, которое имѣетъ свой максимумъ въ краевыхъ кліткахъ и minimumъ на переднемъ полюсѣ. Цитотаксисъ микромеровъ наоборотъ, вѣроятно, достигаетъ наибольшей величины на переднемъ полюсѣ и величина его убываетъ по направленію къ краевымъ кліткамъ ¹⁾.

Бластопоръ у *Lernaea* находится на вегетативномъ полюсѣ

¹⁾ Едва ли нужно упоминать, что называя перемѣщенія бластомеров активными, я хочу только отмѣтить, что эти явленія весьма сложны и не поддаются тѣмъ слишкомъ грубымъ объясненіямъ, которыя претендуютъ на названіе механическихъ. Цуръ-Штрассенъ привелъ недавно цѣлый рядъ аналогичныхъ, но еще болѣе рѣзкихъ примѣровъ (Zur Strassen, 98) и говоритъ о «направленныхъ передвиженіяхъ», «какъ-бы инстинктивныхъ поступкахъ» клітки въ томъ же метафорическомъ смыслѣ, какъ и я. Въ дѣйствительности трудно конечно судить, насколько такія явленія обусловлены механизмами лежащими въ самой кліткѣ, а не внѣ ея. Весьма вѣроятно, что цитотактические явленія играютъ тутъ значительную роль.

яйца и зарастает вполнѣ. На его мѣстѣ появляется впоследствии впячение задней кишки. Нѣтъ никакихъ основаній предполагать, чтобы онъ былъ первоначально вытянутъ у ракообразныхъ вдоль брюшной стороны и чтобы ему отвѣчало все пространство между ртомъ и анальнымъ отверстіемъ. Въ тѣхъ случаяхъ, гдѣ сохранились наиболѣе примитивныя отношенія, онъ занимаетъ только полюсъ яйца (*Lernaea*, *Cetochilus*). У *Cetochilus* онъ зарастаетъ спереди назадъ (Grobbe, 81). Указанія на то, что то пространство бластодермы, на которомъ происходитъ иммиграція внутрь энтодермическихъ элементовъ (J. Nusbaum, 91 и 93; Weldon, 92), иногда нѣсколько вытянуто вдоль брюшной стороны яйца, не могутъ имѣть большого значенія, такъ какъ относятся къ формамъ, наиболѣе уклоняющимся отъ первичныхъ способовъ дифференцировки листковъ.

Характерной чертой энтодермы ракообразныхъ является часто наблюдаемое раздѣленіе ея на пластическую и абортивную часть (Korschelt u. Heider, 92, p. 334, 336, 341, 345; Ю. Вагнеръ, 96; Фаусекъ, 97). Последней выпадаетъ временно на долю главная роль въ качествѣ провизорнаго пищеварительнаго органа зародыша; она состоитъ изъ разбѣянныхъ внутри желтка и на его поверхности блуждающихъ клѣтокъ (вителлофаги О. Нусбаума, 87) и представляетъ одну изъ составныхъ частей такъ называемыхъ желточныхъ клѣтокъ. Пластическая энтодерма сохраняется болѣе или менѣе долго въ видѣ небольшого, недифференцированнаго, покоящагося зачатка, который вступаетъ въ свои права только съ того момента, когда съ поглощеніемъ желтка (или съ химическимъ измѣненіемъ его) задача абортивной энтодермы является исчерпанной. Тогда абортивная энтодерма дегенерируетъ, а изъ пластической развивается дефинитивная средняя кишка ¹⁾.

¹⁾ Фаусекъ (97) допускаетъ превращеніе всей энтодермы въ такой провизорный зародышевый органъ, полную дегенерацию ея и затѣмъ возстановленіе средней кишки изъ элементовъ другого зародышеваго листка, напр., изъ эктодермы, какъ это предполагаетъ Геймонсъ (Heymons, 95) и еще раньше наблюдали нѣчто подобное Voelzkow и Graber у нѣкоторыхъ

У *Lernaea*, такого раздѣленія энтодермы на пластическую и абортивную часть не наблюдается. Это тѣмъ болѣе замѣчательно, что яйца содержатъ здѣсь значительное количество желтка. Тѣ же желточные клѣтки, которыя разжижаютъ и перевариваютъ желтокъ и имѣютъ сначала характеръ типичныхъ вителлофаговъ ¹⁾, къ концу эмбриональнаго развитія выходятъ на брюшную поверхность желтка и образуютъ зачатокъ эпителія средней клѣтки. Во время развитія желточныхъ клѣтки играютъ роль настоящихъ фагоцитовъ (напр. при разрушеніи спинныхъ органовъ); онѣ могутъ при этомъ выступать изъ желтка; но и эти клѣтки не погибаютъ, а несомнѣнно принимаютъ участіе въ образованіи кишечнаго эпителія. Весьма вѣроятно, что у *Copepoda* можно прослѣдить постепенную дифференцировку абортивной энтодермы, такъ какъ здѣсь наблюдается постепенное накопленіе желтка въ яйцѣ и полный рядъ измѣненій въ строеніи послѣдняго, какъ по телолецитальному, такъ и по центрolecитальному типу.

У нѣкоторыхъ *Phyllopoda*, по Гроббену (Grobben, 79) и Самассѣ (Samassa, 93), средняя кишка дифференцируется въ видѣ плотнаго тяжа клѣтокъ, между которыми впоследствии появляется полость, а желтокъ остается въ первичной полости тѣла. Послѣднее наблюдается и у нѣкоторыхъ

насекомыхъ, или изъ элементовъ мезодермы, какъ это принимается самъ Фау-секъ по отношенію къ головоногимъ на основаніи своихъ наблюденій. Мнѣ кажется, что Гейдеръ (Heider, 97) вполне справедливо высказываетъ сомнѣніе въ возможности убѣдиться безусловно, что *вся* энтодерма превращается въ провизорный органъ и что отъ нея не осталось покоящихся зачатковъ (latente Keime); чрезвычайно трудно точно установить, что входить въ составъ того или другого листка въ тѣхъ случаяхъ, когда ходъ развитія уклоняется отъ своей типичной формы. Въ указанныхъ примѣрахъ имѣется та общая черта, что дефинитивная энтодерма при первомъ своемъ появленіи сама чрезвычайно напоминаетъ такіе покоящіеся зачатки. У насекомыхъ вопросъ сводится къ точному опредѣленію происхожденія зачатка, у головоногихъ, можетъ быть, болѣе къ тому или иному толкованію наблюденій, чѣмъ къ фактическому противорѣчію (ср. Korschelt, 93).

¹⁾ Желточные клѣтки, вѣрнѣе ядра, какъ было въ своемъ мѣстѣ указано (стр. 54—55), имѣютъ часто то строеніе, которое обыкновенно принимается за признакъ дегенерации (фрагментации). Это показываетъ только, съ какой осторожностью нужно судить о роли и дальнѣйшей судьбѣ эмбриональной клѣтки по ея внѣшнимъ признакамъ.

Isopoda по Макъ Мёрричу (Mc Murrich, 95); у нихъ кишечникъ образуется главнымъ образомъ разрастаніемъ передней и задней кишки, а средней кишкѣ соответствуетъ только мѣсто впаденія печеночныхъ придатковъ, которые погружены въ желтокъ. У тѣхъ и другихъ формъ желтокъ поглощается постепенно клѣтками, которыя перечисленные авторы относятъ мезодермѣ. Гроббенъ и Самасса производятъ отъ нихъ жировое тѣло. Макъ Мёрричъ называетъ ихъ вителлофагами и производитъ отъ нихъ кровяныя тѣльца, соединительную ткань, мускулы и, можетъ быть, сердце; въ построении средней кишки онѣ участія не принимаютъ. Если эти наблюденія вѣрны, то у нѣкоторыхъ *Isopoda* мы бы имѣли совершенно исключительное для Crustacea отношеніе зародышевыхъ тканей къ желтку наряду, можетъ быть, съ присутствіемъ въ немъ и настоящихъ вителлофаговъ, т. е. абортивной энтодермы; для другихъ Arthropoda извѣстны аналогичные факты (*Diplopoda*, *Diptera*, ср. Korschelt u. Heider, 91). Что касается *Phyllopoda*, то тутъ принадлежность элементовъ желтка къ мезодермѣ кажется сомнительной. Желточные клѣтки отрываются отъ общаго мезоэнтодермическаго зачатка, когда средняя кишка еще отъ него не обособлена или даже непосредственно отъ бластодермы (ср. Samassa, 93; Haescker, 94). Положеніе желтка въ первичной полости тѣла, можетъ быть, объясняется тѣмъ, что *Cladocera* утратили желтокъ (какъ напр. *Moina*, ср. Grobben, 79; Samassa, 93) и въ связи съ этимъ выработался тотъ сокращенный способъ развитія средней кишки (безъ обрастанія желтка), который наблюдается у нихъ теперь. Тѣ формы, у которыхъ яйца обладаютъ большимъ количествомъ желтка, можетъ быть, приобрѣли его вторично, но сохранили сокращенный способъ развитія средней кишки.

Мезодермическія образованія. Въ настоящее время взгляды на составъ, значеніе и происхожденіе мезодермы настолько различны, что самъ по себѣ терминъ „мезодерма“ выражаетъ очень мало. Къ мезодермѣ относятъ все, что нельзя отнести непосредственно къ экто—или къ энтодермѣ. Съ этимъ терми-

номъ иногда не связано даже строго опредѣленнаго реальнаго представленія, а теоретическія настолько разнообразны, что не могутъ быть сведены къ одной общей схемѣ.

Взглядъ Клейненберга (Kleinenberg, 86), что мезодермы въ смыслѣ зародышеваго листка вовсе не существуетъ давно утратилъ соль революціонной мысли и не поражаетъ больше смѣлостью своего скептицизма. Клейненбергъ высказалъ надежду, что развитіе всѣхъ органовъ будетъ при лучшихъ методахъ изслѣдованія прослѣжено до перваго момента происхожденія ихъ отъ одного изъ первичныхъ листковъ или, какъ онъ выражается, „erwarte viele Organanlagen aus dem Sumpf des Mesoderms herausgefischt und an ihre natürliche Stelle versetzt zu sehen“. Это предположеніе безспорно уже оправдалось во многихъ случаяхъ (напр. по отношенію къ нервной системѣ головоногихъ, къ нервно-мышечнымъ зачаткамъ аннелидъ и т. д.), но едва-ли его можно распространять на всѣ такъ называемыя мезодермическія образованія уже потому, что часто элементы мезодермы, обозначаются въ бластулѣ или во время сегментаціи одновременно съ обоими первичными зародышевыми листками и отъ послѣднихъ совершенно независимы ¹⁾).

При всей неопредѣленности понятія „мезодермы“ безъ этого термина обойтись чрезвычайно трудно, что ясно видно

¹⁾ Теорія бр. Гертвига (O. u. R. Hertwig, 81) производитъ мезодерму (мезобластъ) отъ энтодермы на томъ основаніи, что въ тѣхъ случаяхъ, когда она образуется въ видѣ эпителиальныхъ складокъ, она обнаруживаетъ тѣсную связь съ энтодермой. Брэмъ (Brauer, 95) даетъ этому удачное механическое объясненіе: „eine Faltung gegen die Furchungshöhle wird offenbar leichter da stattfinden können, wo die Keimschicht selbst schon eine Faltung nach dieser Seite hin erfahren hat und wo folglich ein geringerer Widerstand zu überwinden ist als da, wo eine Krümmung in entgegengesetzter Richtung vorliegt. Die Konkavität des inneren Gastrulablattes wird dafür sprechen, dass die mesodermale Einstülpung von diesem Blatte gebildet wird anstatt von dem konvexen äusseren“. Въ общемъ мѣстомъ образованія мезодермы является граница между обоими первичными листками, и въ тѣхъ случаяхъ, когда энтодерма рано обособляется, какъ напр. у *Lernaea*, мезодерма кажется генетически связанной съ эктодермой. Подъ вліяніемъ Coelomtheorie часто говорить о мезоэнтодермѣ и избѣгаютъ термина „мезоэктодермы“, имѣющаго такое же право на существованіе.

изъ попытокъ, сдѣланныхъ въ этомъ направленіи, напр., въ учебникѣ Берга (Bergh, 95). Пришлось бы иначе замѣнить общезвѣстный терминъ въ каждомъ данномъ случаѣ нѣсколькими, что при современномъ уровнѣ нашихъ знаній повело бы къ созданію терминологіи, можетъ быть, болѣе опредѣленной, но безконечной, такъ какъ въ каждомъ терминѣ отражались бы по необходимости теоретическія представленія его автора. Примѣнить, напр., названіе „Muskelplatten“ къ мезодермѣ *Lernaea*, гдѣ нѣтъ полосокъ, или къ мезодермѣ *авнелиды*, гдѣ большая часть мышцъ развивается изъ другихъ источниковъ (Э. Мейеръ, 98), совершенно невозможно.

Мысль Клейненберга, что мезодерма представляетъ „eine Bildung in welcher ungleichwerthige Bestandtheile nur scheinbar in eine einheitliche Masse vereinigt sind“ уже не могла папести сильнаго удара ученію о трехъ зародышевыхъ листкахъ, какъ оно было выражено Бальфуromъ (Balfour, 81). Этотъ ударъ былъ ему нанесенъ раньше теоріей мезодермы братьевъ Гертвигъ (O. u. R. Hertwig, 81). Слова Клейненберга: „Vor allem leugne ich aber, dass die Coelomsäcke und das gesammte Mesoderm in einen Begriff zusammenfallen: die ersteren können nur ein Organ oder eine Organanlage unter den vielen sein, aus denen das sogenannte mittlere Keimblatt sich aufbaut“ были въ сущности уже сказаны въ Coelomtheorie. Последняя гласитъ, „dass man unter dem Worte „mittleres Keimblatt“ bisher zwei ganz verschiedene Bildungen zusammengefasst hat, und dass es jetzt nothwendig ist, an Stelle des alten unbestimmten zwei neue schärfere Begriffe einzuführen“. Въ среднемъ листкѣ нужно различать „zwei Dinge, die genetisch, morphologisch und histologisch ganz verschiedenartig sind“ (O. Hertwig, 96). Такъ какъ зародышевый листокъ опредѣляется какъ „eine Lage embryonaler Zellen, die wie ein Epithel angeordnet sind und zur Oberflächenbegrenzung des Körpers dienen“ (l. c., 96), то изъ стараго понятія о мезодермѣ выдѣляется понятіе о мезенхимѣ, которая противопоставляется зародышевымъ листкамъ вообще. Понятіе о мезодермѣ расчленилось такимъ образомъ на два, и если въ защиту единства мезодермы

высказываются время отъ времени и до сихъ поръ (Rabl, 89; Hantschek, 94), то въ этихъ попыткахъ бросается въ глаза крайній догматизмъ, стоящій теперь въ ощутительномъ противорѣчїи съ фактами ¹⁾.

Понятіе о мезодермѣ собственно, т. е. о мезобластѣ бр. Гертвигъ, неразрывно связано съ понятіемъ о цѣломѣ или вторичной полости тѣла. Мезодерма — стѣнка цѣлома, какимъ-бы путемъ она ни образовалась (инвагинаціей, пролифераціей, изъ телобластовъ или изъ разсѣянныхъ клѣтокъ). Если мы говоримъ о мезодермѣ у животныхъ, не имѣющихъ ясно обособленной вторичной полости тѣла, то этимъ самымъ предполагается, что она нѣкогда у нихъ была и утрачена. Иногда такое предположеніе дѣлается только на основаніи родства этихъ формъ съ типичными Coelomata, напр., относительно ракообразныхъ, которыхъ Coelomtheorie относитъ къ Enterocoelia. Цѣломъ свойственъ далеко не всѣмъ Metazoa, даже если причислять къ Coelomata и Platodes (Hantschek, 94) и поэтому мезодерма прежде всего не зародышевый листокъ, равнозначущій остальнымъ.

Дать опредѣленіе зародышевому листку вообще, едва ли не труднѣе, чѣмъ мезодермѣ ²⁾. Широкое опредѣленіе бр. Гертвигъ въ сущности говоритъ очень мало и они совершенно произвольно останавливаются только на 4 листкахъ. Съ ана-

¹⁾ Брэмъ (Bragm, 95) считаетъ непослѣдовательнымъ различать два рода мезодермы по способу образованія ея, если не дѣлать того же и по отношенію къ энтодермѣ. Но и Coelomtheorie, и Клейненбергъ, и Мейеръ возражаютъ противъ единства мезодермы повсе не потому, что способы образованія ея различны у разныхъ формъ, но на основаніи того, что у одной и той же формы существуютъ различные источники образованія мезодермы и что изъ различныхъ частей мезодермы развиваются органы, совершенно различные морфологически (бр. Гертвигъ) или филогенетически (Э. Мейеръ).

²⁾ Для того чтобы опредѣлять зародышевые листки необходимо знать ихъ морфологическую и органоогическую сущность, т. е. ихъ гомологіи и аналогіи. Приблизительно со времени появленія Coelomtheorie, хотя и независимо отъ нея (Kölliker, 84), и до сихъ поръ господствуетъ чисто морфологическая точка зрѣнія на листки, поддерживаемая и противниками этой теоріи (Bergh, 95); ея строго придерживаются не только въ толкованіи эмбриологическихъ процессовъ (напр. Neumons, 95; Maas,

томической точки зрѣнія тоже непонятно, почему Metazoa могутъ быть только 2 или 4-слойными. Если вести счетъ слоямъ организма по стѣнкамъ тѣхъ полостей, которыя его пронизываютъ, то я не вижу причины не принимать въ расчетъ стѣнокъ замкнутой кровеносной системы, и животныхъ, обладающихъ ею, считать только 4-слойными.

Задача эмбриологiи выяснить филогенезъ органовъ и ихъ гомологiи, и для этой цѣли служатъ постоянно дѣлаемые сравненiя отдѣльныхъ стадiй развитiя однихъ формъ со взрослымъ состоянiемъ другихъ или зародышевыхъ зачатковъ однихъ съ готовыми органами другихъ. Первичные листки могутъ быть сравниваемы со слоями тѣла Coelenterata, если не признавать Геккелевской Gastraea, которая въ сущности сама не болѣе, какъ схема этого типа животнаго царства.

98), но и въ объясненiи явленiй бесполого размноженiя (Hjort, 94, Chun, 95), которыя выстъ съ явленiями регенерацiи и дали поводъ отрицать у зародышевыхъ листковъ опредѣленное органоогическое значенiе. Явленiя регенерацiи, быть можетъ, должны быть рассматриваемы съ совершенно иной точки зрѣнія, независимой отъ какихъ бы то ни было эмбриогическихъ обобщенiй; проспективное значенiе (prospective Bedeutung) зародышевыхъ клетокъ, съ которымъ выстъ дѣло эмбриологiи, и ихъ проспективная способность (prospective Potenz, Driesch), обнаруживающаяся въ явленiяхъ регенерацiи, во всякомъ случаѣ не одно и то же. Съ бесполомъ размноженiемъ приходится считаться всякой теорiи зародышевыхъ листковъ. Наблюдаемые тутъ явленiя представляютъ ей серьезныя затрудненiя, не только благодаря своей своеобразности, но и потому, что и сами они пока совершенно не могутъ быть сведены къ общей схемѣ. Здѣсь пока господствуетъ по видимому полная анархiя. Приложимость къ этимъ явленiямъ тѣхъ эмбриогическихъ критерiевъ, которыми мы располагаемъ теперь, кажется сомнительной (ср. Seeliger, 96).

Морфологическому взгляду на зародышевые листки Брэмъ (Bragm, 95) противопоставляетъ другой—чисто физиологическiй или органоогическiй. Онъ указываетъ на то, что понятiе о зародышевыхъ листкахъ исторически сложилось какъ органоогическое. По его мнѣнiю зародышевые листки (Keimblätter) прежде всего зачатки органовъ и, напр., энтодерма опредѣляется не какъ внутреннiй слой гастролы или вообще первой двуслойной стадiи, а какъ зачатокъ эпителия средней кишки. Зародышевые листки только аналогичны, и ихъ нужно отличать отъ слоевъ зародыша (Keimschichten), которые, будучи чисто топографическимъ понятiемъ, могутъ быть въ различной степени гомологичны и аналогичны.

Гейдеръ (Heider, 97) сдѣлалъ попытку примирить оба взгляда, и та промежуточная точка зрѣнія («phylogenetische Betrachtungsweise»), которой

Они общи всѣмъ Metazoa и поэтому могутъ быть названы первоорганами, даже если не придавать имъ строго определеннаго органоогического значенія. Въ этомъ и заключается все, что есть безспорнаго въ теоріи зародышевыхъ листковъ.

Совершенно не то съ мезодермой. Уже Геккель (Е. Haeckel, 77) различалъ ее въ качествѣ вторичнаго листка отъ обоихъ первичныхъ. Такъ какъ тогда вопросъ о самостоятельномъ значеніи половыхъ клѣтокъ еще не былъ выдвинутъ, то въ гаструлѣ нельзя было искать никакихъ другихъ источниковъ мезодермы, кромѣ обоихъ первичныхъ листковъ. „Mit der Bildung des Mesoderms hört wenigstens eines der beiden primären Keimblätter—oder beide zugleich—auf als solche zu existiren; eines oder beide sind dadurch in mehrere secundäre Keimblätter zerfallen“. Геккель смотрѣлъ, такимъ образомъ, на вторичные листки, какъ на промежуточную морфологическую единицу между настоящими зародышевыми листками и органами, и оставлялъ открытымъ вопросъ объ ихъ гомологіи (р. 67).

онъ придерживается, кажется мнѣ пока болѣе подходящей. Считая зародышевые листки понятіемъ въ своей основѣ прежде всего морфологическимъ, онъ предполагаетъ за ними и определенное, хотя бы и въ широкихъ предѣлахъ, органоогическое значеніе. Противъ послѣдняго можно выставить только единичные эмбриологические факты, изъ которыхъ большое значеніе пѣютъ тѣ немногіе случаи, когда развитіе мало отклоняется отъ общезвѣстныхъ нормъ, и когда не трудно опредѣлить, что относится къ тому или другому, листку (Neumons, 95). Но нерѣдко тѣ или другіе элементы относятся къ тому или другому листку только на основаніи ихъ топографическихъ отношеній въ моментъ ихъ гистологическаго обособленія, хотя бы эти топографическія отношенія представляли весьма отдаленную аналогію съ тѣмъ, что наблюдается въ типичныхъ случаяхъ. Мнѣ кажется, что нельзя принимать принадлежность данныхъ элементовъ къ тому или другому листку въ такихъ случаяхъ доказанной и выводить отсюда заключеніе, что «die Keimblätter nicht als histologisch—physiologische Einheiten aufzufassen sind» (Bergb, 95). Органоогическое значеніе листковъ не уничтожается и такими фактами, какъ пзращеніе ихъ у губокъ, такъ какъ еще вопросъ, насколько слои тѣла этихъ животныхъ сравнимы со слоями тѣла Coelenterata (Maas, 98).

Казалось бы, что перечисленными мнѣніями исчерпывается все возможное, но недавно Самасса (Samassa, 98) предложилъ новую «vergleichend-ontogenetische Methode». Зародышевые листки не гомологичны и не аналогичны. «Theoretisch ist also eine unbeschränkte Zahl von Keimblätter denkbar, welche unter sich nur teilweise oder gar nicht homolog sind... Die Hauptsache ist zu zeigen wie die verschiedenen Keimblätter aus einander entstanden sind». Приведенной выдержки достаточно, чтобы оцѣнить этотъ «методъ».

Бальфуръ (81) былъ того мнѣнія, что 1) „das Mesoblast anfänglich nicht eine selbständige Zellmasse zwischen den beiden primären Blättern bildete, sondern dass es zunächst aus Differenzirungen der beiden Blätter entstand, *dass somit sein Zustand im Embryo als selbständige Schicht von noch undifferenzirten Zellen ein secundärer Zustand ist*, herbeigeführt durch dass allgemeine Streben nach Vereinfachung der Entwicklung und Verzögerung der histologischen Differenzirung“. 2) „Mit der Differenzirung des Mesoblasts als besondere Schicht verloren die beiden primären Blätter grossentheils die ihnen ursprünglich zukommende Fähigkeit, Muskel—und Bindegewebisdifferenzirungen, das Epithel der Excretionsorgane und die Fortpflanzungszellen hervorzubringen. 3) Das Mesoblast sämtlicher triploblastischen Metazoen ist, sofern diese Formen von einem gemeinsamen triploblastischen Vorfahren abstammen, ein homologes Gebilde“. Последнее положеніе, говоритъ Бальфуръ, вытекаетъ изъ второго и было бы вѣрно, прибавлю я отъ себя, если бы было доказано, что способность производить мышцы и соединительную ткань, дѣйствительно утрачена первичными листками всѣхъ Bilateralia, т. е. всѣхъ формъ, въ онтогенезѣ которыхъ мезодерма появляется въ видѣ особаго зачатка; другими словами, если бы было доказано, что процессъ, описанный въ положеніяхъ 1 и 2, произошелъ только одинъ разъ у общаго предка всѣхъ Bilateralia. Противъ этого можно привести не мало возраженій, такъ имѣются наблюденія, доказывающія участіе первичныхъ листковъ въ образованіи тканей, считаемыхъ мезодермическими. Помимо этого трехслойный предокъ Bilateralia еще болѣе гипотетиченъ, чѣмъ Gastraea. Во всякомъ случаѣ и съ точки зрѣнія Бальфура мезодерма не можетъ быть сравниваема, подобно первичнымъ листкамъ, съ какимъ бы то ни было опредѣленнымъ органомъ, и самостоятельность ея только вторичное явленіе. Мезодерма чисто эмбриологическое понятіе; она представляетъ зачатокъ филогенетически гетерогенныхъ, но аналогичныхъ тканей.

Полежаевъ (Poléjaeff, 93) идетъ въ этомъ направле-

ниі еще дальше. Всѣ клѣтки гастролы и даже болѣе позднихъ стадій развитія онъ считаетъ потенціально равнозначущими бластомерамъ. То же значеніе имѣютъ и элементы мезодермы при появленіи ея у зародыша. Этимъ объясняется связь половыхъ элементовъ то съ тѣмъ, то съ другимъ листкомъ. Поэтому безразлично, который изъ обоихъ первичныхъ листковъ даетъ происхожденіе среднему. Способы дифференцировки средняго листка измѣнялись въ филогенезѣ, въ томъ же направленіи, какъ и способы дифференцировки энтодермы (т. е. иммиграція и деламинація, затѣмъ инвагинація). Цѣломическіе мѣшки находятся въ тѣхъ же генетическихъ отношеніяхъ къ энтодермѣ, въ какихъ послѣдняя находится къ бластодермѣ. Клейненбергъ, по мнѣнію Полежаева, поступаетъ совершенно непослѣдовательно, признавая только 2 зародышевыхъ листка и отрицая то же значеніе у мезодермы ¹⁾).

Если смотрѣть на зародышевые листки только какъ на топографическое понятіе и эмбриологическій терминъ, то конечно можно различать листки перваго, втораго и, быть можетъ, нѣсколькихъ слѣдующихъ порядковъ. Но тогда самое понятіе о зародышевомъ листкѣ теряетъ всякое теоретическое значеніе, пока не будетъ доказана для листковъ всѣхъ порядковъ, ихъ гомологія съ опредѣленными органами нисходящаго ряда предковъ и пока не будутъ выяснены генетическія отношенія этихъ органовъ какъ къ первичнымъ листкамъ, такъ и другъ къ другу.

Цѣломъ свойственъ даже далеко не всѣмъ Bilateralia. Онъ очень ясно и однородно можетъ быть охарактеризованъ у всѣхъ животныхъ, обладающихъ имъ, какъ физиологически (экскреторная и фагоцитарная функціи и извѣстная связь съ половыми железами), такъ и морфологически (непрерывная эпителиальная стѣнка, сообщеніе съ наружной средой, отношенія къ кровеносной системѣ, связь съ половыми железами).

¹⁾ Такого же взгляда на зародышевые листки придерживается и Н е у т о н з (95), но сомнѣвается въ возможности причислять къ нимъ и мезодерму.

Онъ у нихъ аналогиченъ и, весьма вѣроятно, также гомологиченъ ¹⁾).

Цѣломъ представляетъ органъ, который, уже начиная съ *Annelides*, является въ модифицированной и усложненной формѣ. Несомнѣнно, что онъ былъ инымъ въ моментъ своего перваго появленія. Отъ него дифференцируются теперь мощныя туловищныя мышцы. Разумѣется, его функціи не исключаютъ возможности присутствія въ немъ мышцъ и въ его предполагаемомъ первоначальномъ видѣ; эти мышцы могли впоследствии вытѣснить первичную мускулатуру стѣнки тѣла по принципу субституціи (*Kleinenberg*) и потерять связь со своимъ „*Mutterboden*“, какъ это и предполагаетъ Э. Мейеръ (*E. Meyer*, 90). Тоже можно сказать и о соединительно-тканыхъ образованіяхъ (Мейеръ, 98, стр. 304).

Изъ всѣхъ попытокъ свести цѣломъ къ его первоначальной формѣ наименьшее будущее имѣть теперь *Coelomtheorie* братьевъ Гертвигъ, быть можетъ, именно потому, что, опредѣляя мезобластъ какъ зародышевый листокъ, они естественно искали первоисточника цѣлома у *Coelenterata* (ср. Н. Е. *Ziegler*, 98).

Другія теоріи производятъ цѣломъ отъ разросшихся половыхъ железъ (*Hatschek*, 77a и 78, *Rabl*, 79; *Bergh*, 85;

¹⁾ Холодковскій (92) дѣлитъ *Coelomata* на *Genitocoelia* и *Enterocoelia* по способамъ образованія у нихъ цѣломической мезодермы, которые на мой взглядъ имѣютъ не больше значенія для классификаціи, чѣмъ различныя способы образованія энтодермы. *Montgomery* (97) отрицаетъ гомологию цѣлома въ различныхъ группахъ на томъ основаніи, что сама полость его является дериватомъ то сегментаціонной полости, то гастральной, то новообразованіемъ. Онъ не хочетъ видѣть строгаго различія между первичной полостью тѣла и цѣломической и предполагаетъ, что полость тѣла развивалась въ различныхъ группахъ вполне самостоятельно. Отрицать рѣзкое различіе между первичной и вторичной полостью тѣла теперь едва ли возможно. Первая дѣйствительно не можетъ быть сравниваема ни съ отдѣльнымъ органомъ, ни съ суммой органовъ, чего нельзя сказать о второй. Откуда происходитъ сама полость, совершенно безразлично, какъ на это давно указалъ Клейнбергъ (l. c.), возражая противъ *Coelomtheorie*, своей извѣстной фразой, что „*Loch bleibt Loch in der ganzen Welt*“. Для того, чтобы доказать гомологию двухъ полыхъ органовъ, достаточно доказать гомологию ихъ стѣнокъ.

Е. Мейер 90 и 98) ¹⁾ или отъ экскреторнаго органа, построеннаго по типу антеннальной и раковинной железокъ ракообразныхъ ²⁾ и въ свою очередь происшедшаго изъ протонефридія (R. Lankester, 73; Н. Е. Ziegler 85, 88, 98; Фаусекъ, 98). Важно то, что обѣ теоріи видятъ въ мезодермѣ опредѣленный модифицированный органъ и знаютъ, среди какихъ животныхъ имъ слѣдуетъ искать его прототипа. Правда, что согласно Э. Мейеру „вторичная цѣломическая мезодерма или мезоэпителий“ представляетъ съ филогенетической точки зрѣнія „первичную половую ткань, первоначальные элементы которой, т. е. пропационныя клѣтки, уже дифференцировались у прародителей Metazoa до раздѣленія общей массы соматическихъ клѣтокъ на экто-и энтодерму“. Поэтому цѣломическая мезодерма „приобрѣтаетъ значеніе первооргана, притомъ еще болѣе древняго, чѣмъ оба первичныхъ зародышевыхъ пласта“ (стр. 306). „Мезоэпителий имѣетъ филогенетическое значеніе первооргана, подобно наружному и внутреннему зародышевымъ пластамъ“ (стр. 330) и „телобласты мезодермальныхъ полюсовъ берутъ свое начало не отъ первичныхъ зародышевыхъ пластовъ, а непосредственно отъ бластомеръ“ (стр. 293). Что половые элементы представляютъ первоорганъ болѣе древній, чѣмъ первичные листки, противъ этого никто спорить не будетъ. Но мнѣ кажется невозможнымъ придавать то же значенію и цѣлотелію уже потому, что какъ таковой онъ отсут-

¹⁾ Теорія принадлежитъ собственно Бергу и Мейеру, такъ какъ Гатчекъ и Рабль не разработали этой идеи, а только высказали ее мимоходомъ. Въ послѣднее время Гатчекъ возвратился къ Enterocoeltheorie и считаетъ какъ протонефридіи, такъ и гонады плоскихъ червей дериватами цѣлома, но не единственными такъ какъ у нихъ „das blasige Parenchym des Körpers scheint dem peritonealen Epithel der Anneliden zu entsprechen“ (Hatschek, 94). Рабль вовсе не затронулъ этого вопроса въ своей теоріи мезодермы (89), а Бергъ нѣсколько замѣнилъ съ тѣхъ поръ свои взгляды.

²⁾ т. е. по типу той простой схемы, которую для нихъ далъ въ свое время Гроббенъ (Grobben, 80) и которая до настоящаго времени приложена вполнѣ только къ раковинной железн. Антеннальная железа устроена гораздо сложнее (Marchal, 92) и часто не безъ труда можетъ быть сравнена со схемой Гроббена.

ствуесть у многих Metazoa. Кѣтки целотелія не просто абортивные половые элементы; многія изъ нихъ, если не всѣ, вполне утратили значеніе элементовъ размноженія и съ перваго момента своего появленія у зародыша предназначены для иныхъ функцій. Изъ половыхъ железъ (плоскихъ червей) выдѣлилась извѣстная часть въ качествѣ своеобразнаго органа точно такъ же, какъ, можетъ быть, нѣкогда элементы размноженія предковъ Metazoa послужили, согласно Гетте (Goette, 86) и Заленскому (Salensky, 86), источникомъ для дифференцировки энтодермы, и рѣчь идетъ о филогенезѣ именно этого новаго органа. Что половые элементы остаются съ нимъ связанными (если даже считать эту связь первичной), не даетъ еще основанія считать его такимъ же древнимъ, какъ и они сами.

Э. Мейеръ (98) различаетъ у аннелидъ первичную и вторичную мезенхиму. Последняя является дериватомъ цѣломической мезодермы и производитъ только продольную мускулатуру стѣнки тѣла. Она слѣдовательно входитъ въ составъ понятія о цѣломической мезодермѣ. Первичная мезенхима или мезодерма „не имѣетъ значенія морфологической единицы, а обазывается лишь сборной зародышевой тканью, заключающей въ себѣ зачатки различныхъ гетерогенныхъ тканей и органовъ“ (I. с., стр. 306). Она происходитъ изъ цѣлаго ряда эктодермическихъ нервно-мышечныхъ зачатковъ и производитъ, кромѣ провизорныхъ мышцъ личинки, многочисленныя дефинитивныя мышцы (придатковъ туловища и головы, мезентеріевъ и диссепиментовъ, кишечника; подкожныя кольцевыя и діагональныя мышцы, поперечныя и вертикальныя), которыя можно назвать первичными, какъ унаслѣдованныя отъ „паренхиматозныхъ предковъ, т. е. хищныхъ турбелларій (E. Meuer, 90). Точно также первичныя соединительно-тканныя образованія, происходящія изъ первичной мезенхимы, могутъ быть противопоставлены вторичнымъ — дериватамъ мезодермальныхъ полосокъ.

Такимъ образомъ, какъ реальное представленіе, первичная мезенхима Э. Мейера соотвѣтствуетъ тому понятію о мезенхимѣ, которое установлено бр. Гертвигъ, если только

исключить изъ послѣдняго вторичную мезенхиму. Его опредѣленіе мезенхимы совпадаетъ съ тѣмъ, которое Клейнбергеръ даетъ мезодермѣ вообще (стр. 179) и, какъ теоретическое представленіе, сильно отличается отъ опредѣленія бр. Гертвигъ. Послѣдніе впрочемъ лигдѣ не говорятъ, что такое мезенхима. Это не органъ и не зародышевой листокъ, и въ то же время О. Hertwig постоянно относитъ ее къ среднему или среднимъ листкамъ.

«Embryonale Zellen welche einzeln aus dem epithelialen Verbande ausscheiden, halten wir für etwas von den Keimblättern Verschiedenes und legen ihnen den besonderen Namen der Mesenchymkeime oder Urzellen des Mesenchyms bei. Sie können sich sowohl bei zweiblättrigen als auch bei vierblättrigen Thieren entwickeln. Sie dienen dazu, zwischen den epithelialen Begrenzungs lamellen ein mit zerstreuten Zellen versehenes Secret—oder Bindegewebe zu erzeugen, dessen Zellen indessen gleich den epithelialen Elementen die mannigfachen Differenzirungen eingehen können. So entstehen aus ihnen die zahlreichen Formen der Binde substanz, Muskelfaserzellen, Nervengewebe, Blutgefäße und Blut. Das Secretgewebe im einfachen oder im differenzirten Zustande mit allen seinen Derivaten bezeichnen wir als Mesenchym». (О. и. R. Hertwig, 1881).

Насколько я могу себѣ представить филогенетическое значеніе мезенхимы, логически вытекающее изъ Coelomtheorie, на ея образованіе нужно смотрѣть, выражаясь метафорически, какъ на первую попытку двуслойныхъ формъ усложнить свою организацію. Какъ у Protozoa отдѣльныя части протоплазмы одной и той же клѣтки, такъ у Coelenterata отдѣльные элементы одной и той же ткани дифференцированы сложнѣйшимъ образомъ. Едва ли найдется другая ткань, которая могла бы сравниться съ соединительной тканью ктепифоръ, по разнообразію своихъ элементовъ. Органы мезенхиматознаго происхожденія, имѣютъ большею частью филогенетически-провизорное значеніе и кореннымъ образомъ отличаются отъ аналогичныхъ органовъ и тканей эпителиальнаго происхожденія. Coelomtheorie принимаетъ, что мезобласть не имѣетъ

никакой генетической связи съ мезенхимой; но онъ можетъ, какъ и остальные зародышевые листки, отдѣлять отъ себя элементы мезенхимы. Съ появленіемъ мезобласта мезенхима утрачиваетъ въ своемъ значеніи; мезенхиматозные органы и ткани вытѣсняются эпителиальными; мезенхима совершенно не производитъ первичной ткани и сравнительно мало мышцъ и остается только источникомъ образованія соединительной ткани, т. е. той ткани, функціи которой наименѣе односторонни и наименѣе опредѣленно выражены.

Гатчекъ (Hatschek, 85) различаетъ у аннелидъ два рода мезодермы: первичную мезодерму личинки мезенхиматознаго характера, имѣющую только провизорное значеніе, и вторичную мезодерму смѣшаннаго типа, которая распадается на эпителиальную и мезенхиматозную часть; изъ послѣдней развиваются многочисленныя дефинитивныя мышцы. Первичную мезодерму Гатчекъ производитъ отъ мезодермическихъ полосокъ и до послѣдняго времени (94) настаиваетъ на генетическомъ единствѣ всѣхъ мезодермическихъ образованій у всѣхъ Coelomata, включая сюда и Platyodes. Для него, слѣдовательно, не можетъ и быть вопроса о филогенетическомъ значеніи мезенхимы; она не болѣе, какъ часть средняго листка и понятіе чисто гистогенетическое.

Кащенко (96) указываетъ на давнѣйшія наблюденія Келликера, Рабля и Циглера, согласно которымъ мезенхима образуется у позвоночныхъ въ различныхъ частяхъ средняго пласта, и свои собственныя наблюденія, по которымъ въ образованіи мезенхимы участвуетъ и эктодерма. Онъ приводитъ затѣмъ болѣе новыя изслѣдованія миссъ Плеттѣ, Клатша, Купфера, Гороновича, доказывающія участіе эктодермы въ образованіи нѣкоторыхъ частей скелета. На этомъ основаніи Кащенко считаетъ мезенхиму „совокупностью зародышевыхъ клѣтокъ, которыя остались неупотребленными во время образованія эпителиальныхъ органовъ: она не имѣетъ ничего специфическаго, не имѣетъ даже опредѣленныхъ источника и времени происхожденія, потому что образуется отчасти непосредственно изъ продуктовъ сегментации“ (первичная мезенхима; у позвоночныхъ—меродиты, участіе которыхъ въ по-

строении тѣла зародыша—вопросъ открытый), „отчасти изъ различныхъ зародышевыхъ пластовъ (вторичная мезенхима) и притомъ въ теченіе довольно продолжительнаго періода развитія“. Изъ мезенхимы Кащенко производитъ одну только соединительную ткань, и уже по одному этому его воззрѣніе нельзя распространять на понятіе о мезенхимѣ вообще. Трудно допустить существованіе въ организмѣ даже зародыша „избытка“ недифференцированныхъ клѣтокъ, которыя только потому превращаются въ соединительную ткань, что имъ некуда дѣваться. Едва-ли затѣмъ можно предполагать такую „неопредѣленность“ времени и мѣста образованія соединительной ткани, отдѣльные зачатки которой безъ сомнѣнія имѣютъ различное филогенетическое значеніе.

Если въ настоящее время съ понятіемъ о мезодермѣ или мезобластѣ можно связать вполне опредѣленное реальное и теоретическое представленіе, какъ съ зачаткомъ цѣлома, то понятіе о мезенхимѣ до сихъ поръ сохраняетъ ту же неопредѣленность, которая долгое время была связана съ представленіемъ о среднемъ зародышевомъ листкѣ. Въ опредѣленіяхъ мезенхимы различныя филогенетическія и гистогенетическія соображенія переплетаются у разныхъ авторовъ въ самыхъ разнообразныхъ сочетаніяхъ.

Такъ называемая мезодерма аннелидъ слагается изъ цѣлаго ряда зачатковъ органовъ, унаслѣдованныхъ отъ плоскихъ червей (первичная мезенхима), и изъ зачатка одного первоначальнаго органа, парнаго и метамернаго (мезодермическія полоски), который находится въ связи, генетической или вторично пріобрѣтенной, съ половыми клѣтками. Уже у современныхъ аннелидъ этотъ органъ представляетъ сложную дифференцировку частей, изъ которыхъ нѣкоторыя пріобрѣли самостоятельное значеніе и совершенно отъ него обособились, сохранивъ однако съ нимъ генетическую связь въ онтогенезѣ (вторичная мезенхима). Такія части цѣломической мезодермы вытѣснили по принципу субституціи нѣкоторыя аналогичныя ткани, филогенетически болѣе древнія. Во всякомъ случаѣ

Э. Мейеръ ясно показалъ, что это замѣщеніе происходитъ у *Annelides* въ гораздо болѣе слабой степени, чѣмъ принимали до сихъ поръ, и что во взросломъ состояніи у нихъ сохраняется очень много тѣхъ мезодермическихъ образованій, которыя считались провизорными.

Ракообразныя несомнѣнно произошли отъ *Annelides* и, слѣдовательно, для того, чтобы опредѣлить значеніе мезодермическихъ образованій первыхъ, необходимо по возможности точно установить гомологію отдѣльныхъ составныхъ частей мезодермы у тѣхъ и другихъ. При этомъ конечно недостаточно отдѣлить у *Crustacea* только целомическую мезодерму отъ первичной мезенхимы, считая послѣднюю за нѣчто единое. Какъ у *Annelides*, такъ и *Crustacea* она представляетъ комплексъ гетерогенныхъ частей. Но между тѣмъ какъ у кольчатыхъ червей генезисъ отдѣльныхъ зачатковъ первичныхъ мускуловъ ясно выраженъ въ онтогенезѣ, у ракообразныхъ этого не наблюдается. Первичная и вторичная мезенхима у послѣднихъ не различимы и происходятъ изъ одного зачатка вмѣстѣ съ целомической мезодермой, которая имѣетъ у нихъ повидимому значеніе рудиментарнаго органа. Поэтому эмбриологія не можетъ здѣсь установить искомыя гомологіи; онѣ могутъ быть опредѣлены только сравнительно-анатомическимъ путемъ и тогда въ свою очередь могутъ нѣсколько освѣтить общій характеръ и сущность процессовъ развитія.

Попытки различить у *Crustacea* два рода мезодермы „первичную“ и „вторичную“, сдѣланныя подъ вліяніемъ *Coelomtheorie* *), безспорно имѣютъ нѣкоторое основаніе въ наблюдаемыхъ фактахъ. Но эти два рода мезодермы совершенно не отвѣчаютъ ни первичной и вторичной мезодермѣ аннелидъ (т. е. мезенхимѣ съ одной стороны и целомелію и вто-

*) Названіе вторичной мезодермы прилагалось у ракообразныхъ кромѣ того въ совершенно иномъ смыслѣ. Этимъ терминомъ Рейхенбахъ (*Reichenbach*, 86), Моринъ (86), Лебединскій (89) и др. обозначаютъ своеобразныя блуждающія клетки, наблюдавшіяся у зародышей нѣкоторыхъ десятипалыхъ ракоповъ; даже принадлежность ихъ къ мезодермѣ часто сомнительна, и многія изъ нихъ должны быть отнесены къ желточнымъ элементамъ (Бучинскій, 94, стр. 199). Геймонъ называетъ ихъ парацитами (*Neumons*, 95).

ричной мезенхимѣ—съ другой), ни всей совокупности мезенхиматозныхъ зачатковъ и дѣлителью.

Гроббенъ (Grobben, 81) наблюдалъ у *Cetochilus* еще въ бластодермѣ 4 крупныхъ мезодермическихъ клѣтки, расположенныхъ въ одинъ поперечный рядъ. Онѣ затѣмъ иммигрируютъ во время гастрულациі въ blastocoel. Изъ нихъ двѣ среднія Гроббенъ считаетъ за первичныя клѣтки мезодермы, хотя и не прослѣдилъ ихъ дальнѣйшей судьбы, двѣ крайнія за первые дериваты мезодермическихъ телобластовъ.

Урбановичъ (85) предполагаетъ, что послѣднія даютъ матеріалъ для развитія мускулатуры наупліусовыхъ сегментовъ, а первичныя клѣтки мезодермы производятъ мускулатуру только слѣдующихъ сегментовъ. Къ такому заключенію его приводятъ собственныя наблюденія надъ развитіемъ *Cyclops*. Здѣсь онъ различаетъ первичную и вторичную мезодерму, изъ которыхъ первую онъ сравниваетъ съ мезенхимой братьевъ Гертвигъ, а вторую съ мезобластомъ. Первичная мезодерма происходитъ отъ эктодермы путемъ делампнаціи („почкованія“) и производитъ мускулатуру сегментовъ наупліуса. Вторичная мезодерма развивается въ видѣ двухъ полосокъ и даетъ матеріалъ для мезодермическихъ образований метанаупліальныхъ сегментовъ *) Такимъ образомъ Урбановичъ первый различилъ мезодерму наупліуса отъ мезодермы слѣдующихъ сегментовъ и далъ той и другой подѣ въліяніемъ Soolomtheorie особыя названія, созная впрочемъ, что эти 2 рода мезодермы не вполне соотвѣтствуютъ мезенхимѣ и мезобласту братьевъ Гертвигъ, такъ какъ, по его мнѣнію, мышцы наупліусовыхъ конечностей ничѣмъ не отличаются отъ мышцъ остальныхъ сегментовъ (стр. 34—35).

Въ томъ же смыслѣ Капио (Capic, 92) прилагаетъ назва-

*) На рис. 18 работы Урбановича изображена крупная клѣтка, которая обозначена материнской клѣткой вторичнаго мезодерма. Но въ текстѣ (стр. 21) онъ говоритъ, что «не видѣлъ на концѣ каждой полосы никакой клѣтки, которая по величинѣ превосходила бы другія и которую можно было бы сравнить съ Гачековскими Urzellen des Mesoderms личинокъ аннелидъ». По сравненію съ рис. 19 и 21, на которыхъ представлено по крупной половой клѣткѣ съ каждой стороны на заднемъ концѣ тѣла наупліуса, то же значеніе имѣеть, вѣроятно, и крупная клѣтка на рис. 18.

ніе вторичной мезодермы къ крупнымъ клѣткамъ, расположеннымъ у наупліусовъ различныхъ *Copepoda* на заднемъ концѣ тѣла.

За послѣдніе годы различіе между наупліальной и метанаупліальной мезодермой, но безъ всякаго отношенія къ Coelomtheorie было подчеркнута особенно Бергомъ (R. S. Bergh, 93a). Онъ наблюдалъ у *Mysis*, что въ метанаупліальномъ отдѣлѣ зародыша мезодерма образуется повторнымъ дѣленіемъ одного поперечнаго ряда телобластовъ („міобластовъ“) и располагается правильными поперечными (сначала по 1 на каждый сегментъ) и продольными (по 4 съ каждой стороны) рядами, тогда какъ въ наупліальномъ—элементы мезодермы расположены безъ опредѣленнаго порядка. Телобласты появляются сначала въ числѣ двухъ по бокамъ энтодермическаго зачатка, т. е. на краяхъ бластопора. Наупліальная мезодерма, по предположенію Берга, отщепляется *in loco* отъ эктодермы. Нѣчто подобное наблюдалъ у *Ligia* и *Oniscus* и Нусбаумъ (I. Nusbaum, 93).

По Мэкъ Мёрричу (Mc. Murrich, 95) вся мезодерма дифференцируется у цѣлаго ряда *Isopoda* изъ одного источника и только затѣмъ раздѣляется на наупліальную часть—изъ разсѣянныхъ безъ опредѣленнаго порядка клѣтокъ и метанаупліальную—изъ 8 телобластовъ, отдѣляющихъ отъ нея напередъ ряды болѣе мелкихъ клѣтокъ.

Ю. Вагнеръ (96) различаетъ у *Neomysis* первичное скопленіе мезодермы, которое обособляется отъ бластодермы вмѣстѣ съ энтодермическимъ зачаткомъ (мезоэнтодермы) и мезодермическія полосы, которыя развиваются насчетъ 4×2 крупныхъ материнскихъ клѣтокъ мезодермы, отдѣляющихъ напередъ ряды болѣе мелкихъ клѣтокъ. Эти телобласты иммигрируютъ изъ бластодермы непосредственно впереди бластопора. Первичное скопленіе мезодермы даетъ матеріалъ для образованія мышцъ обѣихъ паръ антеннъ. Мандибулярный сегментъ Вагнеръ относитъ къ метанаупліальной части зародышевой полосы и производитъ его мезодермическіе элементы отъ мезодермическихъ полосокъ.

Наконецъ Нусбаумъ (I. Nusbaum, 98) указываетъ на

двойственное происхождение мезодермы у паразитических *Isopoda (Cymothoa)*, въ противоположность Мэку Мёрричу. Науплиальная мезодерма возникаетъ изъ иммигрирующихъ въ области blastopora клетокъ, вмѣстѣ съ энтодермой и вителлофагами. Метанауплиальная развивается описаннымъ выше способомъ изъ 2 „Urmesoblasten“, которые появляются непосредственно впереди blastopora и вскорѣ производить 8 „Mesoteloblasten“. Нусбаумъ возвращается ко взгляду Урбановича на значеніе науплиальной и метанауплиальной мезодермы; онъ сравниваетъ науплиуса съ трохофорой и его мезодерму съ мезенхимой въ смыслѣ Coelomtheorie.

Нѣкоторыя различія наблюдаются вообще въ способѣ развитія разнообразныхъ гомодинамныхъ органовъ науплиусовыхъ и метанауплиальныхъ сегментовъ. Эктодерма науплиального отдѣла состоитъ у *Mysis* изъ расположенныхъ въ безпорядкѣ клетокъ, тогда какъ метанауплиальная развивается подобно мезодермѣ изъ телобластовъ, и клетки ея расположены правильными поперечными и продольными рядами (Bergh, 93a). То-же наблюдалось у ряда другихъ формъ (Nusbaum, 91, 93, 98; Bergh, 93b; Mc. Murrich, 95). Конечности науплиуса развиваются нѣсколько иначе, чѣмъ слѣдующія (ср. стр. 45—51; также Groom, 94; Schimkewitsch, 96), точно также и ганглии центральной нервной системы (ср. стр. 38—43). Не удивительно, что мезодерма представляетъ, какъ и другіе органы, извѣстныя различія въ науплиальномъ и метанауплиальномъ отдѣлахъ тѣла. Такъ какъ это явленіе распространяется и на всѣ другіе зачатки органовъ переднихъ сегментовъ и не представляетъ специфическаго свойства мезодермы, то его нельзя разсматривать только по отношенію къ послѣдней. Оно, очевидно, совершенно независимо отъ вопроса о единствѣ или двойственномъ происхожденіи мезодермы, вопроса, который долженъ быть рѣшенъ на почвѣ другихъ фактовъ. Считаю науплиуса членистой формой, я нахожу недопустимымъ предположеніе, чтобы мезодермическія образованія переднихъ сегментовъ тѣла ракообразныхъ развивались изъ первичной мезенхимы, а гомодинамныя имъ образованія слѣдующихъ сегментовъ — являлись бы дериватами цѣ-

лотелія. Иначе пришлось бы съ не меньшимъ основаніемъ считать не гомодинамными не только мышцы, но и конечности, и ганглии науплиальныхъ и метанауплиальныхъ сегментовъ.

Первичная мезодерма (мезенхима) аннелиды развивается непосредственно изъ эктодермы изъ ряда разстѣянныхъ въ опредѣленномъ порядкѣ первичномышечныхъ зачатковъ (Э. Мейеръ, 98), тогда какъ вторичная мезодерма (т. е. цѣлотелій и отдѣляющаяся отъ него вторичная мезенхима) развивается изъ пары первичныхъ клѣтокъ мезодермы. Имѣется-ли у ракообразныхъ такихъ же два источника мезодермы? Первичныхъ клѣтокъ мезодермы у нихъ съ полной достовѣрностью констатировано не было. Тѣ мезодермическіе телобласты, которые даютъ происхожденіе мезодермѣ однихъ метанауплиальныхъ сегментовъ, хотя бы ихъ было первоначально только 2, не могутъ быть поставлены въ параллель первичнымъ клѣткамъ мезодермы аннелиды, такъ какъ они производятъ не всю вторичную мезодерму. У тѣхъ формъ, у которыхъ метанауплиальная эктодерма и мезодерма не представляютъ правильнаго расположенія клѣтокъ рядами, первый зачатокъ мезодермы многоклѣточный. Иногда число клѣтокъ можетъ быть и невелико, и, если они могутъ быть названы телобластами, то въ совершенно иномъ смыслѣ, чѣмъ первичныя клѣтки мезодермы (ср. стр. 22). Описаны послѣднія только у нѣкоторыхъ *Copepoda* *).

*) Тѣ двѣ большія клѣтки, которыя наблюдалъ Гроббенъ (79 и 81) у *Branchipus* на ваднемъ концѣ тѣла, по Клаусу (Claus, 86), не имѣютъ отношенія къ росту мезодермы.

У науплисовъ *Saccolina* и *Balanus* Гроббенъ (81) также нашелъ на ваднемъ концѣ тѣла съ брюшной стороны подъ эктодермой пару короткихъ полосокъ изъ нѣсколькихъ (у *Saccolina* изъ 4, у *Balanus* изъ 3) крупныхъ клѣтокъ, изъ которыхъ задняя выдавалась своей величиной. Такихъ клѣтокъ не видѣли ни Насоновъ (87) у *Balanus*, ни Грумъ (Groot, 94) у *Balanus* и *Lepas*. Насоновъ наблюдалъ у *Balanus* во время эпиморфизма на краю бластодермы 2 клѣтки, по своему строенію отличающіяся отъ остальныхъ. Онъ ихъ дальше не прослѣдилъ, но полагаетъ, что онѣ иммигрируютъ подъ эктодерму. Мнѣ кажется очень вѣроятнымъ, что всѣ перечисленные загадочные крупные элементы представляютъ первичныя половыя клѣтки. По Байглову (Bigelow, 96) мезодерма *Lepas* обособляется въ видѣ одной клѣтки (бластомера), которая, иммигрировавъ подъ эктодерму, распадается на нѣсколько меньшихъ, расположенныхъ одной кучкой. Дальнѣйшая судьба ихъ неизвѣстна, а потому трудно судить объ ихъ значеніи.

По описанію Гроббена (Grobben, 81), у *Cetochilus*, мезодерма обособляется въ видѣ 4 крупныхъ клѣтокъ (см. стр. 192). Урбановичъ (85) видѣлъ у зародышей *Cyclops* 2 крупныя клѣтки. Онъ только предполагаетъ, что мезодермическія полоски, замѣченныя имъ у личинки, являются производными этихъ двухъ клѣтокъ, но подчеркиваетъ, что на заднемъ концѣ полосокъ нѣтъ особенно крупныхъ клѣтокъ, которыя можно было бы признать за *Urmesodermzellen*. У пятидневной личинки онъ изображаетъ (рис. 26) 4 крупныхъ половыхъ клѣтки, по своему взаимному расположенію и формѣ напоминающихъ половыя клѣтки *Lernaea*. По Геккеру (V. Haesker, 92 и 97), наблюденія котораго я привелъ выше (стр. 171), одинъ изъ blastomeres производитъ 4 клѣтки, изъ которыхъ 2 несомнѣнно представляютъ первичныя половыя клѣтки; другія 2 клѣтки Геккеръ считаетъ за *Urmesodermzellen*, не прослѣдивъ ихъ дальнѣйшей судьбы. Въ послѣдней работѣ своей (97) онъ сравниваетъ ихъ съ рудиментарными или абортивными половыми клѣтками. На болѣе позднихъ стадіяхъ онѣ лежатъ по бокамъ половыхъ клѣтокъ (92). Этимъ ограничиваются наблюденія относительно свободно живущихъ *Copepoda*. Изъ паразитическихъ формъ я нашелъ у *Lernaea*, что отъ blastoderm обособляются 4 крупныхъ первичныхъ половыхъ клѣтки и никакихъ *Urmesodermzellen*. Шимкевичъ (Schimkewitsch, 96) наблюдалъ у *Notopterophorus*, что 2 blastomeres, иммигрировавъ подъ эктодерму по бокамъ гастрального впяченія, долго сохраняются въ видѣ пары крупныхъ клѣтокъ. На болѣе позднихъ стадіяхъ ихъ уже 4. Шимкевичъ предполагаетъ, что это, по аналогіи съ *Lernaea*, первичныя половыя клѣтки.

Такимъ образомъ у многихъ *Copepoda* наблюдаются въ blastocoel 4 крупныя клѣтки, которыя обособляются одновременно съ зародышевыми листками отъ blastoderm. Дальнѣйшая судьба ихъ прослѣжена вполне только у *Lernaea*. Я считаю себя поэтому вправѣ сдѣлать предположеніе, что эти 4 клѣтки у всѣхъ *Copepoda* не имѣютъ отношенія къ мезодермѣ, а представляютъ первичныя половыя клѣтки.

Первичныхъ клѣтокъ мезодермы, подобныхъ тѣмъ, кото-

рыя хорошо известны у *Annelides*, у *Crustacea* до сих пор не найдено. Многоклеточный зачаток мезодермы обособляется на краяхъ blastopora въ тѣхъ случаяхъ, когда энтодерма уже дифференцирована къ этому моменту, или вмѣстѣ съ нею въ видѣ мезо-энтодермы.

Кромѣ этого источника образованія мезодермы существуютъ довольно многочисленныя указанія и на другой. Показанія многихъ авторовъ относительно представителей различныхъ отрядовъ ракообразныхъ сходятся въ томъ, что кромѣ краевъ blastopora, гдѣ образуется во всякомъ случаѣ главная масса мезодермы, болѣе или менѣе значительная часть ея обособляется отъ эктодермы въ опредѣленныхъ пунктахъ зародышевой полоски или даже по всей длинѣ ея. Крайнее мнѣніе въ этомъ направленіи было высказано г-жами Переяславцевой (*Pereyaslawzewa*, 88a и 88b), Россійской-Кожевниковой (*Rossijskaja-Koschewnikowa*, 88 и 90) и Вагнеръ (*C. Wagner*, 91) по отношенію къ *Amphipoda*. По описаніямъ этихъ авторовъ вся мезодерма дифференцируется отъ эктодермы по всей длинѣ зародышевой полоски путемъ деламинаціи въ области образованія конечностей. Отсюда мезодерма разрастается впослѣдствіи къ спинной сторонѣ. Насколько можно судить по рисункамъ, въ области зародышевой полоски мезодерма дѣйствительно появляется сначала подъ зачатками конечностей, но я не могъ найти ни одного убѣдительнаго рисунка, доказывающаго происхожденіе этихъ элементовъ *in loco* отъ эктодермы. Не отрицая совершенно возможности образованія этимъ путемъ нѣкоторой части мезодермы въ виду показаній другихъ изслѣдователей, тѣмъ не менѣе уже *a priori* можно считать сомнительнымъ, чтобы *вся* мезодермическія образованія не имѣли здѣсь никакого другого источника. Дѣйствительно Делла-Валле (*Della Valle*, 93) производитъ мезодерму *Amphipoda* отъ обоихъ зародышевыхъ листковъ, а Бергъ (*Bergh*, 93b) нашелъ у *Gammarus* въ метанауплиальной части зародышевой полоски крупныя мезодермическія телобласты, подобныя описаннымъ имъ раньше у *Mysis* (93a).

У *Isopoda* Нусбаумъ производилъ сначала отъ эктодермы

передней парной части зародышевой полосы всю мезодерму (I. Nussbaum, 91), затѣмъ только часть ея (93) и наконецъ призналъ этотъ источникъ образованія мезодермы вообще сомнительнымъ (98).

У *Schizopoda*, по Нусбауму (87), мезодерма образуется исключительно отщепленіемъ отъ эктодермы въ передней парной части зародышевой полосы. По Бучинскому (90) отсюда дифференцируется только часть ея. Наконецъ Ю. Вагнеръ (96) производитъ всю мезодерму отъ гастрального впяченія (т. е. отъ мезо-эктодермического зачатка) и краевъ blastopora (телобласты метапулліальной мезодермы).

У *Decapoda* Лебединскій (89), Урбановичъ (Urbanowicz, 93), и Бучинскій (94) производятъ часть мезодермы отъ гастрального впяченія и другую часть ея отъ эктодермы зародышевой полосы. У рѣчного рака, по развитію котораго имѣется классическая монографія Рейхенбаха (Reichenbach, 86) не извѣстно ничего подобнаго.

Насколько точны наблюденія относительно *Amphipoda* и *Decapoda* судить трудно, но можетъ быть и здѣсь, какъ у *Isopoda* и *Schizopoda*, окажется, что эктодерма зародышевой полосы не производитъ мезодермы in loco. Изъ этого обзора видно, что число указаній на участіе эктодермы въ образованіи мезодермы все убываетъ, и что наблюденій не оспариваемыхъ до сихъ поръ, остается не много.

Первые мезодермическіе элементы появляются у *Lernaea* еще во время гастрulaціи. Краевыя клѣтки, т. е. blastomeres, расположенныя на краяхъ blastopora, дѣлятся въ тангентальномъ направленіи; путемъ такой деляминаціи обособляется незначительное число мелкихъ и плоскихъ клѣтокъ, разбѣянныхъ во времени заростанія blastopora подъ эктодермой брюшной и отчасти спинной стороны *въ задней половинѣ яйца* (ср. стр. 23 и 43). Отсюда эти клѣтки перемѣщаются напередъ и располагаются на болѣе позднихъ стадіяхъ подъ теменной пластинкой. Вся остальная мезодерма обособляется на заднемъ концѣ зародыша въ видѣ сравнительно небольшого числа крупныхъ клѣтокъ (телобластовъ). Эти клѣтки несомнѣнно происходятъ отъ крупныхъ краевыхъ blastome-

ровъ. Я думаю, что большинство послѣднихъ непосредственно превращается въ мезодермическіе телобласты и что только незначительное число ихъ, расположенныхъ на стадіи А на поверхности яйца (рис. 33 и 39, *ind*), отдѣляетъ отъ себя эктодермическіе элементы. Я считаю вполне возможнымъ, что по крайней мѣрѣ нѣкоторыя изъ этихъ поверхностныхъ крупныхъ клѣтокъ представляютъ чисто эктодермическіе элементы.

Мнѣ кажется, что нѣтъ никакихъ основаній противопоставлять упомянутыя мелкія мезодермическія клѣтки, отщипавшіяся отъ краевыхъ во время эпиболии, крупнымъ мезодермическимъ телобластамъ и предполагать двойственный источникъ образованія мезодермы. Краевыя клѣтки превращаются въ телобласты мезодермы непосредственно; послѣдніе, слѣдовательно, еще находясь въ бластодермѣ, начинаютъ отдѣлять отъ себя мелкіе элементы. Итакъ у *Lernaea* имѣется одинъ источникъ образованія мезодермы—это особенно крупные бластомеры на краяхъ бластопора.

Если предполагать близкую гомологію мезодермическихъ образованій аннелидъ и ракообразныхъ и если, слѣдовательно, первичныя мезодермическія образованія аннелидъ имѣютъ своихъ гомологовъ въ аналогичныхъ органахъ ракообразныхъ (какъ спеціальныя мышцы конечностей, поперечныя туловищныя мышцы, мезодермическій слой кишечника), а въ этомъ едва-ли можно сомнѣваться, то поражаетъ въ развитіи послѣднихъ то обстоятельство, что первичная мезодерма (мезенхима) не обособлепа отъ вторичной. Обѣ вмѣстѣ представлены группой телобластовъ, среди которыхъ нельзя замѣтить никакихъ различій, хотя можетъ быть эти различія и имѣются. Если допустить, что съ самаго начала имѣются особые телобласты вторичной мезодермы и даже что определенныхъ образованія первичной мезодермы представлены съ самаго пачала особыми телобластами, то и тогда способъ дифференцировки первичной мезодермы у ракообразныхъ рѣзко отклоняется отъ того, что наблюдается у аннелидъ. У послѣднихъ первичной мезенхимой называютъ рядъ зачатковъ органовъ, дериватовъ эктодермы, не имѣющихъ ни филогенетической, ни онтогенетической связи другъ съ другомъ. У

раковъ мы должны во всякомъ случаѣ признать, даже сдѣлавъ всевозможныя допущенія, не имѣющія никакого фактическаго основанія, что эти зачатки обособляются всѣ вмѣстѣ въ видѣ кольца бластомеровъ на краю бластопора, т. е. на границѣ обонхъ зародышевыхъ листковъ.

Невольно припоминается то опредѣленіе мезодермы, какъ третьяго зародышеваго листка, которое въ свое время далъ Бальфуръ (см. стр. 183). Бальфуръ предполагалъ только, что это коллективное обособленіе зачатковъ аналогичныхъ тканей, которыя у двуслойныхъ формъ развиваются обоими первичными листками, совершилось въ животномъ царствѣ одинъ разъ — у предка всѣхъ трехслойныхъ формъ — и повело къ утратѣ первичными листками ихъ способности производить такія ткани. Мнѣ кажется, что этотъ процессъ могъ совершаться независимо и параллельно въ болѣе короткихъ филогенетическихъ рядахъ, напр., въ данномъ случаѣ въ ряду *Articulata* или даже въ ряду *Annelides-Crustacea*. Поэтому и проспективное значеніе и проспективная способность („prospective Bedeutung“ и „prospective Potenz“) зародышевыхъ листковъ могутъ быть при всей ихъ гомологii до нѣкоторой степени различны въ разныхъ группахъ животнаго царства.

Я назвалъ общій зачатокъ всѣхъ мезодермическихъ образований *Lernaea* эмбриональной мезодермой. Я не стану повторять здѣсь описаніе дальнѣйшей дифференцировки ея, изложенное въ предъидущихъ главахъ (стр. 22—23, 43—45, 94—105, 125—131). Напомню только, что изъ нея выдѣляется сначала рядъ зачатковъ органовъ паупліусовыхъ сегментовъ, потомъ особый зачатокъ, названный мной пост-эмбриональной мезодермой, и затѣмъ продолжаютъ обособляться въ теченіе всего эмбриональнаго развитія и метаморфоза зачатки органовъ, изъ которыхъ одни должны быть отнесены филогенетически къ первичной мезенхимѣ (спеціальныя мышцы конечностей и поперечныя туловищныя мышцы, мезодермическій слой кишечника *), другіе ко вторичной мезенхимѣ

*) На стр. 104 онъ не совсѣмъ точно обозначенъ мною кишечно-волокистымъ листкомъ мезодермы (ср. стр. 128).

(продольныя мышцы туловища). Мезодермическія полоски или цѣлотелій аннелидъ, вѣриѣе та часть его, которая является самой характерной въ морфологическомъ отношеніи, именно эпителиальная выстилка вторичной полости тѣла, представлена у *Lernaea*, постэмбриональной мезодермой (стр. 131—137). Кромѣ того послѣдняя даетъ происхожденіе концевымъ мышечкамъ раковинныхъ желѣзокъ (стр. 138), проксимальной части половыхъ протоковъ (стр. 145—146 и 157—158) и ихъ придаточнымъ железамъ (стр. 151—154) и, можетъ быть, отчасти рудиментамъ антеннальныхъ железъ (стр. 94, 104—105 и 125—126), т. е. органамъ, предполагаемые гомологи которыхъ у аннелидъ принадлежать къ дериватамъ мезодермическихъ полосокъ.

Постэмбриональная мезодерма *Lernaea* можетъ быть вполне приравнена имъ, съ тѣмъ однако отличіемъ, что: 1) она развивается не изъ двухъ первичныхъ клѣтокъ мезодермы, какъ у аннелидъ, а изъ большаго числа клѣтокъ; эти клѣтки правда отличаются своими крупными размѣрами, имѣютъ строеніе недифференцированныхъ эмбриональныхъ клѣтокъ, т. е. паюмпаютъ бластомеры, и быстро производятъ значительное число меньшихъ, почему я ихъ и называлъ, можетъ быть и несовсѣмъ правильно, телобластами; но между тѣмъ какъ и аннелидъ мезодермическіе телобласты, постоянно отдѣляя отъ себя мелкіе элементы, сохраняютъ свои крупные размѣры, здѣсь они очень быстро распадаются на значительное количество меньшихъ клѣтокъ; 2) у *Annelides* продольныя спинныя мышцы являются производными мезодермическихъ полосокъ, у *Lernaea* онѣ обособляются въ видѣ самостоятельной группы телобластовъ отъ эмбриональной мезодермы; другими словами онтогенезъ не даетъ указаній на ихъ генетическую связь съ цѣлотеліемъ, и, если я отношу ихъ здѣсь ко вторичной мезенхимѣ, то потому, что на основаніи сравненія съ аннелидами ихъ самостоятельный теперь зачатокъ долженъ считаться филогенетически дериватомъ мезодермическихъ полосокъ.

Сегментация мезодермы у *Crustacea* выражена очень слабо, и только въ немногочисленныхъ случаяхъ наблюдалось

у нихъ распадѣніе мезодермы на метамерные, полые сомиты. У *Copepoda* это наблюдали Фричъ (Fric, 82) и Урбановичъ *) (85). Послѣдній описываетъ у личинокъ *Cyclops* 12 паръ полостей, изъ которыхъ семь переднихъ лежатъ въ сегментахъ челюстей, обѣихъ паръ челюстныхъ ножекъ (которыя согласно прежнему взгляду Клауса онъ относитъ къ одному сегменту) и пяти торакальныхъ. Заднія 5 полостей расположены въ несегментированномъ еще у личинки абдоминальномъ отдѣлѣ тѣла. Эти полости представляютъ цѣломъ, котораго не имѣютъ сегменты наупліуса. Урбановичъ подтверждаетъ сообщеніе Фрича, что диссепименты исчезаютъ, но и во взросломъ состояніи сохраняются спинной и брюшной мезентеріи. Спинной „прикрѣпляется къ стѣнкѣ тѣла раздвоеннымъ концомъ, вслѣдствіе чего здѣсь образуется синусъ, при отсутствіи сердца вѣроятно играющій важную роль въ кровообращеніи“.

Сообщеніе Фрича безъ рисунковъ, а Урбановичъ изображаетъ цѣломическія полости на нѣсколькихъ тотальныхъ рисункахъ личинокъ и даетъ одинъ только очень схематизированный и неполный рисунокъ поперечнаго разрѣза наупліуса. Поэтому его данныя не вполне опредѣленны.

Я не могу подтвердить показаній Фрича и Урбановича относительно распредѣленія цѣломическихъ полостей, по сегментамъ и ихъ дальнѣйшей судьбы, особенно относительно исчезновенія диссепиментовъ и существованія во взросломъ состояніи спинного и брюшного мезентеріевъ. Тѣмъ не менѣе я долженъ признать, что прекрасная работа Урбановича, содержитъ по отношенію къ цѣлому Crustacea наиболѣе дѣйныя наблюденія, несмотря на свою

*) Еще раньше Урбановича, Гроббенъ (Grobben, 81, p. 23) описалъ у циклопообразныхъ личинокъ *Cetochilus*, отходящія отъ кишки къ стѣнкѣ тѣла соединительно-тканныя трабекулы (Bindegewelsbalken) на задней границѣ первыхъ трехъ торакальныхъ сегментовъ. Онъ говоритъ, что по своему правильному расположенію по сегментамъ онѣ напоминаютъ рудименты диссепиментовъ, но подчеркиваетъ, что онъ ихъ за таковыя не считаетъ. Поэтому указаніе Гейдера (92, p. 326), что Гроббенъ наблюдалъ диссепименты въ абдоменѣ *Cetochilus*, не вѣрно.

давность. Спинной синусъ дѣйствительно существуетъ и имѣть вѣроятно то значеніе, которое ему приписываетъ Урбановичъ. Онъ лежитъ у *Lernaea* только не въ мезентеріи, а между кишечникомъ и цѣломическими мѣшками той и другой стороны, что съ морфологической точки зрѣнія, конечно, то же самое. Настоящій спинной мезентерій я нашелъ лишь у самца и то только въ заднемъ отдѣлѣ головогруды. Здѣсь цѣломическіе мѣшки имѣются только въ числѣ одной пары на каждый сегментъ и лежатъ ближе къ брюшной сторонѣ кишечника. Подвѣсокъ, отходящій отъ мезодермической оболочки половыхъ железъ на заднемъ концѣ ихъ къ спинной стѣнкѣ тѣла, на мой взглядъ вполне отвѣчаетъ мезентерію; но онъ очень коротокъ, замѣтенъ только у личинокъ, а у взрослыхъ самцовъ не виденъ, такъ какъ сильно развитыя половыя железы вытѣсняютъ въ заднемъ отдѣлѣ головогруды всю первичную полость тѣла (ср. стр. 140 — 142).

Временное расчлененіе мезодермы, на полые или плотные сегменты, наблюдалось въ онтогенезѣ Crustacea многими авторами (Reichenbach, 86; Claus, 86; Насоновъ, 87; Лебединскій 89 и 90; Bergh, 93а; Бучинскій, 94; Mc. Murrich, 95, Ю. Вагнеръ, 96; I. Nusbaum, 93 и 98). Но показанія ихъ часто слишкомъ неопредѣленны или носятъ отпечатокъ предвзятыхъ теоретическихъ представлений. Подробно анализировать ихъ завело бы слишкомъ далеко. Въ общемъ можно сказать, что происхожденіе дефинитивной полости тѣла и ея отношеніе къ полостямъ сомитовъ зародыша оставалось далеко не выясненнымъ, и единственные извѣстные мнѣ указанія въ этомъ направленіи, кромѣ приведенныхъ выше наблюденій Фрича и Урбановича, имѣются только въ работѣ Насонова (87). У наупліуса *Artemia* онъ нашелъ въ мезодермѣ съ каждой стороны по двѣ полости, раздѣленные перегородкой на уровнѣ промежутка между мандибулами и задними антеннами. На гораздо болѣе поздней стадіи съ большимъ числомъ сегментовъ Насоновъ наблюдалъ въ самыхъ молодыхъ — заднихъ (т. е. въ ихъ конечностяхъ) совершенно замѣнутыя полости, тогда какъ ближе къпереди, эти полости сообщались

другъ съ другомъ и съ полостью мандибуларнаго сегмента. Такимъ образомъ полости сегментовъ по мѣрѣ своего образованія постепенно сливались съ полостью задняго сегмента наупліуса. Насоновъ присоединяется къ тому взгляду на сегментацию наупліуса, который былъ высказанъ Гроббенемъ (Grobben, 79) и занимаетъ середину между двумя крайними взглядами Земпера (Semper, 76) и Гатчека (Hatschek, 77b, 78) съ одной стороны и Клауса (Claus, 85) съ другой. Онъ насчитываетъ только два сегмента: головной съ двумя парами антеннъ и первый туловищный—мандибуларный—позади котораго находится концевой отдѣлъ тѣла (Endabschitt), — зачатокъ всѣхъ послѣдующихъ сегментовъ. Полость головного сегмента Насоновъ сравниваетъ съ полостью головного пузыря трохофоры, а полость мандибуларнаго съ полостью передняго сомита личинокъ аннелидъ.

Интересны наблюденія Клауса (Claus, 86) надъ метаморфозомъ *Branchipus*. У метанаупліуса всѣ мезодермическія образованія 3 наупліусовыхъ сегментовъ и апального (Afterstück) вполне дифференцированы, въ промежуточныхъ же сегментахъ дифференцированъ только мезодермическій слой кишечника, т. е. спланхническій листокъ мезодермы; онъ нарастаетъ дѣленіемъ уже готовыхъ мышечныхъ и соединительно тканыхъ клѣтокъ. Соматическая мезодерма тѣхъ же сегментовъ находится въ эмбриональномъ состояніи и представлена двумя полосками клѣтокъ, соединенными другъ съ другомъ задними концами на брюшной сторонѣ (Knosprungszone). Она сегментирована, что выражается извѣстной правильностью въ расположеніи клѣтокъ. Спланхическая мезодерма развивается, слѣдовательно, независимо отъ сомитовъ, на которые распадается только соматическій листокъ, и въ этомъ Клаусъ видитъ существенное отлічіе Arthropoda отъ Annelides.

Я думаю, что названіе спланхического слоя не совсѣмъ приложимо къ кишечной мезодермѣ. У *Lernaea* первый зачатокъ ея образуется изъ разсѣянныхъ клѣтокъ, отдѣлившись отъ мезодермы. Затѣмъ въ образованіи ея повидимому

принимаютъ участіе и стѣнки цѣломическихъ мѣшковъ, т. е. дѣйствительный спланхническій слой (ср. стр. 128). У *Branchipus* происхожденіе мезодермическаго слоя кишечника неизвѣстно. Но очень вѣроятно, что какъ и у *Artemia*, по Насонову (87), онъ развивается независимо отъ мезодермическихъ полосокъ. Было бы вѣрнѣе сказать, переводя факты, описанные Клаусомъ, на эмбриологическій языкъ, что мезодермическія полоски прилежатъ къ эктодермѣ и до извѣстной степени расчленены на *плотные сомиты*, а кишечная мезодерма совершенно отъ нихъ независима. У *Lernaea* цѣломическіе мѣшки прилежатъ къ кишечнику, и дѣйствительный спланхническій листъ не вполне отдѣлимъ отъ кишечной мезодермы. У *Branchipus* и *Artemia* между кишкой и соми-тами остается обширная полость, которую никакъ нельзя считать цѣломомъ, такъ какъ у *Artemia* рядомъ съ ней имѣются временно и настоящія цѣломическія полости въ мезодермическихъ полоскахъ.

Обособленная, но не сегментированная вторичная полость тѣла извѣстна во взросломъ состояніи изъ всѣхъ *Arthropoda* только у немногихъ ракообразныхъ. У *Cirripedia*, именно у *Thoracica*, она была найдена еще Дарвиномъ (Darwin, 51—54), но ея значеніе было вѣрно понято лишь много лѣтъ спустя Гуккомъ (Hoeck, 84); она состоитъ здѣсь изъ пары цѣломическихъ мѣшковъ, лежащихъ въ передней части тѣла. У *Laura gerardiae* (изъ *Ascothoracida*) Книповичъ (92) нашелъ одинъ непарный лопастной мѣшокъ, расположенный подъ желудкомъ и по бокамъ его. Уэлдонъ (Weldon, 89) описалъ сначала у *Palaemon*, а затѣмъ и у нѣкоторыхъ другихъ *Decapoda* (91) особый обширный мѣшокъ, непарный у *Palaemon* и парный у *Virbius*, *Pandalus* и *Crangon*, который сообщается съ антенпальными железами. Уэлдонъ въ первомъ своемъ сообщеніи (89) былъ склоненъ считать этотъ мѣшокъ за цѣломическій, но потомъ (91) призналъ его за выростъ мочевого мѣшка экскреторнаго органа и называлъ его „nephro-peritoneal sac“. Алленъ (93) подтвердилъ взглядъ Уэлдона на эти образованія, но сверхъ того нашелъ у *Palaemon*, *Crangon* и *Palaemonetes* небольшой, непарный, спин-

ной целомическій мѣшокъ, который лежитъ впереди яичника и надъ „perpho-peritoneal sac“ и прободенъ аортой. Образуется целомическая полость слияніемъ двухъ щелей, которыя появляются у личинки въ плотномъ скопленіи клѣтокъ, окружающихъ аорту. Она соотвѣтствуетъ спинному отдѣлу сомитовъ *Peripatus*.

Цѣломъ *Lernaea* представляетъ ту замѣчательную особенность, что кромѣ расчленія въ поперечномъ направленіи, онъ раздѣленъ еще и въ продольномъ на такіе же вполнѣ замкнутые отдѣлы. Въ какой мѣрѣ мы бы ни признали соотвѣтствіе поперечнаго расчлененія цѣлома съ дѣйствительной метамеріей тѣла, остается неизбѣжнымъ предположеніе, что каждый сомить подраздѣленъ здѣсь на части, подобно тому, что было описано Сэдживикомъ (Sedgwick, 85—88) и Кеннелемъ (Kennel, 85—86) для *Peripatus* Граберомъ (Graber, 90 и 91) для *Stenobothrus* и Холодковскимъ (91) для *Phyllodromia*. Аналогія здѣсь, на мой взглядъ, очень полная, и мы имѣемъ передъ собою явленіе общее Crustacea и Antennata. Это явленіе имѣетъ громадное теоретическое значеніе и можетъ дать нѣкоторыя указанія на происхожденіе дефинитивной полости тѣла Arthropoda и на судьбу ихъ цѣлома.

У *Peripatus*, по Кеннелю, полость каждого мезодермического сегмента подраздѣляется на три отдѣла вступающими въ нее выступами стѣнокъ ея, именно на дорзо-медіальный, латеральный и вентральный. Изъ вентрального развиваются однѣ только воронки сегментальныхъ органовъ, по Кеннелю открытыхъ въ полость тѣла, а въ томъ сегментѣ, гдѣ лежатъ половыя отверстія, — проксимальные концы половыхъ протоковъ. Дорзо-медіальные отдѣлы сомитовъ превращаются въ одномъ (генитальномъ) сегментѣ, по Кеннелю, или въ нѣсколькихъ (16—20), по Сэдживику, въ половыя железы; въ остальныхъ они распадаются и полость ихъ сливается съ первичной полостью тѣла ¹⁾. Такова же и судьба латеральныхъ отдѣловъ.

¹⁾ По Сэдживику сомиты подраздѣляются только на 2 отдѣла: спинной и брюшной или боковой. Затѣмъ въ соматической стѣнкѣ послѣднихъ появля-

У *Phyllodromia* сомиты подраздѣляются на три отдѣла: медиальный, прилежащій къ первпой системѣ, латеральный и дорзальный или висцеральный, дающій выступъ въ соотвѣтственную конечность. Желточныя клѣтки проникаютъ въ латеральный отдѣлъ и образуютъ зачатокъ жирового тѣла, которое выполняетъ постепенно его полость. Затѣмъ оно выполняетъ и медиальный отдѣлъ, медиальная стѣнка котораго къ тому времени разрушается, какъ и перегородка между дорзальнымъ и латеральнымъ отдѣломъ. Такимъ образомъ полость сомита вступаетъ въ сообщеніе съ первичной полостью тѣла. Кишечно-мышечный и кожно-мышечный ластки мезодермы развиваются преимущественно насчетъ стѣнокъ дорзальнаго отдѣла, который сохраняется дольше остальныхъ и нарастаетъ вмѣстѣ съ зародышевой полоской къ спинной сторонѣ.

Холодковскій сравниваетъ это подраздѣленіе сомитовъ съ тѣмъ, что наблюдалъ Кеннель у *Peripatus*, и приходитъ къ заключенію, что описанные имъ отдѣлы сомитовъ *Phyllodromia* гомологичны одноименнымъ отдѣламъ ихъ у *Peripatus*. Вентральный отдѣлъ у *Phyllodromia* исчезаетъ очень скоро безъ опредѣленнаго остатка. Но, принимая во вниманіе съ одной стороны его предполагаемую гомологію съ той частью сомита *Peripatus*, изъ которой развивается воронка нефридія, а съ другой физиологическую роль перикардіальныхъ клѣтокъ насѣкомыхъ (поглощеніе карминоокислаго аммонія), Холодковскій предполагаетъ, что эти клѣтки происходятъ насчетъ остатковъ стѣнокъ брюшнаго отдѣла сомитовъ.

Подобное же раздѣленіе сомитовъ на отдѣлы наблюдалъ и Граберъ (Graber, 90 и 91) у *Stenobothrus*. Въ первой работѣ онъ указываетъ только два отдѣла въ полости сомитовъ, но считаетъ ихъ не сравнимыми съ отдѣлами сомитовъ у *Peripatus*. Въ послѣдней работѣ (91) онъ изображаетъ въ

ются полости, расположенныя метамерно, какъ и сами сомиты. Сѣдживикъ причисляетъ ихъ къ первичной полости тѣла, разныя другіе отдѣлы которой возникаютъ не метамерно. Возможно, что и эти метамерныя полости слѣдуетъ отнести къ целомическимъ; этия наблюденія Сѣдживика и Кеннеля были бы согласованы другъ съ другомъ.

ней три отдѣла и присоединяется къ мѣтѣнїю Холодковскаго.

По описанію Ю. Вагнера (96), мезодерма *Neomysis* распадается на полые сомиты, изъ которыхъ каждый даетъ сначала три плотныхъ выступа, а затѣмъ распадается весь на три части. Эти отношенія изображены ясно только на схематическомъ рисункѣ (въ текстѣ), а рисунки разрѣзовъ, на которые ссылается Вагнеръ, показываютъ только, что въ нѣкоторыхъ сегментахъ мезодерма образуетъ три плотныхъ скопленія кѣлокъ. Поэтому трудно себѣ представить, насколько ясно выражены у *Neomysis* какъ сегментация мезодермы, такъ и временное расчлененіе сомитовъ на три части.

Геймонсъ (Heumons, 92 и 95) изслѣдовавшій между прочимъ и *Phyllodromia*, объясняетъ происхожденіе этого подраздѣленія сомитной полости у насѣкомыхъ совершенно иначе. По его мѣтѣнїю, оно вызвано образованіемъ жирового тѣла, которое развивается изъ стѣнки сомита. Сходство съ *Peripatus* совершенно случайное. Перикардіальныя кѣлки развиваются изъ стѣнки перикардіальной перегородки, которая образуется главнымъ образомъ насчетъ соматическаго, а отчасти и спланхническаго слоя мезодермы.

Самый фактъ подраздѣленія полости сомита на отдѣлы у насѣкомыхъ не подлежитъ сомнѣнію *) и вопросъ сводится къ его оцѣнкѣ. На этотъ счетъ мѣтѣнїя могутъ быть, конечно, различны. Относительно *Neomysis* трудно составить себѣ определенное мѣтѣніе.

У *Lernaea* 2-ой, 3-ей и 6-ой сомиты состоятъ изъ двухъ паръ замкнутыхъ мѣшковъ каждый; въ 2-мъ и 3-мъ сегментахъ цѣлома эти мѣшки развиваются съ самаго начала вполне самостоятельно и независимо, въ 6-мъ—въ связи другъ съ другомъ. Въ 4-мъ и 5-мъ сегментахъ наблюдается по одной парѣ мѣшковъ, которые, какъ я предполагаю, отвѣчаютъ брюшной парѣ двухъ предъидущихъ и одного послѣдующаго

*) Благодаря любезности проф. Н. А. Холодковскаго, я имѣлъ случай видѣть его препараты. Могу только сказать, что рисунки, приложенные къ его работѣ, представляютъ точную копію препаратовъ и нисколько не схематизированы.

сегмента, тогда какъ стѣнки спинныхъ мѣшковъ 4-го и 5-го сегментовъ послужили матеріаломъ для образованія метамернаго органа половыхъ железъ и потому не выражены. Что касается 1-го сегмента и заднихъ 4-хъ, то насколько единственная имѣющаяся тутъ пара мѣшковъ, отвѣчаетъ обѣимъ парамъ другихъ сегментовъ или только одной изъ нихъ, я рѣшить не могу. Я думаю, судя по ея положенію, что она отвѣчаетъ только брюшной парѣ другихъ сегментовъ; спинная пара не развивается здѣсь вовсе, можетъ быть, потому, что имѣетъ какое-нибудь отношеніе къ развитію половыхъ протоковъ. Въ одномъ изъ сегментовъ, всего вѣроятнѣе, что въ 3, а можетъ быть и во 2, кромѣ указанныхъ двухъ паръ цѣломическихъ мѣшковъ, имѣется и третья. Это концевой мѣшечекъ раковинныхъ железокъ. Отнести его къ 1-му сегменту и считать здѣсь тогда 2 цѣломическихъ мѣшка, какъ въ послѣдующихъ, нельзя потому, что передняя пара цѣломическихъ мѣшковъ, хоть и сдвинута къ спинной сторонѣ, но вполне отвѣчаетъ брюшной парѣ послѣдующихъ сегментовъ. Поэтому, даже если бы можно было предположить, что концевой мѣшечекъ сдвинутъ назадъ, а 1-й цѣломическій сегментъ впередъ, то и тогда все-таки концевой мѣшечекъ раковинной железы представляетъ отдѣлъ цѣлома, которому нѣтъ соответственнаго въ остальныхъ сегментахъ.

Такимъ образомъ, изъ 10 паръ сомитовъ *Lernaea* 7 (1-ый, 4-ый, 5-ый, 7-ой, 8-ой, 9-ый и 10-ый) состоятъ изъ одной пары мѣшковъ, 2 (2-ой и 6-ой) изъ двухъ паръ и одинъ (3-ій) изъ трехъ паръ. Мѣшки, названные мною брюшными, имѣются во всѣхъ сегментахъ. Спинные мѣшки имѣются въ трехъ сегментахъ (2-мъ, 3-мъ и 6-мъ), но кромѣ того ихъ остатки ихъ имѣются еще въ двухъ сегментахъ (4-мъ и 5-мъ). Наконецъ третья пара мѣшковъ, которую можно назвать нефридіальной, найдена только въ одномъ (3-мъ) сегментѣ цѣлома. Такой же остатокъ нефридіальнаго отдѣла представляетъ, должно быть, и мезодермическая часть рудимента антеннальной железы, развивающаяся, можетъ быть, при участіи постэмбриональной (цѣломической) мезодермы. Возможно, слѣдовательно, сдѣлать предположеніе, что всѣ сомиты *Ler-*

naca первоначально состояли изъ трехъ отдѣловъ, но затѣмъ изъ нихъ остался вездѣ только одинъ средній (брюшной); остальные два, спинной или генитальный и нефридіальный, сохранились только въ немногихъ сегментахъ или вполнѣ, или въ видѣ модифицированныхъ остатковъ. По своему числу, взаимному расположенію и значенію отдѣлы сомитовъ *Lernaea* могутъ быть сравнены съ такими же отдѣлами у *Peripatus* и *Phyllodromia*; именно, спинные мѣшки *Lernaea* отвѣчаютъ дорзо-медіальнымъ *Peripatus* и дорзальнымъ или висцеральнымъ *Phyllodromia*, брюшные — латеральнымъ *Peripatus* и *Phyllodromia*, а нефридіальные — вентральному (зачатку воронки) у *Peripatus* и медіальному у *Phyllodromia*.

Конечно трудно судить, насколько полная гомологія существуетъ между различными отдѣлами сомитовъ у *Peripatus*, *Phyllodromia* и *Lernaea* и существуетъ ли она вообще. Но поразителенъ тотъ фактъ, что у единичныхъ представителей, трехъ большихъ систематическихъ группъ наблюдаются явленія, внѣшнее сходство которыхъ бросается въ глаза. Раздѣленіе сомитовъ на отдѣлы, временное у зародышей *Peripatus* и *Phyllodromia*, сохраняется у *Lernaea* и во взросломъ состояніи. Это мнѣ кажется достаточнымъ, чтобы признать за этимъ явленіемъ извѣстное общее значеніе.

У паукообразныхъ, у которыхъ во время эмбриональнаго развитія цѣломъ выраженъ съ чрезвычайной ясностью, ничего подобнаго не наблюдается. У насѣкомыхъ значеніе раздѣленія сомита на три части можетъ быть спорнымъ, но у *Peripatus* и *Lernaea* оно вполнѣ ясно. Спинные отдѣлы у обоихъ имѣютъ извѣстное отношеніе къ развитію стѣнки половыхъ железъ и могутъ быть названы генитальными. Средніе отдѣлы, сохраняющіеся только у *Lernaea* (брюшные мѣшки) и исчезающіе у *Peripatus*, имѣютъ неопредѣленное физиологическое значеніе; они могутъ быть сравнены съ общей (вторичной полостью тѣла другихъ Coelomata. Наконецъ брюшные отдѣлы, какъ у *Peripatus*, такъ и у *Lernaea*, могутъ быть названы экскреторными или нефридіальными; у обоихъ они физиологически и морфологически тождественны.

Вторичная полость тѣла почти у всѣхъ *Arthropoda* исчезаетъ безъ остатка и, сливаясь съ первичной, входитъ въ составъ дефинитивной полости тѣла. Причины этого явленія у ракообразныхъ, какъ у *Peripatus*, а можетъ быть и насекомыхъ, лежатъ вѣроятно отчасти въ томъ, что цѣломъ у нихъ выдѣлилъ изъ себя специализированныя фізіологическія части (генитальную и экскреторную, а также фагодитарную) и самъ вслѣдствіе этого утратилъ функціональное значеніе. У *Lernaea* цѣломъ, т. е. та часть его, которая за выдѣленіемъ нефридіальнаго и генитальнаго отдѣловъ соотвѣтствуетъ общей полости тѣла другихъ *Coelomata* (брюшные мѣшки), представленъ полнѣе, чѣмъ у кого бы то ни было изъ *Arthropoda*. Но и здѣсь онъ имѣетъ рудиментарный характеръ. Его полость не заслуживаетъ названія полости тѣла, а представляетъ рядъ небольшихъ мѣшковъ, лежащихъ въ обширной первичной полости тѣла. У *Peripatus* онъ исчезаетъ во время зародышевой жизни; его описалъ одинъ Кеннелъ, тогда какъ по Сэдживику сомиты дѣлятся только на два отдѣла. Найденные у немпогихъ ракообразныхъ остатки его не метамерны и, быть можетъ, отвѣчаютъ остаткамъ только генитальнаго (*Decapoda*) или нефридіальнаго цѣлома (*Cirripedia*), насколько можно судить по ихъ положенію и отношенію къ экскреторнымъ органамъ.

У одного изъ представителей паразитическихъ *Copepoda*— у *Lernanthropus*—Гейдеръ (Heider, 79) нашелъ замкнутую „кровеносную“ систему, наполненную красной „кровью“ безъ форменныхъ элементовъ. Эта система слагается изъ двухъ главныхъ брюшныхъ стволовъ, развѣтвленія которыхъ кончаются слѣпо. Стѣнки сосудовъ состоятъ изъ стекловидно-прозрачной перепонки съ очень рѣдко разсѣянными по ея поверхности ядрами. Признаки этого органа вызываютъ сомнѣніе, дѣйствительно ли мы имѣемъ передъ собой органъ кровообращенія. Р. Ланкестеръ (R. Lankester, 93), обсуждая значеніе полости тѣла и кровеносной системы *Arthropoda* и *Mollusca*, приходитъ къ заключенію, что такъ называемая полость тѣла ихъ соотвѣтствуетъ не полости тѣла *Chaetopoda* и *Vertebrata*, а ихъ кровеносной

системѣ. Она представляетъ haemocoel нѣкогда трубчатый, а теперь, благодаря разрастанію нѣкоторыхъ своихъ частей, совершенно вытѣсненной цѣломъ, который сохранился только въ видѣ небольшихъ лимфатическихъ пространствъ. Относительно сосудистой системы *Lernanthropus* Р. Ланкестеръ допускаетъ два возможныхъ толкованія: или она „co-exist with spaces, which can be identified with the supposed haemocoel of other Crustacea“ или, какъ слѣдуетъ по его теоріи, the spaces in *Lernanthropus*, which are not in continuity with the red vascular system, can be identified as «coelom» and distinguished from haemocoel spaces“; однимъ словомъ Р. Ланкестеръ сомнѣвается только насчетъ значенія полости тѣла, т. е. представляетъ ли она haemocoel или coelom, признавая кровеносную систему за таковую. Подчеркнутые мною выше курсивомъ признаки этого органа говорятъ противъ этого. Я думаю, что эта парная система сосудовъ, особенно по своему положенію на брюшной сторонѣ, а также и по строенію своихъ стѣнокъ, соответствуетъ непрерывному ряду брюшныхъ цѣломическихъ мѣшковъ *Lernaea*; она представляетъ, слѣдовательно, остатокъ общей вторичной полости тѣла и образовалась сліяніемъ въ продольномъ направленіи среднихъ отдѣловъ сомитовъ.

Концевой мѣшечекъ раковинной железы представляетъ только функционально специализированный *отдѣлъ* сомита (perihemocoel). Отсюда слѣдуетъ, что всѣ извѣстные выдѣлительные органы, подобные нефридіямъ *Peripatus* и антеннальнымъ и раковиннымъ железкамъ Crustacea *), являются скорѣе не исходной формой, а конечной ступенію въ цѣпи послѣдовательныхъ измѣненій цѣломическихъ образований.

*) Сюда относятся прежде всего коксальные железы Arachnoidea. У моллюсковъ наблюдается такое же, какъ у членистоногихъ, раздѣленіе цѣлома на функционально различные отдѣлы. Но только здѣсь общая (вторичная) полость тѣла остается связанной съ нефроцѣлемъ, и отъ нее обособляется болѣе или менѣе полно одинъ гоноцѣль. Поэтому у моллюсковъ она сохраняется полнѣе (въ видѣ перикардія) и можно говорить о цѣломѣ собственно, какъ о самостоятельномъ органѣ, часть стѣнки котораго приспособлена къ экскреторной функціи (перикардіальныя железы головоногихъ).

Половые клѣтки. Раннее обособленіе первичныхъ половыхъ клѣтокъ, давно извѣстное въ отдѣльныхъ случаяхъ (у *Moina* и нѣкоторыхъ пасѣкомыхъ), должно быть признано у всѣхъ *Arthropoda* общимъ явленіемъ. За послѣдніе годы накопилось много новыхъ наблюденій, доказывающихъ этотъ фактъ на представителяхъ различныхъ группъ членистоногихъ. Приведу наблюденія Геймонса (Heymons, 95) надъ пасѣкомыми, Брауера (A. Brauer, 94, 95) надъ скорпиономъ, Фаусека (91) и Шимкевича (98) надъ фалангидами; среди раковъ, кромѣ *Moina* (Grobbe, 79) и *Correpora* (ср. стр. 196), это явленіе, вѣроятно, имѣетъ мѣсто и у *Cirripedia* (ср. примѣч. на стр. 195).

Помимо *Arthropoda* раннее обособленіе половыхъ клѣтокъ извѣстно у *Sagitta* (Bütschli, 73; O. Hertwig, 80), *Rana fusca* и *Salmo* (M. Nussbaum, 80), *Cymatogaster* [*Micrometrus*] *aggregatus* (Eigenmann, 91, 96), *Ascaris* (Boveri, 92), *Loligo* (Фаусекъ, 98).

Шимкевичъ (Schimkewitsch, 96) и Э. Мейеръ (98), считая половые элементы принадлежащими ab origine мезодермѣ, видятъ въ этихъ примѣрахъ ранняго обособленія ихъ, обыкновенно въ видѣ немногочисленныхъ крупныхъ клѣтокъ, только частные случаи телобластическаго развитія полового зачатка, которое представляетъ видоизмѣненіе другого способа развитія и не можетъ считаться первичнымъ. Другіе изслѣдователи склоняются къ тому, что это явленіе распространено гораздо больше, но могло быть констатировано только въ тѣхъ сравнительно не многихъ случаяхъ, когда половые клѣтки, благодаря ранней гистологической дифференцировкѣ, становятся замѣтными для наблюдателя на первыхъ стадіяхъ развитія (Brauer, 95; Heymons, 95). При отсутствіи такой гистологической дифференцировки половые элементы могутъ быть обособлены, но не отличимы отъ остальныхъ. Нуссбаумъ (M. Nussbaum, 80) давно высказалъ мысль, что во всемъ животномъ царствѣ яйцо прежде всего распадается на половые элементы и соматическіе, и что между тѣми и другими существуетъ извѣстный контрастъ.

Съ фактической стороны мнѣ кажется весьма вѣроятнымъ, что раннее обособленіе половыхъ клѣтокъ и независимость ихъ отъ зародышевыхъ листовъ явленіе всеобщее ¹⁾. Насколько возможно основывать на этомъ фактѣ тѣ широкія теоретическія соображенія, которыя высказываетъ Нуссбаумъ (80 и 93) о непрерывности зародышевыхъ клѣтокъ (въ отличіе отъ непрерывности зародышевой плазмы Вейсмана), другой вопросъ, и я не буду вдаваться въ обсужденіе высказанныхъ по этому поводу мнѣній (ср. Брауер, 95; Neumons, 95; Minot, 95; Eigenmann, 96).

Попарное сліяніе 4-хъ первичныхъ половыхъ клѣтокъ, описанное мною для *Lernaea*, фактъ, стоящій пока совершенно одиноко. Насколько я знаю, ничего подобнаго до сихъ поръ не наблюдалось. Вполнѣ понятно поэтому то недоверіе, съ которымъ встрѣтилъ мое сообщеніе объ этомъ (96) Бергъ (R. S. Bergh, 97). Тѣмъ не менѣе въ настоящей работѣ я только дополняю нѣкоторыми деталями наблюденія, изложенныя въ упомянутомъ сообщеніи, и данное имъ тогда мною толкованіе (ср. стр. 108 — 112). Здѣсь я хочу нѣсколько дальше развить и дополнить послѣднее.

Изъ 4-хъ первично половыхъ клѣтокъ двѣ я считаю мужскими, двѣ женскими. Попарное сліяніе ихъ я объясняю поглощеніемъ однихъ другими, чѣмъ и опредѣляется полъ зародыша. Отсюда слѣдуетъ, что зародышъ гермафродитенъ до этого момента, когда онъ становится либо самцомъ, либо самкой.

Первичныя половыя клѣтки при своемъ обособленіи конечно нейтральны и только въ извѣстный моментъ жизни

¹⁾ Я думаю, что и признавъ полную независимость половыхъ клѣтокъ отъ соматическихъ, возможно считать цѣломъ дериватомъ половыхъ железъ. Половыя клѣтки безспорно не «Speisekorb wo der Organismus nur so hineingreift, wenn es ihm in den Sinn kommt sich den Luxus eines neuen Organs zu gestatten» (Kleinenberg, 86). Тѣмъ не менѣе я не вижу причины считать неприменимымъ къ половымъ железамъ принципъ перемѣны функций (Dohrn). Конечно онъ применимъ здѣсь въ меньшей степени, чѣмъ къ другимъ органамъ, такъ какъ приспособиться къ другимъ функціямъ могутъ только тѣ или другія части половыхъ железъ, а онѣ сами всетаки не могутъ не сохраниться, какъ таковыя.

особи — когда опредѣляется полъ ея — становятся мужскими или женскими ¹⁾. Нѣтъ основанія думать, чтобы при этомъ вовсе не оставалось нейтральныхъ клѣтокъ, и чтобы судьба всѣхъ половыхъ элементовъ рѣшалась сразу безповоротно. Въ пользу того, что и въ взросломъ состояніи могутъ сохраняться исполнѣ нейтральные половые элементы говорятъ наблюденія Брэма надъ *Ophryotrocha* (Вгаем, 93). Послѣ перерѣзки одной самки на 2 части (съ цѣлью наблюдать регенерацію), у нея въ переднемъ отрѣзкѣ исчезли яйца и развились сперматозоиды; кромѣ того она приобрѣла и другіе вышшіе признаки самца ²⁾.

Я не буду останавливаться на томъ, какое состояніе должно считаться у Metazoa первичнымъ, раздѣльнополость или гермафродитизмъ. Последнее мнѣніе, поддерживаемое громкими авторитетами (Darwin, Haeckel, Huxley, Claus) долго господствовало, и только немногіе высказывались въ пользу перваго (Fritz Müller, Beard)³⁾. Впрочемъ въ отдѣльных частныхъ случаяхъ производили гермафродитизмъ отъ раздѣльнополоаго состоянія (Claus, 76; Delage, 84 — у ракообразныхъ), хотя и считая это состояніе вообще не первичнымъ. Въ недавнее время Пельзенеръ (Pelseneer, 95), изучая типичнѣйшихъ гермафродитовъ — моллюсковъ, пришелъ къ убѣжденію, что какъ у нихъ, такъ и вообще, гермафродитизму предшествовала раздѣльнополость. При этомъ гермафродитными стали женскія особи; это слѣдуетъ изъ того, что мужское половое отверстіе гермафродитныхъ Lamellibranchiata и Gasteropoda является новообразованіемъ сравнительно съ женскимъ, и что у гермафродитныхъ *Isopoda* и *Cirripedia* рядомъ съ обоеполыми

¹⁾ Между мужскими и женскими половыми клѣтками, какъ между яйцомъ и сперматозоидомъ, едва ли вообще можно видѣть особенно глубокое различіе. Они отличаются другъ отъ друга, вѣроятно, только своими вторичными гистологическими признаками.

²⁾ У аннелидъ гистологическая дифференцировка половыхъ элементовъ вообще наступаетъ очень поздно; быть можетъ, этимъ и объясняется, что до сихъ поръ у нихъ не наблюдалось независимаго отъ перитонеального эпителія происхожденія полового зачатка.

³⁾ Цитирую по Пельзенеру (Pelseneer, 95).

особями сохранялись только мужскія (карликовые самцы). Монтгомери (Montgomery, 95) придерживается такого же взгляда на первичность раздѣльнополага состоянія, но въ отличіе отъ Пельзенера производитъ гермафродитовъ въ большинствѣ случаевъ отъ самцовъ (за исключеніемъ *Microstomum lineare*), основываясь на томъ, что какъ при протерандрии, такъ и при послѣдовательномъ гермафродитизмѣ созрѣваютъ сначала мужскіе половые продукты. Только въ рѣдкихъ случаяхъ протогиніи гермафродиты могли произойти отъ самокъ. Приведенныя два мнѣнія показываютъ, что твердой почвы для сужденій здѣсь нѣтъ, и что извѣстные до сихъ поръ факты могутъ служить аргументами въ пользу различныхъ взглядовъ, смотря по тому съ какой стороны къ нимъ подойти, съ морфологической или съ біологической.

У *Lernaea* я предполагаю временное гермафродитное состояніе во время зародышевой жизни, и въ этомъ состояніи вижу не атавистическое явленіе, а одну изъ ступеней на пути къ гермафродитизму.

У ракообразныхъ гермафродитизмъ сравнительно рѣдкое и, несомнѣнно, вторичное явленіе (Claus, 76; Lang, 89). Онъ выработался изъ раздѣльнополага состоянія подъ вліяніемъ неподвижнаго образа жизни (*Balanidae*, нѣкоторыя *Lepadidae*), большею частью обусловленнаго паразитизмомъ (нѣкоторыя *Cirripedia* и *Isopoda*). Предками *Cirripedia*, у которыхъ какъ неподвижный образъ жизни, такъ и паразитизмъ чрезвычайно древни, предполагаются близкія къ *Copepoda* формы, которыя, какъ современные паразитическія *Copepoda*, были раздѣльнополы и диморфны (A. Lang, 89). Эти соображенія вполне оправдываютъ предполагаемую мною у *Lernaea*, а также у другихъ паразитическихъ *Copepoda* съ рѣзко выраженнымъ половымъ диморфизмомъ, наклонность къ гермафродитизму.

Постепенное превращеніе раздѣльнополага животнаго въ гермафродита, выразилось бы, вѣроятно, слѣдующимъ образомъ въ эмбриональномъ развитіи его. Если мы представимъ себѣ животное, у котораго первоначально даже всѣ первичныя половыя кѣтки превращались въ извѣстный моментъ въ мужскія или женскія, то первымъ результатомъ наклонности

къ гермафродитизму будетъ сохраненіе за нѣкоторыми половыми элементами ихъ нейтральныхъ свойствъ и во взросломъ состояніи. Вторымъ шагомъ будетъ превращеніе этихъ клѣтокъ въ элементы второго пола у взрослого животного и третьимъ—обособленіе такихъ элементовъ уже во время зародышевой жизни.

Я думаю, что у *Lernaea*, въ связи съ раннимъ обособленіемъ половыхъ клѣтокъ, перенесеніемъ личиночныхъ стадій въ эмбриональный періодъ, а момента половой зрѣлости—на личиночную стадію, дифференцировка половыхъ клѣтокъ наступаетъ чрезвычайно рано, можетъ быть, вмѣстѣ съ обособленіемъ ихъ. Всѣ эти явленія имѣли, вѣроятно, значеніе экономіи во времени, а также и въ затратѣ пластическаго матеріала, въ виду необходимости развивать половые продукты въ громадныхъ количествахъ, необходимости, связанной съ паразитическимъ образомъ жизни. Помимо этого я предполагаю, что въ интересахъ возможно полной и быстрой утилизаціи пластическаго матеріала какъ у *Lernaea*, такъ и у ея паразитическихъ предковъ, не имѣвшихъ еще склонности къ гермафродитизму, всѣ первичныя половыя клѣтки вслѣдъ за своимъ обособленіемъ превращались въ мужскія или женскія, и нейтральныхъ клѣтокъ у нихъ не оставалось. Какимъ образомъ *Lernaea* прошла вторую изъ указанныхъ выше стадій на пути къ гермафродитизму, судить не берусь, но теперь она находится на переходной ступени отъ второй къ третьей. Другими словами, изъ 4-хъ первичныхъ половыхъ клѣтокъ, передъ попарнымъ сліяніемъ ихъ, 2 имѣютъ вполне опредѣленно выраженный характеръ одного пола, другія двѣ уже не нейтральны, а имѣютъ тенденцію превратиться въ элементы другого пола.

Поглощеніе послѣднихъ двухъ клѣтокъ первымъ я объясняю себѣ спеціальнымъ приспособленіемъ организма въ интересахъ полной утилизаціи пластическаго матеріала, такъ какъ было бы невыгодной для него затратой развивать органъ, еще не способный функціонировать; тѣмъ болѣе, что такой органъ не только не давалъ бы ему лишняго оружія въ борьбѣ за существованіе, но ослаблялъ бы функціонирующую

часть его половой железы, громадная продуктивность которой является у паразитов едва ли не главнымъ средствомъ къ сохраненію вида.

Мы имѣемъ здѣсь передъ собой примѣръ активной борьбы частей организма между собой. Тѣ двѣ клѣтки, которыя опредѣляютъ полъ зародыша, какъ настоящіе фагоциты, поглощаютъ обѣ другія клѣтки, половая дифференцировка которыхъ еще не достаточно опредѣленно выражена. Напомню, что Бируля (Birula, 94) наблюдалъ у голодающей *Galeodes* разрушеніе яицъ фагоцитами; фагоцитозъ происходитъ и при нормальныхъ условіяхъ у *α*; здѣсь разрушенію подлежатъ оболочка сперматофоры и избытокъ спермы.

Данное мною здѣсь объясненіе попарному сліянію половыхъ клѣтокъ *Lernaea* предполагаетъ исключительность этого явленія. Если бы оказалось, что оно наблюдается и у свободно живущихъ *Copepoda* и вообще у тѣхъ раковъ, у которыхъ нѣтъ основанія предполагать наклонности къ гермафродитизму, то оно конечно потребовало бы иного объясненія.

Половые железы лежатъ у *Lernaea* въ первичной полости тѣла, въ спинномъ мезентеріи, т. е. tunica prorgia ихъ и соединительно-тканые подвѣски, которыми онѣ прикрѣплены къ спинной стѣнкѣ тѣла съ одной стороны и къ кишечнику съ другой,—отвѣчаютъ морфологически такому мезентерію. Половой полостью я называлъ выше полость tunica prorgia съ рыхло лежащими въ ней половыми клѣтками. Эта полость представляетъ остатокъ первичной полости тѣла. Дефинитивная полость железы или отвѣчаетъ ей вполне, или представляетъ новообразованіе, но во всякомъ случаѣ не имѣетъ никакого отношенія къ полости дѣлома. Подобное же положеніе полового зачатка, но только въ брюшномъ мезентеріи, описано Шимкевичемъ (98) для *Phalangida*; оно „напоминаетъ нѣкоторыхъ червей, а также и позвоночныхъ“. Этимъ, мнѣ кажется вносится существенная поправка къ наблюденіямъ Брауера (A. Brauer, 95) надъ развитіемъ скорпіона, у котораго половой зачатокъ обособляется также очень рано и независимо отъ дѣломической мезодермы. По Брауеру онъ затѣмъ попадаетъ внутрь дѣлома, изъ участка

котораго развиваются половые протоки, какъ и у *Phalangida* (Шимкевичъ, 98).

У *Sagitta* половыя клѣтки послѣ своею обособленія отъ дна гастральнаго впяченія, по описанію О. Гертвига (O. Hertwig, 80), попадаютъ въ цѣломъ. Но во взросломъ состояніи онѣ, повидимому, лежатъ ретроперитонеально (см. Delage et Hérouard, 97, p. 247, и рисунки къ монографіи Гертвига).

Морфологія нервной системы. Головной мозгъ *Lernaea* во взросломъ состояніи, какъ и вся нервная система, не обнаруживаетъ почти никакихъ признаковъ своего первоначальнаго морфологическаго состава (ср. стр. 121).

На послѣднихъ эмбріональныхъ и первыхъ личиночныхъ стадіяхъ онъ имѣетъ въ поперечномъ разрѣзѣ характерную форму буквы х, т. е. состоитъ изъ центральной, волокнистой массы (мозговой комиссуры) и четырехъ лопастей—двухъ спинныхъ и двухъ брюшныхъ,—слагающихся главнымъ образомъ изъ нервныхъ клѣтокъ. Въ составъ мозга вошли слѣдующія части (рис. 225, т. VI):

Непарная и апикальная теменная пластинка (*Spt*), продолжающаяся на брюшную сторону въ парный просереbrum (*Ps*), а на спинной сторонѣ своей развивающая пару утолщеній (*gn. ap.*), которыя я считаю зачаткомъ лобныхъ органовъ чувствъ и ихъ гангліевъ; затѣмъ со спинной стороны пара независимыхъ отъ теменной пластинки и другъ отъ друга утолщеній (*gs*), которыя сливаются въ послѣдствіи съ мозговымъ зачаткомъ и представляютъ рудименты сложныхъ глазъ и ихъ гангліевъ („вторичный мозгъ“ Гроббена); съ брюшной стороны къ просереbrum прилежатъ, но отъ него независимы ганглии переднихъ антеннъ (*gn. ant.*₁), сливающиеся на довольно позднихъ стадіяхъ (E-F) съ брюшными лопастями мозга; наконецъ дальше назадъ слѣдуютъ ганглии обоихъ заднихъ сегментовъ наупліуса (*gn. ant.*₂ и *gn. md.*), которые въ послѣдствіи образуютъ гангліозныя глоточныя комиссуры (коннективы) и тогда переходятъ безъ рѣзкой границы въ брюшныя доли мозга, а пока другъ отъ друга совершенно независимы.

Въ составъ спинныхъ лопастей мозга кромѣ зачатка вторичнаго мозга несомнѣнно входятъ ганглии аникальных (лобныхъ) органовъ чувствъ и, можетъ быть, еще прилежащая къ нимъ часть теменной пластинки. Въ составъ брюшныхъ лопастей — просегебрумъ и ганглии переднихъ антеннъ; участвуетъ-ли въ ихъ образованіи теменная пластинка, я не знаю. Изъ какой части ея происходитъ мозговая комиссура рѣшить было невозможно, такъ какъ теменная пластинка временно раздѣляется по срединной линіи на двѣ половины, вмѣстѣ съ тѣмъ вступая въ тѣсную связь съ остальными составными частями мозга, и только затѣмъ вторично обѣ половины послѣдняго сливаются другъ съ другомъ. Мѣсто, гдѣ происходитъ это сліяніе (ребро яйца), соответствуетъ первоначальному положенію теменной пластинки, и всего естественнѣе предположить, что по крайней мѣрѣ ядро комиссуры развивается насчетъ прилежащей къ просегебрумъ части теменной пластинки, т. е. той части ея, которая дольше всего оставалась не раздѣленной.

Какъ сами переднія антенны, такъ и ихъ ганглии ничѣмъ не отличаются въ своемъ развитіи отъ слѣдующихъ конечностей и ганглиевъ наупліуса и должны быть признаны вполне гомологичными имъ. Въ пользу этого взгляда можно привести рядъ новѣйшихъ наблюденій (Urbanovicz, 93; Mc. Murrich, 95; Ю. Вагнеръ, 96; ср. также Korschelt u. Heider, 92).

Положеніе антеннъ относительно рта не можетъ имѣть у *Lernaea* никакого значенія, такъ какъ онѣ залагаются задолго до появленія срединнаго утолщенія эктодермы, изъ котораго еще позже образуется вляченіе передней кишки, и къ этому моменты всѣ 3 пары конечностей наупліуса успѣваютъ перемѣститься далеко впередъ. Кромѣ того сегментация тѣла наупліуса ничѣмъ не выражена снаружы; она можетъ быть опредѣлена только на боковыхъ краяхъ зародыша по положенію конечностей и ганглиевъ, и нѣтъ никакого основанія предполагать, что границы сегментовъ пересекаютъ брюшную поверхность въ видѣ параллельныхъ прямыхъ линій. Поэтому положеніе самого рта является совершенно неопре-

дѣленнымъ. Узлы переднихъ антеннъ представляютъ, слѣдовательно, вторично присоединившіеся къ мозгу сегментальные ганглии.

Считаю не лишнимъ еще разъ подчеркнуть полную самостоятельность и независимость другъ отъ друга всѣхъ 3 паръ наупліусовыхъ ганглій. Фричъ (82) и Урбановичъ (85) также наблюдали независимое образованіе „первичнаго мозга“ и „брюшной части нервной системы“. Я могу самымъ положительнымъ образомъ удостовѣрить (см. стр. 38), что нѣтъ никакихъ „*gracilere Parthien*“, помощью которыхъ Гейдеръ (Korschelt u. Heider, 92, p. 360) непременно хотеть установить непрерывность всего нервнаго зачатка.

Парный *procerebrum* представляетъ, по извѣстнымъ взглядамъ Пэккарда (Pascard, 84), самостоятельный первичный зачатокъ головного мозга. Позднѣйшіе изслѣдователи большею частью подтверждаютъ его существованіе у Crustacea (Kingsley, 89) и описываютъ его подъ именемъ первичнаго мозга (Urbanovicz, 93) или церебральныхъ узловъ (M. C. Murgich, 95; Ю. Вагнеръ, 96). Нусбаумъ (I. Nusbau, 93) различаетъ въ зачаткѣ мозга *Isopoda* кромѣ зрительныхъ ганглій еще 2 пары, отвѣчающія обѣимъ парамъ антеннъ; изъ нихъ передняя преоральная и подраздѣляется, какъ у *Astacus* (Reichenbach, 86), на 2 части: антеннулярную и преантеннулярную. Считая вообще *procerebrum* вмѣстѣ съ узлами переднихъ антеннъ только частями одного первоначально единаго зачатка первичнаго мозга, согласно взглядамъ Клауса (Claus, 88), Нусбаумъ прилагаетъ ту же точку зрѣнія къ своимъ наблюденіямъ, которыя фактически въ сущности не опровергаютъ приведенныхъ выше.

Непарная составная часть мозга найдена у немногихъ раковъ, да и сдѣланныя въ этомъ отношеніи наблюденія остались совершенно незамѣченными. Гейдеръ (l.c.), излагая наблюденія Гроббена (Grobbe, 79) надъ развитіемъ *Moina*, упоминаетъ только о „*symmetrische Ectodermverdrückung* (Scheitelplatte)“. По описанію Гроббена, сначала непарная теменистая пластинка вскорѣ раздѣляется по срединной линіи на 2 половинны, причемъ, какъ видно изъ его рис. 19

(вполнѣ отвѣчающаго моему рис. 65), она временно подраздѣлена на 3 доли, о чемъ даже не упомянуто въ текстѣ работы; у *Cetochilus* Гроббенъ (81) также говорить о теменной пластинкѣ, но выражается очень неопредѣленно и рисуетъ ее парной. По Рейхенбаху (l. c.) у *Astacus* вся нервная система залагается парно; однако на рис. 42, представляющемъ поперечный разрѣзъ яйца въ области передней границы зачатковъ глазъ (Augenanlage), мы видимъ непарное и притомъ двуслойное утолщеніе эктодермы, тогда какъ во всѣхъ остальныхъ частяхъ зародыша она однослойна. Самасса (Samassa, 93) оспаривалъ сначала непарность теменной пластинки у *Moina*, но вскорѣ самъ нашелъ у *Daphnella* непарную пластинку.

Кромѣ того въ составъ мозга входятъ, какъ вторичный элементъ, зачатки сложныхъ глазъ и ихъ ганглии. У *Lernaea* они возникаютъ на *спинной сторонѣ*, непосредственно примыкая къ переднему спинному органу, въ видѣ пары совершенно самостоятельныхъ утолщеній эктодермы, какъ и у *Cyclops* по Урбановичу (85) и у *Atyephyra* по Ишикавѣ (Ischikawa, 85). Они лежатъ впереди сегмента переднихъ антеннъ, отъ котораго отдѣлены спиннымъ органомъ (ср. рис. 64, 68, 69), и представляютъ *органы чувствъ спинной поверхности первичнаго головного отдѣла Crustacea*. Глазные стебельки раковъ не могутъ поэтому считаться измѣненными конечностями особаго глазного сегмента, какъ это до сихъ поръ принимаютъ нѣкоторые авторы (Della Valle 93; ср. Korschelt u. Heider, 92, p. 364). Въ пользу этого взгляда приводятся факты регенераціи вмѣсто отрѣзаннаго глазного стебелька антеннообразнаго придатка (Hofer, 94), но къ совершенно иному взгляду пришелъ Гербстъ, посвятившій этому явленію специальное экспериментальное изслѣдованіе (Herbst, 96). Да и съ морфологической стороны наши теоретическія представленія не допускаютъ существованія конечностей на спинной сторонѣ сегментовъ.

Весьма вѣроятно, что между первичнымъ головнымъ отдѣломъ Crustacea и сегментомъ переднихъ антеннъ (т. е. позади prosocerebrum) находился нѣкогда еще одинъ сегментъ.

Макъ Мёрричъ (I. c.) нашелъ у *Isopoda* зачатокъ такого преантеннуларнаго сегмента. По наблюденіямъ Ю. Вагнера (96) у *Neomysis* ко внутри отъ церебральныхъ узловъ и впереди узловъ переднихъ антеннъ лежатъ небольшіе срединные узелки, при участіи которыхъ образуется мозговая комиссура. Вагнеръ склоненъ, впрочемъ, считать ихъ за обособившіеся отдѣлы церебральныхъ узловъ.

Гросегебрумъ не наблюдался до сихъ поръ одновременно съ теменной пластинкой и поэтому онъ одинъ считается гомологомъ мозга аннелидъ (ср. Korschelt u. Heider, 92), причемъ теменная пластинка *Moina*, *Cetochilus* и *Daphnella* ему приравнивалась. Ю. Вагнеръ (96) справедливо предполагаетъ, что гросегебрумъ „не соответствуетъ теменной пластинкѣ аннелидъ“ *), но представляетъ-ли оно только „часть посторальной нервной системы“, какъ думаетъ Вагнеръ, рѣшить трудно. Оно отбѣчаетъ въ такомъ случаѣ одному или нѣсколькимъ передвинувшимся напередъ и исчезнувшимъ сегментамъ тѣла и не имѣетъ гомолога въ головномъ мозгу аннелидъ. Гудричъ (Goodrich, 97) совершенно ошибочно считаетъ гросегебрумъ гангліями сегмента переднихъ антеннъ.

Теменная пластинка аннелидъ можетъ быть и не имѣетъ того значенія первичнаго церебральнаго узла, которое ей приписываетъ Н а т с ч е к (78, 91). По Э. Мейеру (98) теменной мерцательный органъ по своему происхожденію паренъ, но развивается только на одной сторонѣ, а на другой совершенно рудиментаренъ съ самаго начала; при этомъ онъ у *Lopadorhynchus* сдвинутъ на брюшную сторону. Повидимому это провизорный органъ личинки. Головной мозгъ очень сложнаго происхожденія и развивается въ связи съ цѣлымъ рядомъ органовъ чувствъ (Э. Мейеръ, 98). Но и у *Lopadorhynchus* имѣется несомнѣнно непарная составная часть мозга,

*) Ю. Вагнеръ считаетъ открытымъ «вопросъ о томъ, существуетъ-ли вообще въ головномъ мозгѣ ракообразныхъ часть, гомологичная теменной пластинкѣ аннелидъ». «Можно думать, что послѣдней соответствуетъ проксимальная часть оптическихъ гангліевъ. Во всякомъ случаѣ до сихъ поръ исторія развитія ракообразныхъ не даетъ отвѣта на этотъ вопросъ». Послѣднія два положенія находятся въ рѣзкомъ противорѣчій съ моими наблюденіями.

которая является центромъ его образованія. Это мозговая комиссура, представляющая у личинки утолщеніе второго нервнаго кольца верхняго полушарія и самую массивную часть всей нервной системы (ср. рис. 33 работы Мейера). Если Гатчекъ, можетъ быть, невѣрно понялъ значеніе теменнаго мерцательнаго органа, то тѣмъ не менѣе остается непарная составная часть мозга въ качествѣ его первоначальнаго ядра (мозговая комиссура).

Сравненіе мозга взрослых Crustacea и Annelides не представляетъ затрудненій съ виѣшней стороны. У послѣднихъ Раковица (Rasovitz, 96) различаетъ, въ согласіи съ нѣкоторыми изъ своихъ предшественниковъ (ср. Natschek, 91, р. 424 — 425), три основныхъ части мозга, соотвѣтственно тремъ чувствительнымъ областямъ головной лопасти: средній мозгъ (теменная область) физиологически характеризуется зрительной и осязательной функціей; передній мозгъ принадлежитъ къ среднему съ брюшной стороны и иннервируетъ пальпы, т. е. первичныя щупальца (осязательная и вкусовая функція); задній мозгъ прилежитъ къ среднему со спинной стороны и иннервируетъ затылочный органъ чувствъ (обонятельная функція).

Топографически заднему мозгу аннелиды отвѣчаютъ у *Lernaea* спинныя доли мозга съ лобными органами чувствъ, среднему — мозговая комиссура, иннервирующая непарный глазъ, и переднему — брюшныя лопасти. Но такое сравненіе едва-ли возможно. Наблюденія Клейненберга (86) и Мейера (98) надъ *Lopadorhynchus* показываютъ, что органы чувствъ и отвѣчающія имъ части мозга испытываютъ во время развитія значительныя перемѣщенія. Нельзя поэтому, вытянувъ мысленно всю нервную систему за оба конца въ одной плоскости, брать точкой отправленія для сравненія послѣдовательность въ расположеніи частей ея. Если представить растянутой такимъ образомъ ту поверхность личинки *Lopadorhynchus*, на которой происходитъ развитіе будущаго мозга, то впереди окажутся зачатки рудиментарныхъ теменныхъ щупалецъ (въ области полярнаго нервнаго кольца), за ними слѣдуютъ зачатки дефинитивныхъ перед-

нихъ щупалецъ и теменныхъ мерцательныхъ органовъ (въ области 2-го перваго кольца верхняго полушарія) и, наконецъ, зачатки дефинитивныхъ заднихъ щупалецъ и затылочныхъ органовъ (въ области перваго нервнаго кольца). Въ зависимости отъ зачатковъ четырехъ (за исключеніемъ теменныхъ мерцательныхъ органовъ) паръ этихъ органовъ чувствъ головной мозгъ у *Lopadorhynchus* имѣетъ на извѣстной стадіи четыре пары вполне обособленныхъ ганглиозныхъ лопастей (Э. Мейеръ, 98). Если теперь взять для сравненія мозгъ напр., взрослой *Chaetozone*, по Э. Мейеру (Hatschek, 91, p. 426, Fig. 399), или вообще мозгъ аннелидъ, по схемѣ Раковицы, вытянувъ его въ одной плоскости, то затылочные органы и ихъ область мозга (задній мозгъ) окажутся лежащими впереди средняго мозга, а первичныя теменные щупальца позади него, т. е. отношенія совершенно извращаются. Отсюда слѣдуетъ, что для сравненія нужно брать первичныя отношенія частей и сравнивать полюсъ съ полюсомъ, брюшную поверхность съ брюшной и спинную со спинной.

Наиболѣе апикальное положеніе занимаютъ у зародышей *Lernaea* лобные органы чувствъ и они соотвѣтствуютъ первичнымъ теменнымъ щупальцамъ аннелидъ; среднему мозгу аннелидъ отвѣчаетъ у *Lernaea* мозговая комиссура, которая развивается изъ теменной пластинки и иннервируетъ непарный глазъ. Головной лопасти аннелидъ отвѣчаютъ слѣдовательно дериваты теменной пластинки, а изъ органовъ чувствъ—лобные и глазъ науцліуса. Дальнѣйшія сравненія я считаю невозможными и склоняюсь къ взгляду Вагнера, что *procerebrum* не имѣетъ своего гомолога у аннелидъ; но какъ основная составная часть мозга всѣхъ Crustacea, а также вѣроятно ихъ общаго предка, оно можетъ быть причислено къ первичному мозгу ракообразныхъ. Вторичными составными частями его являются на спинной сторонѣ ганглии сложныхъ глазъ, а на брюшной ганглии переднихъ антеннъ.

Спинные органы. Я не буду вдаваться въ обсужденіе обширной литературы о спинныхъ органахъ и ихъ значеніи,

тѣмъ болѣе, что это сдѣлано въ недавнихъ работахъ Ю. Вагнера (96) и Нусбаума и Шрейбера (Nusbaum und Schreiber, 98) изъ которыхъ послѣдняя посвящена специально имъ.

У ракообразныхъ издавна различаютъ непарные и парные спинные органы. Сначала Россійская-Кожевникова (Ros-sijskaja-Koschewnikowa, 95) у *Sphaeroma*, а затѣмъ Ю. Вагнеръ (96) у *Neomysis* нашли какъ непарный, такъ и парные органы одновременно. На этомъ основаніи Вагнеръ различаетъ ихъ подъ особыми названіями спинного и боковыхъ органовъ и считаетъ совершенно не равнозначущими. Нусбаумъ и Шрейберъ, наблюдавшіе то же явленіе у *Mysis*, *Idothea* и *Cymothoa*, напротивъ, высказываются въ пользу полной идентичности этихъ органовъ, основываясь главнымъ образомъ на томъ, что они не представляютъ никакихъ структурныхъ отличій. Дѣйствительно, во многихъ случаяхъ происхожденіе, метаморфозъ и дефинитивная судьба тѣхъ и другихъ органовъ одинаковы.

Попытки приписать имъ опредѣленныя функціи (въ томъ числѣ и самого Нусбаума) большею частью мало убѣдительны. Полость внутри органа или превращеніе его протоплазмы въ вязкую или полужидкую массу часто принимается за аргументъ въ пользу его железистой природы. Предполагали также, что онъ служитъ однимъ изъ источниковъ образованія элементовъ желтка. При этомъ окружающіе его фагоциты принимались за отдѣляющіеся отъ него клѣтки; а картины дегенераціи ядра, подчасъ чрезвычайно напоминающія каріокинетическія фигуры (ср. стр. 58—59) давали поводъ приписывать его элементамъ способность усиленнаго размноженія. Обильныя каріокинетическія фигуры встрѣчаются, впрочемъ, въ области спинныхъ органовъ, но только на раннихъ стадіяхъ ихъ образованія, когда они еще не приняли своей характерной формы (ср. стр. 56).

Нусбаумъ и Шрейберъ приписываютъ спиннымъ органамъ того и другого рода то значеніе, которое Вагнеръ признаетъ только за однимъ спиннымъ (непарнымъ): оба представляютъ „Einrichtungen, die zur Reduktion der Vitellocyten-

schicht dienen". Мое сообщеніе (96) о спинномъ органѣ *Lernaea* осталось неизвѣстнымъ Нусбауму и Шрейберу. Между тѣмъ мои наблюденія доказываютъ наиболѣе убѣдительнымъ образомъ, что эти органы одинаковой природы и что парность или непарность ихъ не представляетъ существеннаго различія.

У *Lernaea* задній спинной органъ непарный; передній — по происхожденію своему тоже непарный, но находится на пути къ превращенію въ парный: изъ поперечнаго ряда крупныхъ кѣловокъ образуется на концахъ его двѣ утолщенныя эктодермическія подушки, которыя нарастаютъ по направленію къ срединной плоскости и одновременно разрушаются въ томъ же направленіи. Органъ тогда становится парнымъ. Послѣдніе остатки обѣихъ подушекъ сталкиваются по срединной линіи и органъ становится снова непарнымъ. Такимъ образомъ парные и непарные органы могутъ не только встрѣчаться одновременно, но и превращаться другъ въ друга.

Такимъ образомъ парность или непарность спинного органа сама по себѣ не имѣетъ большого значенія. Отсюда, конечно, не слѣдуетъ, чтобы всѣ образованія, которыя описывали у ракообразныхъ подъ именемъ спинныхъ органовъ, были гомологичны другъ другу.

Та категорія ихъ, къ которымъ принадлежатъ всѣ спинные органы *Lernaea* и повидному многихъ другихъ ракообразныхъ, какъ „eine Involutionsform des den Nahrungsdotter bedeckenden Blastoderms“ (Heider, 92), вѣроятно гомологична спинному органу остальныхъ Arthropoda (Myriapoda, Insecta Arachnoidea). Морфологическая природа этихъ органовъ остается загадочной и вопросъ объ ихъ отношеніи къ зародышевымъ оболочкамъ остается открытымъ.

Наупліусъ и трохофора. Отсутствие у наупліуса наружнаго расчлененія тѣла на сегменты дало поводъ считать его нечленистой формой и сравнивать его съ трохофорой (Hatschek, 776, 78; Lang, 89). Гроббенъ призналъ у наупліуса кромѣ головнаго отдѣла одинъ туловищный сегментъ (Grobben, 79), а Клаусъ два (Claus, 85). Гейдеръ

высказалъ предположеніе, что и переднія антенны представляютъ сегментальные и первоначально посторальные придатки (Heider, 92). Этотъ взглядъ, поддерживаемый Гудричемъ (Goodrich, 97), оправдывается и моими наблюденіями, если сдѣлать къ нему указанныя выше поправки относительно морфологическаго состава головного отдѣла и значенія *procephalum*. Наличие у наупліуса 3 сегментовъ доказывается существованіемъ у него 3 паръ конечностей и 3 паръ отвѣчающихъ имъ и вполне самостоятельныхъ сегментальныхъ гангліевъ; кромѣ того, весьма правильнымъ расчлененіемъ мезодермы на стадіи, предшествующей развитію конечностей (ср. рис. 46 и 63). Последнее доказательство, впрочемъ, менѣе существенно, такъ какъ это расчлененіе мезодермы, можетъ быть, и не имѣетъ первичнаго характера.

Въ составъ головного отдѣла наупліуса вошли, кромѣ головной лопасти аннелидъ (т. е. теменной пластинки, лобныхъ органовъ чувствъ и глаза наупліуса), еще одинъ или нѣсколько сегментовъ, передвинувшихся впередъ рта; остатками ихъ являются *procephalum* и найденный Мэкъ Мёрричемъ (Mc. Murrough, 95) у *Isopoda* преантеннуларный сегментъ. Эта тенденція къ уменьшенію числа метамеръ сохранилась у наупліуса и до сихъ поръ. Въ пользу этого говоритъ судьба переднихъ антеннъ, которыя настолько измѣнили свое первоначальное положеніе и настолько отличаются по своему строенію отъ остальныхъ конечностей, что принимаются многими авторами и, по сей часъ за спеціальныя органы чувствъ, принадлежащіе первичному головному отдѣлу. Исчезновеніе переднихъ сегментовъ тѣла доказано и для другихъ *Arthropoda*. Геймонсъ нашелъ у *Myriapoda* рудиментарный преантеннальный сегментъ (Heumons, 97), а Уцель описалъ у зародышей насѣкомыхъ позади антеннъ особый предчелюстный сегментъ, сравниваемый имъ съ сегментомъ заднихъ антеннъ раковъ и съ сегментомъ хелицеръ паукообразныхъ.

Съ тѣхъ поръ какъ Гатчекъ (l. c) развивалъ наупліуса его признаютъ только онтогенетической стадіей, общей всѣмъ ракообразнымъ, и все его филогенетическое значеніе сводится къ тому родству, которое онъ въ тѣхъ или

другихъ случаяхъ обнаруживаетъ съ трохофорой. (ср. Heider, 92, р. 496 — 497). Теорія Ф. Мюллера оставлена совершенно, и единственная попытка возстановить значеніе наупліуса, какъ родоначальной формы Crustacea (Kempel, 91), повидимому сочувствія не встрѣтила.

Степень родства наупліуса съ несегментированной трохофорой во всякомъ случаѣ довольно отдаленная, а непосредственное сравненіе наупліуса съ полимерными личинками аннелидъ (polytroche Larven) представляетъ тоже не мало затрудненій.

Для сужденія о филогенетическомъ значеніи наупліуса я считаю чрезвычайно важнымъ фактъ, на который до сихъ поръ не было обращено должнаго вниманія; это тотъ контрастъ, который наблюдается въ развитіи всѣхъ органовъ наупліальныхъ и метанаупліальныхъ сегментовъ, т. е. различный характеръ метамеріи наупліуса и развивающагося изъ него ракообразнаго. Какъ истолковать этотъ фактъ, другой вопросъ, и я не рѣшаюсь вступать на путь смѣлыхъ, но безпочвенныхъ предположеній.

Какъ бы то ни было, наупліусъ представляетъ форму олигомернаго типа съ головнымъ отдѣломъ, вѣроятно отеѣчающимъ *exumbrella* трохофоры, съ рядомъ туловищныхъ метамеръ, изъ которыхъ одна или нѣсколько переднихъ передвинуты впередъ рта и исчезли, а 3-я отъ конца (т. е. сегментъ переднихъ антеннъ) находится на пути къ исчезновенію, и съ концевымъ несегментированнымъ отдѣломъ тѣла; одновременно съ этой тенденціей къ уменьшенію числа первоначальныхъ сегментовъ путемъ исчезновенія переднихъ у наупліуса выражена другая—развивать впереди концевого отдѣла новые сегменты, но съ инымъ характеромъ метамеріи.

Списокъ цитированныхъ сочиненій.

93. Allen. Nephridia and body cavity of some Decapod Crustacea. Quart. Journ. of Micr. Sc. (2), Vol. 34. 1893.
81. Balfour., F. Handbuch der vergleichenden Embryologie, übers. v. Vetter; Bd. 2, 1881.
- 85*. Bergh, R. S. Die Excretionsorgane der Würmer. Kosmos, Jahrg. 9 (Bd. 17), 1885.
- 93a. — Beiträge zur Embryologie der Crustaceen. I. Zur Bildungsgeschichte des Keimstreifens von Mysis. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat., Bd. 6, 1893.
- 93b. — Beiträge zur Embryologie der Crustaceen. II. Die Drehung des Keimstreifens und die Stellung des Dorsalorgans bei Gammarus pulex. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat., Bd. 7, 1893.
95. — Vorlesungen über allgemeine Embryologie, Wiesbaden, 1895.
97. — Pedaschenko, D. Ueber die Entwicklung des Nervensystems und der Genitalzellen und die Dorsalorgane von Lernaea branchialis (Referat). Zool. Centralblatt, Jahrg. IV, 1897.
96. Bigelow, M. On the early development of Lepas fascicularis. Anatom. Anzeiger, Bd. 12, 1896.
94. Birula, A. Untersuchungen über den Bau der Geschlechtsorgane bei den Galeodiden. Horae Soc. Entom. Ross., T. 28, 1894.
92. Boveri, Th. Die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala. Sitzungsber. d. Ges. für Morph. und Physiol. München, Bd. 8, 1892.
93. Braem, F. Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis Clprd. Mecz., Zeit. f. wiss. Zool., Bd. 57, 1893.
95. Braem, F. Was ist ein Keimblatt? Biol. Centralbl., Bd. 15, 1895.
92. Brauer, A. Ueber das Ei von Branchipus grubei v. Dyb. von der Bildung bis zur Ablage. Abhandl. d. k. Akad. d. Wiss. Berlin, 1892.
94. — Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Scorpions. I. Zeit. f. wiss. Zool., Bd. 57, 1894.
95. — Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Scorpions. II. Zeit. f. wiss. Zool., Bd. 59, 1895.
73. Bütschli, O. Zur Entwicklungsgeschichte der Sagitta. Zeit. f. wiss. Zool., Bd. 23, 1873.
94. Бучинскій, П. Наблюденія надъ эмбриональнымъ развитіемъ Malacostraca. Записки Новоросс. Общ. Естествов., т. 19, вып. 2, 1894.
92. Canu, E. Les Copepodes du Boulonnais. Lille, 1892.
95. Chun, C. Atlatis. Biblioth. Zoolog., Hef. 19, 1895.
68. Claus, C. Beobachtungen über Lernaeocera, Peniculus und Lernaea. Schrift. d. Ges. zur Beförd. der gesamm. Naturw. Marburg, Bd. 9, 1868.
76. — Untersuchungen zur Ertorschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien, 1876.
86. — Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia etc. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien, Bd. 6, 1886.
88. — Ueber Apseudes Latreillii Edw. und die Tanaiden. Arb. aus d. Zool. Inst. d. Univ. Wien, Bd. 7, 1888.
- 91a. — Das Medianauge der Crustaceen. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien., Bd. 9, 1891.
- 91b. — Ueber die Gattung Miracia Dana mit besonderer Berücksichtigung ihres Augenbanes. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien, Bd. 9, 1891.

- 93a. Claus, C. Ueber die sogenannten Bauchwirbeln am integumentalen Skelet der Copepoden und die medianen Zwischenplatten der Ruders-fusspaare. Arb. aus d. Zool. Inst. d. Univ. Wien., Bd. 10, 1893.
- 93b. — Ueber die Entwicklung und das System der Pontelliden. Arb. aus d. Zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. 10, 1893.
- 93c. — Neue Beobachtungen über die Organisation und Entwicklung von Cyclops. Arb. aus d. Zool. Inst. d. Univ. Wien., Bd. 10, 1893.
- 95a. — Ueber Maxillarlüsse der Copepoden. Arb. aus d. Zool. Inst. d. Univ. Wien, Bd. 11, Heft 1, 1895.
- 95b. — Beiträge zur Kenntnis der Süßwasser-Östracoden II. Arb. aus d. Zool. Inst. d. Univ. Wien., Bd. 11, Heft 1, 1895
91. Холодковский, Н. Эмбриональное развитие таракана-пруссача. Труды Спб. Общ. Естеств., т. XXII. 1891.
92. Cholodkowsky, N. Contributions à la théorie du mésoderme et de la métamérie. Congrès International de Zoologie. II session à Moscou. 1-re partie. Moscou. 1892.
- 51 — 54. Darwin, Ch. A monograph of the sub-class Cirripedia. Lond. 1851—54.
84. Delage, Y. Evolution de la Sacculine. Arch. de Zool. Exp., Sér. 2, t. II, 1884.
97. Delage et Hérouard. Traité de zoologie concrète. T. V. — Les Vermidiens. Paris. 1897.
91. Della Valle, A. Gammarrini del Golfo di Napoli. Fauna u. Flora d. Gol-fes v. Neapel, Monogr. XX, 1893.
91. Eigenmann, C. H. On the Precocious Segregation of the Sex-Cells in *Micrometrus aggregatus* Gibbons. Journ. of Morph. Boston, V. 5, 1891.
- 96 — Sex-Differentiation in the Viviparous Teleost *Cymatogaster*. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 4, 1896.
91. Фаусекъ, В. Этюды по исторіи разви-тія и анатоміи пауковъ-сѣнокошцевъ (Phalangidae). Труды Спб. Общ. Естеств. т. XXII, вып. 2, 1891.
97. — Исслѣдованія надъ исторіей разви-тія головоногихъ (Cephalopoda). Труды II. Спб. Общ. Естеств., т. XXVIII, в. 2, Спб. 1897.
92. Frenzel, J. Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argenti-niens. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat., Bd. 5, 1892.
82. Fric. Note préliminaire sur l'ontogénie des Copépodes libres d'eau douce. Zool. Anzeiger, Bd. 5, 1882.
93. Giesbrecht, W. Mittheilungen über Copepoden. 1 — 6. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 11, 1893.
95. — Mittheilungen über Copepoden. 7 — 9. Mittheil. Zool. Stat. Neapel., Bd. 11, 1895.
97. Goodrich, E. S. On the relation of the Arthropod Head to the Annelid Prostomium Quart. Journ. of micr. sc. V. 40, 1897.
- 86*. Götze, A. Abhandlungen zur Entwick-lungsgeschichte der Thiere. III. Untersuchungen zur Entwick-lungsgeschichte von *Spongilla fluviatilis*. Hamburg u. Leipzig. 1886.
90. Graber, V. Vergleichende Studien am Keimstreifen der Insecten. Denkschr. Acad. Wiss. Wien, Bd. 57, 1890.
91. — Vergleichende Studien am Keim-streifen der Insecten. Denkschr. Acad. Wiss. Wien., Bd. 58, 1891.
79. Grobben, C. Die Entwick-lungsgeschichte von *Moina rectirostris*. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien, Bd. 2, 1879.
80. — Die Antennendrüse der Crusta-ceen. Arb. aus d. Zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. 3, 1880.
81. — Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentrionalis*. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien, Bd. 3, 1881
94. Groom, T. T. Early development of Cirripedia. Phil. Trans., V. 185 B, 1894.
77. Haeckel, E. Nachträge zur Gastraea-Theorie. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 11, 1877.
92. Haecker, V. Die Kernteilungsvor-gänge bei der Mesoderm — und Entodermbildung von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 39, 1892.
94. — Die Entwicklung der Wintereier der Daphniden. Ber. naturf. Gesellsch. Freiburg. i/B., Bd. 8, 1894.
97. — Die Keimbahn von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 49, 1897.
93. Hansen, H. I. Zur Morphologie der Gliedmassen und Mundtheile bei Crustaceen und Insekten. Zoolog. Anz., Jahrg. 16, 1893.
88. Hartog, M. The morphology of Cyc-

- lops and the Relations of the Co-
pepoda. Trans. of the Linnean
Soc. London, Vol. 5, 1888.
- 77a. Hatschek, B. Embryonalentwicklung
und Knospung der Pedicellina
echinata. Zeit. f. wiss. Zool., Bd.
29, 1877.
- 77b. — Beiträge zur Entwicklung der
Lepidopteren. Jenaische Zeitsch.
f. Naturw., Bd. 11, 1877.
78. — Studien über Entwicklungsges-
chichte der Anneliden. Arb.
Zool. Inst. Univ. Wien, Bd. 1, 1878.
85. — Entwicklung der Trochophora
von Eupomatus uncinatus. Arb.
Zool. Inst. Univ. Wien, Bd. 6, 1885.
91. — Lehrbuch der Zoologie, 3 Lief-
erung. Jena. 1891.
94. — Ueber den gegenwärtigen Stand
der Keimblättertheorie. Ver-
handl. Deutsch. Zool. Ges., III
Vers., 1894.
79. Heider, K. Die Gattung Lernanthro-
pus. Arb. aus d. Zool. Inst. d.
Univ. Wien, Bd. 2, 1879.
92. — Crustacea in Korschelt und Hei-
der, 92.
97. — Ist die Keimblätterlehre erschüt-
tert? Zool. Centralbl., Bd. 4, 1897.
96. Herbst, C. Ueber die Regeneration
von antennenähnlichen Organen
an Stelle von Augen. I. Arch. f.
Entwicklungsmech., Bd. 2, 1896.
80. Hertwig, O. Die Chaetognathen. Jen.
Zeit. f. Naturw., Bd. 14, 1880.
96. — Lehrbuch der Entwickelungs-
geschichte des Menschen und der
Wirbelthiere, 5 Aufl., Jena. 1896.
98. — Zelle und Gewebe, 2 Buch. Jena.
1898.
81. Hertwig, O. u. R. Studien zur Blät-
tertheorie IV. Die Coelomtheorie.
Jena. 1881.
92. Heymons, R. Die Entwicklung der
Coelomsäcke bei Phyllodromia
(Blatta) germanica L. Verh. d.
Deutsch. Zool. Ges., II, 1892.
95. — Die Embryonalentwicklung der
Dermapteren und Orthopteren
unter besonderer Berücksichti-
gung der Keimblätterbildung mo-
nographisch bearbeitet. Jena. 1895.
97. — Mittheilungen über die Segmen-
tirung und der Körperbau der
Myriopoden. Sitzungsber. d. Akad.
d. Wiss. Berlin 1897.
94. Hjort, J. Beitrag zur Keimblätter-
lehre und Entwicklungsmechanik
der Ascidienknospung. Anat. An-
zeiger, Bd. 10, № 7, 1894.
84. Hoek, P. P. C. Report on the Cirri-
poda etc. Challenger Reports, V.
10, 1884.
94. Hofer, B. Ein Krebs mit einer Extre-
mität statt eines Stielauges. Ver-
handl. d. Deutsch. Zool. Ges., IV.
Vers., 1894.
85. Ischikawa, C. On the devel. of Atye-
phyra compressa Quart. Journ.
of Micr. Sc. Vol. 25. 1885.
96. Кашенко. Что такое мезенхима?
Изв. И. Томск. Унив. XII, 1896.
- 85 — 88. Kennel, I. von. Entwickelungs-
geschichte von Peripatus Edward-
sii Blanch. und Peripatus tor-
quatus n. sp. 1 u. 2 Theil. Arb.
Zool. Inst. Univ. Würzburg, Bd.
7 u. 8, 1885 u. 1888.
91. — Die Verwandtschaftsverh. der
Arthropoden. Schrift. Naturf. Ges.
Dorpat, 6 Heft, 1891.
89. Kingsley, J. S. The devel. of Cran-
gon vulgaris. 3 paper. Bull. of
Essex Inst. Vol. 21, 1889.
86. Kleinenberg, N. Die Entstehung des
Annelids aus der Larve von Lo-
padorynchus. Zeit. f. wiss. Zool.,
Bd. 44, 1886.
92. Книповичъ. Н. Матеріалы къ позна-
нію группы Ascothoracida. Труды
И. С.-Петербург. Общ. Ест. т. XXIII.
1892.
84. Kölliker, A. v. Die embryonalen Keim-
blätter und die Gewebe. Zeit. f.
wiss. Zool., Bd. 40, 1884.
92. Korotneff, A. Histolyse und Histoge-
nese des Muskelgewebes bei der
Metamorphose der Insecten. Bio-
log. Centralbl., Bd. 12, 1892.
93. Korschelt, E. Mollusken in Korschelt
und Heider «Lehrbuch der ver-
gleichenden Entwicklungsgesch-
ichte der wirbellosen Thiere».
III Heft. Jena. 1893.
92. Korschelt und Heider. Lehrbuch der
vergleichenden Entwicklungsgesch-
ichte der wirbellosen Thiere.
2 Heft. Jena. 1892.
78. Lang, A. Die Dotterfurchung von
Balanus. Jen. Zeitschr. f. Naturw.,
Bd. 12, 1878.
89. — Lehrbuch der vergleichenden Ana-
tomie. 2 Heft. Jena. 1889.
73. Lankester, E. R. On the primitive cell-
layers of the embryo as the basis
of genealogical classification of
animals etc. Ann. and Mag. of
Nat. Hist. (4), Vol. 11, 1873.
93. — Note on the Coelom and Vascu-
lar System of Mollusca and Ar-

- thropoda. Quart. Journ. of micr. Sc. (2), Vol. 34, 1893. (Reprint. from Nature. 1888.
89. Лебединский, Я. Наблюдения надъ развитиемъ каменного краба (*Eryphia spinifrons*). Записки Новор. Общ. Естеств. Т. 14, 1889.
92. Marchal, P. Recherches anatomiques et physiologiques sur l'appareil excréteur des Crustacés décapodes. Arch. de Zool. expér. et générale (2), T. 10, 1892.
95. Mc. Murrich, I. P. Embryology of the Isopod Crustacea. Journ. of Morphol. Boston. Vol. 11, 1895.
86. Metschnikoff, E. Embryologische Studien an Medusen. Wien, 1886.
68. Metzger. Ueber das Männchen und Weibchen der Gattung *Lernaea* vor dem Eintritt der sogenannten rückschreitenden Metamorphose. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 34, Bd. 1, 1868.
90. Meyer, E. Die Abstammung der Anneliden. Biolog. Centralbl., Bd. 10, 1890.
98. Мейеръ, Э. Исследования надъ развитиемъ кольчатыхъ червей. Труды Общ. Естеств. при И. Казанск. Univ., т. 31, вып. 4, 1898.
95. Minot, Ch. S. Ueber die Vererbung und Verjüngung. Biol. Centralbl., Bd. 15, 1895.
95. Montgomery, Th. H. On Successive, Protandrie and Protogynie Hermaphroditism in Animals. Americ. Natural., Vol. 29, 1895.
97. — On the modes of Development of the Mesoderm and Mesenchym with Reference to the Supposed Homologies of the Body Cavities. Journ. of Morph. Boston, Vol. 12, 1897.
95. Mrázek, A. Ueber Baculus Lub. und Hessella Br.. Sitzungsber. der K. böhmisch. Ges. d. Wiss., Math.-naturw. Cl., 1895.
87. Насоковъ, Н. Къ исторіи развитія ракообразныхъ *Balanus* и *Artemia*. Изв. Общ. Любит. Естеств., Австр. и Энг., т. 52, вып. 1, 1887.
87. Нусбаумъ, О. Къ эмбріологіи *Mysis Chamaleo*. Записки Новор. Общ. Естеств., т. 12, 1887.
91. Nusbaum, I. Beiträge zur Embryologie der Isopoden. Biolog. Centralbl. Bd. 11, 1891.
93. — Materyaly do embryologii i histologii równonogów (Isopoda). Rozprawy Wydziału matematycz-
- no - przyrodniczego Akademii Umiejetnosci w Krakowie, T. 25, 1893.
98. — Zur Entwicklungsgeschichte des Mesoderms bei den parasitischen Isopoden. Biolog. Centralbl., Bd. 18, 1898.
98. Nusbaum, I. u. Schreiber, W. Beiträge zur Kenntniss der sog. Rückenorgane der Crustaceenembryonen. Biol. Centralbl., Bd. 18, 1898.
80. Nussbaum, M. Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Archiv. f. mikr. Anat., Bd. 18, 1880.
90. — Anatomische Studien an Californischen Cirripeden. Bonn. 1890.
93. — Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Vererbung. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 41, 1893.
- Packard, A. S. On the structure of the brain of the sessil-eyed Crustacea. Mem. Nation. Acad. Sc. Washington. Vol. 3, 1884.
96. Педашенко, Д. Развитие нервной системы и половых члѣтокъ и спинные органы *Lernaea branchialis*. Труды И. С.-Петерб. Общ. Естеств. т. 27, вып. I, 1896.
95. Pelseneer, P. L'hermaphroditisme chez les Mollusques. Archives de Biologie, T. XIV, 1895/96.
- 88a. Pereyaslawzewa, S. Le développement de *Gammarus poecilurus* Rathke. Bull. Soc. Imp. Natural. Moscou, (2), T. 2, 1888.
- 88b. — Le développement de *Caprella ferox* Chrw. Bull. Soc. Imp. Natural. Moscou, (2), T. 2, 1888.
93. Poléjaeff, N. Sur la signification systématique du feuillet moyen et de la cavité du corps. Congrès internat. de Zool.; 2 Session à Moscou, 1892. 2-me part. Moscou. 1893.
79. Rabl, C. Ueber die Entwicklung der Tellersechnecke. Morph. Jahrb., Bd. 5, 1879.
89. — Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb., Bd. 15, 1889.
96. Racovitza, Em. G. Le lobe céphalique et l'encéphale des Annelides polychètes. Arch. de Zool. Expér. (3), T. 4, 1896.
86. Reichenbach, H. Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebsses. Abhandl. d. Senkenberg. Nat. Gesellsch. Frankfurt, Bd. 14, 1886.
88. Rossijskaya, M. Le développement d'*Orchestia littorea*. Bull. Soc. Imp. Natural. Moscou, (2), T. 2, 1883.
90. Rossijskaya-Koschewnikowa, M. Déve-

- loppement de la Synamphitoë valida Czrn. et de l'Amphitoë picta Rathke. Bull. Soc. Imp. Natural. Moscou, (2), T. 4, 1890.
95. — Les organes embryonnaires du Sphaeroma serratum. Zoolog. Anzeiger, Jahrg. 18, 1895.
96. Salensky, W. Die Urform der Heteroplastiden. Biolog. Centralbl., Bd. 6, 1886.
93. Samassa, P. Die Keimblätterbildung bei den Cladoceren. I u. II. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41, 1893.
97. — Die Furchung der Wintereier der Cladoceren. Zool. Anzeiger, Jahrg. 20, 1897.
98. — Bemerkungen über die Methode der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Biolog. Centralbl., Bd. 18, 1898.
89. Шимкевичъ, В. Наблюдения надъ фауной Бѣлаго моря. Труды С.-Петербург. Общ. Естеств. т. XX. 1889.
96. Schimkewitsch, W. Studien über parasitische Copopeden. Zeit. f. wiss. Zool., Bd. 61, 1896.
98. Шимкевичъ, В. О развитіи кишечнаго канала у некоторыхъ арахнидовъ. Труды И. С.-Петербург. Общ. Естеств., т. 29, вып. 2, 1898.
- 85 — 88. Sedgwick, A. The Development of the Cape Species of Peripatus P. I — IV. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. 25 — 28, 1885 — 88.
96. Seeliger, O. Natur und allgemeine Auffassung der Knospenfortpflanzung der Metazoen. Verh. der Deutsch. Zool. Ges., VI Vers., 1896.
- 76*. Semper, C. Die Verwandtschaftsbeziehungen der Gegliederten Thiere. II. 1876 (цитировано по Насонову, 87).
85. Урбановичъ, Ф. О развитіи циклоповъ. Варшавскія Унив. Извѣстія, 1885, № 4.
93. Urbanowicz, F. Note préliminaire sur le développement embryonnaire du Maja Squinado. Biol. Centralbl., Bd. 13, 1893.
98. Uzel, H. Studien über die Entwicklung der apterygoten Insekten. Berlin, 1898.
- 70a. Van Beneden, E. Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Mém. cour. et mém. des sav. étr. de l'Acad. R. de Belgique. T. 34, 1870.
- 70b. — Recherches sur l'embryogénie des Crustacés. III. Développement de l'oeuf et de l'embryon des Sacculines. IV. Develop. des genres Anchorella, Lernaeopoda, Brachiella et Hessia. Bull. de l'Acad. R. de Belgique (2). T. 29, 1870.
- 70c. Van Beneden, E. et Bessels. Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, Lernéens et Copépodes. Mém. couronnés et mém. des savants étrangers — de l'Acad. R. de Belgique. T. 34, 1870.
91. Wagner, C. Développement de la Melita palmata. Bull. Soc. Imp. Natural. Moscou, (2), T. 5, 1891.
94. Wagner, J. Einige Betrachtungen über die Bildung der Keimblätter, der Dotterzellen und der Embryonalhüllen bei Arthropoden. Biolog. Centralbl., Bd. 14, 1894.
96. Вагнеръ, Ю. Наблюдения надъ развитіемъ Arthropoda. I. Некоторые наблюдения надъ развитіемъ Neomysis vulgaris, var. baltica Czrn. Труды И. С.-Петербург. Общ. Естеств. т. 26, 1896.
- 89*. Weldon, W. F. R. Coelom and Nephridia of Palaemon serratus. Journ. Marine Biol. Assoc., Vol. 1, 1889.
91. — The renal organs of Certain Decapod Crustacea. Quart. Journ. of micr. Sc. (2), Vol. 32, 1891.
92. — The formation of the germ-layers in Crangon vulgaris. Quart. Journ. of micr. Sc. (2), Vol. 33, 1892.
85. Ziegler, H. E. Die Entwicklung von Cycas cornea. Zeit. f. wiss. Zool., Bd. 41, 1885.
88. — Der Ursprung des mesenchymatischen Gewebes bei den Selachiern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23, 1888.
98. — Ueber den derzeitigen Stand der Coelomfrage. Verh. der deutsch. Zool. Ges., VIII, 1898.
98. Zur Strassen, O. L. Ueber das Wesen der thierischen Formbildung. Verh. der deutsch. Zool. Ges., VIII, 1898.

*) Звѣздочкой отмѣнены работы, которыхъ я не имѣлъ въ подлинникѣ.

Обьясненіе рисунковъ.

Общія обозначенія.

- a*—микромеръ второго поколѣнія, отдѣлившійся непосредственно отъ желточной кѣтки и продукты его дѣленія.
- ad*—спинныя наупліальныя мышечныя волокна.
- af*—заднепроходное отверстіе.
- ant*—антенны.
- ant₁*—переднія антенны.
- ant₂*—заднія антенны.
- an. dr.*—антеннальная железа.
- b*—микромеръ второго поколѣнія, происшедшій путемъ дѣленія микромера I, и его дериваты 3-го (рис. 9) и 4-го (прочіе рис.) поколѣній.
- bl. c*—сегментаціонная полость.
- bl. d*—бластодерма.
- Bk*—крупныя соединительно-тканныя ядра внутри мозга.
- bk*—мелкія соединительно-тканныя ядра внутри мозга.
- c*—микромеръ второго поколѣнія, происшедшій путемъ дѣленія микромера I (на *b+c*), и его дериваты 3-го (рис. 9) и 4-го (прочіе рисунки) поколѣній.
- co*—продольные коннективы.
- co. ant₂* } коннективы ганглиевъ второй пары антеннъ, мандибулъ, максиллъ, первой и второй пары челюстныхъ ножекъ и т. д., соединяющіе эти ганглии съ шестствующими.
- co. md* }
- co. mx* }
- co. mx₁* }
- co. mx₂* }
- co. p₁* }
- co. p₂* }
- cs*—сократительное вещество мышцъ наупліуса.
- cu*—кутикула.
- cz*—крупная кѣтка, прикрывающая линзу въ каждомъ изъ спинныхъ кубковъ глаза.
- d*—микромеръ 3-го поколѣнія, отдѣлившійся непосредственно отъ желточной кѣтки.
- dfb*—мезодермическій слой кишечника.
- dkz*—покровныя кѣтки глаза.
- dln*—продольныя метанаупліальныя спинныя мышцы.
- Doa*—крупныя кѣтки передняго спинного органа,
- doa*—мелкія производныя ихъ.
- Dop*—крупныя кѣтки задняго спинного органа,
- dop*—мелкія производныя ихъ.
- dr*—железы (мезодермическія) по бокамъ глаза.
- drg*—протокъ раковинной железы.
- drs*—группы мезодермическихъ кѣтокъ, образующія пзвитой тяжъ, связанный съ антеннальной железой.
- d.std*—лобная железа.
- d. spe*—кѣтки на спинномъ концѣ подвѣска брюшного кубка глаза.
- dz*—желточные кѣтки.
- e*—дериваты микромера *d*.
- eb*—концевыя щетинки конечностей.
- e. mx₂*—впяченныя внутрь челюстныхъ ножки второй пары.
- end* } — энтодерма.
- ent* }
- endop*—эндоподить.

- endop. p₁* } эндоподиты первой и вто-
endop. p₂ } рой пары плавательных
пожекъ.
ens—концевой мѣшечекъ раковинной
железы.
es—яйцевой мѣшокъ.
exop—экзоподитъ.
exop. p₁ } экзоподиты первой и вто-
exop. p₂ } рой пары плавательных
пожекъ.
f—микромеръ 4-го поколѣнія, непосред-
ственно отдѣлившійся отъ жел-
точной кѣтки.
fct—борозда, обозначающая заднюю
границу головогрудн.
fk—сегментаціонное ядро.
fp₁, fp₂, fp₃—борозды, обозначающія
заднюю границу 1-го, 2-го, 3-го
свободныхъ торакальных сег-
ментовъ.
r. or.—лобные органы чувствъ.
G—мозгъ въ цѣломъ.
y—пара микромеровъ, соответствующіхъ
нижней парѣ *a*, рис. 12.
gb—соединительно-тканые подвѣски
мозга.
gh—участокъ первичной полости тѣла,
выполненный половыми кѣт-
gn—ганглии. [камн.
gn. ap—ганглии апикальных органовъ
чувствъ, дифференцирующіеся
изъ теменной пластинки.
gn. ant₁—ганглии сегмента *ant₁*
gn. ant₂ „ „ „ *ant₂*
gn. md „ „ „ *md*
gn. mx „ „ „ *mx*
gn. mxp₁ „ „ „ *mxp₁*
gn. mxp₂ „ „ „ *mxp₂*
gn. p₁ „ „ „ *p₁*
gn. p₂ „ „ „ *p₂*
gr—первичный мозгъ (т. е. дериваты
теменной пластинки и *procerebrum*).
gs—вторичный мозгъ (т. е. рудименты
сложныхъ глазъ и ихъ ганглиевъ).
gz—половые кѣтки.
gz. a—передняя (средняя) половая
кѣтка.
gz. l—крайнія половые кѣтки.
gz. m—среднія половые кѣтки.
gz. p—задняя (средняя) половая кѣтка.
h—полости въ мезодермѣ.
hd—кожные железы.
hp—гиподермическія кѣтки.
ind—индифферентныя кѣтки.
int—кишечникъ.
inv—впячиваніе эктодермы при основаніи
мандибулы.
k—изолированными скопленія мезодер-
мическихъ кѣтокъ въ грудныхъ
сегментахъ.
k₁—плотныя скопленія мезодермиче-
скихъ элементовъ въ абдоменѣ
на спинной сторонѣ его.
k₂—то же—на брюшной сторонѣ.
kd—скорлуповая железа (Kittdrüse).
l—перегородки яйцевого мѣшка.
lb—спинной кубокъ глаза.
lh. p—первичная полость тѣла.
lh. s—вторичная полость тѣла.
lm—боковыя продольныя мышцы.
lob. d—спинныя } лопасти
lob. int—промежуточные } мозга.
lob. v—брюшныя }
lpgf—боковыя пигментныя пятна.
M—скопленіе крупныхъ мезодермиче-
скихъ кѣтокъ позади концовъ
брюшныхъ нервныхъ стволовъ.
m—менѣ высокія срединныя кѣтки въ
procerebrum.
mb—брюшной кубокъ глаза.
md—мандибулы.
m. ect—среднее утолщеніе эктодер-
мы (зачатокъ передней кишки
и верхней губы).
Mes—крупныя мезодермическія кѣтки,
сохранившія эмбриональный ха-
рактеръ.
mes—мезодермическія кѣтки.
mes. ant—мезодерма антеннъ.
mes. mx—мезодерма челюстей.
mf—мускульныя фибриллы въ мета-
наупліальныхъ мышцахъ.
MI—мускулы наупліусовыхъ конечно-
ml—мускулы. [стей.
mn. cu—метанаупліальная кутанула.

- Ms*—скопление крупных мезодермических клеток около передней кишки и по бокам глаза (переднее скопление мезодермы).
- Ms₁*—скопление мускулообразователей науплиусовых сегментов.
- Ms₂*—скопление клеток постэмбриональной мезодермы.
- mt. st*—средний тяж нервного зачатка (*Mittelstrang*).
- mx*—челюсти (максиллы).
- mxr₁*—передняя челюстная ножка.
- mxr₂*—задняя челюстная ножка.
- N*—крупные клетки в нервно-зачатке, отделяющие от себя ганглиозные.
- n*—мелкие (ганглиозные) клетки.
- na*—глаз науплиуса.
- na. cu*—науплиальная кутикула.
- nbl*—невробласты.
- Nv*—брюшные нервные стволы.
- nv₁*—нервы задних антенн на рпс. 165; на рпс. 150 тоже обозначение имевшей другая пара нервов, отходящих от брюшных долей мозга между нервами передних и нервами задних антенн (ср. стр. 71).
- nv. m*—непарный симпатический нерв.
- nv. na.*—корешок зрительных нервов (глаз науплиуса).
- nv. na₁* } нервы спинных кубков глаза
- nv. na₂* } за науплиуса.
- nv. na₃*—нерв брюшного кубка глаза науплиуса.
- Nrr* } борозда между нервными стволами.
- nr* }
- nv. w*—корешки нервов передних антенн.
- oc*—рудименты сложных глаз.
- oes*—пищевод.
- og*—наружное отверстие матки (*uterus*).
- or*—место сообщения приемника смен с маткой.
- p*—конечности свободных торакальных сегментов.
- p₁*—конечности первого свободного торакального сегмента.
- p₂*—конечности второго свободного торакального сегмента.
- pc*—*procerebrum*.
- pg*—пигмент.
- pgs*—пигментная перегородка кубков глаза.
- pp₁* } протоподиты первой и второй
- pp₂* } пары плавательных ножек.
- p. pgf*—задние пигментные пятна.
- pr*—*proctodaeum*.
- ps*—точечное вещество центральной нервной системы.
- pz*—пигментные клетки.
- qm*—поперечные мускулы.
- qm₁*—поперечные мускулы головогруд.
- qm₂*— " " первого свободного торакального сегмента.
- qm₃*—поперечные мускулы второго свободного торакального сегмента.
- r*—клетка, выделяющая подвесок брюшного кубка глаза.
- rcp*—*receptaculum seminis*.
- rd—rd*—брюшной край ребра яйца.
- r. or*—загадочный орган.
- ros*—*rostrum*.
- rz*—краевые клетки (бластомеры на краях бластопора).
- schz*—центральная клетка брюшного кубка глаза.
- segm. p₁* } первый, второй и третий
- segm. p₂* } свободные торакальные
- segm. p₃* } сегменты.
- sgn*—ганглиозные глоточные комиссуры (коннективы).
- sh*—сухожилие.
- sp*—подвесок брюшного кубка глаза.
- spr. c₁*—сперматоциты первого поколения.
- spr. c₂*—сперматоциты второго поколения.
- spr. g*—сперматогония.
- spr. g₁*—сперматогония последнего поколения.
- spr. d*—сперматиды.
- spr. h*—оболочка сперматофоры.
- spr. t*—сменной пузырь.
- spr. z*—сперматозонды.
- Spt*—теменная пластинка.

<i>stm</i> —stomodaeum	<i>en</i> —наружное отверстие влагалища.
<i>sz</i> —клетка, выделяющая линзу.	<i>x</i> —перетяжка между первичнымъ и вторичнымъ мозгомъ.
<i>t</i> —дѣленіе сперматоцитовъ (?).	<i>z</i> —крупныя эктодермическія клетки между первичнымъ и вторичнымъ мозгомъ.
<i>tl</i> —tapetum спинныхъ кубковъ глаза.	<i>z</i> ₁ — <i>z</i> ₂ —фагоциты (желточные клетки) и клетки спинного органа; <i>z</i> ₁ —внѣ желтка, <i>z</i> ₂ —на границѣ его, <i>z</i> ₃ —внутри желтка.
<i>tm</i> —tapetum брюшнаго кубка глаза.	<i>zw</i> —молодые сперматоциты второго поколѣнія.
<i>tzl</i> —клетка, выделяющая tapetum въ спинныхъ кубкахъ.	I—первый микромеръ.
<i>tzm</i> —клетки, выделяющія tapetum въ брюшномъ кубкѣ.	1—10 брюшные целомническіе мѣшки.
<i>ut</i> —матка (uterus).	2 <i>d</i> } 3 <i>d</i> } 6 <i>d</i> } спинные целомническіе мѣшки.
<i>va</i> —влагалище (vagina).	
<i>vde</i> —выпяченіе передней стѣнки oesophagus.	
<i>vdf</i> —сѣменной протокъ (vas deferens).	
<i>v.sprz</i> —брюшныя клетки подвѣска брюшнаго кубка глаза.	
<i>v. std</i> —симпатическій гангліи.	

Таблица I.

1. — Оплодотворенное яйцо. Zeiss B/2 *). Внутренній контуръ протоплазмы переданъ на рисункѣ слишкомъ рѣзко.
2. — Первое дѣленіе яйца; ср. рис. 16. Zeiss B/2 *.
3. — Стадія 2-хъ blastomerovъ. Zeiss B/2 *.
4. — Начало второго дѣленія. Обособленіе 2-го микромера (второе дѣленіе макромера); ср. рис. 17. Zeiss B/2 *.
5. — } Второе дѣленіе яйца. Стадія двухъ микромеровъ. Zeiss B/2 *.
6. — }
7. — Конецъ второго дѣленія. Стадія 3-хъ микромеровъ (4-хъ blastomerovъ) Zeiss B/2 *.
8. — Начало третьяго дѣленія яйца. Обособленіе 4-го микромера (3-е дѣленіе макромера). Zeiss B/2 *.
9. — Третье дѣленіе яйца. Дѣленіе 3-хъ микромеровъ 2-го поколѣнія. Стадія 7 микромеровъ (8 blastomerovъ). Ср. рис. 18 и 19. Zeiss B/2 *.
10. — Начало четвертаго дѣленія яйца. Дѣленіе микромеровъ 3-го поколѣнія. Стадія 11 микромеровъ; *a*, *b*, *c*—парные микромеры, *d*—непарный. Zeiss B/2 *.
- 11 — 12. — Четвертое дѣленіе яйца. Стадія 13 микромеровъ; *a*, *b*, *c*—парные микромеры, *d*—непарный. Zeiss B/2 *.
13. — Конецъ четвертаго дѣленія яйца. Стадія 15 микромеровъ (16 blastomerovъ); *e* парные микромеры, происшедшіе дѣленіемъ *d* рис. 9 — 12;

*) Звѣздочка обозначаетъ, что при рисованіи препарата бумага лежала прямо на столѣ ниже уровня столыка микроскопа, и, слѣдовательно, масштабъ рисунка больше показаннаго увеличенія.

f — новый непарный микромеръ, отдѣлившійся отъ макромера при его 4-мъ дѣленіи; остальные микромеры все парны. Zeiss B/2 *.

14. — Blastula. Zeiss B/2 *.
15. — Gastrula. Zeiss B/2 *.
16. — Фронтальный разръзъ стадіи рис. 2 — 3. Zeiss B/2 *.
17. — Фронтальный разръзъ стадіи рис. 8. Zeiss B/2 *.
- 18 — 19. — Поперечные разръзы одного яйца на стадіи рис. 8. Hartnack VII/2 *.
20. — Сагиттальный разръзъ оплодотвореннаго яйца. Zeiss B/2 *.
21. — Сагиттальный разръзъ яйца стадіи рис. 10, прошедшій черезъ микромеры *b* или *c*. Hartnack VII/2 *.
22. — Взаимное расположеніе микромеровъ на стадіи рис. 9 (съ ребра яйца). Zeiss B/2 *.
23. — Фронтальный разръзъ бластулы; *blm*₂ — blastomerъ, оторвавшійся отъ остальныхъ и самостоятельно передвигающійся по поверхности желтка. Hartnack IV/2 *.
24. — Blastula; сагиттальный разръзъ. Hartnack VII/2.
- 25 — 28. — Серия послѣдовательныхъ сагиттальныхъ разръзовъ черезъ одно яйцо на стадіи gastrula. Hartnack VIII/2.
29. — Gastrula; сагиттальный разръзъ. Hartnack VII/2 *.
30. — Тоже.
31. — Тоже.
32. — Зародышъ на стадіи A (послѣ заростанія blastopora) съ брюшной стороны. Zeiss B/2 *.
33. — Зародышъ на стадіи B со спинной стороны. Zeiss B/2 *.
34. — Зародышъ на стадіи C со спинной стороны. Zeiss B/2 *.
35. — Зародышъ на стадіи D съ брюшной стороны. Zeiss B/2 *.
36. — Зародышъ на стадіи E съ брюшной стороны. Zeiss B/2 *.
37. — Зародышъ на стадіи F съ брюшной стороны. Zeiss B/2 *.
38. — Зародышъ на стадіи G съ брюшной стороны. Zeiss B/2 *.

Таблица II.

39. — Стадія A. Сагиттальный разръзъ, почти совпадающій со срединной плоскостью. Hartnack VIII/2.
- 40 — 43. — Стадія A. Четыре поперечныхъ разръза черезъ заднюю половину яйца. Zeiss DD/2.
44. — Ранняя фаза стадіи B. Поперечный разръзъ черезъ передній конецъ яйца на уровнѣ prosocerebrum. Zeiss DD/2.
45. — Ранняя фаза стадіи B. Поперечный разръзъ черезъ задній отдѣлъ яйца на уровнѣ передней границы мезодермическихъ телобластовъ Zeiss DD/2.
46. — Ранняя фаза стадіи B. Комбинація двухъ фронтальныхъ разръзовъ. Zeiss DD/2.
- 47 — 59. — Ранняя фаза стадіи C. Серия послѣдовательныхъ поперечныхъ разръзовъ. Рис. 47, 49 — 51 и 53 — 55 — сръзы одного яйца, рис. 52 и 56 — 59 — другого, рис. 48 — третьяго. Zeiss DD/2.

60. — Поздняя фаза стадіи С. Скошенный къ спинной сторонѣ и назадъ сръзъ головного (анимального) полюса яйца. Zeiss F/2.
61. — Ранняя фаза стадіи В. Почти срединный сагиттальный разръзъ. Zeiss DD/2.
62. — Ранняя фаза стадіи С. Сагиттальный разръзъ передняго спинного органа. Zeiss F/2.
63. — Ранняя фаза стадіи С. Комбинація 3-хъ послѣдовательныхъ фронтальныхъ разръзовъ одного яйца. Zeiss DD/2.
64. — Ранняя фаза стадіи С. Комбинація поверхностныхъ фронтальныхъ сръзовъ спинной стороны двухъ различныхъ яицъ. Zeiss DD/2.
65. — Поздняя фаза стадіи В. Передняя часть фронтального разръза, прошедшаго ближе къ спинной сторонѣ яйца. Эктодермическія утолщенія переднихъ антеннъ (непосредственно позади *mes*) и заднихъ не имѣютъ обозначеній. Zeiss DD/2.
66. — Поздняя фаза стадіи В. Передняя часть фронтального разръза, прошедшаго ближе къ брюшной сторонѣ яйца. Zeiss DD/2.
67. — Поздняя фаза стадіи С. Передняя часть поверхностнаго сръза брюшной стороны яйца. Zeiss DD/2.
68. — Поздняя фаза стадіи С. Передняя часть поверхностнаго сръза спинной стороны яйца. Zeiss DD/2.
69. — Ранняя фаза стадіи В. Передняя часть поверхностнаго сръза спинной стороны яйца. Zeiss DD/2.
70. — Ранняя фаза стадіи В. Задняя часть поверхностнаго сръза брюшной стороны яйца. Сръзъ не вполне правленъ и скошенъ къ спинной сторонѣ и назадъ. Zeiss DD/2.
- 71 — 72. — Ранняя фаза стадіи С. Два поперечныхъ разръза черезъ одинъ изъ гангліевъ второй пары антеннъ. Zeiss F/2.
73. — Ранняя фаза стадіи С. Передняя часть сагиттального разръза. Zeiss F/2.
74. — Ранняя фаза стадіи С. Часть сагиттального разръза, почти совпадающаго со срединной плоскостью. Zeiss DD/2.
75. — Ранняя фаза стадіи С. Сагиттальный, но нѣсколько скошенный разръзъ; задній конецъ его почти совпадаетъ со срединной плоскостью, передній отъ нея нѣсколько отклоняется. Zeiss DD/2.
76. — Стадія D. Сагиттальный разръзъ, совпадающій со срединной плоскостью Zeiss DD/2.
77. — Стадія D. Сагиттальный разръзъ. Zeiss DD/2.
- 78 — 79. Стадія D. Два послѣдовательныхъ поперечныхъ разръза черезъ передній спинной органъ. На рис. 78 изображена только лѣвая половина его. Zeiss F/2.
80. — Стадія D. Поперечный разръзъ черезъ задній спинной органъ, прошедшій недалеко отъ задняго конца яйца. Zeiss F/2.
- 81 — 83. Стадія D. Три близкихъ другъ къ другу поперечныхъ разръза задняго спинного органа одного и того же зародыша, прошедшихъ ближе къ переднему концу его и слѣдующихъ одинъ за другимъ по направлению сзади напередъ. Zeiss F/2.
- 87. — Стадія D. Серия поперечныхъ разръзовъ одного зародыша. нѣсколько скошенныхъ слѣва и спереди вправо и назадъ. Zeiss DD/2. На рис. 87 гангаіи переднихъ антеннъ ошибочно обозначены *gn. ant.* вм. *gn. ant.*

Таблица III.

- 88 — 92. — Стадія D. Продолженіе той-же серіи, что и на рис. 84 — 87 Zeiss DD/2.
- 93 — 96. — Стадія F. Серія поперечныхъ разръзовъ одного зародыша. На рис. 95 справа міобласты ошибочно обозначены *Mz* вмѣсто *Mz*₁. Изображенныя на рис. 96 желточныя клѣтки (*dz*) заимствованы съ двухъ другихъ сосѣднихъ разръзовъ. Zeiss Ap. 1.5/2.
97. — Переходная стадія отъ G къ H. Передняя часть сагиттальнаго разръза. Zeiss F/2.
- 98 — 102. — Стадія F. Продолженіе той же серіи, что и на рис. 93 — 96. На рис. 99 видны задніе концы переднихъ челюстныхъ ножекъ (*mx*₁) и ихъ гангліевъ (*gn.mx*₁). На рис. 100 слѣва разръзъ прошелъ между передней и задней челюстными ножками, справа черезъ заднюю челюстную ножку. Zeiss Ap. 1.5/2.
103. — Стадія F. Поперечный разръзъ, прошедшій въ области второй пары челюстныхъ ножекъ и остатковъ задняго спинного органа. Zeiss Ap. 1.5/2.
- 104 — 110. — Стадія G. Серія поперечныхъ разръзовъ одного зародыша. Zeiss Ap. 1.5/2. На рис. 106 желточныя клѣтки (*dz*) нанесены съ трехъ разръзовъ. На рис. 107 онѣ нанесены съ двухъ разръзовъ. Разръзъ прошелъ черезъ середину челюстей (*mx*). На рис. 108 желточныя клѣтки сняты съ трехъ разръзовъ; разръзъ прошелъ черезъ середину гангліевъ первой пары челюстныхъ ножекъ и непосредственно впереди этихъ конечностей. Рис. 109 — разръзъ прошелъ непосредственно позади заднихъ челюстныхъ ножекъ. На рис. 110 слѣва только задѣтъ передній край первой плавательной ножки, справа разръзъ прошелъ черезъ середину этой конечности. Въ половой клѣткѣ (*g:pr*) ядро ошибочно изображено окрашеннымъ интенсивнѣе протоплазмы; въ дѣйствительности оно имѣетъ видъ безцвѣтнаго пузырька, какъ, напр., на рис. 101.
- 111 — 117. — Стадія, переходная отъ G къ H. Серія поперечныхъ разръзовъ одного зародыша. Zeiss Ap. 1.5/2. На рис. 113 по недосмотру литографіи у большинства клѣтокъ загадочнаго органа (*r. or.*) и передняго зачатка эпителия средней кишки (*ent*) нанесенъ одинъ контуръ ядеръ и не изображены ихъ хроматиновые элементы. На рис. 114 коннективы, соединяющіе гангліи максилъ съ гангліозными глоточными коннективами (т. е. съ гангліями мандибулъ) ошибочно обозначены *co. md* вмѣсто *co. mx*. Разръзъ, средняя брюшная часть котораго изображена на рис. 114, прошелъ между задними челюстными ножками и передними плавательными.
- 118 — Стадія, переходная отъ G къ H. Сагиттальный разръзъ черезъ одинъ изъ лобныхъ органовъ чувствъ (*f. or.*) и одинъ изъ загадочныхъ органовъ (*r. or.*) (ср. рис. 112). Hartnack VIII/2.
- 119 — 122. — Стадія F. Сагиттальные разръзы. Zeiss Ap. 1.5/2. На рис. 119 разръзъ прошелъ черезъ наупіальный отдѣлъ нервной системы, на

- рис. 120 — черезъ одинъ изъ гангліевъ челюстей, на рис. 121 — черезъ метанаупліальный отдѣлъ одного изъ нервныхъ стволовъ; рис. 122 вполне соответствуетъ срединной плоскости.
123. — Стадія, переходная отъ G къ H. Передняя часть сагиттального разрѣза, вполне совпадающаго со срединной плоскостью. Zeiss Ap. 1.5/2.
124. — Стадія переходная отъ G къ H. Сагиттальный разрѣзъ черезъ одинъ изъ нервныхъ стволовъ. Hartnack VIII/2.

Таблица IV.

125. — Цѣлое яйцо на стадіи H съ брюшной стороны. Zeiss B/2 *.
126. — Цѣлое яйцо на стадіи I съ брюшной стороны. Zeiss B/2 *.
127. — Цѣлое яйцо на стадіи K съ брюшной стороны. Zeiss B/2 *.
128. — Цѣлое яйцо на стадіи L съ брюшной стороны. Zeiss DD/2.
- 129 — 132. — Стадія H. Поперечные разрѣзы черезъ половыя кѣтки одного зародыша. Zeiss Ap. 1.5/4. Рис. 129 и 132 сняты съ одного и того-же разрѣза, рис. 130 съ сосѣдняго, рис. 131 — черезъ два разрѣза отъ рис. 130. Рис. 129 — 130 представляютъ два послѣдовательныхъ разрѣза черезъ обѣ сливающіяся половыя кѣтки лѣвой стороны; на рис. 131 видна средняя половая кѣтка, которая пока еще лежитъ въ выемкѣ между нервными стволами, но должна перемѣститься на правую сторону и для этой цѣли уже образовала псевдоподіи; на рис. 132 представлена крайняя половая кѣтка правой стороны.
- 133 — 134. — Стадія H. Поперечные разрѣзы черезъ половыя кѣтки одного зародыша. Zeiss Ap. 1.5/2. На рис. 133 видны крайняя (слѣва, ошибочно обозначена *gz.m* вм. *gz.l*) и средняя половыя кѣтки лѣвой стороны. Обѣ лежатъ еще на поверхности соотв. нервного ствола. На рис. 134 — обѣ половыя кѣтки правой стороны сближены другъ съ другомъ и отодвинуты къ наружному краю брюшной поверхности.
135. — Стадія D. Поперечный разрѣзъ, прошедшій на уровнѣ передней границы мандибулярныхъ гангліевъ. Желточныя кѣтки (*dz*) нанесены съ 7 послѣдовательныхъ разрѣзовъ, чтобы показать ихъ расположеніе и распределеніе. Zeiss DD/2.
136. — Стадія L. Поперечный разрѣзъ черезъ мозгъ зародыша позади рудиментовъ сложныхъ глазъ (ср. рис. 143 — 144 и 165). Zeiss Ap. 1.5/2.
- 137 — 138. — Стадія I. Два поперечныхъ разрѣза одного зародыша. Hartnack VII/2 *. На рис. 137 видны половыя кѣтки (*gz*) послѣ ихъ попарнаго слиянія.
- 139 — 140. — Стадія, переходная отъ I къ K. Два поперечныхъ разрѣза одного зародыша въ области непарнаго глаза. Zeiss Ap. 1.5/2.
- 141 — Стадія L — Поперечный разрѣзъ, прошедшій непосредственно позади непарнаго глаза (*na*). Перерѣзаны рудименты антеннальныхъ железъ (*an. dr*) и передніе концы спинныхъ допастей мозга (*lob. d.*).
- 142 — Стадія, переходная отъ I къ K. Поперечный разрѣзъ мозга того-же за-

родыша, что и на рис. 139 — 140, прошедший на уровне лобных органов чувств (*fr. or.*) и корешка нерва непарного глаза (*nv. na*). Zeiss Ap. 1.5/2.

143 — Стадия К. Поперечный разрез мозга на уровне рудиментов сложных глаз (*oc*). Zeiss Ap. 1.5/2.

144 — 149 — Стадия Л. Серия поперечных разрезов одного зародыша. Zeiss Ap. 1.5/2. Последовательность рисунков в таком порядке: 144, 146, 145, 147 — 149. На рис. 144 разрез прошел позади ротового отверстия и через задний конец головного мозга; на рис. 145 — 146 — через основания мандибул и особые выросты эктодермы (*inv.*), на рис. 147 — 148 в области передней границы челюстей (*mx*), ср. рис. 128. Разрезы несколько скошены слева и спереди — назад и вправо.

150 — Стадия К. Передний конец сагиттального разреза, прошедшего через рудимент антеннальной железы (*an. dr*) и нерв (*nv.*). Zeiss DD/2.

151 — Стадия, переходная от I к К. Передняя часть сагиттального разреза, вплоть совпадающего со срединной плоскостью. Перерезаны: передняя кишка (*oes*), мозговая комиссура (*ps*), брюшной кубок непарного глаза вместе со своим нервом (*nv. na.*), пигментная перегородка между обоими спинными кубками (*pgs*) и зачаток симпатического ганглия (*v. std*). Zeiss Ap. 1.5/4.

152 — Стадия Л. Поперечный разрез той-же серии, что и рис. 144 — 149, прошедший на уровне задних челюстных ножек (*mxp₂*), ср. рис. 128 Zeiss Ap. 1.5/2.

153 — 155 — Стадия К. Три поперечных разреза одного зародыша. Hartnack VII/2°. На рис. 153 изображены обе кутикулы зародыша — науплиальная (*na. cu*) и метанауплиальная (*mn. cu*); разрез прошел через передние пучки метанауплиальных поперечных мышц (*qm*), лежащие в головогрудь (ср. рис. 127 и 128). На рис. 154 перерезаны поперечные мышцы (*qm₂*) сегмента передних плавательных ножек и дистальный членик основания этих конечностей (*pp₁*). На рис. 155 разрез прошел через поперечные мышцы второго свободного торакального сегмента (*qm₃*) и через обе пары плавательных ножек, прикрывающие одна другую; видны борозда, обозначающая заднюю границу переднего свободного торакального сегмента (*fp₁*), и половые клетки (*gz*).

156 — Стадия Л. Поперечный разрез, прошедший в той-же области, как и на рис. 155. Одновременно перерезаны задний конец основания и обе ветви передних плавательных ножек, отчего эти конечности кажутся трехветвистыми (ср. рис. 128). Zeiss Ap. 1.5/2.

157 — 159 — Стадия К. Продолжение серии поперечных разрезов того-же зародыша, что на рис. 153 — 155. Hartnack VII/2°. На рис. 158 видны задняя граница первого (*fp₁*) и третьего (*fp₃*) свободных торакальных сегментов; на рис. 159 — задняя граница второго (*fp₂*) и третьего (*fp₃*).

160 — Стадия, переходная от I к К. Сагиттальный разрез непарного глаза, соседний изображенному на рис. 151; перерезана боковая часть брюш-

- ного кубка и дно одного из спинных (*lb*) выстлано его *tapetum* (*tl*) и нервом (*nv. na₁*). Zeiss Ap. 1.5/4.
- 161 — 162 — Стадия E. Два последовательных сагиттальных разреза через задний спинной орган. Zeiss Ap. 1.5/4. На рис. 162 изображены оба передних подушки утолщенной эктодермы (*dop*, *dop₁*), на рис. 161 только вторая.
- 3 — 168 — Стадия K. Серия сагиттальных разрезов одного зародыша; последовательность их: рис. 164 — 168, 163. Hartnack VII/2*. На рис. 163 перерезаны вдоль продольных метанеуральных спинные мышцы (*d/m*) и половой зачаток (*gz*). Рис. 164 соответствует срединной плоскости; перерезаны все непарные органы: лобная железа (*d. std*), симпатический ганглий (*v. std*), брюшной кубок непарного глаза (*mb*) и пигментная перегородка между спинными (*p/gs*), мозговая комиссура, передняя кишка (*oes*) и выпячение ее стенки (*vde*), зачаток мезодермического слоя средней кишки (*d/b*) и зачаток ее эпителия (*end*), наконец, поперечные перемычки (*Zwischenelatten*) между проксимальными члениками основания первой и второй пары плавательных ножек (без обозначения). На рис. 165 виден короткий проксимальный (без обозначения) и более длинный дистальный членик (*pp₁*) основания передней плавательной ножки и проксимальный членик (без обозначения) основания следующей конечности. На рис. 166 — 167 видны все конечности зародыша, третий свободный торакальный сегмент (*segm. p₃*) и несегментированный задний отдел тела (вправо от *fp₃*, рис. 166). На рис. 167 поперечные мышцы второго свободного торакального сегмента ошибочно обозначены *gm₃* вм. *gm₂*. На рис. 167 — 168 видны задняя граница головогруди (*set*, рис. 168), первого (*fp₁*, рис. 168) и второго (позади *gm₃*, рис. 167—168) свободных торакальных сегментов.

Таблица V.

169. *Metanauplius*, только что вылупившийся из яйца. Два резко выступающих дугообразных поперечных линии на заднем конце тела представляют задние границы первых двух свободных торакальных сегментов. Задняя граница 3-го — едва видима. Контуры нервных стволов переданы слишком резко и определению. Zeiss DD/2.
- 170 — 177. — Свободная циклопообразная личинка ♂. Восемь поперечных разрезов одной личинки. Zeiss Ap. 1.5/2. Рис. 170 — 172 — разрезы через головной мозг и ротовой конус. Рис. 173 — 175 — разрезы через головогрудь в области брюшных нервных стволов; желток не изображен. Рис. 175 — 176 — разрезы через задний отдел головогруди; на рис. 175 виден задний конец нервных стволов (*Nv*); на рис. 176 пара клеточных тяжей, в которые он продолжается назад (*Nv* — дит группы клеток внутри пигментного кольца под эпителием средней кишки); на обоих рисунках эпителий средней кишки не имеет обозначения (ср. предыдущие рис.).
- 178 — 191. — Взрослая ♂ с вытянутым брюшком, но еще не оплодотворенная. Поперечные разрезы одного экземпляра. Видны все цело-миче-

- ские мѣшки (2 — 9, 2d, 3d, 6d) за исключеніемъ передней пары. Рис. 178 — 184, 186 — разрѣзы черезъ головогрудь. Рис. 185 — разрѣзъ перваго свободнаго торакальнаго сегмента, рис. 187 — разрѣзъ слѣдующаго, рис. 188 — 189 — разрѣзы третьяго; на рис. 188 полости цѣломическихкихъ мѣшковъ ошибочно изображены сообщающимися другъ съ другомъ; на самомъ дѣлѣ такого сообщенія нѣтъ и стѣнки обоихъ мѣшковъ соединены такой-же перемычкой, какъ на рис. 187 и 189. Рис. 190 — разрѣзъ четвертаго (последняго) свободнаго торакальнаго сегмента. Рис. 191 — разрѣзъ вытянутаго абдоминальнаго отдѣла тѣла (генитальнаго сегмента), прошедшій въ задней половинѣ его.
- 192 — Прикрѣпленная циклопообразная личинка ♂. Поперечный разрѣзъ черезъ задній концы головогруды въ области 4—5-го цѣломического сегмента и задняго конца полового зачатка (ср. рис. 199, 201). Zeiss E/1.
- 193 — 194. — Продольные разрѣзы кутикулы абдомена взрослой ♀. Zeiss Ap. 1.5/8. Они показываютъ, что кольчатость кутикулы обусловлена не складчатостью ея (Clans, 68), а кольцеобразными утолщеніями ея наружной поверхности. При этомъ отдѣльныя кольца какъ-бы обособлены отъ самой кутикулы и на разрѣзахъ ограничены отъ ея поверхности ясною чертой. Молодая самка имѣетъ сначала почти такой-же, какъ у самца короткій абдоменъ, который затѣмъ очень быстро и независимо отъ оплодотворенія вытягивается въ длину и пріобрѣтаетъ эту характеристику поперечную исчерченность на протяженіи отъ своей передней границы до уровня половыхъ отверстій (ср. рис. 202 — 205).
- 195 — 198. — III куколкообразная стадія ♂. Поперечные разрѣзы одного экземпляра. Последовательность ихъ въ направленіи сзади напередъ: рис. 195, 196, 198, 197. Zeiss DD/2 (рис. 195 — 196) и E/2 (рис. 197 — 198). Рис. 195 — первый торакальный сегментъ; перерѣзано горизонтальное кольцо сѣменныхъ протоковъ (*vd*), зажатое между спиннымъ и брюшнымъ мѣшкомъ 6-го цѣломического сегмента (*lhs*). Рис. 196 — задній концы головогруды; перерѣзано дно половой полости (*gh*) и восходящее кольцо сѣменныхъ протоковъ (*vd*). Рис. 197. — разрѣзъ черезъ вторую пару челюстныхъ ножекъ (*mp*); слѣпой конецъ вилячей выворачивается наружу. Рис. 198 — приблизительно соответствуетъ уровню разрѣзовъ рис. 177, 183 и 192; перерѣзаны спинной (*gz*) и боковой (*spr. g*) отдѣлы сѣмянниковъ съ устьемъ сѣменныхъ протоковъ (*vd*)

Таблица VI.

- 199 — 200. — Циклопообразная личинка. Сагиттальные разрѣзы черезъ цѣломические мѣшки одной стороны. Zeiss DD/2
201. — Свободная циклопообразная личинка ♂. Сагиттальный разрѣзъ черезъ головогрудь, почти совпадающій со срединной плоскостью. Zeiss DD/1.
202. — IV куколкообразная стадія ♀. Фронтальный разрѣзъ.
203. — Взрослая ♀ послѣ оплодотворенія. Сагиттальный разрѣзъ абдомена Zeiss DD/2
204. — Взрослая ♀ послѣ оплодотворенія. Сагиттальный разрѣзъ абдомена. Zeiss DD/2

- 205 — 206. — Взрослая ♀ послѣ оплодотворенія. Два фронтальных разрѣза черезъ абдоменъ одного экземпляра. На рис. 205 — разрѣзъ, прошедшій ближе къ спинной сторонѣ, а на рис. 206 — ближе къ брюшной. Zeiss DD/2
207. — Взрослая ♀ послѣ оплодотворенія. Часть сагиттального разрѣза черезъ пріемникъ сѣмени (*rcp*) и влагалище (*va*), наружное отверстіе котораго закрылось. Zeiss. E/2.
208. — Взрослый ♂. вслѣдъ за послѣдней линькой. Поперечный разрѣзъ генитального сегмента. Zeiss E/2.
209. — Взрослый ♂. Поперечный разрѣзъ черезъ боковую часть половой железы. Видны почти всѣ стадіи развитія сперматозоидовъ. Zeiss Ap. 1.5/4
210. — Стадія L. Фронтальный разрѣзъ брюшного кубка непарнаго глаза. Zeiss Ap. 1.5/4.
- 211 — 213. — Стадія L. Серия послѣдовательныхъ поперечныхъ разрѣзовъ черезъ непарный глазъ одного зародыша. Zeiss. Ap. 1.5/4 На рис. 211 мелкія покровныя кѣтки на наружной поверхности брюшного кубка ошибочно обозначены *tzm* вм. *dkz*. На рис. 212 окологлазныя железы (*dr*) срисованы съ другого препарата (стадія K.)
- 214 — 217. — Свободная циклопообразная личинка. Серия послѣдовательныхъ поперечныхъ разрѣзовъ черезъ непарный глазъ одного экземпляра. Zeiss Ap. 1.5/4.
218. — Свободная циклопообразная личинка. Фронтальный разрѣзъ брюшного кубка непарнаго глаза, нѣсколько скошенный со спинной стороны и спереди къ брюшной сторонѣ и назадъ. Zeiss Ap. 1.5/4.
219. — Стадія L. Фронтальный разрѣзъ черезъ брюшной кубокъ непарнаго глаза. Zeiss Ap. 1.5/4
220. — Взрослый ♂ Сагиттальный разрѣзъ лобной железы Zeiss. DD/2
221. — Свободная циклопообразная личинка. Фронтальный разрѣзъ черезъ ротовыя части. Zeiss DD/2
222. — Неоплодотворенное яйцо. Zeiss B/2 *
223. — Взрослый ♂. Фронтальный разрѣзъ черезъ окологлазныя железы. Zeiss DD/2
234. — Взрослый ♂. Поперечный разрѣзъ лобной железы. Zeiss DD/2
225. — Схема всѣхъ составныхъ частей нервной системы въ ихъ генетическихъ взаимныхъ отношеніяхъ. Вся поверхность яйца представлена въ одной плоскости. Рудименты сложныхъ глазъ (*gs*) принадлежать спинной сторонѣ; теменная пластинка (*spt*) и ея дериваты (*gn. ap*) лежатъ на ребрѣ яйца; *rd—rd* граница брюшной поверхности (брюшной край ребра яйца); теменная пластинка продолжается на брюшную поверхность, въ парный просеребрумъ (*Pc*); 3 пары наупліусовыхъ гангліевъ (*gn. ant.*, *gn. ant.*, *gn. md*) вполне гомомы; они возникаютъ каждый въ видѣ вполне самостоятельнаго утолщенія эктодермы; метанаупліальные гангліи—въ числѣ 5 паръ — образуются какъ мѣстныя утолщенія пары непрерывныхъ нервныхъ стволовъ.

Embryonalentwicklung und Metamorphose von *Lernaea branchialis* L.

Von D. Pedaschenko.

I. Erste Entwicklungsperiode.

Das Ei, seine Hüllen und seine Lage. Die fadenförmigen schraubenartig eingerollten Eiersäcke sind durch quere Scheidewände (1, Fig. 19) in eine Reihe von Kammern zertheilt, welche je ein Ei enthalten. Das Ei entbehrt eigener Hüllen und bleibt bis zum Stadium D (Fig. 35) nackt, wenn sich auf seiner Oberfläche die erste Cuticula absondert. Auf dem Stadium G (Fig. 38) wird eine zweite Cuticula abgeschieden. Die erste bekleidet die Naupliusextremitäten nicht; sie liegen frei unter derselben; von der zweiten Cuticula werden sie aber bekleidet, so wie auch alle folgenden Extremitäten, welche überhaupt während der embryonalen Periode angelegt werden und gerade im Stadium G zum Vorschein kommen. Die erste Cuticula tritt gleichzeitig mit den Naupliusextremitäten auf und wird von mir als naupliale Cuticula bezeichnet. Die Absonderung der zweiten—metanauplialen Cuticula ist als ein in frühere embryonale Perioden verlegter Häutungsprozess anzufassen (vergl. Korschelt u. Heider, 92, p. 322). Beim Ausschlüpfen behält die Larve ihre metanaupliale Haut. Daher ist dieses Moment der Entwicklung einer Häutung nicht zu vergleichen.

Am scheibenförmigen Ei ist ausser zwei ebenen Flächen (der dorsalen und der ventralen) noch eine mehr oder weniger breite cylindrische zu unterscheiden, welche ich der Kürze wegen als Eikante bezeichne; letztere hat einen dorsalen und einen ventralen Rand. In der Regel sind sämtliche Eier mit den gleichnamigen Flächen den Enden des Eiersackes zugewandt: in den un-

tersuchten Fällen war nämlich ihre Bauchfläche dessen proximalen Ende zugekehrt; das Kopfende der Embryonen liegt auf der Aussenseite der Windungen des Eiersackes, wesshalb es weniger abgeflacht (breiter) als deren Schwanzende erscheint (vergl. die Sagittalschnitte). Diese Regeln haben aber keine allgemeine Gültigkeit und es sind stellenweise im Eiersack die Embryonen mit ihren gleichnamigen Flächen einander zugewendet; ebenfalls können sie hier und da mit ihren Schwanzenden oder mit der einen Seite der Aussenseite der Windungen des Eiersackes zugekehrt sein; letztere Embryonen erhalten dann ein asymmetrisches Aussehen. Zwischen normal sich entwickelnden Eiern sind manchmal unbefruchtete zu finden (Fig. 222, T. VI). Im befruchteten Ei (Fig. 1) wird durch die Lage des Furchungskernes auch die Lage des künftigen Embryos gekennzeichnet. Er ist nämlich in dessen Medianebene gelegen und der animale Eipol entspricht dem Kopfende des Embryos.

Furchung total, aber inäqual. Die Fig. 2, 16, 3, Taf. I zeigen die aufeinander folgenden Phasen der ersten Theilung. Das Ei theilt sich äquatorial in ein rein protoplasmatisches Mikromer (I) und ein Makromer, in welchem der ganze Nahrungsdotter verbleibt. Das Protoplasma des Makromers entsendet seitwärts vom ersten Mikromer einen Fortsatz, welcher sich peripher verdickt (Fig. 4). Der Kern befindet sich in der Einschnürung zwischen dieser peripheren Verdickung, und hier sieht man auf Durchschnitten eine karyokinetische Figur (vergl. Fig. 17). Danach sondert sich dieser Protoplasmaklumpen vom Makromer als zweites Mikromer ab, welches bedeutend kleiner als das erste ist (*a*, Fig. 5, 6). Auf dem folgenden Stadium (Fig. 7) sind an der Kante des scheibenförmigen Eies schon 3 Mikromere von gleichem Umfange zu sehen, von denen 2 durch Theilung des ersten (I) Mikromers entstanden sind. Die Stadien der Fig. 5, 6 u. 7 haben wir als aufeinander folgende Phasen der zweiten — meridionalen — Theilung zu betrachten.

Die dritte geschieht auch in meridionaler Richtung. Vom Makromer sondert sich wie früher ein viertes Mikromer ab (*d*, Fig. 17). Zu gleicher Zeit theilen sich die ersten 3 Mikromere in der Scheibenfläche (Fig. 18, 19). Das Ende dieses Stadiums ist auf Fig. 9 u. 22 wiedergegeben. Auf der Oberfläche des Eies haben wir nun 7 Mikromere: 6 kleinere, paarweise geordnete (*a*, *b*, *c*) und ein grösseres, unpaares (*d*).

Der Uebergang von diesem Stadium von 8 zu jenem von 16 Blastomeren geschieht durch eine äquatoriale Theilung. Zuerst theilen sich die beiden mittleren Mikromerenpaare (*b*, *c*, Fig. 10), darauf auch das äussere Paar (*a*, Fig. 11, 12). Das unpaare Mikromer (*d*) theilt sich erst später, und zwar in der Fläche der Dotterscheibe. Endlich theilt sich auch das Makromer und producirt dabei ein neues Mikromer (*f*, Fig. 13). Da im Allgemeinen die Theilungen der Mikromere mit denen des Makromers synchronisch sind, so ist auch die Zahl der Blastomere immer paarig (die der Mikromere aber unpaar), kann aber zeitweilig unpaar werden, wenn die Theilung des Makromers zurückbleibt. Nach vollendeter vierter Theilung aller Blastomere sind auf der Dotteroberfläche 15 Mikromere zu sehen: in der Mitte drei Vierergruppen (Fig. 13, 21), von der einen Seite ein Paar (*e*, Fig. 13), von der anderen ein unpaares Mikromer (*f*). Das Protoplasma des Makromers liegt an dessen Oberfläche unter dem Mikromerenhaufen und ist etwas ventran verschoben (*dz*, Fig. 9 - 12, 21).

Der ganze Furchungsprocess ist auf Seite 14 des russischen Textes durch ein Schema erleutert.

Auf dem Stadium von 32 Blastomeren (31 Mikromeren) geht das Ei in das Blastulastadium mit klar ausgeprägter Furchungshöhle über (Fig. 14, 23, 24). Dieses Moment ist dadurch gekennzeichnet, dass das Protoplasma des Makromers auf dessen Dorsalseite überwandert (*dz*, Fig. 24).

Keimblätterbildung. Von jetzt an rücken die Producte der Theilung des Makromers nicht mehr als Mikromere auf seine Oberfläche, sondern verbleiben im Dotter und werden zu Dotterzellen, aus welchen sich das Mitteldarmepithel später bilden wird. Das Makromer ist somit das erste Entodermelement und sein Protoplasma sammt Kern — die erste Dotterzelle. Die Mikromere ergeben alle Elemente des Ektoderms, des Mesoderms und die Urogenitalzellen.

Weiterhin vermehren sich die Mikromere bedeutend (Fig. 15) durch eigene Theilung ohne weitere Theilnahme des Makromers, dessen Dotter die Furchungshöhle ausfüllt. An den Rändern der Mikromerenkappe sind die Zellen am grössten (Fig. 26, 27, 30, 31) und hauptsächlich durch sie geht die Epibolie vor sich. Diese Randzellen theilen sich auch tangential und bilden auf solchem Wege abgeflachte Mesodermelemente (Fig. 27, 28, *mes*).

Auf Sagittalschnitten, welche der Medianebene sich nähern,

trifft man auf der Bauchseite zwischen den Randzellen und dem Dotter eine (*gz*, Fig. 25, 31) oder zwei (Fig. 26, 27) noch umfangreichere und ihnen sehr ähnliche Zellen. Sie sind in der Vierzahl vorhanden und Kreuzweise gelagert, wobei zwei median liegen, die Achse des Kreuzes bildend, die anderen zwei liegen senkrecht zu den ersteren und bilden die Aeste des Kreuzes (vergl. Fig. 36, 37). Es sind die Urogenitalzellen. Sie werden durch Immigration von vier Randzellen unter die Mikromerenkappe (das Blastoderm) gebildet.

Somit besteht im Gastrulastadium die Mikromerenkappe: 1) aus rein ektodermalen Elementen, 2) aus noch indifferenten Randzellen, welche einerseits Ektodermzellen und anderseits Mesodermzellen produciren und 3) aus 4 Urogenitalzellen.

Ich habe nur bei der ersten Theilung der ersten Dotterzelle (d. h. bei der 5-ten Theilung des Makromers, nach dem Stadium von 32 Blastomeren) welche mit dem Beginn der Epibolie zusammenfällt eine karyokinetische Figur im Dotter beobachtet (*dz*, Fig. 31); nachher bekam ich keine zu Gesicht. Mit der Vermehrung der Dotterzellen wird das Makromer zu einem Syncytium, dessen Elemente ein sehr charakteristisches Aussehen erhalten: das Protoplasma ist gar nicht zu bemerken, der blasse, aber scharf conturirte Kern hat eine meist conische Form und liegt der Oberfläche des Dotters genähert und mit seiner Base ihr zugewendet (Fig. 29).

Stadium A. (Fig 32). Der Process der Epibolie ist beendet und der Dotter von einer Schicht nicht hoher Ektodermzellen bedeckt, welche nach hinten zu immer weniger abgeflacht erscheinen (Fig. 39, T. II). den. Das hintere Ende des Dotters ist von einer Anhäufung grosser Blastomerenähnlicher Zellen besetzt, welche vom flachen Ektoderm sehr scharf abgegrenzt erscheinen (Fig. 32, 39, *ind*). Es sind die Randzellen der vorhergehenden Stadien. Nach Vollendung der Epibolie treffen die Ränder der Mikromerenkappe nicht nur zusammen, sondern werden auch nach Innen, gegen den Dotter zu, ein wenig umgeschlagen. Die tiefer liegenden Schichten des Haufens sind Mesodermelemente, die oberflächliche kann allein noch als indifferent angesehen werden, da sie nach Absonderung einer gewissen Anzahl mesodermaler Elemente zu rein ektodermalen wird.

Die grossen Mesodermzellen liegen vollständig symmetrisch (*mes*, Fig. 39, 42, 43). Sie ergeben mit der Zeit jede eine An-

zahl kleinerer Zellen. Somit tragen sie den Character von «Urzellen» und können mesodermale Teloblasten genannt werden. Das Mesoderm irgend eines Segmentes oder eine Muskelgruppe (z. B. die dorsalen metanauplialen Längsmuskeln, allerlei Quermuskelngruppen u. s. w.) differenzieren sich nämlich auf einmal in Form einer geringen Anzahl solcher Teloblasten, welche ihrerseits kleinere Zellen ergeben. Eine regelrechte reihenweise Anordnung von Mesodermzellen findet aber nicht statt. Auf diesem Stadium differenziert sich das Mesoderm der beiden Antennenpaare als allgemeine aus wenigen grossen Zellen bestehende Anlage (*mes. ant*, Fig. 32). Sie rücken nach vorn längs der Kante des Eies und sind mehr dessen Rückenfläche genähert (Fig. 40, 41). Ausser diesen grossen Mesodermteloblasten finden wir in der hinteren Eihälfte auch kleine Zellen (*mes*, Fig. 40, 41). Der grösste Theil derselben rückt später nach vorne und lagert sich am vorderen Eipole in der Gegend der Bildung der ersten Anlage des centralen Nervensystems (Fig. 66, 47). Aber auf diesem Stadium sind in der vorderen Eihälfte noch gar keine Mesodermelemente vorhanden.

Im Dotter finden wir jetzt einige Kerne, am häufigsten auf der Dorsalseite (*dz*, Fig. 39, 40).

Auf der Bauchseite liegen hinten die Ectodermzellen scheinbar vollständig symmetrisch (Fig. 42, 43). Unter ihnen sehen wir 4 sehr kurze Längsreihen grösserer und höherer Zellen (*nbl*) — die Neuroblasten des hinteren (metanauplialen) Theiles des Bauchmarkes.

II. Entwicklung der äusseren Körperform.

(Fig. 32—38, Taf. I und Fig. 125—128, Taf. IV).

Stadium B (Fig. 33). Es erscheint die erste Anlage des centralen Nervensystems als unpaare Ektodermverdickung (Scheitelplatte, *Spt*) am animalen Pole des Eies; unter dieser liegen abgeflachte Mesodermzellen (*mes*). Die beiden Antennenpaare sind klar ausgeprägt und bestehen jede aus einer kaum merkbaren Ektodermverdickung mit unter derselben zerstreuten Mesodermelementen.

Stadium C (Fig. 34, Taf. I und 64, 67, 68, Taf. II). Alle 3 Naupliusextremitätenpaare sind auf der Dorsalfläche des Eies als

Vermehrungscentren der Ektodermzellen zu sehen (Fig. 34, 64). Unmittelbar vor dem ersten Antennentpaare fällt eine gebogene Querreihe grosser säulenförmiger Zellen mit grossen Kernen in die Augen (*Doa*). Es ist das vordere Dorsalorgan. Vor demselben liegt eine paarige Ektodermverdickung (*gs*, Fig. 34, 68) — die Anlage der rudimentären zusammengesetzten Augen und ihrer Ganglien («secundäres Gehirn» v. G r o b b e n). Hinten ist die Dorsalseite von grossen Zellen bedeckt, welche ein embryonales undifferenziertes Gepräge haben und das hintere Dorsalorgan (*Dop*, Fig. 64) bilden. An der Bauchseite sehen wir 3 Paare ektodermaler Vermehrungscentren — die Ganglienanlagen der 3 Naupliussegmente; sie stellen direkte ventrale Fortsetzungen der entsprechenden Extremitätenanlagen dar. Vor den Ganglien des ersten Antennenpaares (*gn. ant.*, Fig. 67) liegt eine Ektodermverdickung (*Pc*), deren Elemente bilateral-symmetrisch angeordnet sind, was übrigens nur auf Schnitten zu sehen ist. Dies ist das Proceresbrum — ein selbstständiger Component des centralen Nervensystems.

Auf dem Stadium D (Fig. 35) fangen die Extremitäten an sich hervor zu stülpen und rücken zu gleicher Zeit weit nach vorne. Jederseits verbinden sich alle bisher gesonderten Componenten des Nervensystems mit einander und bilden somit eine einheitliche Anlage; dabei theilt sich, die bisher unpaare Scheitelplatte in eine rechte und linke Hälfte. Es tritt eine unpaare mediale Ektodermverdickung auf (*m. ect.*) — die Anlage der Oberlippe. Die Dorsalorgane degeneriren.

Das Stadium E (Fig. 36) wird durch das Erscheinen der Kiefern (*mx*) und des vorderen Kieferfusspaares (*mxp*) gekennzeichnet. Zum Unterschiede von den Naupliusextremitäten liegen diese von Anfang an ventral. In dem Bauchmarke können wir zwei Theile unterscheiden: einen gebogenen vorderen und einen geraden hinteren. Der vordere — naupliale — enthält die 3 Naupliusganglienpaare, der hintere — metanaupliale — beginnt mit den Ganglien des Kiefersegmentes. An der Basis der Mandibeln sehen wir je eine Anhäufung intensiv gefärbter Körper (*Ms₁*) — die Kerne mesodermaler Myoblasten, welche den dorsalen Naupliuskeln den Ursprung geben.

Auf dem Stadium F (Fig. 37) wird das 6-te Extremitätenpaar — die hinteren Kieferfüsse — angelegt (*mxp₂*). Die Naupliusextremitäten sind ganz nach vorne gerückt. Hinter den Kiefern (*mx*) erscheint je eine Gruppe grosser Mesodermzellen (*Ms₁*) welche

während der ganzen Embryonalentwicklung sich nur vermehren, aber unverändert erhalten. Ich bezeichne sie als postembryonales Mesoderm.

Stadium G (Fig. 38). Es erscheinen die 2 vorderen Schwimmpaare (p_1 und p_2). Im vorderen — nauplialen Theile des Bauchmarkes, welcher jetzt sehr verkürzt ist, können wir auch auf Schnitten die einzelnen Ganglien nicht mehr unterscheiden. Die folgenden 5 Ganglienpaare sind gerade auf diesem Stadium am schärfsten ausgeprägt. Die Urogenitalzellen sind auf Totalpräparaten nicht mehr sichtbar.

Auf dem Stadium H (Fig. 125, Taf. IV) stülpen sich die beiden Schwimmpaare hervor.

Auf dem Stadium I (Fig. 126) werden sie zweiästig.

Auf dem Stadium K (Fig. 127) ziehen sich dieselben in die Länge. Es tritt eine Reihe von Muskelanlagen auf, und zwar die dorsalen metanauplialen Längsmuskeln (d_{lm}) und 2 Paare Quermuskel-Massen (q_{m_1} und q_{m_2}).

Beide Gehirnhälften bleiben nur bis zum Stadium F von einander getrennt. Vom Stadium G an verschmelzen sie miteinander, und das Gehirn gewinnt das Aussehen eines unpaaren elliptischen Organes. Die beiden Hälften des Bauchmarkes sind einander genähert und der naupliale Theil desselben ist auf Totalansichten nicht abgegrenzt. Das Medianauge, welches schon auf dem Stadium G sich angelegt hat, wird nun dank der Ablagerung von Pigment sichtbar. Die Vorderdarmeinstülpung hat sich gleichfalls schon auf dem Stadium G gebildet, aber die Mundöffnung wird erst auf den folgenden Stadien an Totalansichten sichtbar. Das postembryonale Mesoderm (Ms_2) nimmt an Umfang zu. Vom Stadium I an erscheinen an den Seiten des Embryos zwei Flecken von rothbraunem Pigment ($lpfg$), welches hauptsächlich von den Zellen des postembryonalen Mesoderms abgelagert wird.

Stadium L (Fig. 128). Das Bauchmark wird dicker, aber bedeutend kürzer. Das Gehirn ist wegen des Zusammenziehens des Nervensystems stark nach hinten verdrängt. Die Extremitäten sind vollkommen entwickelt: die kurzen Kiefern (mx) und die langen vorderen Kieferfüsse (mxp_1) ragen nach aussen hervor; die hinteren Kieferfüsse (mxp_2) scheinen weniger entwickelt zu sein, als auf den vorhergehenden Stadien; ihre Anlagen haben sich nach innen eingestülpt und liegen jetzt mediad von dem vorderem Paare (vergl. Fig. 152, 166). Die Schwimmpfüsse sind dorsoventral ab-

geplattet und gelappt. Sie bestehen aus einem zweigliederigen Schaft (pp_1 und pp_2 , vergl. Fig. 155—159, 165) und aus zwei eingliedrig-
en Aesten (*exop.* p_1 und *exop.* p_2 ; *endop.* p_1 und *endop.* p_2). Die
proximalen Glieder eines jeden Schwimmpusspaars sind mit einan-
der durch eine Querbrücke (Zwischenplatte) verbunden (Fig. 164),
welche von der Körperwand vollkommen unabhängig und als di-
recte Fortsetzung dieser Glieder zu betrachten ist (gegen Hartog,
88 und Claus, 93 a). Das vordere thoracale Segment (d. h. das
Segment der hinteren Kieferfüsse) ist vom Kopfe nicht abgegrenzt
und mit ihm zu einem Cephalothorax vereinigt, welcher somit 6 Extre-
mitätenpaare trägt. Die folgenden Segmente sind nur auf der Bauchseite
von einander durch Furchen getrennt, welche eine schräge Richtung
haben und nach hinten offene Winkel bilden. Am tiefsten sind
sie lateralwärts, werden mediad immer seichter und erreichen die
Mittellinie nicht (*fct*, Fig. 168; fp_1 , Fig. 155—158, 168; fp_2 , Fig.
159). Hinter dem Segmente des zweiten Schwimmpusspaars
(*segm.* p_2) ist noch ein kurzes (4-tes thoracale) Segment ohne
Anhänge zu sehen (*segm.* p_3 ; seine hintere Grenze fp_3 , Fig. 158,
159, 166). Weiter folgt ein kurzes unsegmentirtes Endstück.

III. Zweite Entwicklungsperiode.

(Stadien B — F, Fig. 33 — 37).

Nervensystem. Seine erste Anlage erscheint auf dem Stadium *B*
am animalen Eipole als unpaare Scheitelplatte (*Spt*, Fig. 46, 61,
T. II). Ventral geht dieselbe ohne merkliche Grenze in eine Ek-
todermverdickung über (*Pc*, Fig. 44, 61, 67), welche längs der
Mittellinie durch einen Streifen niedrigerer Zellen (*m*, Fig. 44)
zertheilt und also im Gegentheil zur Scheitelplatte paarig ist. Es
ist das Procerebrum. Am hinteren Ende der Bauchfläche finden
wir vier kurze Längsreihen von Neuroblasten (*nbl*, Fig. 45), jede
aus 4 oder 5 Zellen bestehend (Fig. 61). Weiter nach vorne
treffen wir auf Querschnitten statt 4 — 6 Neuroblasten; es wer-
den also hier neue Längsreihen gebildet (Fig. 70).

Auf dem Stadium *C* ist der gegen die dorsale Seite zuge-
wandte Theil der Scheitelplatte in 3 zusammenhängende Abschnitte
getheilt: einen medialen und zwei laterale (Fig. 65); der dem

Procerebrum anliegende Theil derselben bleibt ungegliedert (Fig. 66, vergl. auch Fig. 225, T. VI). Auf späteren Stadien verschwindet der mittlere Abschnitt des dorsalen Theiles vollkommen (Fig. 63), auf dessen Kosten aber entwickeln sich stärker die Seitenabschnitte (*gn. ap.*); sie sind jetzt durch eine tiefe Furche geschieden, welche gegen den ventralen Abschnitt der Scheitelplatte zu immer seichter wird und verschwindet (Fig. 47). Es sondert sich somit von der Scheitelplatte auf ihrer Dorsalseite ein Paar Ektodermverdickungen, in welchen ich die erste Anlage der frontalen Sinnesorgane erblicke. Als ein Paar ganz selbständiger Verdickungen erscheint auf der Dorsalfläche die Anlage des «secundären Gehirnes» (Grobbe, 81), d. h. der Rudimente der zusammengesetzten Augen und ihrer Ganglien. Wir sehen sie vor dem Dorsalorgane liegen (*gs*, Fig. 64, 68); sie ist einschichtig (Fig. 73 — 75) und deutlich paarig (Fig. 48).

Auch die Bauchganglien der 3 Naupliussegmente werden auf diesem Stadium angelegt. Auf oberflächlichen Schnitten (Fig. 64) sehen wir 3 Paare von Bildungscentren, welche denjenigen der Dorsalseite (d. h. den Extremitätenanlagen) entsprechen und deren directe Fortsetzungen darstellen, aber nicht so scharf ausgeprägt und etwas weiter nach vorne verschoben sind (Fig. 49 — 57). Die Ganglien der vorderen Antennen (*gn. ant.*₁, Fig. 49, 67) liegen dem Procerebrum an. Sie sind weit von einander getrennt, wodurch sie sich auf Schnitten leicht vom Procerebrum unterscheiden lassen, dessen Hälften in der Mittellinie zusammenstossen. Die Ganglien der hinteren Antennen (*gn. ant.*₂) sind vollkommen selbständig und von den vorhergehenden, sowie von den nachfolgenden, gänzlich durch flaches Ektoderm geschieden (vergl. Fig. 51 — 55).

Die Ganglien entwickeln sich im Zusammenhange mit den ihnen entsprechenden Extremitäten. Da sie aber nach vorne etwas verschoben sind, so erreichen sie ihre maximale Höhe und Grösse auf denjenigen Querschnitten, auf welchen der vordere Theil der Extremität, oder nur ihre vordere Grenze getroffen wird. Dies tritt besonders deutlich bei den Mandibelganglien hervor (*gn. md*, Fig. 56 — 57).

Ich will noch auf einen Umstand aufmerksam machen, welcher allen nauplialen Ganglien eigenthümlich zu sein scheint, aber nur beim zweiten Paare (*gn. ant.*₂) klar liegt. Es ist nämlich jedes Ganglion durch eine seichte Längsfurche in einen inneren und äusse-

ren Abschnitt getheilt (Fig. 52, 54, 71, 72). Dieselbe Erscheinung, aber in einer anderen Form, werden wir wieder bei den metanauplialen Ganglien beobachten.

Die Mandibelganglien setzen sich nach hinten in zwei Streifen von Neuroblasten fort (Fig. 58, *nbl*). Hinten stossen diese Streifen zusammen (Fig. 59) und werden dabei immer schmähler (auf Fig. 63 nur zwei Zellen breit).

Auf dem Stadium *D* hat sich die Scheitelplatte vollkommen längs der Mittellinie getheilt und das ganze Nervensystem erscheint als paarige und jederseits einheitliche Anlage, welche sich dem ganzen Embryo entlang hinzieht. Das Gehirn besteht jetzt aus zwei seitlichen Massen, welche das vordere Ende des Embryos (den animalen Eipol) einnehmen und durch einen breiten Zwischenraum geschieden sind (Fig. 84—86); man kann bei ihnen je einen dorsalen (*gs*) und einen ventralen Lappen (*gp*) unterscheiden. Alle Bauchganglienpaare sind miteinander durch Connective verbunden. Die vorderen (*gn. ant.*₁, Fig. 87, rechts unrichtig *gn. ant.*₂ bezeichnet) sind mit den ventralen Gehirnlappen durch breite Ektodermverdickungen — die hinteren Enden des Procerebrums — verbunden. Die 3 vorderen Ganglienpaare (*gn. ant.*₁, *gn. ant.*₂, *gn. md*, Fig. 87—90) bilden den vorderen gebogenen und der Eikante parallel ziehenden nauplialen Theil des Bauchmarkes. Derselbe setzt sich nach hinten in zwei der Mittellinie parallele und einander genäherte Ektodermverdickungen fort, welche den metanauplialen Abschnitt des Bauchmarkes bilden. Hier sind jetzt zwei Ganglienpaare zu unterscheiden: die der Maxillen und die der vorderen Maxillarfüsse (*gn. mx* und *gn. mxp.*, Fig. 91, 92). Die Ganglien rücken mit den Extremitäten nach vorne, aber etwas langsamer als die letzteren, so dass sie hinter denselben zu liegen kommen. Dieses betrifft besonders die beiden vorderen Ganglienpaare (*gn. ant.*₁, *gn. ant.*₂, Fig. 87—89). Die Mandibeln und deren Ganglien haben noch fast gar nicht ihre gegenseitige Lage verändert.

Auf dem Stadium *F* ist der naupliale Theil des Bauchmarkes in Folge der Annäherung und theilweisen Verschmelzung der Ganglien, sowie des allgemeinen Vorrückens derselben bedeutend verkürzt. Die Ganglien des ersten Antennenpaares lassen sich nicht mehr unterscheiden; die Ganglien der hinteren Antennen (*gn. ant.*₂) und die der Mandibeln (*gn. md*) sehen wir jetzt im letzten Momente ihrer selbständigen Existenz in Form zweier schwacher Auftreibungen der Nervenstränge (Fig. 93, 94, 119).

Auf dem nächsten Stadium (*G*) werden wir im nauplialen Theile des Bauchmarkes mehr keine Spuren der einzelnen Ganglien treffen.

Im metanauplialen Theile sind auf dem Stadium *F* deutlich alle Ganglien zu unterscheiden, welche überhaupt während der Entwicklung ausgeprägt werden. Es sind deren 5 Paare, den Kiefern (*gn. mx*, Fig. 96 u. 120), den 2 Kieferfusspaaren (*gn. mxp₁* und *gn. mxp₂*) und den 2 Schwimmfusspaaren entsprechend (*gn. p₁* und *gn. p₂*, Fig. 121, 98 — 102).

Wir sehen somit eine Reihe von Unterschieden in der Entwicklung des nauplialen und des metanauplialen Abschnittes des Bauchmarkes. Im ersteren erscheinen einzelne Ganglien ganz selbständig und von einander vollkommen gesondert, im letzteren bilden auf jeder Seite alle Ganglien von Anfang an ein zusammenhängendes Ganzes und erscheinen als locale Anschwellungen der continuirlichen Nervenwülste. Die beiden Ganglien jedes Paares sind im nauplialen Abschnitte weit von einander entfernt und durch einen breiten Zwischenraum flachen Ektoderms getrennt; sie erscheinen am Rande der Bauchfläche, der Kante der Eischeibe genähert. Im metanauplialen Abschnitte hingegen sind die Ganglien jedes Paares einander genähert. Ferner ist die Entwicklungsweise der metanauplialen Ganglien teloblastisch, was bei den nauplialen nicht beobachtet worden ist. Es besteht nämlich anfänglich jedes aus einer geringen Anzahl Neuroblasten (Fig. 92, 100, 102, *N*), von welchen nachher nach innen kleine Zellen abgesondert werden (Fig. 93, 98, 100, 107 — 110, 115, 117). Meistens sind die Neuroblasten auf Querschnitten in jedem Ganglion in der Zweizahl vorhanden.

Auf Fig. 225, T. VI sind alle Theile des centralen Nervensystems in ihren gegenseitigen genetischen Beziehungen schematisch dargestellt.

Mesoderm und Extremitäten. Auf dem Stadium *C* (Fig. 63) sondert sich von der hinteren Mesodermanhäufung jederseits eine Gruppe Teloblasten ab — das Mesoderm der Mandibeln. Die äussere Schicht der grossen Zellen am Schwanzende des Embryos besteht jetzt aus rein ektodermalen Zellen; sie ist auf der Bauchseite längs der Mittellinie durch einige Reihen von Neuroblasten in zwei symmetrische Hälften getheilt (Fig. 59, 63, *nbl*); auf der Rückenseite ragen hingegen die grossen Zellen keilförmig von hinten in das flache Ektoderm hinein (*Dop*, Fig. 64, 75).

Auf dem Stadium *D* sondert sich auf dieselbe Weise von der hinteren Mesodermanhäufung das postembryonale Mesoderm (*Ms*₂, Fig. 92, T. III), aber erst in späteren Stadien (*F*) bekommt es sein charakteristisches Aussehen (Fig. 98) und wird auf Totalansichten erkennbar.

Die Extremitäten werden sehr früh angelegt. Nach Vollendung der Epibolie (Stad. *A*) wird schon ihr Mesoderm abgesondert. Aber noch in den Anfangsphasen des Stadium *B* sind die Entwicklungspunkte der beiden Antennenpaare nur durch die Lage ihrer Mesodermteloblasten gekennzeichnet (*ant*₁, *ant*₂, Fig. 44, 46). Im Laufe desselben Stadiums verdickt sich plötzlich das Ektoderm über jenen Mesodermgruppen (Fig. 33, 69, 65, 66), ihrer Lage entsprechend (vergl. Fig. 40, 41), hauptsächlich an der Eikante und auf die Dorsalseite etwas übergreifend. Von hier aus verbreiten sich diese Ektodermverdickungen, sowohl auf die Dorsal- als auch auf die Ventralseite, wo sie die Anlage des betreffenden Ganglions bilden.

Auf dem Stadium *C* (Fig. 63, 64) sehen wir 3 Paar Extremitäten. Das vordere (*ant*₁) ist auf der Dorsalseite hinter den grossen Zellen des vorderen Dorsalorganes und auf der Eikante hinter dem Rande der Scheitelplatte gelegen; von der letzteren ist es aber vollkommen unabhängig und gesondert. Die ihm entsprechenden Ganglien liegen hinter dem Procerebrum (Fig. 67, *gn. ant*₁).

Querschnitte lehren, dass in der Extremitätenanlage die Zellen am höchsten auf der Eikante sind, d. h. in der Nähe der Grenze zwischen Extremität — und Ganglionanlage (*ant*₁, Fig. 49; *ant*₂, Fig. 53, 54; *md*, Fig. 57). Die Zellen ragen hier keulenförmig nach innen, wodurch auf der Oberfläche eine kleine Einsenkung manchmal zum Vorschein kommt. Jener kleiner Ektodermbezirk, welcher zwischen der Einsenkung und der Bauchseite (dem Ganglion) liegt, stülpt sich nach aussen und oben vor und wächst weiter auf Kosten der höher liegenden Zellen, die allmählich von der Dorsalseite auf die Eikante herabrücken. Anders gesagt, wächst die Einsenkung nach innen, schräg gegen die Bauchseite, und schnürt auf solche Weise die Extremität (von der Rückenseite her) ab (Fig. 87). Die Extremität erscheint dann als ein kurzer Sack, welcher am ventralen Rande der Eikante befestigt und nach oben umgeschlagen ist. Darauf ziehen sich die Extremitäten nach hinten aus und die freien Enden der zwei hinteren Paare theilen sich in 2 Äeste (Fig. 88, 89, 91).

Das Mesoderm eines jeden Segmentes wird in 2 Theile getheilt: einerseits eine geringe Anzahl von Mesodermelementen, welche über den Ganglien liegen (Fig. 49, 52—54, 56—57, 71, 72); anderseits das übrige Mesoderm, welches 1) theils die Extremitätenanlagen ausfüllt und in deren Innerem Muskeln und Bindegewebe bildet, 2) theils unter dem dorsalen Ektoderm in der Gegend einer jeden Extremität zu liegen kommt und den paarigen dorsalen Muskelbündeln des Nauplius den Ursprung giebt.

Auf dem Stadium *D* sind diese dorsalen Muskelzellen quer ausgezogen (*MI*, Fig. 88—92) und mit dem Extremitätenmesoderm durch locker gelegene noch undifferenzierte Zellen verbunden, welche einerseits Elemente zu der Extremitätenanlage abgeben und andererseits solche, auf deren Kosten die Anlagen der dorsalen Muskeln anwachsen. Solcher locker gefügten Mesodermzellengruppen finden wir eigentlich nur zwei Paare in der Gegend der hinteren Antennen (*mes*, Fig. 87, T. II) und der Mandibeln (*Ms*₁, Fig. 89, 90, T. III), denn das Mesoderm des ersten Antennenpaares wird augenscheinlich sehr früh zur Entwicklung der Muskeln desselben fast ganz aufgebraucht.

Auf den Stadien *E* und *F* gehen beim Vorrücken der Extremitäten die Muskelzellen aus ihrer queren Lage in eine schräge über (*MI*, Fig. 94—96).

Die Myoblasten des Mandibelsegmentes (*Ms*₁, Fig. 89—90) gewinnen schon im Stadium *D* ein spezifisches Aussehen; sie haben einen ansehnlichen und regelmässig conturirten Zellkörper und einen verhältnissmässig kleinen Kern, der sehr intensiv und fast homogen gefärbt wird. An Totalansichten fallen diese Zellen als kleine stark tingirte an den Mandibelbasen liegende Körper auf (Fig. 36—38). Auf dem Stadium *F* wird ihre Zahl noch viel grösser (Fig. 94—95), auf dem folgenden (*G*) liegen sie hinter den, unterdessen nach vorne gerückten, Mandibeln (Fig. 106, 107) und bieten alle Uebergangsformen dar von ihrer eben beschriebenen spezifischen Structur zu den grossen, ausgezogen Muskelzellen mit grossem bläschenförmigem Kerne. Die Myoblastengruppen des 2-ten Antennensegmentes sind jetzt (Stadium *F*) nicht mehr zu sehen. Von den 3 Paaren der Mesodermzellengruppen, welche wir auf dem Stadium *C* kennen lernten (Fig. 63), werden die zwei vorderen bei der Entwicklung der betreffenden Extremitäten sammt deren Muskeln aufgebraucht, das hintere aber enthält ausser dem Mesodermmaterial des Mandibelsegmentes noch einen

Vorrath von Elementen, auf deren Kosten die dorsalen Muskeln aller drei Naupliussegmente anwachsen.

Die Extremitäten der metanauplialen Segmente entwickeln sich auf ganz andere Weise. Sie liegen von Anfang an auf der Bauchseite und bilden im ersten Momente ihres Auftretens mit dem betreffenden Ganglion eine einheitliche Anlage (*mx* und *gn. mx*, Fig. 91; *gn. mxp*, Fig. 92). Ich halte es für wahrscheinlich, dass die von mir auf früheren Studien (*A*, *B*, *C*) als Neuroblasten bezeichneten Zellen, welche am Schwanzende des Embryos zwei regelmässige nach hinten zusammenstossende Streifen bilden, ausser den Elementen des Nervensystems noch das Ektoderm der Extremitäten bilden. Die Theilung der gemeinsamen Anlage in Extremität und Ganglion beginnt von jenem Momente, wenn einige besonders grosse und mehr mediad gelegene Zellen erscheinen, welche nach innen (gegen den Dotter) kleinere absondern (*N*, Fig. 91, 92, 96, 100, 102); die Ganglien werden dadurch mehrschichtig, während die Extremitätenanlagen noch einschichtig bleiben.

Entoderm. Auf den Stadien *B*, *C*, *D* nimmt die Zahl der Dotterzellen beständig zu (*dz*, Fig. 52, 53, 72, 74, 76, 77 Taf. II; 88, 89; Taf. III; 135, Taf. IV). Im Allgemeinen sind sie hauptsächlich in dem Gebiete des Bauchmarkes auf der Bauchseite und im medianen Theile der Rückenseite gelegen und stets an der Oberfläche des Dotters. Tief im Innern desselben sind sie niemals auf den Stadien *A* — *E* und *G* — *L* zu treffen. Nur auf dem Stadium *F* kann man sie hier finden und zwar im Gebiete der letzten Ueberreste des vorderen (Fig. 96, 122) und des hinteren Dorsalorganes (Fig. 102, 103); dann haben sie auch eine ganz eigenartige Structur und Form.

Auf den Stadien *D*, *E*, *F* verändert sich die Structur der Dotterzellen vielfach. In der dritten Entwicklungsperiode, vom Stadium *G* angefangen, bekommen sie wieder ihre ursprüngliche Structur und behalten dieselbe bis zu ihrer Umwandlung in Epithelzellen des Mitterdarmes. Auf den Stadien *D* und *E* haben die Kerne der Dotterzellen das Aussehen von sphärischen scharf und grob conturirten Bläschen; sie enthalten ziemlich viel intensiv gefärbter Chromatinkörner, welche der Innenseite der Blasenwand angelagert erscheinen (Fig. 76, 77, 79, 83, 88, 135). Auf dem Stadium *F* ist ihr Bau überhaupt wechselreich. Sie sind am häufigsten linsenförmig (Fig. 102, *dz*; 122, *ent*) und fast homogen gefärbt, wenn sie sich überhaupt tingiren. Ausserdem sind im In-

nern des Dotters in der Gegend der Dorsalorgane mannigfache Elemente zu treffen (siehe unten, p. 263).

Die auf den Stadien *D* — *E* auf der Bauchseite zerstreut liegenden Dotterelemente haben sich auf dem Stadium *F* von der vorderen Hälfte des Embryos im Gebiete der medianen Ektodermverdickung versammelt (*ent*, Fig. 122, 93). Im nächsten Stadium verwandeln sie sich in Zellen des Mitteldarmepithels (Fig. 105, 123). Auf dem Niveau der vorderen Kieferfüsse (vergl. Fig. 37) und weiter nach hinten sind wieder zerstreute linsenförmige Dotterzellen zu finden.

Rückenorgane. Es sind deren zwei: ein vorderes und ein hinteres. Das vordere erscheint auf dem Stadium *B* vor dem ersten Antennenpaare in Form einer gebogenen Querreihe von etwas grösseren Zellen als die benachbarten (*Doa*, Fig. 61, 69, T. II). Auf dem Stadium *C* wird das Dorsalorgan von den Anlagen der zusammengesetzten Augen nach hinten zurückgedrängt (Fig. 65, 68), seine Zellen erhalten auf Flächenansichten eine prismatische Gestalt und auf Längsschnitten eine pyramidale oder birnförmige (Fig. 62, 75), und die Kerne werden blasenförmig.

Anfänglich liegen hinter den grossen Zellen des Dorsalorganes gewöhnliche flache Ektodermzellen (Fig. 74, 75). Darauf beginnen die grossen an den äusseren Enden der Querreihe gelegenen Zellen sich intensiv zu theilen und jede liefert auf diese Weise nach hinten eine kurze Längsreihe von 3 — 4 kleineren Zellen, die aber immerhin viel grösser und höher, als die übrigen Zellen des dorsalen Ektoderms erscheinen (Fig. 62). Die Theilung der grossen Elemente geht allmählich in der Richtung zur Medianebene vor sich. Auf Fig. 73 ist eine der letzten Phasen dieses Processes dargestellt; es theilen sich links und rechts die in einiger Entfernung von den Enden der Querreihe liegenden grossen Zellen; sie haben sich auch schon bedeutend verkleinert.

Als Resultat dieser Theilung der grossen Zellen erscheinen zwei Polster oder Kuchen verdickten Ektoderms, welche sich in der Gegend der äusseren Enden des Rückenorganes bilden und in der Richtung zu dessen Mitte hin einander entgegenwachsen. Zu gleicher Zeit beginnt auch die Degeneration des Organes und zwar in den ältesten Theilen desselben — an dessen äusseren Enden; von hier schreitet sie beiderseits in der Richtung zur Mitte vor.

Das hintere Ende des Embryos ist auf dem Stadium *C* von sehr grossen Ektodermzellen bedeckt, welche auf der Rückenseite von hinten keilförmig in das flache Ektoderm hineinragen (*Dop*,

Fig. 64, 75). Es sind die grossen Zellen des hinteren Rückenorganes. Auf dem Stadium D zieht sich längs der ganzen hinteren Hälfte der Rückenseite ein medianer schmaler Streifen von Zellen welche viel kleiner sind, als die eben erwähnten grossen Zellen, aber viel grösser und höher als die übrigen Ektodermelemente (*dop*, *dop*₁, Fig. 76, 80). Mit den grossen Zellen sind sie durch eine Reihe von Uebergangsformen verbunden. Nach Analogie mit dem vorderem Organe muss man annehmen, dass sie auch von denselben abstammen.

Die Zerstörung des hinteren Organes beginnt an seinem vorderen Ende und schreitet nach hinten inselförmig (gruppenweise) vor. Es bilden hier nämlich die Zellen, sich enger anhäufend, ein Polster oder einen Kuchen, welcher sich gegen den Dotter vorwölbt und vom hinter ihm liegenden Streifen durch eine Einschnürung geschieden ist (*dop*, Fig. 76, T. II; Fig. 162, T. IV). Hinter dem vorderen Polster bildet sich ein anderes (*dop*₁), darauf ein drittes u. s. w.

Mit der Bildung der Polster geht auch ihre Zerstörung von vorne beginnend Hand in Hand. Darum kann man an Schnitten ein und desselben Embryos allerlei Stadien der Degeneration des Dorsalorganes antreffen. Auf Fig. 81 sehen wir, wie eine seiner Zellen von dem Verbande mit den übrigen sich löst und nach innen wuchert. Weiter nach vorne trifft man schon manche solche Zellen, welche zwischen dem Rückenorgane und dem Dotter vollständig frei liegen (*dop*, Fig. 82, 83). Sie zeigen die mannigfachsten Phasen von Kerndegeneration, wobei nicht selten Bilder geliefert werden, welche sehr an karyokinetische Figuren erinnern (Fig. 82). Auf Fig. 83 sehen wir ausser einer Anzahl hoher Zellen (eine in der Mitte und einige rechts), welche noch im Ektoderm liegen, eine typische Dotterzelle (*dz*) und einen gleichmässig und blass gefärbten Körper (*z*₁), welcher in den Dotter halb versenkt ist. Es ist wahrscheinlich eine Zelle des Rückenorganes, in welcher der Kern schon vollständig degenerirt ist.

Die Zellen jedes Polsters lösen sich demnach von demselben einzeln oder zu kleinen Gruppen ab. Die Antheilnahme von Dotterzellen an der Zerstörung des Rückenorganes ist deutlich auf Fig. 161 u 162 (T. IV) zu sehen. Auf Fig. 162 befinden sich noch die Zellen beider vorderer Polster in Verbindung mit dem Ektoderm. Unter dem vorderen, dessen Zellkerne schon degeneriren, häufen sich typische Dotterzellen an (*dz*). Auf Fig. 161 ist allein der

zweite Polster dargestellt. Hier sehen wir unter dem flachen Ektoderm den letzten Ueberrest einiger Zellen des Rückenorganes und in derem Inneren 3 Dotterzellen.

Auf Fig. 78 u. 79 ist eine der letzten Stadien der Degeneration des vorderen Rückenorganes dargestellt. Auf Fig. 79 links ist ein verdicktes Ektodermpolster zu sehen, dessen Zellen ihre Grenzen verloren haben und zu einer einheitlichen Protoplasma-masse verschmolzen sind; ihre Kerne sind blass und homogen gefärbt. Zwischen dem Ektoderm und dem Dotter (d. h. ausserhalb desselben) liegt eine Dotterzelle (dz) und dann kleine blas und homogen gefärbte Körper mit deutlichen Conturen (z_3). Eben solche Körper findet man im Inneren des Dotters (z_1) und auch an seiner Oberfläche halb in denselben versenkt (Fig. 83, z_2). Es sind die letzten Ueberreste der völlig degenerierten Zellen des Dorsalorganes, welche sich in den Dotter versenken. Fig. 78 zeigt eine Reihe degenerirender Zellen (doa) zwischen Ektoderm und Dotter, zwei degenerierte Zellen auf dem Wege sich in den Dotter zu versenken (z_2, z_3) und eine Dotterzelle (dz). Beide Hälften des vorderen Dorsalorganes werden nicht vollkommen gleichzeitig zerstört. Auf dem Stadium D treffen sich deren Ueberreste in der Mediane zusammen und bilden hier eine Anhäufung von allerlei absterbenden Zellen und lebensthätigen Dotterelementen (Fig. 90, doa). Beiderlei Elemente sind vollkommen vermischt und ihrem Aussehen nach so wechselreich, dass es nicht immer möglich ist die Natur eines jeden zu bestimmen.

Die Dotterzellen sind überhaupt ziemlich einförmig gebaut, sowohl auf den der Degeneration der Dorsalorgane vorangehenden, als auch auf den folgenden Stadien; aber in dieser Periode verändern sie ihren Bau und zwar mehrmals (vergl. Fig. 135, 161 162, T. IV; Fig. 96, 98, 101—103, 122, T. III).

Zur Zeit der vollen Zerstörung der Rückenorgane (Stadium F), sind tief im Inneren des Dotters im Gebiete sowohl des vorderen, als auch des hinteren Organes, Elemente zu treffen, welche ganz eigenartig gebaut und dorsoventral ausgezogen sind. Sie stellen gleichmässig gefärbte und schwach conturirte gekörnte Körper von verschiedener Form dar (Fig. 96, 103), oder gleichen mehr oder weniger den typischen Dotterzellen (Fig. 102, 122). Auf keinem anderen Stadium sind so tief im Inneren der Dotters Elemente zu finden. Zu derselben Zeit erscheint die erste Anlage des Mitteldarmepithels. Sie bildet sich auf Kosten der

Dotterzellen über dem Grunde des Vorderdarmes und wächst nach hinten indem sich neue Dotterzellen zu ihr gesellen (vergl. Fig. 93 u. 105; 122 u. 123). Auf viel späteren Stadien entsteht eine gleiche Mitteldarmanlage, über dem Grunde des Hinterdarmes. Wenn vielleicht auch nicht alle, so wandern doch viele derjenigen Dotterzellen, welche an der Zerstörung der Dorsalorgane als Phagocyten theilgenommen hatten, von der Rücken — auf die Bauchseite auf dem kürzesten Wege, direct durch den Dotter, um sich zu der Anlage des Mitteldarmepithels zu gesellen.

Auf dem Stadium *F* liegen die letzten Ueberreste beider Organe unter dem gleichmässig flachem Rückenektoderm. Das vordere stellt eine körnige Masse dar, in welcher Reste von Zellen zerstreut liegen (*doa*, Fig. 95, 122). Das vordere Ende des hinteren Organes ist vollständig zerstört; wenig bemerkbare Spuren desselben liegen noch im Inneren des Dotters (*dop*, Fig. 122). Sein hinterer Theil besteht aus mehr oder weniger degenerirten Zellen, welche in eine allgemeine körnige Masse versenkt sind (Fig. 100) oder vollständig frei zwischen Ektoderm und Dotter liegen (*dop*, Fig. 103; *dop*₁, Fig. 122). Auf dem Stadium *G* sind von den Rückenorganen mehr keine Spuren zu finden

IV. Dritte Entwicklungsperiode.

(Stadien *G—L*; Fig. 38, T. I und 125—128, T. IV).

Nervensystem. Das Gehirn wird auf dem Stadium *G* wieder zu einem unpaaren Organe, indem seine bisher gesonderten Hälften durch eine Querbrücke verbunden werden. Es bekommt sodann auf Querschnitten (d. h. solchen, die auch die Querbrücke treffen) die Form des Buchstabens *X*. Von der unpaaren, kleinen, centralen Gehirnmasse (Fig. 123) geht ein Paar dorsaler Gehirnlappen ab (*lob. d.* Fig. 104, 112), welche einander sehr genähert und durch eine tiefe aber schmale Furche geschieden sind, und ein Paar weit auseinander stehender ventraler Lappen (*lob. r.*). Die dorsalen Lappen sind auf Kosten des sog. secundären Gehirnes (d. h. der rudimentären Anlage der zusammengesetzten Augen und deren Ganglien) und eines nicht näher bestimmbar Theiles des primären Gehirnes (d. h. der Scheitelplatte und ihrer Deri-

vate) entstanden. Es steht nur fest, dass die apicalen Sinnesorgane, in sofern sie den frontalen Sinnesorganen entsprechen, auch ins Gebiet der definitiven dorsalen Lappen einbezogen werden. Die ventralen Lappen haben sich auf Kosten des übrigen Theiles der Scheitelplatte und aus dem Procerebrum entwickelt. Schon auf dem Stadium F verschmelzen die Ganglien des ersten Antennenpaares mit ihnen.

Auf den Stadien G—H schnürt sich das Gehirn fast gänzlich vom Ektoderm ab, bleibt aber noch lange mit ihm in manchen Stellen in Zusammenhang, nämlich im Gebiete der Anlagen des Medianauges (*lb*, *mb*, Fig. 123), der frontalen Sinnesorgane (*fr. or.*, Fig. 112, 118, T. III; 142, T. IV) und der Rudimente der zusammengesetzten Augen (*oc*, Fig. 97, 113, 143)

Die Bauchlappen gehen direct in mächtige gangliöse Schlundconnective (*sgn*, Fig. 105, 113) über, in welche die Ganglien der hinteren Antennen und die der Mandibeln einbezogen worden sind (vergl. Fig. 93 mit 105 und 113; Fig. 119—120 mit 124). Am hinteren Ende dieser Schlundconnective kann man echte Connective unterscheiden, welche dieselben mit den Kieferganglien verbinden (*co. mx*, Fig. 106).

Das Bauchmark besteht auf den Stadien G—H aus 5 Ganglienpaaren, die den 5 hinteren des vorhergehenden Stadiums (F) entsprechen. Im Stadium G kann man in jedem dieser Ganglien einige grosse nach aussen gelegene Zellen (*N*) und nur eine innere Schicht kleinerer (*n*) unterscheiden. Auf dem Stadium H werden die Ganglien mehrschichtig und zertheilen sich in der Längsrichtung in einen medialen und einen lateralen Abschnitt (Fig. 117). Analoges, wenn auch in etwas anderer Form, haben wir schon an den nauplialen Ganglien beobachtet. In den Connectiven giebt es weder Neuroblasten, noch solche Längstheilung (Fig. 116).—Stellenweise sind auf der äusseren Oberfläche sowohl der Ganglien, als auch der Connective einzelne Paare grosser Kerne zu treffen, welche symmetrisch zur Medianebene liegen und auf Schnitten eine dreieckige Form und sehr charakteristische Structur haben (*hp*, Fig. 116). Diese Zellen gehören der Hypodermisan.

Auf den Stadien K.—L bildet die Punktsubstanz in jedem Nervenstamme einen ununterbrochenen Strang (Fig. 164, 165). Die Quercommissuren sind durch dünne Faserbündel ausgedrückt, welche die Punktsubstanz der entsprechenden Ganglien vereinigen. Solcher Commissuren konnte ich 4—5 im Niveau der 4 hinteren

Ganglienpaare entdecken. Die Kieferganglien sind durch mächtige Commissuren verbunden, deren Fasersubstanz von Ganglienzellen unbedeckt blossliegt (Fig. 148, 149). Die Schlundconnective sind hinter dem Munde miteinander verschmolzen (Fig. 145, 146), ihre Punktsubstanz ist von der Dorsalseite nur von einigen Bindegewebszellen (*bk*) bedeckt. Ueber die Form des Gehirns, die Vertheilung der Punktsubstanz in demselben und seine Beziehungen zu den Schlundconnectiven geben die Fig. 141 — 143, 136, 144, 146, 145 in ihrer Aufeinanderfolge und Fig. 164, 165. ein genügendes Bild. Auf der Fig. 144 sehen wir ausser den dorsalen (*lob. d.*) und ventralen Lappen (*lob. v.*) noch kleine Zwischenlappen (*lab. int.*). Ihre Bildung wird, wie es mir scheint, zum Theil durch die Entwicklung der Nerven des ersten Antennenpaares verursacht, deren verdickte Wurzel (*nv. w.*) die über ihr liegende Gruppe von Ganglienzellen aufhebt, zum Theil auch wohl mit dem Eindringen von Mesodermelementen in das Gehirn in Zusammenhange steht, die längs den bloss liegenden Nervenfasern in die Punktsubstanz wandern (*Bk*, Fig. 143; *bk*, Fig. 144).

Auf den Stadien K—L ist das Bauchmark von Ektoderm abgeschnürt, mit Ausnahme zweier Stellen: der einen im hinteren Theile der Schlundconnective im Gebiete der jetzt nicht zu erkennenden Mandibelganglien (*mtst*, Fig. 146), der anderen im Gebiete der Quercommissuren der Kieferganglien (*mtst*, Fig. 149). Das Ektoderm bildet hier einen Kamm, dessen Spitze die hier nackte Punktsubstanz erreicht und mit ihr in einigem Zusammenhange zu sein scheint. Die Länge beider Kämme ist ungefähr ihrer Breite gleich. Beide sind miteinander durch eine nicht so hohe, aber sehr breite Ektodermverdickung verbunden (Fig. 145, 147, 148). Weiter nach hinten ist der mediale Theil des ventralen Ektoderms gleichmässig dünn (Fig. 152, 153).

Diese Bildung (d. h. die beiden Kämme mit der sie verbindenden Ektodermverdickung) ist der Mittelstrang der Autoren. Er ist auf Kosten jenes Ektoderms entstanden, welches die ursprünglich weit auseinanderliegenden nauplialen Ganglien scheidete. Mit dem Zusammenrücken derselben wurde es zwischen ihnen eingeklemmt und wuchs in demselben Maasse in die Höhe, als es an Breite abnahm (vergl. Fig. 106 und 114). Der Mittelstrang bleibt mit dem Bauchmarke im Gebiete der beiden am stärksten entwickelten Commissuren verbunden, indem er Zellen proliferirt, welche sich unter demselben anhäufen. Wahrscheinlich hat der

Strang einigen Antheil an der Bildung dieser Commissuren; aber ob seine Zellen Nervenelemente oder Neurogliegewebe liefern, konnte ich nicht entscheiden. Jedenfalls kann sein Antheil hier nur von sehr geringer Bedeutung sein.

Von peripheren Nerven konnte ich 3 Paare und einen unpaaren unterscheiden. Von den ventralen Gehirnlappen zweigen sich 2 Paare Nerven ab. Die der vorderen Antennen (*nv. w*, Fig. 144) und noch ein Paar (*nv.*, Fig. 150), welches ventrad und mediad vom ersteren, aber fast in derselben Querebene wurzelt. Diese Nerven sind kürzer, dicker, gerade nach vorne gerichtet und erreichen bald das Ektoderm. Das dritte Paar (*nv.*, Fig. 165) entsteht aus den Schlundconnectiven, ist noch mehr mediad gelegen und innervirt wahrscheinlich das zweite Antennenpaar. Der unpaare — sympathische Nerv (*nv. m*, Fig. 123, T. III; 151, T. IV) geht von der hinteren Fläche der Gehirncommissur ab, zieht längs seiner ventralen Seite nach vorne und endigt in einer ventralwärts von der Augenanlage gelegenen Ektodermverdickung, welche auf den letzten Embryonalstadien sich abschnürt und zum sympathischen Ganglion wird (Fig. 123, 151, 139, 140, 164, v. *std*). Bei der Cyclopidlarve gelangt dieses in die Basis der Oberlippe (Fig. 199, 201).

Auf den letzten Embryonalstadien verkürzt sich das Nervensystem bedeutend (Fig. 127, 128, 164, 165). Die hintere Grenze der Ganglien des zweiten Ruderfusspaares liegt vor der Basis der vorderen Ruderfüsse. Sie setzen sich nach hinten in ein Paar dünner Zellstränge fort, welche sich allmählich im verdickten Ektoderm hinter den vorderen Ruderfüssen verlieren (Fig. 153, 154).

Die frontalen Sinnesorgane und die Rudimente der zusammengesetzten Augen werden auf den Stadien G—H als solche bemerkbar (*fr. or*, Fig. 112; *oc*, Fig. 97, 113). Auf späteren Stadien werden die Frontalorgane sowohl von dem umgebenden flachen Ektoderm, als auch vom Gehirn scharf abgegrenzt (*fr. or*, Fig. 142). Sie bestehen aus einer Gruppe höherer Ektodermzellen, und einer Riesenzelle, welche an der inneren Seite der Organe liegt (Fig. 118, 142). Von den Dorsallappen des Gehirnes sondert sich für die Organe je ein kleines Ganglion. Die Organe waren auf dem Stadium C auf der Eikante gelegen, jetzt aber liegen sie dorsal.

Die Rudimente der zusammengesetzten Augen entstehen von Anfang an auf der Dorsalseite. Sie liegen in der dritten Entwicklungsperiode hinten den Frontalorganen und mehr mediad (vergl. Fig. 112 u. 113, T. III; 142 u. 143, T. IV).

Beim Metanauplius und bei der Cyclopidlarve sind beiderlei Organe noch leicht aufzufinden. Bei den puppenähnlichen Larven konnte ich sie nicht mehr von einander unterscheiden. Die dorsalen Gehirnlappen treten nahe an das Ektoderm heran und scheinen mit ihm in Zusammenhänge zu stehen, aber ob diese Verbindung dem Ueberbleibsel der Frontalorgane oder der rudimentären Augenanlagen entspricht, konnte ich nicht entscheiden.

Das Medianauge erhält seine definitive Structur in der 3-ten embryonalen Periode. Auf den späteren Stadien der Metamorphose und beim erwachsenen Thiere ist seine ganze Oberfläche von Pigment bedeckt; das Auge erscheint in eine ununterbrochene Pigmentkapsel eingeschlossen. Gute Bilder über den Bau des Auges erhält man auf späten Embryonalstadien und bei jungen Larven.

Bekanntlich besteht das Auge aus drei Bechern, welche die Bedeutung selbständiger Sehorgane haben (Claus, 91a): zwei sind dorsolateral gewendet, der dritte ventrad und nach vorne (Fig. 139, 140, 164). Zwischen ihnen wird Pigment abgelagert in Form kleiner Körner, welche ein verfilztes Netzwerk in einer besonderen durchsichtigen oder gelblichen Grundsubstanz bilden. Letztere ist scharf conturirt, auf Querschnitten x — förmig, und enthält auf gewissen Stadien oft sehr wenig fast gar kein Pigment (*pgs*, Fig. 211—213, 214—217). Ich konnte keine Formelemente in ihrem Inneren auffinden. Dennoch glaube ich, dass sie durch Umbildung von Mesodermelementen entsteht, die den kleinen flachen Zellen, welche das Auge von aussen bedecken (*dkz*), ähneln. Denn dieselben verwandeln sich mit der Zeit in die äussere Wand der Pigmentkapsel, die genau dieselbe Structur hat und auch keine Kerne in ihrem Innern entdecken lässt. Deswegen nenne ich die X — förmige Grundsubstanz der Becherscheide — Pigmentscheide (oder Pigmentkapsel, wenn sie nach aussen abgeschlossen wird), unabhängig davon, wie viel Pigment sie enthält.

Im Grunde der dorsalen Becher liegt eine Schicht nicht tingirbarer und stark lichtbrechender Substanz, welche auf Schnitten faserig oder geschichtet erscheint (*tl*). Es ist das von Hartog (88) und Claus (91 a, 91 b) beschriebene Tapetum, welches nur aus abspiegelnden Schuppen bestehen soll. Ich habe mich überzeugt, dass es in jedem der dorsalen Becher aus nur einer Zelle mit ansehnlichem Kerne besteht (*tsl*, Fig. 211). In der That ist auf

Fig. 214 — 216 das Tapetum selbst nicht zu sehen, aber statt dessen eine einzige sehr abgeflachte Zelle (*tzl*, *tl*).

Percipirender Zellen (*rtn*) sind in den Dorsalbechern je 6 — 8 vorhanden. Sie bilden einen offenen Becher, der von einer sphärischen Linse (*ls*) ausgefüllt wird. Die Linse ist ein Ausscheidungsproduct, wie es scheint, einer einzigen Mesodermzelle, deren halbmondförmiger Kern der Linse anliegt (*sz*, Fig. 212, 213). Ausserdem sehen wir immer ventrad von der Linse einen kleinen pyramidalen Kern (*lx*), dessen Bedeutung mir unklar geblieben ist. Von vorne ist die Linse von einer grossen, den Retinaelementen ähnlichen Zelle bedeckt (*cz*, Fig. 211, 212). Von den Seiten ist die Linse nur von kleinen mesodermalen Deckzellen (*dkz*) umhüllt.

Der ventrale Augenbecher besteht aus 9 Elementen, von denen 7 in einer Frontalebene liegen (Fig. 210, 219). Diese sind in solcher Weise gruppirt, dass 6 Retinazellen eine besondere centrale Zelle (*schz*) umfassen, welche von ihrer Kernoberfläche einen Faden oder Stab gegen den Boden des Bechers entsendet (Fig. 212, 217). Die übrigen 2 Zellen sind im vorderen Theile des ventralen Bechers gelegen (*v. spz*, Fig. 218), und ihre Kerne sind meistens mehr der freien Oberfläche des Bechers genähert (*v. spz*, Fig. 139, T. IV; 211, 216, T. VI). Beide Zellen entsenden zusammen einen dicken structurlosen Strang, welcher den Boden des ventralen Bechers durchbohrt, sich weiter zwischen den beiden dorsalen Bechern hinzieht und in 2 Zellen endigt (*d. spz*, Fig. 216), die auf der dorsalen Oberfläche der paarigen Becher ihrer hinteren Seite genähert liegen. Man könnte sagen, dass der ventrale Becher auf diesem Strange hängt. Wenn die Pigmentscheide viel Pigment enthält, so ist der Aufhängsel des ventralen Bechers gar nicht zu sehen (Fig. 212 — 213); dennoch können seine 2 dorsalen Zellen immer leicht aufgefunden werden (*d. spz*, Fig. 140, 213). Auf der Serie Fig. 214 — 217 ist aber die Scheide sonderbarer Weise gar nicht entwickelt.

Ein Tapetum existirt auch im Grunde des ventralen Bechers. Unter der Retinaschicht sind im vorderen Theile des Bechers 2 birnförmige Kerne zu sehen (*tzm*, Fig. 211, 218, T. VI; 139, T. IV), deren stumpfe Enden gegen einander gerichtet, die zugespitzten aber meistens etwas nach unten gebogen sind. Sie haben mit den von Claus (91 a, 91 b) als «cuticulare Stäbchen» beschriebenen Gebilden nichts Gemeinsames, obwohl sie ihnen

beim ersten Anblick sehr ähneln. Hinter diesen Kernen ist das Tapetum selbst zu sehen (*tm*, Fig. 212, 213). Es ist hier ganz homogen und durchsichtig und aus zwei Hälften zusammengesetzt, welche durch den von der Centralzelle abgehenden Faden geschieden werden.

Somit sind im ventralen Becher alle Elemente der dorsalen, mit Ausnahme der Secretlinse und der sie ausscheidenden Zelle, vorhanden; dazu noch die Centralzelle und die beiden ventralen Zellen des Aufhängsels — Elemente, welche wir im Inneren der dorsalen Becher vermissen, aber dessen Analoga wir zwischen denselben wieder finden. Das Tapetum, welches in den dorsalen Bechern aus je einer Zelle besteht, ist im ventralen zweizellig und deutlich paarig. Diese Thatsachen führten mich zu dem Schlusse, dass der ventrale Becher aus zwei einst selbständigen, aber nachher mit einander verschmolzenen Bechern entstanden ist. Der Aufhängsel liegt zwischen den beiden ventralen Bechern, sowie zwischen den dorsalen. Die centrale Zelle mit ihrem Faden entspricht vielleicht jenen Elementen, auf deren Kosten sich die Grundsubstanz der Pigmentscheide zwischen den nun in der Dreizahl vorhandenen Bechern bildet.

Die von Claus (l. c.) und Mrazek (95) als cuticulare Stäbchen beschriebene Gebilde sind nur auf späteren Larvenstadien zu beobachten. Sie befinden sich in den proximalen Enden der Retinazellen, haben eine unbeständige Form bei den Larven und eine halbmondförmige beim erwachsenen Thiere. Ob wir es mit einem Hohiraum, dessen Inhalt entfernt worden ist, zu thun haben, ob mit geronnener Flüssigkeit, oder mit einem festeren Körper, ist wohl zweifelhaft. Jedenfalls giebt es keine genügende Gründe diese Gebilde als lichtpercipirende Endapparate zu betrachten.

Nach Hartog (88) und Claus (l. c.) ist das Medianauge ein inverses Becherauge, da die Fasern der optischen Nerven in die Distalenden der Retinazellen übergehen sollen. Der Augennerv entspringt der Gehirncommissur aus ihrer hinteren Seite (*nv. na*, Fig. 123, T. III; Fig. 151, 164, T. IV). Seine Wurzel ist von einem Pigmentring umgeben, der von zwei besonders grossen Zellen abgeschieden wird (*pz*, Fig. 142). Der Nerv theilt sich bald in 3 Aeste, welche einander sehr genähert sind und sich direct zum Auge hinziehen. Der zum ventralen Becher gehörende Ast (*nv. na₃*, Fig. 151) erreicht ihn von hinten und von der Dorsalseite

und tritt in denselben der Oberfläche der Pigmnetscheide folgend herein. Auf Fig. 151 ist deutlich zu sehen, dass er an die Retinazellen von ihren Proximalenden gelangt. Fig. 160 zeigt, dass auch in die dorsalen Becher ihre Nerven von hinten und der Oberfläche des Tapetum folgend eindringen.

Das Erste, was bei der Entwicklung des Auges zum Vorschein tritt, ist der Aufhängsel (Stadium G, Fig. 104, *r*). Er beginnt mit einer grossen conischen Zelle mesodermaler Herkunft, welche mit ihrer Basis dem dorsalen Ektoderm anliegt und später wahrscheinlich die beiden dorsalen Zellen des Aufhängsels (*d. spz*) liefert. Mit seinem ventralen Ende erreicht der Aufhängsel die Gehirncommisur. Woher sich die Retinazellen differenzieren, darauf giebt Fig. 123 einen Hinweis. Wir sehen hier im ventralen Becher 5 Zellen, von denen die hinterste dem Nerven anliegt und sich von den anderen unterscheidet. Es ist eine der ventralen Zellen des Aufhängsels, welche in diesem Momente ins Innere des Augenbechers immigriert. Ihre Lage giebt uns einen Fingerzeig auf den Weg, auf welchem die mesodermalen Elemente in die Augenanlage eindringen; sie folgen nämlich dem Nerven und darauf der Innenseite der Becher, mit welcher letztere einander zugewendet sind. Der Aufhängsel ist mit seinem ventralen Ende nach hinten gerichtet (*r*, Fig. 123); auf späteren Stadien bleibt sein dorsales Ende unbeweglich, während das ventrale weit nach vorne rückt (Fig. 151, *y*).

Fig. 123 und 151 zeigen eine gleiche Zahl von Zellen im ventralen Becher und eine Uebereinstimmung in ihrer Lage, mit Ausnahme der ventralen Zelle des Aufhängsels; dieses giebt uns das Recht die übrigen 4 Zellen mit einander in beiden Fällen zu identificiren. Die vordere Zelle des ventralen Bechers welche auf Fig. 123 noch im Ektoderm liegt, entspricht der Zelle *tz* auf der Fig. 151. Diese letztere hat entschieden keine Beziehung zur Retina, sondern ist eine Tapetumzelle. Somit müssen wir die ektodermale Herkunft des Tapetums annehmen.

Vorderdarm. Auf dem Stadium J bildet die vordere Wand desselben eine nach vorne gerichtete Ausstülpung (*vde*, Fig. 151, auch 164, 142, 143, 136), die ich bei der eben ausgeschlüpften Larve aus dem Auge verlor. Wahrscheinlich steht sie in gewisser Beziehung zur Bildung der Oberlippe bei der Entwicklung des Mundkegels der Cyclopidlarve.

Der Hinterdarm bildet sich im Stadium J als Ektodermeinstülpung

am vegetativen Pole des Eies, folglich an der Stelle, wo sich der Blastoporus geschlossen hatte (*pr*, Fig. 164, 157—159).

Die Stirndrüse scheidet bei den Larven das Stirnband ab. Die Entstehung derselben vom Ektoderm ist aus den Fig. 140 (*d. std*) und 123 (Verdickung des Ektoderms ventralwärts vom Auge) zu ersehen. Definitiv bildet sie einen traubenförmiges Complex vielkerniger protoplasmatischer Massen, von welchen aber jede von den anderen vollkommen gesondert ist und dorsal im Ektoderm mit einem ausgezogenen Halse endet (Fig. 224). Auf Fig. 220 entsendet der eine dieser Drüsenlappen ins Rostrum einen dünnen Ausführungsgang aus zwei ausgezogenen Zellen. Sein Lumen ist intracellular und enthält noch einen Rest des Stirnbandes (dessen äusserer Theil bei der letzten Häutung abgeworfen worden ist), welches als glänzender structurloser Strang in seinem Inneren erscheint. Die Stirndrüse ist ein Aggregat selbständiger Drüsen, welche in verschiedenen Punkten münden. Eine Gruppe mündet am Ende des Rostrums und bildet das larvale Stirnband, eine andere auf der Dorsalseite und wird wahrscheinlich bei der Bildung des definitiven Anheftungsorganes des begatteten Weibchens benutzt.

V. Dritte Entwicklungsperiode.

(Fortsetzung).

Mesoderm. Auf dem Stadium G finden wir im Cephalothorax ausser dem postembryonalen Mesoderm (*Ms*₂) und den Myoblasten der dorsalen Naupliuskeln (*Ms*₁) noch eine paarige Anhäufung von Mesodermzellen (*Ms*, Fig. 105, 106, T. III). Sie erinnern an die Zellen des postembryonalen Mesoderms und sind wie diese auch ventral gelegen. Ihre Herkunft ist nicht ganz klar; wahrscheinlich sind sie gemischten Ursprungs und stammen zum Theil vom postembryonalen Mesoderm, zum Theil von jenen kleinen flachen Mesodermzellen, welche in ziemlich grosser Zahl auf früheren Stadien hier anzutreffen waren (*mes*, Fig. 95, 122; Stadium F). Diese *vordere Mesodermanhäufung* giebt einem Paare sehr rätselhafter Gebilde den Ursprung (*r. or.*, Fig. 105, 112, 113, 118), welche aus einem soliden Zellencomplex bestehen und

im Stadium *H* sowohl auf Querschnitten (Fig. 113), wie auch auf Sagittalschnitten, eine birnförmige Gestalt haben. Ihr vorderes Ende setzt sich in einen dünnen Strang fort, welcher vorne auf der Kante des Eies im Ektoderm endet (*r. or.*, Fig. 118, vergl. auch Fig. 112). Auf dem Stadium *J* erscheint die Stelle, an welcher das hintere breite Ende des Organes lag von den Zwischenlappen des Gehirnes eingenommen (vergl. Fig. 144 und p. 266). Weiter nach vorne sehen wir auf der Oberfläche der ventralen Gehirnapplien eine oder mehrere Zellenlag, welche ihrem (*drs* Fig. 144) Bau und ihrer Lage nach vollständig den Zellen *r. or.* der Fig. 112 entsprechen. Danach würden sich die Zwischenlappen des Gehirnes hauptsächlich nicht aus Ganglien-sondern aus Mesodermzellen aufbauen und somit ein Nebenorgan des Gehirnes bilden. Im Cyclopidstadium bleibt keine Spur von den Zwischenlappen als solche übrig (Fig. 170 — 172, T. V), das Gehirn besitzt aber ein Paar bindegewebiger Suspensoren, deren proximale Enden an jenen Punkten seiner Oberfläche angeheftet erscheinen, welche der Lage der hinteren Enden der Zwischenlappen auf dem Stadium *L* entsprechen, d. h. an den Austrittstellen der Nerven des ersten Antennenpaares. Doch entsprechen die Zwischenlappen auf Fig. 144 den rätselhaften Organen der früheren Stadien nicht vollkommen. Wie gesagt, entwickeln sich an diesen Punkten die Wurzeln dicker Nerven (*nv. w.*), welche bei ihrem Austritt aus dem Gehirne die über ihnen liegenden Nerven Elemente ein wenig heben. Auf späteren Stadien finden wir im Inneren der Punktsubstanz des Gehirnes und der Schlundconnective grosse Bindegewebskerne (*Bk*, Fig. 143, 145). An der Grenze der Punktsubstanz und der äusseren gangliösen Schicht des Gehirnes finden wir kleine Bindegewebskerne (*bk*, Fig. 144) und ebensolche auf der freien Oberfläche der Punktsubstanz der Schlundconnective (*bk*, Fig. 145). Die rätselhaften Organe sind demnach die Anlagen der Gehirnsuspensoren und der bindegewebigen Nebenelemente des Nervensystems. Sie legen sich mit ihren breiten hinteren Enden an jene Stellen der Gehirnoberfläche an, an welche sich nachher die Suspensoren befestigen. An diesen Stellen wird die Punktsubstanz dank der Entwicklung von Nerven blosgelegt. Von hier dringen die Elemente des rätselhaften Organes, sich von ihm losreissend, ins Innere des Gehirnes ein, der Oberfläche der Punktsubstanz folgend; darauf dringen sie in die Punktsubstanz selbst hinein.

Ein Theil der vorderen Mesodermanhäufung wandert noch weiter nach vorne und lagert sich vor dem Gehirne und unter das Auge in Form zweier symmetrischer Gruppen (Fig. 151, 139, 140, *Ms*). Diese Zellen werden besonders gross. Aus ihnen entwickelt sich ein Paar traubenförmiger Drüsen, welche zu Seiten des ventralen Augenbechers liegen (*dr*, Fig. 212, T. VI). Der dünne Ausführungsgang dieser Augendrüsen ist intracellulär und besteht, soweit ich ihn verfolgen konnte, aus einer einzigen Zelle. Beim erwachsenen Thiere haben die Augendrüsen eine andere Structur. Ihre einzelligen Trauben haben sich zu einer compacten Drüsenmasse vereinigt (*dr*, Fig. 223).

Von den *Myoblasten der dorsalen Naupliuskeln* bleibt auf den letzten Embryonalstadien nicht viel übrig (Fig. 145). Sie sind schon für die Bildung der Muskelfasern verbraucht worden. Jede Faser entwickelt sich nicht aus einer Zelle, sondern aus einer ganzen Reihe solcher. Von beiden Myoblastengruppen gesellen sich während der II Entwicklungsperiode immer neue Zellen zu den Muskelanlagen. Wenn wir die grosse Zahl der Myoblasten auf den Stadien *F—G* (*Ms*, Fig. 94, 95, 106), als noch keine contractile Fasern vorhanden sind, mit der geringen Zahl von Muskelfasern auf dem Stad. *L* vergleichen, so fällt es in die Augen, dass jede Faser nur einer Anzahl Myoblasten entsprechen kann. Auf den Stadien *F—H* bilden die Muskelanlagen vielkernige Protoplasmastränge (*Ml*, Fig. 94 — 96; 106 — 108), welche nur durch Vereinigung vieler Zellen entstehen konnten. Etwas später erscheint in jedem Strange eine einzige Faser contractiler Substanz, welche zuletzt eine riesige Dicke erreicht (*cs*, Fig. 166, 168, auch 136, 145, 149, *Ml*). Die Muskelkerne liegen ohne jede Ordnung. Das blossliegende körnige Sarcoplasma entbehrt jeglicher Hülle.

Die metanauplialen dorsalen Längsmuskeln sind auf dem Stadium *G* jederseits durch drei noch sehr kurze Längsreihen grosser Zellen dargestellt, die lateral gelegen sind (*dlm*, Fig. 109, 110). Die Zellen jeder Reihe fliessen untereinander zusammen. Die so gebildeten Stränge wachsen an, indem sich ihnen von hinten neue Zellen anfügen. Zu gleicher Zeit finden wir in jedem Strange auf Querschnitten nicht mehr einen, sondern mehrere Kerne (Fig. 137, 138); sie lagern sich somit in mehrere Längsreihen (vergl. Fig. 163). Auf den Stadien *K—L* erreicht das vordere Ende der Stränge das Niveau der Maxillen und ist dorsalwärts verschoben (Fig. 149); ihr hinteres Ende liegt ventral und erreicht das

zweite Ruderfusspaar (Fig. 156, 157). Ihr Protoplasma lässt eine Längsstreifung erkennen, was durch das Auftreten der ersten Muskelfibrillen bedingt wird (Fig. 163).

Die *Quermuskeln* erscheinen im ersten Momente ihrer Bildung als regelrechte Querreihen vollständig isolirter Zellen (*qm*, Fig. 110). Auf späteren Stadien bestehen sie aus Strängen, welche durch Verschmelzung dieser Zellen entstanden sind (*qm*, Fig. 153). Im Stadium *K—L* sind 3 Paar Quermuskeln vorhanden: das vordere im hinteren Theile des Cephalothorax vor der Basis der vorderen Ruderfüsse (*qm*, Fig. 128, 153, 163, 168); das zweite im Segmente dieser Extremitäten (*qm*, Fig. 128, 154, 155, 163, 168), und das dritte im folgenden Segmente (*qm*, Fig. 155 — 159, 167, 168). Die beiden vorderen Paare werden, wie die metanauplialen Längsmuskeln, aus 3 Strängen zusammengesetzt; das dritte ist nicht immer so deutlich dreitheilig.

Die metanauplialen Muskeln unterscheiden sich überhaupt von den nauplialen dadurch, dass jeder Strang nicht einer Muskelfaser, sondern einem ganzen Bündel solcher den Ursprung giebt (siehe Taf. V). Die dorsalen Längsmuskeln erhalten eine bindegewebige Hülle, welche sich auf Kosten der zerstreuten kleinen Mesodermzellen bildet (*lpgf*, Fig. 153).

Endlich sind noch *ohne strenge Regel zerstreute Mesoderm-elemente* vorhanden (*mes*, Fig. 157—159). Meist sind es kleine und abgeflachte Zellen. Nach hinten zu sind etwas grössere zu treffen (Fig. 159). Auf dem Stadium *J* beginnen sie sich an der Oberfläche des Dotters in der Mittellinie in ein schmales Band an zu sammeln, welches auf den Stadien *K—L*, am blinden Ende des Hinterdarmes beginnend, die Hälfte der Länge des Embryos erreicht (*dfb*, 164). Hinten ist dieser Streifen am breitesten (Fig. 155 — 157); an seinem vorderen Ende ist er nur 2 Zellen breit (Fig. 152). Es ist die erste Anlage der *Mesodermschicht des Darmkanals*.

Als Mesodermderivat sind noch die *Antennendrüsen* anzuführen. Sie sind von Anfang an rudimentär und verschwinden vollständig während der Metamorphose. Ein gewisser Antheil von Ektodermelementen an ihrer Bildung ist zweifellos; über den Antheil von Mesodermelementen kann ich nichts präzises berichten (vergl. *an. dr*, Fig. 111, T. III; 140, 141, 150, T. IV). Auf dem Cyclopidstadium sind die Zellen der Drüsen in parallele Reihen geordnet; die Drüse stellt augenscheinlich einen Schlauch dar,

welcher regelrechte einander dicht anliegende Schlingen bildet. Bei den puppenähnlichen Larven konnte ich diese Organe nicht mehr auffinden.

Entoderm. Die vordere Anlage des Mitteldarmepithels (*ent*, Fig. 93, 122) wächst von vorne nach hinten in Form eines schmalen Bandes hoher Zellen (Fig. 105, 113, 123) durch Hinzutritt neuer Dotterzellen. Letztere sind jetzt auf der Bauchseite des Dotters in seinem medianen Theile angesammelt (*dz*, Fig. 106—108, 116). Es finden sich auch sehr viele am vorderen Ende des Epithelbandes (Fig. 97, T. III und 145, T. IV); auf deren Kosten wächst dasselbe zwar in die Breite, aber hauptsächlich in die Länge und wird zugleich in demselben Maasse nach hinten geschoben. Auf dem Stadium *K* erreicht die vordere Anlage des Mitteldarmepithels das Niveau der Kieferfüsse (*end*, Fig. 145—149, 152).

Auf dem Stadium *J* beginnt am hinteren (vegetativem) Eipole die Einstülpung des Hinterdarmes sich zu bilden. Zu gleicher Zeit erscheint vor dessen blindem Ende die hintere Anlage des Mitteldarmepithels auf dieselbe Weise, wie die vordere (*end*, Fig. 156).

Beide Anlagen sind auf den Stadien *J—K* durch einen kurzen Zwischenraum geschieden, auf welchem wir den Epithelstreifen unterbrochen und statt seiner auf der Dotteroberfläche längs der ventralen Mittellinie Dotterzellen zerstreut sehen (*dz*, Fig. 153—155). Auf dem Stadium *L* vereinigen sich beide Anlagen zu einem ununterbrochenen Streifen (Fig. 164), auf dessen Bildung alle Dotterzellen aufgebraucht werden. Die Larven haben im Dotter keine Elemente mehr. Die einzige von mir beobachtete Ausnahme ist auf Fig. 176, T. V, wiedergegeben.

Die Urogenitalzellen sind vom Stadium *G* angefangen auf Totalansichten nicht mehr sichtbar, weil sie von den Nervenstämmen bedeckt sind (*gzy*, Fig. 110). Von den 4 Zellen können 2 als mediane bezeichnet werden, die 2 anderen, welche die Aeste des Kreuzes bilden, als laterale. Die medianen liegen in der von den beiden Nervenstämmen gebildeten Rinne, die lateralen werden bei der Entwicklung der Nervenstämmen auf die Seite gedrängt und liegen lateralwärts von denselben (*gz*, Fig. 109). Es folgen ihnen die medianen, indem sie aus der Rinne auf die innere Oberfläche der Nervenstämmen mittels Pseudopodien herauskriechen (*gzm*, Fig. 131) und aneinander gehen. So haben wir in einem gewissen Momente von jeder Seite des Embryos je zwei Urgeschlechtszellen,

eine laterale und eine mediane. Auf Fig. 133, 134 sind alle 4 Urgenitalzellen eines Embryos abgebildet. Rechts (Fig. 134) sehen wir zwei einander genäherte Zellen, links liegt die laterale Zelle (Fig. 133 links, fälschlich *gzm*, statt *gzl*, bezeichnet) noch auf dem Nervenstamme, die mediane (*gzm*, rechts) ist eben auf dessen Oberfläche herausgekrochen. Darauf fließen die Urgenitalzellen paarweise zusammen. Die Fig. 129 — 132 beziehen sich alle auf denselben Embryo. Beide Zellen der rechten Seite sind noch getrennt und die mediane (Fig. 131) hat eben ihre Pseudopodien entwickelt um auf die Oberfläche des Nervenstammes heraus zu kriechen; die 2 Zellen der linken Seite dagegen schmelzen schon miteinander zusammen. Fig. 129 und 130 stellen zwei aufeinanderfolgende Schnitte dar. Auf dem einen ist der Kern der medianen Zelle (*gzm*), auf dem anderen der der lateralen (*gzl*) getroffen. Auf dem Stadium *H* sehen wir jederseits schon nur eine Urgeschlechtszelle mit einem deutlich ausgeprägtem Kerne (vergl. Fig. 137).

Den Sinn dieser Vereinigung kann nur das Schicksal der Kerne beider verschmelzender Zellen aufklären. Auf Fig. 133 — 134 ist der Kern der lateralen Zellen in mehrere Theilstücke zerfallen, von denen jedes einen vollen scharfen Contour besitzt und einen Kernkörper enthält. Der Kern der medianen Zellen zeigt auf Fig. 133 ein helles ellipsoidales Feld, welches keine scharfen Contoure aufweist; alle Chromatinelemente sind unter einander durch einen achromatischen Faden verbunden, welcher einen vollständigen Ring bildet. Auf Fig. 134 unterscheidet sich der Kern der medianen Zelle nur dadurch, dass das helle Feld eine weniger regelrechte Form besitzt und jeder Chromatinanhäufung entsprechend, schwache Ausbuchtungen bildet.

Die Kerne der beiden im Verschmelzen begriffenen Zellen zeigen auf Fig. 129—130 dieselben Eigenthümlichkeiten. Auch hier ist der Kern der lateralen Zelle in einzelne, scheinbar vollkommen selbständige Stücke zerfallen, welche das Aussehen scharf umrissener Blasen haben und je einen Kernkörper enthalten. Der Kern der medianen Zelle auf Fig. 129 — 130 entspricht der Structur nach dem Kerne der medianen Zelle auf Fig. 134 mit dem Unterschiede, dass die Chromatinelemente nicht mehr miteinander durch den achromatischen Ring verbunden sind, sondern ausserhalb desselben liegen; ausserdem hat das helle Feld noch eine unregelmässigere Form. Von 5 Chromatinelementen sind 4 paarweise

welcher regelrechte einander dicht anliegende Schlingen bildet. Bei den puppenähnlichen Larven konnte ich diese Organe nicht mehr auffinden.

Entoderm. Die vordere Anlage des Mitteldarmepithels (*ent*, Fig. 93, 122) wächst von vorne nach hinten in Form eines schmalen Bandes hoher Zellen (Fig. 105, 113, 123) durch Hinzutritt neuer Dotterzellen. Letztere sind jetzt auf der Bauchseite des Dotters in seinem medianen Theile angesammelt (*dz*, Fig. 106—108, 116). Es finden sich auch sehr viele am vorderen Ende des Epithelbandes (Fig. 97, T. III und 145, T. IV); auf deren Kosten wächst dasselbe zwar in die Breite, aber hauptsächlich in die Länge und wird zugleich in demselben Maasse nach hinten geschoben. Auf dem Stadium *K* erreicht die vordere Anlage des Mitteldarmepithels das Niveau der Kieferfüsse (*end*, Fig. 145—149, 152).

Auf dem Stadium *J* beginnt am hinteren (vegetativem) Eipole die Einstülpung des Hinterdarmes sich zu bilden. Zu gleicher Zeit erscheint vor dessen blindem Ende die hintere Anlage des Mitteldarmepithels auf dieselbe Weise, wie die vordere (*end*, Fig. 156).

Beide Anlagen sind auf den Stadien *J*—*K* durch einen kurzen Zwischenraum geschieden, auf welchem wir den Epithelstreifen unterbrochen und statt seiner auf der Dotteroberfläche längs der ventralen Mittellinie Dotterzellen zerstreut sehen (*dz*, Fig. 153—155). Auf dem Stadium *L* vereinigen sich beide Anlagen zu einem ununterbrochenen Streifen (Fig. 164), auf dessen Bildung alle Dotterzellen aufgebraucht werden. Die Larven haben im Dotter keine Elemente mehr. Die einzige von mir beobachtete Ausnahme ist auf Fig. 176, T. V, wiedergegeben.

Die Urogenitalzellen sind vom Stadium *G* angefangen auf Totalansichten nicht mehr sichtbar, weil sie von den Nervenstämmen bedeckt sind (*gzp*, Fig. 110). Von den 4 Zellen können 2 als mediane bezeichnet werden, die 2 anderen, welche die Aeste des Kreuzes bilden, als laterale. Die medianen liegen in der von den beiden Nervenstämmen gebildeten Rinne, die lateralen werden bei der Entwicklung der Nervenstämmen auf die Seite gedrängt und liegen lateralwärts von denselben (*gz*, Fig. 109). Es folgen ihnen die medianen, indem sie aus der Rinne auf die innere Oberfläche der Nervenstämmen mittels Pseudopodien herauskriechen (*gzm*, Fig. 131) und auseinander gehen. So haben wir in einem gewissen Momente von jeder Seite des Embryos je zwei Urgeschlechtszellen,

eine laterale und eine mediane. Auf Fig. 133, 134 sind alle 4 Urgenitalzellen eines Embryos abgebildet. Rechts (Fig. 134) sehen wir zwei einander genäherte Zellen, links liegt die laterale Zelle (Fig. 133 links, fälschlich *gzm*, statt *gzl*, bezeichnet) noch auf dem Nervenstamme, die mediane (*gzm*, rechts) ist eben auf dessen Oberfläche herausgekrochen. Darauf fließen die Urgenitalzellen paarweise zusammen. Die Fig. 129 — 132 beziehen sich alle auf denselben Embryo. Beide Zellen der rechten Seite sind noch getrennt und die mediane (Fig. 131) hat eben ihre Pseudopodien entwickelt um auf die Oberfläche des Nervenstammes heraus zu kriechen; die 2 Zellen der linken Seite dagegen schmelzen schon miteinander zusammen. Fig. 129 und 130 stellen zwei aufeinanderfolgende Schnitte dar. Auf dem einen ist der Kern der medianen Zelle (*gzm*), auf dem anderen der der lateralen (*gzl*) getroffen. Auf dem Stadium *H* sehen wir jederseits schon nur eine Urgeschlechtszelle mit einem deutlich ausgeprägtem Kerne (vergl. Fig. 137).

Den Sinn dieser Vereinigung kann nur das Schicksal der Kerne beider verschmelzender Zellen aufklären. Auf Fig. 133 — 134 ist der Kern der lateralen Zellen in mehrere Theilstücke zerfallen, von denen jedes einen vollen scharfen Contour besitzt und einen Kernkörper enthält. Der Kern der medianen Zellen zeigt auf Fig. 133 ein helles ellipsoidales Feld, welches keine scharfen Contoure aufweist; alle Chromatinelemente sind unter einander durch einen achromatischen Faden verbunden, welcher einen vollständigen Ring bildet. Auf Fig. 134 unterscheidet sich der Kern der medianen Zelle nur dadurch, dass das helle Feld eine weniger regelrechte Form besitzt und jeder Chromatinanhäufung entsprechend, schwache Ausbuchtungen bildet.

Die Kerne der beiden im Verschmelzen begriffenen Zellen zeigen auf Fig. 129 — 130 dieselben Eigenthümlichkeiten. Auch hier ist der Kern der lateralen Zelle in einzelne, scheinbar vollkommen selbständige Stücke zerfallen, welche das Aussehen scharf umrissener Blasen haben und je einen Kernkörper enthalten. Der Kern der medianen Zelle auf Fig. 129 — 130 entspricht der Structur nach dem Kerne der medianen Zelle auf Fig. 134 mit dem Unterschiede, dass die Chromatinelemente nicht mehr miteinander durch den achromatischen Ring verbunden sind, sondern ausserhalb desselben liegen; ausserdem hat das helle Feld noch eine unregelmässigere Form. Von 5 Chromatinelementen sind 4 paarweise

genähert; dem entsprechend bildet das fast sphärische helle Feld an seiner Oberfläche nur 3 Ausbuchtungen, die von ihm fast abgeschnürt erscheinen.

Rechts und links und bei beiden Embryonen zerfällt der Kern der lateralen Zelle in selbständige Theilstücke, der Kern der medianen erleidet eine complicirtere Metamorphose: die Kernmembran wird aufgelöst und die Chromatinelemente scheinen ins Protoplasma ausgestossen zu werden.

Nach dem Verschmelzen der 2 Zellen habe ich in ihrem gemeinsamen Protoplasma einige (meistens 3) Gebilde gesehen, von welchen jedes seiner Form und Structur nach für einen Kern gehalten werden könnte. Es sind kleine Blasen mit scharfen aber sehr feinen Contouren; ihr Inhalt ist in demselben Tonewie der Zellkörper gefärbt und unterscheidet sich nur durch eine spärliche Anzahl sehr kleiner in ihm zerstreuter Körner. Auf den folgenden Stadien hat der Kern der jetzt nur in der Zweizahl vorhandenen Urogenitalzellen seine frühere Structur angenommen.

Es sind zwei Erklärungen für diese Thatfachen möglich. Der neue Kern konnte sich auf Kosten beider Kerne der verschmolzenen Zellen, oder auf Kosten nur eines von ihnen bilden, während der andere degenerirt. Im ersten Falle hätten wir eine Copulation, im zweiten ein Verschlingen einer Zelle durch die andere vor uns. Ich bin der letzten Ansicht. Danach ist es auch verständlich, warum die beiden Kerne verschiedenen Veränderungen unterliegen. Welcher Kern aber degenerirt, ob jener, welcher in Theilstücke zerfällt, oder derjenige, dessen Elemente ins Protoplasma aufgenommen werden, lasse ich unbeantwortet.

Ich glaube, dass von den 4 Urogenitalzellen, wie bei Sagitta, 2 männliche und 2 weibliche sind. Durch das Verschlingen der einen oder der anderen wird das Geschlecht des Embryos bestimmt. In beiden dargestellten Fällen ist das Schicksal der gleichnamigen (d. h. der lateralen oder der medianen) Zellen gleich, und folglich sind beide Embryonen gleichen Geschlechts.

Auf den letzten Embryonalstadien rücken die 2 Urogenitalzellen nach der Dorsalseite und nach hinten (Fig. 155, 156, 157, 163). Zum Ende der Embryonalentwicklung beginnen sie sich zu vermehren; ihre Theilung gelang es mir niemals zu beobachten, aber bei manchen Embryonen des Stadiums L fand ich 2 — 3 Zellen jederseits. Es sammeln sich um sie herum in geringer Anzahl

zerstreute kleine Mesodermelemente, die mit der Zeit die *Tunica propria* der Geschlechtsdrüsen bilden werden.

VI. Metamorphose.

(Taf. V u. VI).

Auf dem Stadium *L* besitzt der Embryo 3 freie thoracale Segmente, von denen die 2 vorderen vollkommen entwickelte zweiästige Extremitäten tragen. Er entspricht also eigentlich einem Cyclopidstadium (Claus) oder Copepodidstadium (Giesbrecht). Da aber bei der eben ausgeschlüpften Larve (Fig. 169) nur die Naupliusextremitäten funktionieren, die übrigen aber der Bauchfläche dicht anliegen, noch unthätig und sogar an Totalansichten schwer zu unterscheiden sind, so kann diese Larve als *Meta-nauplius* bezeichnet werden. Beim Auschlüpfen wirft die Larve die obere embryonale Cuticula (die nauphiale) ab und behält die untere (metanauphiale). Nach ungefähr 12 Stunden erfolgt die erste Häutung, welche zum *Cyclopidstadium* führt. Dieses ähnelt vollkommen der jüngsten jener Larven, welche Claus (68) an den Kiemen von Schollen gefunden hatte. Mit solchen in Aquarien gezüchteten Larven habe ich auch selbst Schollen infiziert. Wie bekannt, vollziehen sie hier 5 Häutungen, von denen die ersten 4 zu einer Reihe sog. *puppenähnlicher Stadien* (Claus, l. c.) führen. Während dieser Stadien sind die Larven passiv mittels des Stirnbandes an ihren Wirth befestigt und durchlaufen eine Art rückschreitender Metamorphose, welche sich auch auf manche innere Organe bezieht, besonders auf die Muskeln. Die dorsalen metanauphialen Längsmuskeln z. b., welche bei den freien Larven und der erwachsenen Form so stark entwickelt sind (dlm, T. V), verlieren ihre contractile Substanz vollständig und erhalten das Aussehen noch schwach entwickelter Anlagen von viel geringerer Grösse, als sie es auf den letzten embryonalen Stadien waren (vergl. Fig. 198, T. V u. Fig. 152—154, T. IV). Während der letzten Häutung ersetzen die Muskeln ihre contractile Substanz wieder. Die äussere Gestalt dieser Larvenformen ist von Claus genügend ausführlich beschrieben worden. Nur eine Zurechtstellung; er behauptet fälschlich, dass die hinteren Kieferfüsse beim Männchen auf dem ersten puppenähnlichem Stadium in Form eines Paares kleiner Höcker erscheinen; auf dem folgenden sollen

sie sogar aus 2 Gliedern bestehen. Beim Weibchen sollen sie überhaupt nicht zum Vorschein kommen. In der Wirklichkeit sind sie beim Metanauplius und im Cyclopidstadium bei beiden Geschlechtern als Ektodermeinstülpungen vorhanden. Beim ♂ werden sie schon auf dem I Puppenstadium vom Ektoderm abgeschnürt, ihre Reste aber erhalten sich auch beim geschlechtsreifen Thiere (*e. mxp*₂, Fig. 181). Beim ♂ kommen sie an Totalansichten erst auf dem letzten Puppenstadium in ihrer definitiven Form plötzlich zum Vorschein. Auf den vorübergehenden stellen sie Ektodermeinstülpungen dar, deren blindes Ende allmählich wieder nach aussen vorgestülpt wird ohne je die Körperoberfläche zu erreichen und von aussen sichtbar zu sein (vergl. Fig. 197, T. V. und Fig. 1 im russischen Texte, S. 120).

Darmkanal. Das Mitteldarmepithel bildet bei der freien Cyclopidlarve immer noch einen schmalen medianen Streifen von aneinander gedrängten Zellen (Fig. 173—177 u. 201, *ent*). Die äussere mesodermale Schicht der Darmwand umgiebt jetzt den Dotter vollständig und bildet einen geschlossenen Sack (*dfb*, Fig. 174—177). Sie besteht aus wenigen äusserst abgeflachten und ausgezogenen Zellen, deren Kerne hauptsächlich längs der dorsalen Mittellinie liegen (Fig. 201). Die Larve nimmt noch keine Nahrung auf, da der Vorderdarm noch blind geschlossen bleibt.

Sofort nach der Anheftung dieser Larve breitet sich die Anlage des Mitteldarmepithells schnell auf der Oberfläche des Dotters aus, hauptsächlich durch Ausdehnung der schon vorhandenen Elemente, und schliesst sich auf dessen Dorsalseite. Der Mitteldarm erhält dann die Form eines weiten Sackes, der sich an der hinteren Grenze des Cephalothorax in ein Rohr verengt (Fig. 202, 179 — 191, *int*).

Im hinteren verjüngten Abschnitte des Mitteldarmes bewahrt das Epithel auch beim erwachsenen Thiere ein mehr embryonales Gepräge; es besteht hier aus kleineren aber verhältnissmässig höheren zusammengedrehten Zellen (Fig. 187—191). Im vorderen Abschnitte desselben kann man zwei Arten von Zellen unterscheiden (Fig. 179—183): flache und hohe aufgeblasene, deren körniges Plasma sich fast nicht färbt. Die flache Zelle producirt körnige Enzyme, welche sich an ihrer zum Darmlumen gerichteten Seite ansammeln (Fig. 196). Dann lassen sich in der Zelle 2 Theile unterscheiden: ein tingirbarer schmaler basaler, welcher den Kern enthält, und ein aufgedunsener peripherer, der

sich nicht färbt (Fig. 198, 179, 184). Nach Claus (95b) werden die Enzyme bei den *Ostracoden* in der Weise abgeschieden, dass sich der periphere Theil der Zellen von ihnen ablöst und nachher von ihnen wiederum regenerirt wird. In seltenen Fällen werden vom Epithel ganze Zellen abgestossen. Bei *Lernaea* scheint der letzte Modus vorzuwiegen, wenn er nicht der einzige ist, wie es Frenzel (92) für *Artemia* beschrieben hat. Die von Enzymkörnern überfüllten Zellen (Fig. 185) treten an die Oberfläche des Epithels hervor und die benachbarten zücken unter ihnen zusammen (Fig. 181 — 184). Im Darmlumen trifft man zwischen den Enzymballen (Fig. 186, 197, 198) auch solche, in deren Innerem der Zellkern sich noch erhalten hat (Fig. 186). Das Epithel des hinteren Mitteldarmabschnittes scheint keine secernirende Thätigkeit auszuüben, sondern vielmehr eine resorbierende; es bildet wahrscheinlich auch gleichzeitig ein Reservmaterial zur Regeneration des Epithels des vorderen Abschnittes.

Der Hinterdarm bleibt bis zum Ende der Metamorphose geschlossen.

Die Mesodermschicht des Darmes erscheint nur in seinem hinteren Abschnitte als eine ununterbrochene Schicht flacher Zellen (Fig. 188 — 191). Im vorderen sind ihre Zellen so ausgedehnt, dass man sogar nicht auf jedem Querschnitte einen Kern zu Gesicht bekommt; sie erscheint meistens als eine dünne structurlose Membran auf der Oberfläche des drüsigen Epithels (Fig. 179 — 182).

Mesoderm. Alle mesodermalen Anlagen, welche während des Embryonallebens differenzirt werden, haben ein mesenchymatöses Gefüge. Sie sondern sich als kleine Teloblastengruppen vom embryonalen Mesoderm im Schwanztheile des Embryos. Dieser Process dauert auch während der ganzen Metamorphose fort. Es ist wohl schwer alle mesodermalen Bildungen auf ein Schema des mittleren Keimblattes im Sinne der Coelomtheorie zurückzuführen. Man könnte zwar alle vielen Körpermuskelanlagen als ein somatisches Blatt und alles Mesoderm des Darmes als ein splanchnisches rechnen, doch auch dann bleiben Gruppen mesodermaler Elemente, welche nicht auf das eine Blatt mit mehr Recht, als auf das andere zurückgeführt werden können; so die vordere Mesodermanhäufung, aus welcher sich die rätselhaften Organe, die Antennen- und Augendrüsen entwickeln. Hierher gehört auch das postembryonale Mesoderm, welches in undifferenzirtem Zustande

in den Körper der Larve übergeht. Der einzige reale Unterschied, den man zwischen den vielen mesodermalen Anlagen machen kann, ist dem embryonalen Mesoderm das postembryonale entgegen zu stellen, welches sich selbst vom ersteren absondert. Das embryonale Mesoderm bildet Muskel- und Bindegewebanlagen, das postembryonale ist der Mutterboden epithelialer Organe (Cölomsäcke, Schalen- und Kittdrüsen, proximaler Theil der Genitalgänge), nämlich solcher, welche als Abkömmlinge des eigentlichen Mesoderms oder Cölothels betrachtet werden. Die vordere Mesodermanhäufung scheint von heterogenen Elementen zusammengesetzt zu sein.

Die Quelle aller mesodermaler Bildungen — die Anhäufung undifferenzirten embryonalen Mesoderms am Schwanzende des Embryos fährt während der ganzen Metamorphose fort neue Anlagen abzusondern — vor Allem Muskel- und Bindegewebanlagen der neu sich bildenden Segmenta. Diese Quelle besteht noch beim geschlechtsreifen Thiere fort, wenigstens beim ♂, welches nach Begattung und Wechsel des Wirthes noch eine complicirte regressive Metamorphose zu durchlaufen hat. Hier sehen wir in der That im Abdomen eine Reihe solider mesodermaler Zellencomplexe, aus welchen, wie ich glaube, sich Muskeln und Bindegewebe des Genitalsegmentes während der regressiven Metamorphose bilden. Diese Gebilde sind kugelförmig oder ellipsoidal und ohne sichtbare Zellgrenzen (k_1 , und k_2 , Fig. 190, 191, 203, — 207). Die Kerne sind in der peripheren intensiv gefärbten Plasmaschicht gelegen, welche allmählich in das farb- und kernlose centrale Plasma übergeht. Die Gebilde sind paarig und in 2 dorsale (k_1) und 2 ventrale (k_2) Längsreihen zu je 5 — 6 im Genitalsegment angeordnet. Ganz gleiche Zellencomplexe sind im hinteren Theile des Abdomens vorhanden (Fig. 203). Ausserdem findet man ihnen ähnliche ebenfalls paarige und von einander gesonderte in den thoracalen Segmenten (Fig. 187, 189), mit dem Unterschiede, dass die Kerne in ihnen gleichmässig zerstreut sind. Es ist wohl möglich, dass diese letzteren, nach ihrem Zusammenhange mit den Cölomsäcken zu urtheilen, auf Kosten des postembryonalen Mesoderms entstanden sind.

Ein strenger Unterschied zwischen postembryonalem und embryonalem Mesoderm lässt sich freilich nicht aufstellen, und einige Organe können sich unter Theilnahme beider entwickeln, so z. B. die Mesodermschicht des Darmes, welche sich anfänglich beim

Embryo dorsal auf Kosten des embryonalen Mesoderms bildet, nachher aber bei der Cyclopidlarve sich ventral unter Antheilnahme des postembryonalen Mesoderms schliesst (*Ms.*, Fig. 174 — 177). Hier hängen die ausgedehnten Zellen des Dottersackes (*dfb*) direct mit den grosskernigen Zellen des postembryonalen Mesoderms (*Ms.*) zusammen.

Es besteht ein Unterschied zwischen den nauplialen und meta-nauplialen Muskeln, nämlich darin, dass die dicken Fasern der ersteren isolirt liegen, während in den letzteren die Fasern zweimal dünner und in Bündel vereinigt sind. Ausserdem ist die Querstreifung der contractilen Substanz bei den nauplialen viel gröber und sichtbarer.

Das ♂ besitzt ein Paar besonderer dicker, dorsaler Längsmuskelfasern, welche in der hinteren Hälfte des Cephalothorax über den Geschlechtsdrüsen liegen (*ad*, Fig. 2 im russ. Texte, S. 145, und Fig. 183, 184, 186, Taf. V). Ihrer Structur nach ähneln sie sehr den nauplialen Muskeln, mit dem Unterschiede, dass sie ein Sarcolemm besitzen. Beim geschlechtsreifen ♂ liegt über dem hinteren Ende der Geschlechtsdrüsen eine Gruppe von Myoblasten, welche keine contractile Substanz bilden. Wir haben hier eines jener Organe vor uns, welche bei beiden Geschlechtern angelegt werden, sich beim ♂ weiter entwickeln, beim ♀ aber, welches überhaupt als ein geschlechtsreif gewordenes Larvenstadium zu betrachten ist, in ihrer Entwicklung stehen bleiben.

Es ist noch die Art der Muskeldegeneration während der temporären rückschreitenden Metamorphose der puppenähnlichen Larven zu erwähnen. Vom I Puppenstadium angefangen, nehmen die Muskeln an Umfang ab, ihre contractile Substanz wird gleichsam aufgelöst und vom Sarcoplasma aufgesogen. Auf dem II Puppenstadium sind sie als dünne Plasmastränge zu sehen, in welchen die Kerne in regelmässige Längsreihen angeordnet liegen (Fig. 196, 198). Wir erhalten die oben beschriebenen Bilder der Muskelentwicklung in entgegengesetzter Reihenfolge. Die contractile Substanz wird ohne Phagocytose im Inneren des Sarcoplasmas auf chemischem Wege zerstört, wie es Korotneff (92) bei der Insektenmetamorphose beschrieben hat.

Vom postembryonalen Mesoderm sondern sich bei der Cyclopidlarve besondere Zellen ab, welche sich an den hinteren Enden des Bauchmarkes ansammeln (*M*, Fig. 177, 199, 201) und während der Metamorphose (Fig. 192, 198), so wie beim geschlechts-

reifen Thiere (Fig. 183, 184, 186) dieselbe Lage behalten. Anfangs liegen sie locker (Fig. 177, 192) später werden sie zu einem Paare solider Gebilde, welche in gewisse Beziehungen zu den hinteren Enden der Kittdrüsenanlagen (*kd*) zu treten scheinen. Wahrscheinlich dienen sie als Material für deren weiteres Wachsthum.

Leibeshöhle. Bei der freien Cyclopidlarve tritt jederseits im postembryonalen Mesoderm eine Längsreihe von Höhlen auf. Die bisher lose liegenden Zellen desselben gruppieren sich um diese Höhlen in ununterbrochene epitheliale Lamellen; so erhalten die Höhlen selbständige Wände. Anders gesagt zerfällt ein Theil des postembryonalen Mesoderms jederseits in eine Reihe Coelomsäcke (*l*hs, Fig. 175 — 177), der andere Theil aber bleibt unsegmentirt und behält sein lockeres Gefüge (*Ms*, Fig. 174 — 176).

Die Coelomsäcke erscheinen gleich in ihrer definitiven Lage. Die hintersten, welche beim geschlechtsreifen Thiere im 3-ten und 4-ten thoracalen Segmente liegen, fehlen bei der Cyclopidlarve, da auch diese Segmente noch nicht zur Entwicklung gelangt sind. Die vordersten sind zwar schon erschienen, aber noch nicht deutlich ausgeprägt. Das vorderste Paar von Coelomsäcken, welches im Cyclopidstadium vollkommen klar liegt, entspricht der Lage nach dem 3-ten Paare der erwachsenen Form (Fig. 175, *l*hs). Es ist im Niveau des hinteren Maxillarfüsse gelegen.

Die Coelomsäcke sind vollkommen geschlossen. Ihre dorso-mediale Wand setzt sich direct in die Wand der Dottersackes fort (d. h. in die Mesodermischieht des Darmkanals), und erscheint als ein Theil der letzteren (Fig. 177). Ihre ventro-laterale ventral Wand hängt mit einer Mesodermislamelle zusammen, welche das Bauchmark (*Nv*) umschliesst und um dasselbe, unter Theilnahme der ventralen Wand des Dottersackes, einen vollständig geschlossenen Kanal bildet. Wie weit sich dieser nach vorne und hinten erstreckt konnte ich nicht feststellen.

Bei der festsitzenden Cyclopidlarve ergeben die Coelomsäcke (3 — 8, Fig. 199) dasselbe Bild, wie beim erwachsenen Thiere, sowohl der Lage, als auch der Structur, Form und Grösse nach, mit Ausschluss der hintersten Säcke. Diese besitzen noch keine eigene Wände, sondern erscheinen als Höhlen im Mesoderm, welches die schmalen hinteren thoracalen Segmente und den kurzen abdominalen Körperabschnitt ausfüllt (*h*, Fig. 199, 200). Eben solche Höhlen sieht man später in grösserer Zahl im langen Abdomen des ♂. Die hintersten haben den Character von Lacunen im Bindegewebe

und sind ohne bestimmte Ordnung zerstreut (*h*, Fig. 191). Weiter nach vorne an der Grenze des hinteren thoracalen Segmentes sind diese Höhlen grösser, geordneter gelegen und von regelmässig in epitheliale Lamellen gruppierten Zellen umgrenzt (Fig. 190, *h*). Da aber in ihrer Lage keine strenge Gesetzmässigkeit, wie bei den echten Coelomsäcken, zu bemerken ist und da sie ausserdem nicht von den benachbarten Organen als frei liegende und vollständig abgeschlossene Gebilde mit eigenen Wänden gesondert sind, so rechne ich sie nicht zu den Coelomsegmenten. Dennoch ist es möglich, dass wenigstens die vorderen dieser Abdominalhöhlen rudimentäre Coelomsäcke darstellen, welche den bei *Lernaea* nicht zur Entwicklung kommenden Körpersegmenten (d. h. dem 5-ten freien thoracalen und den abdominalen) entsprechen.

Die Höhlen der auf einander folgenden Coelomsäcke sind durch eine einschichtige Lamelle geschieden, und die Wandungen aller Säcke bilden jederseits von Anfang an ein einheitliches Ganze (Fig. 199, 202). Es giebt hier also keine Segmentirung des Mesoderms als metamere Zertheilung in solide oder hohle Theile; sie ist nur durch die metamere Anordnung der Höhlen ausgedrückt.

Auf Frontalschnitten des IV Puppenstadiums (Fig. 202) sind 10 Paar Höhlen zu sehen, von welchen die 5 vorderen im Cephalothorax liegen, die 4 folgenden ungefähr den 4 freien thoracalen Segmenten entsprechen, aber im Allgemeinen etwas nach vorne verschoben erscheinen, während das 10-te in einer Querebene mit dem IV Ruderfusspaare gelegen ist. Das vorderste Paar liegt im Niveau des Gehirnes (1, Fig. 202); das 2-te in einer Querebene mit der Mundöffnung und dem Vorderdarme (2, Fig. 202, 178 — 179), das 3-te — mit den hinteren Kieferfüssen (3, Fig. 199, 202, 180 — 182; *lhs*, Fig. 175); das 4-te und 5-te Paar liegt zwischen diesen Extremitäten und der hinteren Grenze des Cephalothorax (4, 5, Fig. 199, 202, 183, 184, 186; *lhs*, 176, 177). Die zwei vorderen Paare der Coelomsäcke sind mehr der Rückenseite genähert, vom 3-ten angefangen liegen sie ventrad vom Darne. Alle beschriebenen Säcke bezeichne ich aus weiter zu ersiehenden Gründen als ventrale.

Dem zweiten, dritten und sechsten Paare der ventralen Säcke entsprechen 3 Paare anderer, ebenso gebauter und geschlossener, welche unmittelbar unter der dorsalen Körperwand liegen (2*d*, 3*d*, 6*d*, Fig. 179, 180, 182, 185, 186, 199) und als dorsale Säcke

bezeichnet werden können. Von diesen entwickelt sich das hinterste Paar (6 d) in engem Zusammenhange mit dem entsprechenden ventralen (6) und könnte vielleicht als ein abgeschnürter Theil desselben aufgefasst werden; die Höhlen beider sind von Anfang an nur durch eine einschichtige aus wenigen flachen Zellen bestehende Membran geschieden. Die beiden vorderen dorsalen Paare entwickeln sich scheinbar ganz unabhängig von den ihnen der Lage nach entsprechenden ventralen.

In wieweit diese Segmentirung der secundären Leibeshöhle der wirklichen Metamerie entspricht, lasse ich unbeantwortet. Wie bei der Larve, so auch definitiv beim erwachsenen Thiere lässt sie sich leicht mit der äusseren Segmentirung des Körpers decken: den 5 hinteren Segmenten des Cephalothorax entsprechen 5 Segmente der secundären Leibeshöhle, von denen die 2 vorderen durch je 2 über einander liegende Paare von Coelomsäcken dargestellt sind, die 3 hinteren durch je ein Paar. Den 4 freien thoracalen Segmenten entsprechen 4 Paar Coelomsäcke von denen das vorderste doppelt ist. Das 10-te Paar von Coelomsäcken, und vielleicht noch einige von Anfang an rudimentäre, entsprechen den nicht zum Ausdrücke gelangenden Körpersegmenten. Allein für das Segment der vorderen Antennen konnte ich mit Sicherheit keine Coelomsäcke unterscheiden; ich habe vor diesem Extremitätenpaare kleine Höhlen beobachtet, konnte aber mich nicht überzeugen, ob sie selbständige Wände besitzen, oder ob sie nicht nur abgegrenzte Theile der primären Leibeshöhle seien.

Die primäre Leibeshöhle ist beim geschlechtsreifen Thiere viel umfangreicher, als die secundäre. Sie ist oft durch Bindegewebsbalken und Lamellen in mehr oder weniger abgeschlossene Sinuse zertheilt. Ausser jenem Sinuse, in welchem das Bauchmark sich befindet, ist noch ein mehr ventrad zwischen dem Bauchmarke und der Körperwand liegender, zu erwähnen (Fig. 180, 181) und ein dorsaler medianer (Fig. 178 — 182. *h_p*),

Die Schalen oder Kieferdrüsen treten bei der freien Cyclopid-larve als ein Paar geschlossener Säckchen (*ens*, Fig. 174) auf, welche zu den Seiten des Bauchmarkes, zwischen den beiden Kieferfusspaaren und unmittelbar vor dem 3-ten Paare der ventralen Coelomsäcke liegen. Es sind nur die Endsäckchen der Drüsen. Wie die Coelomsäcke, sind sie von Zellen des postembryonalen Mesoderms aufgebaut und unterscheiden sich nur dadurch, dass ihre Wandungen aus einem hohen Epithel bestehen. Diese That-

sache erlaubt die Endsäckchen als abgegrenzte Abschnitte der secundären Leibeshöhle aufzufassen, welche im 3-ten Segmente derselben ein 3-tes Paar von Coelomsäcken bilden und keine Homologa in den übrigen Segmenten haben.

Die Drüsenschläuche lassen sich erst beim erwachsenen Thiere auffinden (*drg*, Fig. 179). Sie sind kurz und dick und ziehen ohne Windungen ventrad und mediad. Ihr distales Ende konnte ich weiter, als es auf Fig. 179 wiedergegeben ist, nicht verfolgen. Ihre Wand ist ziemlich dick und besteht aus einer homogenen, nicht tingirbaren und stark lichtbrechenden Substanz, in welcher ich in einem Falle 3 Kerne aufzählen konnte. Nach der Lage derselben zu urtheilen könnte das Lumen des Schlauches auch intercellular sein.

Die Geschlechtsdrüsen. Beim *Metanauplius* besteht die Genitalanlage, wie auf den letzten Embryonalstadien, aus wenigen (2—4) Zellen jederseits. Sie ist dorsal über den hinteren Enden der dorsalen Längsmuskeln gelegen. Während beim Emdryo beide Hälften der Genitalanlage weit von einander entfernt liegen rücken sie bei der Larve zur Mediane zusammen und gelangen zwischen die beide Längsmuskelmassen.

Bei der freien Cyclopidlarve sind schon beide Geschlechter zu unterscheiden. Beim ♂ besteht die Genitalanlage aus wenigen (6—8), locker gelegenen, grossen Zellen (*gz*, Fig. 176). Beim ♂ ist deren Zahl schon ziemlich gross (Fig. 201); sie sind dicht an einander gedrängt und fürs Erste nur in zwei Schichten (dorso-ventral) angeordnet, weswegen die Zellen eine keilförmige Gestalt erhalten. Auf späteren Stadien wird beim ♂ die Genitalanlage mehrschichtig und ihre Zellen vieleckig (Fig. 198).

Die Lage der Genitalanlage in der Leibeshöhle und ihre Beziehungen zu den Coelomsäcken ist aus den Fig. 176—177 für das ♀ und aus Fig. 192 für das ♂ im freien Cyclopidstadium zu ersehen. Auf Fig. 177 ist die Genitalanlage (*gz*) von flachen Mesodermzellen umgeben. In wie weit die Höhle, welche sie begrenzen, in diesem Momente nach vorne abgeschlossen ist, kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben. In der Ebene der Zeichnung ist sie rings geschlossen. Von unten ist sie unter Theilnahme der mesodermalen Schicht des Darmes begrenzt, dorsal — vom Hypoderm, an welches sich ihre Seitenwände anhaften. Nach hinten zu ist diese Höhle vollkommen geschlossen, wie es Fig. 177 (*gh*) zeigt. Dieselbe Zelle, welche sie ventral abschliesst, gehört auch in

demselben Maasse dem mesodermalen Dottersack. Auf Fig. 196 welche sich auf das III Puppenstadium des ♂ bezieht, ist das geschlossene hintere Ende dieser Genitalhöhle (*gh*) zu sehen, aber deren Zusammenhang mit der Mesodermischiebt des Darmes ist nicht mehr zu erkennen. Weiter nach vorne ist ein solcher vorhanden, aber er ist hier viel complicirter (Fig. 192). Von der ventraden Wand der Genitalhöhle entspringt jederseits eine Membran, welche sich an den Darm befestigt. Der Darm und die Genitalanlage sind folglich durch einen seitwärts vollkommen abgeschlossenen Raum von einander geschieden. Von der dorsalen Wand der Genitalhöhle zieht sich senkrecht in der Medianebene eine Membran, welche sich an der dorsalen Körperwand mittels zweier leicht auseinanderweichender Blätter befestigt. Diese Thatsachen damit in Zusammenhang bringend, dass die Genitalanlage im Nivean des 4-ten und 5-ten Segmentes der secundären Leibeshöhle liegt und dass gerade hier die Coelomsäcke nur in je einem Paare vorhanden sind, da die dorsalen Säcke fehlen, komme ich zu folgendem Schlusse. Die Wand der Genitalhöhle bildet sich auf Kosten der Elemente zweier dorsaler Coelomsackpaare, welche dem 4-ten und 5-ten ventralen entsprechen und selbst nicht zur Entwicklung gelangen. Die Genitalhöhle ist ein Theil der primären Leibeshöhle, welcher zwischen diesen Coelomsäcken gelegen ist und einem Raume im dorsalen Mesenterium entspricht. In der That ist ihre Wand an die dorsale Körperwand durch eine doppelte Lamelle aufgehängt. Ventral von ihr sind beide Blätter des Mesenteriums weitauseinander geschoben und der Raum zwischen ihnen ist natürlich auch ein Theil der primären Leibeshöhle. Zwischen der Genitalanlage mit deren Aufhängseln einerseits und den dorsalen Längsmuskeln andererseits bleibt rechts und links ein breiter Raum. Er entspricht vielleicht den Höhlen der 4-ten und 5-ten dorsalen Coelomsackpaare, welche bei der Auflösung der letzteren mit der primären Leibeshöhle verschmolzen sind.

Fig. 192 u. 196 stellen Querschnitte des *hinteren* Theiles der Genitalanlage dar und zwar ♂ Larven. Vorne ist dieselbe von zerstreuten Zellen bedeckt und die Genitalhöhle scheint von dieser Seite nicht abgeschlossen zu sein. Dieses wird wohl durch die Wachstumsrichtung der Anlage bedingt. Es wächst nämlich ihr vorderes Ende zuerst gerade nach vorne, nachher (auf dem I Puppenstadium) wird es ventralwärts umgeschlagen, sich dabei stark erweiternd (Fig. 7 im russischen Texte, S. 154).

Von jetzt an ist in den Hoden ein dorsaler Abschnitt mit den Urgeschlechtszellen (Fig 198, *gz*) und ein breiterer lateraler, welcher auf den folgenden Stadien Spermatogonien und vom IV Puppenstadium an alle Entwicklungsstufen der Spermatozoen (einschliesslich bis zu den Spermatiden; Fig. 209) enthält. Die Tunica propria der Hoden ist sehr dünn und lässt keine einzelnen Elemente entdecken.

Beim ♂ sind die Beziehungen der Genitalanlage zur Leibeshöhle auf späteren Stadien der Metamorphose noch weniger klar, als bei der Cyclopidlarve. Die Anlage der Ovarien besteht bis zum geschlechtsreifen Zustande aus einer geringen Zahl grosser locker gelegener Zellen, welche dennoch zahlreicher und kleiner sind, als bei den jungen Larven (Fig. 183, *gz*). Die Urgeschlechtszellen sind symmetrisch zur Medianebene geordnet. An ihrer Oberfläche liegen kleine Mesodermelemente zerstreut und nur das hintere Ende der Anlage erscheint manchmal von einer ununterbrochenen Membran umgeben und in eine nach vorne weit geöffnete Kammer eingeschlossen. Bei einem so deutlich unreifen Zustande der Ovarien vollzieht sich die Begattung.

Geschlechtsgänge des ♂. Selbst beim begatteten ♂ giebt es noch keine mit den Keimdrüsen zusammenhängende Anlage der Ausführungsgänge. Ihre Entwicklung vollzieht sich erst während der regressiven Metamorphose des ♂ nach seiner Anheftung an den definitiven Wirth (*Gadus*). Während der freien Lebensperiode ist nur der Endabschnitt des Geschlechtsapparates entwickelt und ein gewisser Theil desselben wird nach der Begattung reducirt. Im Zusammenhange mit dem Endabschnitte werden auch die distalen Enden der *Oviducte* angelegt. Ihre proximalen Enden scheinen selbständig und gleichzeitig angelegt zu werden. Auf Textfigur 2 (S. 146) ist ein Querschnitt durch das hintere Ende der Keimdrüsen wiedergegeben. Dieselben sind hier von einer ununterbrochenen mesodermalen Hülle (*mes*) bedeckt. An ihren Seiten und in Zusammenhange mit der Hülle liegt je eine Gruppe kleiner intensiv gefärbter Mesodermzellen (*od. a*), welche ihrer Lage nach den Eindruck eines Querschnittes durch einen Schlauch machen. Die Oviducte würden hier somit am hinteren, in seiner Lage fixirten, Ende der Keimdrüsen angelegt und von hier nach vorne, den vorderen Enden der Drüsen entgegen, anwachsen und gleichzeitig auch nach hinten, gegen die Anlage des distalen Abschnittes der Ausführungsgänge.

Der Endabschnitt des Geschlechtsapparates besteht aus folgenden Theilen (Textfigur 3, S. 147). An der Bauchseite des Genitalsegmentes liegen 2 Paar Oeffnungen. Das eine (*vu*), dient zur Begattung und kann als *Vulvae* bezeichnet werden. Es führt in ein Paar kurzer Kanäle—die *Vaginae* (*va*, Textf. 3 und Fig. 207, T. VI) welche fast gerade nach vorne ziehen und in paarige *Receptacula seminis* (*rcp*) münden. Letztere stellen blinde Säcke dar, welche beim unbegatteten ♂ noch klein und dickwandig sind (*rcp*, Fig. 191, T. V), beim begatteten geräumig und dünnwandig (*rcp*, Fig. 203, 204, T. VI). Nach der Begattung scheinen sich die Vulvae vollständig zuschliessen (*va*, Fig. 207). Das zweite Paar von Oeffnungen liegt etwas weiter nach hinten, als die Vulvae, und ist mehr laterwärts auseinander gerückt (*og*, Fig. 203). Es sind die bleibenden Geschlechtsöffnungen. Sie führen in ein Paar dünnwandiger Gänge (*ut*, Textfig. 3 und Fig. 203, 204, 206), welche knäuel förmig gewunden sind und mit ihren anderen Enden in die Receptacula münden (*op*, Fig. 206). Diese Gänge können als *Uteri* bezeichnet werden. Auf Fig. 203 u. 204 sieht man, dass sich vom Uterus längs der dorsalen Wand des Receptaculum eine doppelte Reihe kleiner, intensiv gefärbter Zellen hinzieht. Die eine dieser Zellenreihen ist kurz und lässt sich nur bis zur Mitte des Receptaculum verfolgen, die andere aber zieht sich weit nach vorne fort bis zur vorderen Grenze des Genitalsegmentes. Wir haben hier das erste Moment der Bildung eines Kanales aus isolirten Mesodermzellen vor uns, und zwar die Bildung des distalen Endes des Oviductes (*odp*, Textfig. 3, S. 147). In der That kommt manchmal dieser Kanal um so deutlicher zum Vorschein, dass sein Lumen mit dem des Uterus communicirt (*ood*, Textfigur 4, S. 148).

Die Entwicklung dieser Theile geschieht auf den letzten Stadien der Metamorphose. Auf dem III Puppenstadium werden die Receptacula seminis in Zusammenhange mit den Vaginis, als ein Paar ektodermaler Einstülpungen oder eher sich allmählich aushöhlender Wucherungen angelegt (Textfigur 5, S. 149). Die Uteri sind auch ektodermaler Herkunft. Auf Textfigur 6 (S. 149) sehen wir eine schmale einschichtige Ektodermeinstülpung. Ihrer vorderen Wand liegt eine solide Zellenanhäufung dicht an und scheint mit ihr genetisch verbunden zu sein. In der Zellenanordnung dieses soliden Körpers ist bemerkenswerth, dass die elliptischen Kerne mit ihren Enden aneinander gereiht liegen und zusammen einen

geschlängelten oder knäuelartig gewundenen Faden bilden. Auf anderen Praeparaten habe ich in diesem Körper eine noch ziemlich einfach gewundene Höhlung gesehen; beim erwachsenen ♂ werden die Windungen verwickelter.

Durch eine solche Art der Entwicklung lässt sich auch der Umstand erklären, dass das Lumen zweier benachbarter Schlingen nicht durch eine doppelte Lamelle geschieden ist, wie man es erwarten könnte, wenn man sich eine zu einem Knäuel zusammengerollte Röhre vorstellt, sondern nur durch eine einfache Schicht sehr ausgedehnter Zellen (*ut*, Fig. 203, 204, 206 u. Textfig. 4, S. 148). Sie sind so abgeflacht, dass sie im Durchschnitte das Aussehen eines dünnen Fadens haben, in welchem die Kerne als längliche, varicöse Verdickungen erscheinen. Ich stelle mir die Verbindung des Uterus mit dem Receptaculum seminis vor, als durch Verwachsung dieser beiden Ektodermeinstülpungen ohne jeden Antheil mesodermaler Elemente entstanden.

Die Entwicklungsweise der Ausführungsgänge beim ♂ lässt vermuthen, dass der Oviduct in engerer Beziehung zum Receptaculum, als zum Uterus steht. Es ist demnach sehr wahrscheinlich, dass er nicht in den Uterus mündet, sondern in das Receptaculum, oder genauer — in einen kurzen Seitenauswuchs desselben, der mit dem Uterus in offener Communication steht.

Beim begatteten ♂ kann man oft in der primären Leibeshöhle, und zwar im ventralen medialen Sinus, Spermatozoen antreffen. Manchmal ist derselbe von ihnen bis in die Gegend des Schlundes (Fig. 178) ganz ausgefüllt. Diese Erscheinung wird dadurch hervorgerufen, dass beim Conserviren die gedehnte und gespannte Wand des einen Receptaculum an seinem vorderen blinden Ende reisst, in Folge des scheinbar sehr starken gegenseitigen Druckes beider Receptacula. Das hintere Ende eines solchen geplatzten, theils entleerten und zusammengefallenen Receptaculum ist auf Fig. 206 (rechts) zu sehen.

Die Kittdrüsen werden im freien Cyclopidstadium in Form zweier solider länglicher Körper angelegt, die sich an den Seiten der Larve vom Gehirne bis zu den hinteren Kieferfüssen hinziehen (*kd*, Fig. 170 — 175). Sie bilden sich auf Kosten von Zellen des postembryonalen Mesoderms, welche auf diesem Stadium noch in grosser Anzahl die hintere Hälfte der Anlagen umgeben (*Ms*., Fig. 173 — 175). Auf den nächst folgenden Stadien wachsen

sie unbedeutend in die Länge, nehmen aber sehr schnell an Dicke zu (*kd*, Fig. 192).

Diese Anlagen liegen dem Ektoderm mit der einen Seite an, welche in Folge dessen abgeflacht wird. Ihre übrige Oberfläche grenzt an verschiedene Organe und Anlagen und erhält deshalb eine unregelmässige Form. Wenn wir diesen Umstand nicht in Betracht ziehen, so können wir jede Kittdrüsenanlage der Form nach mit einem halben Cylinder vergleichen, dessen flache Seite dem Ektoderm anliegt (Fig. 192, 198). Die elliptischen Kerne liegen an der convexen Seite der Anlage in einigen Reihen, und ihre Längsachse ist zur Achse des Cylinders gerichtet. Somit bleibt an der zum Ektoderm gerichteten Seite der Anlage ein kernloser Hof von regelmässiger, halb cylindrischer Form; sein Protoplasma bleibt auch ungefärbt.

Auf den folgenden Stadien wachsen die Kittdrüsenanlagen in die Länge. Da sie dabei nicht über das Cephalothorax hinwegwachsen, und ihre beiden Enden gleichsam in ihrer Lage fixirt sind, und da ausserdem nur der convexe, periphere, kernhaltige Theil anwächst, so winden sich die Anlagen schraubenförmig (um die Achse des Cylinders) auf und bilden kurze Oesen. Deshalb findet sich nun das kernlose und nicht färbbare Plasma auf einer Serie von Schnitten in den verschiedensten Stellungen (*kd*, Fig. 181, 183, 198).

Auf dem I Puppenstadium erhalten die Anlagen ein Lumen, welches anfangs ungefähr durch die Mitte des kernlosen Hofes zieht (*lu*, Fig. 180, 183). Wenn sie darauf anwachsend sich winden, so folgt das Lumen den Windungen nicht, sondern zieht sich fast gerade hin und dient gleichsam als Achse, um welche die Drüse selbst angerollt erscheint. Dabei nähert sich oft das Lumen der Oberfläche sehr (Fig. 178, 179, 182). Auf Querschnitten scheint das Lumen durch einen Faden mit der Oberfläche verbunden zu sein (Fig. 198, 183). Dies ist ein Spalt, durch welchen es sich in die Leibeshöhle öffnet (Fig. 178).

Die Entwicklung der Kittdrüsen kann man sich auf folgende Weise vorstellen. Die Zellen des postembryonalen Mesoderms bilden zuerst eine solide Anhäufung, die sich in eine rinnenförmige Platte verwandelt (Fig. 192). Die Ränder der letzteren werden gegen einander gebogen, und es entsteht ein Kanal, welcher sich durch einen Spalt in die primäre Leibeshöhle öffnet (Fig. 198). In der That bleibt dieser Spalt noch beim geschlechtsreifen ♂

an seinen beiden Enden offen (Fig. 178, 183). Sein mittlerer Theil schliesst sich wahrscheinlich durch Verwachsen seiner Ränder. Vom IV Puppenstadium an ist das Lumen der Kittdrüsen von einer dicken Schicht structurloser lichtbrechender Substanz ausgekleidet. Definitiv (beim degradirten ♂) öffnen sich, wie bekannt, die Kittdrüsen in das hintere Ende der Oviducte; beim frei lebenden ♂ liegen sie im Cephalothorax und erreichen sogar die freien Thoracalsegmente nicht. Somit hängen sie überhaupt noch nicht mit den Geschlechtsgängen zusammen.

Bis zum III Puppenstadium sind die Anlagen der Kittdrüsen in beiden Geschlechtern fast gleich. Während sie sich beim ♂ auf die eben geschilderte Weise weiter entwickeln, nehmen sie beim ♂ allmählich an Grösse ab und werden an Kernen ärmer (eigentlich schon vom 1-ten angehefteten Stadium an). Beim erwachsenen ♂ haben sie den Character eines regressirenden, nicht aber eines degenerirenden, Organes. Einen Zusammenhang mit den Geschlechtsgängen konnte ich nicht beobachten; jedenfalls wäre er im Cephalothorax in der Gegend des Anfangstheiles der Samenleiter zu suchen.

Geschlechtsgänge des ♂. Auf Textfigur 7 (S. 154) ist ein allgemeines Schema der männlichen Geschlechtsorgane dargestellt. Die paarigen *Vasa deferentia* münden in den hinteren, ventralen und lateralen Theil der Hoden (*vdf*, Fig. 198). Gleich nach ihrem Austritt aus denselben (im hinteren Theile des Cephalothorax) werden sie dorsalwärts umgebogen (Fig. 196) und steigen zur Dorsalseite auf. Sodann biegen sie sich wieder unter geradem Winkel nach hinten um und ziehen über dem Darne durch alle thoracale Segmente (Fig. 195). Im hintersten rücken sie zu Seiten des Darmes zur Ventralseite herab, eine schwache Auftreibung bildend. Im Genitalsegmente bilden sie eine zweite geräumigere Auftreibung (*spr. t.* Fig. 208)—die *Samenblase* oder den *Spermatophorenbehälter*. Durch einen kurzen Kanal (*Ductus ejaculatorius*), welcher von der Sagittalebene etwas lateralwärts gebogen ist, mündet jeder Geschlechtsgang am hinteren Ende des Genitalsegmentes nach aussen. Die Geschlechtsöffnungen des ♂ sind weit auseinander gerückt und entsprechen ihrer Lage nach eher den bleibenden Oeffnungen der Uterus des ♀, als den Vulvae.

Die Spermatophoren (Fig. 208) haben eine dicke, structurlose Hülle (*spr. h.*), die von innen mit sehr flachen Zellen ausgekleidet ist, welche an gewisse Verwandlungsstadien der Sper-

matiden in Spermatozoen erinnert. Die Spermatozoen umgeben einen Ballen besonderen Austreibstoffes, welcher noch während des Larvenlebens im Anfangstheile der Vasa deferentia erscheint und vielleicht von den Homologa der Kittdrüsen abgeschieden wird.

Die Vasa deferentia liegen in der primären Leibeshöhle. Im ersten freien Thoracalsegmente ist jederseits ihr horizontaler Stamm zwischen dem dorsalen und ventralen Coelomsacke eingeklämmt (Fig. 195). Sie werden bei der angehängten Cyclopidlarve auf Kosten der Zellen des postembryonalen Mesoderms angelegt (*vdf*, Fig. 192). Auf dem III Puppenstadium stellt jedes einen hohlen Schlauch dar, der mit seinem hinteren blinden Ende den ektodermalen Endabschnitt erreicht und mit ihm in Verbindung zu treten begriffen ist.

Die Entwicklungsweise des Endabschnittes der Genitalgänge erlaubt eine volle Homologie seiner verschiedenen Theile bei beiden Geschlechtern festzustellen. Auch beim ♂ werden Theile angelegt, welche den Receptacula seminis und den Vaginae entsprechen, doch werden sie in dem letzten Larvenstadium reducirt. Auf dem III Puppenstadium erscheinen sie, wie beim ♀, als ein Paar Ektodermeinstülpungen, welche mit ihren blinden Enden die von vorne heranwachsenden Vasa deferentia erreichen. Auf dem IV Puppenstadium umwächst das blinde Ende des mesodermalen Schlauches die ektodermale Einstülpung (*rm*, Textfig. 8 und 10A, S. 158, 160), welche inzwischen sich vom Ektoderm abschnürt und in einen geschlossenen dickwandigen Sack umbildet. Die den Vaginae entsprechenden Rudimente sind unbedeutend und verschwinden nachher vollständig (*vm*, Textfig. 10).

Die definitiven Geschlechtsöffnungen und die Ductus ejaculatorii entwickeln sich aus einem Paare anderer Ektodermeinstülpungen, welche mehr lateralwärts gelegen sind und den Uteri des ♀ entsprechen. Diese Einstülpungen erscheinen auf dem IV Puppenstadium (*de*, Textfig. 9, S. 159). Hier endigen sie noch blind und treten erst im letzten Momente des Larvenlebens (d. h. während der letzten Häutung) mit den hinteren Enden der Samenleiter (d. h. mit den Samenblasen) in Communication. Dieses geschieht wahrscheinlich bei einiger, wenn auch sehr geringen, Theilnahme der Homologa der Receptacula seminis. Die Textfigur 8 (S. 158) zeigt, dass die mesodermale Hülle (*vdf*), die vom blinden Ende des Vas deferens auf das Homologon des Receptaculum (*rm*) herabwächst, an ihrem hinteren Ende unvollständig und offen bleibt

Aus. Fig. 9 (S. 159) ist zu ersehen, dass die Einstülpungen der Ductus ejaculatorii den Receptacula unmittelbar anliegen und sie berühren; die mesodermale Hülle der letzteren ist auch hier unterbrochen. Noch im Larvenleben wird die Höhle dieser geschlossenen Säcke reducirt und in einen schmalen Spalt verwandelt. Weiter zerfallen ihre Wände in gesonderte Theilstücke und werden auch zum Theil bis auf einzelne Zellen aufgelöst. Wahrscheinlich scheiden sie die Spermatophorenhülle aus und erhalten sich an ihrer inneren Oberfläche, die oben erwähnte Auskleidung aus abgeflachten Zellen bildend. Wenn nach der ersten Copulation beim ♂ sich neue Spermatophoren entwickeln, so stammen die Zellen, welche ihre Hülle ausscheiden, wahrscheinlich von den Mündungen der Ductus ejaculatorii d. h. von jenen unbedeutenden Ueberresten der männlichen Receptacula, die sich auch beim erwachsenen ♂ erhalten. Man könnte sagen, dass die Homologa der Receptacula dabei regeneriren, indem die Mündungen der Ductus ejaculatorii Elemente ektodermaler Herkunft auf die innere Oberfläche der mesodermalen Samenblasen proliferiren. Der ganze Entwicklungsgang des Endabschnittes des männlichen Geschlechtsapparates ist auf Textfigur 10 (S. 160) schematisch dargestellt.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

- | | |
|---|---|
| <p><i>a</i>—Mikromer der 2-ten Generation, welcher sich unmittelbar vom Makromer abgesondert hat, und die weiteren Producte seiner Theilung.</p> <p><i>ad</i>—dorsale Muskelfasern (beim ♂), welche den nauplialen ähneln.</p> <p><i>af</i>—After.</p> <p><i>ant</i>—Antennen.</p> <p><i>ant₁</i>—vordere Antennen.</p> <p><i>ant₂</i>—hintere Antennen.</p> <p><i>an. dr</i>—Antennendrüse.</p> <p><i>b</i>—Mikromer der 2-ten Generation, welcher vom ersten Mikromer (I) stammt, und seine weiteren Theilungsproducte.</p> <p><i>bl. c.</i>—Furchungshöhle.</p> <p><i>bl. d</i>—Blastoderm.</p> <p><i>Bk</i>—grosse Bindegewebskerne.</p> <p><i>bk</i>—kleine „</p> <p><i>c</i>—Mikromer der 2-ten Generation, welcher vom ersten Mikromer (I) stammt, und seine weiteren Theilungsproducte.</p> <p><i>co</i>—Connectiven der Ganglien.</p> <p><i>co. ant₂</i>—</p> <p><i>co. md</i>—</p> <p><i>co. mx</i>—</p> <p><i>co. mxp₁</i>—</p> <p><i>co. mxp₂</i>—</p> <p><i>co. p₁</i>—</p> <p><i>co. p₂</i>—</p> <p><i>cs</i>—contractile Substanz.</p> <p><i>cu</i>—Cuticula.</p> | <p><i>cz</i>—die grosse Zelle, welche von Aus-
sen die Linse bedeckt.</p> <p><i>d</i>—Mikromer der 3-ten Generation, welcher sich unmittelbar vom Makromer abgesondert hat.</p> <p><i>dfb</i>—mesodermale Schicht des Darmes.</p> <p><i>dkz</i>—Deckzellen des Medianauges.</p> <p><i>dln</i>—metanaupliale dorsale Längsmuskeln.</p> <p><i>Doa</i>—die grossen Zellen des vorderen Dorsalorganes,</p> <p><i>doa</i>—ihre kleineren Theilungsproducte.</p> <p><i>Dop</i>—die grossen Zellen des hinteren Dorsalorganes,</p> <p><i>dop</i>—ihre kleineren Theilungsproducte</p> <p><i>dr</i>—mesodermale Augendrüsen.</p> <p><i>drg</i>—Drüsenschlauch der Schalendrüse (Kieferdrüse).</p> <p><i>drs</i>—Gruppen mesodermaler Zellen.</p> <p><i>d. std</i>—Stirndrüse.</p> <p><i>d. spz</i>—die dorsalen Zellen des Aufhängsels des vertragen Augenbechers.</p> <p><i>dz</i>—Dotterzellen.</p> <p><i>e</i>—Derivate des Mikromers <i>d</i>.</p> <p><i>eb</i>—Borsten der Extremitäten.</p> <p><i>e. mxp₂</i>—die nach innen eingestülpten hinteren Kieferfüsse.</p> <p><i>end</i>—Entoderm.</p> <p><i>endop</i>—innerer Ast der Extremitäten.</p> <p><i>endop. p₁</i>—</p> <p><i>endop. p₂</i>—</p> <p><i>ens</i>—Endsäckchen der Schalendrüse (Kieferdrüse).</p> <p><i>ent</i>—Entoderm.</p> |
|---|---|

- es*—Eiersack.
exop—äusserer Ast der Extremitäten.
exop. p₁— } äusserer Ast des 1-ten und
exop. p₂— } 2-ten Ruderfusspaares.
f—Mikromer der 4-ten Generation,
 welcher unmittelbar vom Makro-
 mer stammt.
fc—Grenzfurche zwischen Cephalotho-
 rax und dem Segmente des 1-ten
 Ruderfusspaares.
fk—Furchungskern.
fp₁, fp₂, fp₃—hintere Grenzfurchen der
 Segmente des 1-ten, 2-ten, 3-ten
 Ruderfusspaares.
fr. or—frontale Sinnesorgane.
G—Gehirn.
g—ein Paar Mikromeren (Fig. 13),
 welches dem unteren Paare *a* auf
 Fig. 12 entspricht.
gb—bindegewebige Suspensoren des
 Gehirnes.
gh—Genitalhöhle, d. h. ein abgekam-
 melter Theil der primären Lei-
 beshöhle, welcher von den locker
 gelegenen Urogenitalzellen ausge-
 füllt ist.
gn—Ganglien.
gn. ap—Ganglien, apicaler Sinnesorga-
 ne, welche sich aus der Scheitel-
 platte differenzieren.
- | | | |
|----------------------------|------------------------------------|------------------------|
| <i>gn. ant₁</i> | } Ganglien des Seg-
mentes der: | <i>ant₁</i> |
| <i>gn. ant₂</i> | | <i>ant₂</i> |
| <i>gn. md</i> | | <i>md</i> |
| <i>gn. mx</i> | | <i>mx</i> |
| <i>gn. mxp₁</i> | | <i>mxp₁</i> |
| <i>gn. mxp₂</i> | | <i>mxp₂</i> |
| <i>gn. p₁</i> | | <i>p</i> |
| <i>gn. p₂</i> | <i>p₂</i> | |
- gp*—primäres Gehirn (d. h. die Derivate
 der Scheitelplatte und des Proce-
 rebrum).
gs—secundäres Gehirn (d. h. die An-
 lage der rudimentären zusam-
 mengesetzten Augen und deren
 Ganglien).
gz—Urogenitalzellen.
gz. a—vordere (mediane) Urogenitalzelle.
gz. l—laterale Urogenitalzelle.
gz. m—mediane
gz. p—hintere (mediane) Urogenitalzelle.
h—Höhlen im Mesoderm.
hd—Hautdrüsen.
hp—Hypodermiszellen.
ind—indifferente Zellen (Blastomeren).
int—Darm.
inv—Ektodermeinstülpungen zu Seiten
 der Mandibeln (Anlage des En-
 doskelettes).
k—Gruppen von Mesodermzellen in den
 thoracalen Segmenten.
k₁—solide Anhäufungen mesodermaler
 Zellen auf der Rückenseite des
 Abdomens,
k₂—eben solche Anhäufungen auf des
 Bauchseite des Abdomens.
kd—Kittdrüse.
l—Scheidewände des Eiersackes.
lb—dorsale Augenbecher.
lh. p—primäre Leibeshöhle.
lh. s—secundäre Leibeshöhle.
lm—Muskeln der beiden Maxillarfuss-
 paare.
lob. d—dorsale Lappen des Gehirnes
lob. int—Zwischenlappen
lob. v—ventrale Lappen
lpgf—laterale Pigmentflecken des Nau-
 plius.
M—Anhäufungen mesodermaler Zellen
 - am hinteren Ende des Bauchmar-
 kes.
m—medianer Streifen flacherer Zellen
 im Procerebrum.
mb—ventraler Augenbecher.
m. ect—mediane Ektodermverdickung
 (Anlage des Vorderdarmes und
 der Oberlippe).
Mes—grosse Mesodermzellen von em-
 bryonaler Beschaffenheit (meso-
 dermale Teloblasten).
es—Mesodermzellen.
mes. ant—Mesoderm der Antennenseg-
 mente.
mes. mx—Mesoderm des Kiefersegmentes.
mf—Muskelfibrillen in den metanaup-
 lialen Muskelnanlagen.

- Ml*—Naupliuskeln.
ml—Muskeln.
mn. cu—metanaupliale Cuticula.
Ms—paarige Anhäufung grosser Mesodermzellen im Gebiete des Vorderdarmes und des Auges (vordere Mesodermanhäufung).
Ms₁—Myoblasten der Naupliuskeln.
Ms₂—postembryonales Mesoderm.
mt. st—Mittelstrang.
mx—Maxillen
mxp₁—vordere Kieferfüsse.
mxp₂—hintere Kieferfüsse.
N—Grosse Zellen in der Nervenanlage, von welchen sich kleinere Ganglienzellen absondern (Neuroblasten).
n—Ganglienzellen.
na—Medianauge.
na. cu—naupliale Cuticula.
nbl—Neuroblasten.
Nc—Bauchmark.
nr₁—Nerven des 2-ten Antennenpaares auf Fig. 165; auf Fig. 150 ist ebenso ein anderes Nervenpaar bezeichnet (siehe p. 267).
nv. m—sympathischer Nerv.
nv. na—Wurzel des Nerves des Medianauges.
nv. na₁— } Nerven der dorsalen
nv. na₂— } Augenbecher.
nv. na₃— Nerv des ventralen Augenbechers.
Nvr— } Rinne zwischen den beiden
nvr— } Nervenstämmen.
nr. w.—Wurzeln der Nerven des 1-ten Antennenpaares.
oc—Rudimente der zusammengesetzten Augen.
oes—Vorderdarm.
og—Ausführungsoeffnungen der Uteri (bleibende Geschlechtöffnungen).
or—innere Oeffnungen der Uteri in die Receptacula seminis.
p—Ruderfüsse.
p₁— , des 1-tes Paares.
p₂— , des 2-ten ,
pc—Procerebrum.
pg—Pigment.
pgs—Pigmentscheide zwischen den Augenbechern.
pp₁— } Stamm der Ruderfüsse des
pp₂— } 1-ten u. 2-ten Paares.
p. pgf—hintere Pigmentflecken des Nauplius.
pc—Hinterdarm.
ps—Punksubstanz.
pz—Pigmentzellen.
qm—Quermuskeln.
qm₁— , des Cephalothorax.
qm₂— } des 1-ten und 2-ten
qm₃— } freien thoracalen Segmentes.
r—die Zelle, welche den Aufhängsel des ventralen Augenbechers ausscheidet.
rcp—Receptaculum seminis.
rd—rd—ventraler Rand der Eikante.
r. or—rätselhaftes Organ.
ros—Rostrum.
rz—Randzellen (Blastomeren, welche den Blastoporus begrenzen).
schz—centrale Zelle des ventralen Augenbechers.
segm. p₁— } 1-tes, 2-tes, und 3-tes freie
segm. p₂— } thoracale Segment.
segm. p₃— }
sgn—die gangliösen Schlundconnective.
sh—Sehne.
sp—Aufhängsel des ventralen Augenbechers.
spr. c₁— } Spermatocyten 1-ter und
spr. c₂— } 2-ter Ordnung.
spr. g—Spermatogonien.
spr. g₁—Spermatogonien der letzten Generation.
spr. d—Spermatiden.
spr. h—Hülle der Spermatophoren.
spr. t—Samenblase (Spermatophorenbehälter).
spr. z—Spermatozoen.
spt—Scheitelplatte.
stm—Vorderdarm.
sz—Zelle, welche die Linse in den dorsalen Augenbechern secernirt.
t—eben vollendete Theilung einer Spermatocyte 2-ter Ordnung.
tl—Tapetum der dorsalen Augenbecher.

<i>tm</i> —Tapetum des ventralen Augenbechers.	
<i>tzl</i> —Tapetumzelle der dorsalen Becher.	
<i>tzm</i> —Tapetumzelle des ventralen Bechers.	<i>z</i> —grosse Ektodermzellen an der Grenze des primären und secundären Gehirnes.
<i>ut</i> —Uterus.	
<i>va</i> —Vagina.	
<i>vde</i> —Ausstülpung der vorderen Wand des Vorderdarmes.	<i>z₁, z₂, z₃</i> —Phagocyten (Dotterzellen) und Zellen der Dorsalorgane; <i>z₁</i> —außerhalb der Dotters, <i>z₂</i> —an seiner Oberfläche, <i>z₃</i> —in dessen Innerem.
<i>vdf</i> —Vas deferens.	
<i>v. spz</i> —ventrale Zellen des Aufhängsels des ventralen Augenbechers.	<i>zw</i> —junge Spermatocyten 2-ter Ordnung. (Ende der 1-ten Reduktionstheilung).
<i>v. std</i> —sympathisches Ganglion.	<i>I</i> —erstes Mikromer.
<i>vu</i> —äußere Oeffnungen der Vaginae (Vulvae).	<i>1–10</i> —ventrale Coelomsäcke.
<i>x</i> —Einschnürung zwischen primärem und secundärem Gehirn.	<i>2d, 3d, 6d</i> —dorsale Coelomsäcke.
<i>y</i> —Aufhängsel des ventralen Augen-	

bechers und eine seiner ventralen Zellen.

T a f e l I.

1. — Befruchtetes Ei. Der Innere Contour des Bildungsdotters ist zu scharf und präcis wiedergegeben.
2. — Erste Theilung des Eies.
3. — Stadium von 2 Blastomeren.
4. — Anfang der 2-ten Theilung. Absonderung des 2-ten Mikromers (2-te Theilung des Makromers).
5. — } Zweite Theilung des Eies. Stadium von 2 Mikromeren.
6. — }
7. — Ende der zweiten Theilung. Stadium von 3 Mikromeren (4 Blastomeren).
8. — Anfang der 3-ten Theilung des Eies. Absonderung des 4-ten Mikromers (3-te Theilung des Makromers).
9. — Dritte Theilung des Eies. Theilung der 3 Mikromere der 2-ten Generation. Stadium von 7 Mikromeren (8 Blastomeren).
10. — Anfang der 4-ten Theilung des Eies. Theilung der Mikromere der 3-ten Generation. Stadium von 11 Mikromeren; *a, b, c* sind paarig, *d* — unpaar.
- 11 — 12. — Vierte Theilung des Eies. Stadium von 13 Mikromeren; *a, b, c* — doppelte Paare, *d* — unpaarer Micromer.
13. — Ende der 4-ten Theilung. Stadium von 15 Mikromeren (16 Blastomeren); *e* — Mikromerenpaar, welches durch Theilung des unpaaren Mikromers *d* (der Fig. 9 — 12) entstanden ist; *f* — unpaarer Mikromer, welcher sich vom Makromer bei seiner 4-ten Theilung abgesondert hat; die übrigen Mikromeren sind paarig.
14. — Blastula.
15. — Gastrula.
16. — Frontalschnitt des Stadiums der Fig. 2 — 3.
17. — „ „ „ „ „ 8.
- 18 — 19. Querschnitte des Stadiums der Fig. 8.
20. — Sagittalschnitt des befruchteten Eies.
21. — „ „ Stadiums der Fig. 10.
22. — Gegenseitige Lage der Mikromeren im Stadium der Fig. 9, von der Eikante gesehen.
23. — Blastula. Frontalschnitt; *blm* — ein Blastomer, welches sich vom Verbande mit den übrigen losgelöst hat und selbständig nach dem vegetativen Pole wandert.
24. — Blastula. Sagittalschnitt.
- 25 — 28. — Gastrula. Vier aufeinanderfolgende Sagittalschnitte eines Eies.

- | | | |
|-------|------------|------------------------------------|
| 29. — | } | Gastrula. Sagittalschnitte |
| 30. — | | |
| 31. — | | |
| 32. — | Stadium A. | Tatalansicht von der Ventralseite. |
| 33. — | » B. | » » Dorsalseite. |
| 34. — | » C. | » » » |
| 35. — | » D. | » » Ventralseite. |
| 36. — | » E. | » » » |
| 37. — | » F. | » » » |
| 38. — | » G. | » » » |

Tafel. II.

39. — Stadium A. Sagittaler und fast medialer Schnitt.
40. — 43. Stadium A. Querschnitte durch die hintere Eihälfte.
44. — Stadium B. Anfangsphase. Querschnitt durch das Procerebrum.
45. — Stadium B. Anfangsphase. Querschnitt durch die vordere Grenze der Anhäufung mesodermaler Teloblasten am Schwanzende des Embryos.
46. — Stadium B. Anfangsphase. Combination zweier Frontalschnitte.
- 47 — 59. Stadium C. Anfangsphase. Querschnitte dreier Embryonen. (Fig. 47, 49 — 51, 53 — 55 — des einen, Fig. 48 des 2-ten, Fig. 52, 56 — 59 — des 3-ten).
60. — Stadium C. Spätere Phase. Schreg zur Rückenseite und nach hinten geführter oberflächlicher Schnitt des Kopfendes des Embryos.
61. — Stadium B. Anfangsphase. Sagittaler und fast medialer Schnitt.
62. — Stadium C. Anfangsphase. Sagittalschnitt durch das vordere Dorsalorgan.
63. — Stadium C. Anfangsphase. Combination dreier aufeinander folgender Frontalschnitte.
64. — Stadium C. Anfangsphase. Combination zweier oberflächlicher Schnitte der Rückenseite (von 2 verschiedenen Embryonen).
65. — Stadium B. Spätere Phase. Vorderer Theil eines näher zur Rückenseite geführten Frontalschnittes. Es fehlen die Buchstabenbezeichnungen an den Ektodermverdickungen beider Antennenpaare.
66. — Stadium B. Spätere Phase. Vorderer Theil eines näher zur Bauchseite geführten Frontalschnittes.
67. — Stadium C. Spätere Phase. Vorderer Theil eines oberflächlichen Schnittes der Bauchseite des Embryos.
68. — Stadium C. Spätere Phase. Vorderer Theil eines oberflächlichen Schnittes der Rückenfläche des Embryos.
69. — Stadium B. Anfangsphase. Vorderer Theil eines oberflächlichen Schnittes der Rückenseite des Embryos.
70. — Stadium B. Anfangsphase. Hinterer Theil eines oberflächlichen Schnittes der Bauchseite des Embryos.
- 71 — 72. — Stadium C. Anfangsphase. Zwei auf einander folgende Querschnitte durch das eine Ganglion des 2-ten Antennenpaares.
73. — Stadium C. Anfangsphase. Vorderer Theil eines Sagittalschnittes.

74. — Stadium C. Anfangsphase. Vorderer Theil eines sagittalen und fast medialen Schnittes.
75. — Stadium C. Anfangsphase. Etwas schräg zur Medianebene geführter Längsschnitt. Sein hinteres Ende fällt mit derselben zusammen.
76. — Stadium D. Medianer Längsschnitt.
77. — Stadium D. Sagittalschnitt.
78 — 79. Stadium D. Zwei aufeinander folgende Querschnitte durch das vordere Dorsalorgan. Auf Fig. 78 ist nur dessen linke Hälfte dargestellt.
80. — Stadium D. Querschnitt durch das hintere Dorsalorgan in der Nähe seines hinteren Endes.
81. — 89. — Stadium D. Drei in der Nähe von einander geführte Querschnitte durch das hintere Dorsalorgan eines Embryos, welche in der Richtung von hinten nach vorne einander folgen.
84 — 87. — Stadium D. Querschnitte eines Embryos, welche etwas schräg geführt sind. Auf Fig. 87 sind die Ganglien des ersten Antennenpaares irrtümlich *gn. ant.*, statt *gn. ant.*, bezeichnet.

Tafel III.

- 88 — 92. — Stadium D. Fortsetzung der Serie der Fig. 84 — 87.
93 — 96. — Stadium F. Querschnitte eines Embryos. Auf Fig. 95 rechts sind die Myoblasten irrtümlich *Ms*, statt *Ms*, bezeichnet. Die auf Fig. 96 dargestellten Dotterzellen sind 2 anderen benachbarten Schnitten entnommen.
97. — Uebergangsstadium zwischen G und H. Vorderer Theil eines Sagittalschnittes.
98 — 102. — Stadium F. Fortsetzung der Serie der Fig. 93 — 96. Auf Fig. 99 sind die hinteren Enden der vorderen Maxillarfüsse (*mzp*) und ihre Ganglien (*gn. mzp*) getroffen. Auf Fig. 100 links ist der Schnitt zwischen den beiden Maxillarfüssen gegangen, rechts — durch den hinteren Maxillarluss.
103. — Stadium F. Querschnitt durch die hinteren Maxillarfüsse und das hintere Dorsalorgan.
104 — 110. — Stadium G. Querschnitte eines Embryos. Auf Fig. 106 sind die Dotterzellen (*dz*) 3 Schnitten entnommen. Auf Fig. 107 — 2 Schnitten; es sind die Maxillen in ihrer Mitte getroffen. Die Dotterzellen der Fig. 108 sind 3 Schnitten entnommen; der Schnitt ist hier durch die Mitte der Ganglien dervorderen Maxillarfüsse und unmittelbar vor diesen Extremitäten geführt worden, auf Fig. 109 hinter denselben. Auf Fig. 110 ist links der vordere Theil des vordersten Ruderfusses, rechts — seine Mitte getroffen. In der Urogenitalzelle (*gxp*) ist deren Kern fälschlich dunkler gefärbt, als das Plasma, dargestellt; in der Wirklichkeit ist er blasenförmig, wie auf Fig. 101.
111 — 117. — Uebergangsstadium zwischen G und H. Querschnitte eines Embryos. Auf Fig. 113 sind nach Versehen der Lithographie bei den meisten Zellen des rätselhaften Organes (*r. or*) und der vorderen Anlage des Mitteldarmepithels (*ent*) allein die Kerncontouren wiedergegeben und

ihre Chromatinelemente nicht dargestellt. Auf Fig. 114 sind die Connectiven zwischen den Maxillarganglien und den gangliösen Schlundconnectiven (resp. Mandibularganglien) irrthümlich *co. md*, statt *co. mx*, bezeichnet. Auf Fig. 116 ist der mittlere und ventrale Theil eines Schnittes dargestellt, welcher zwischen den hinteren Kiefer- und vorderen Ruderfüßen gegangen ist.

118. — Uebergangsstadium zwischen G und H. Sagittalschnitt durch das eine frontale Sinnesorgan (*fr. or*) und das eine räthelhafte Organ (*r. or*).
119 — 122. — Stadium F. Sagittalschnitte verschiedener Embryonen. Auf Fig. 119 ist der naupliale Abschnitt des Bauchmarkes getroffen, auf Fig. 120 — das eine Kieferganglion, auf Fig. 121 — der matanaupliale Abschnitt des Bauchmarkes. Fig. 122 entspricht der Medianebene.
123 — Uebergangsstadium zwischen G und H. Vorderer Theil eines medianen Längsschnittes.
124 — Uebergangsstadium zwischen G und H. Sagittalschnitt durch den einen Nervenstamm

Tafel IV.

125. — Stadium H. Totalansicht von der Bauchseite.
126. — „ I. „ „ „ „ „ „
127. — „ K. „ „ „ „ „ „
128. — „ L. „ „ „ „ „ „
129 — 132. — Stadium H. Querschnitte durch die Urogenitalzellen eines Embryos. Fig. 129 u. 132 sind einem und demselben Schnitte entnommen, Fig. 130 dem nachfolgenden, Fig. 131 einem nahe (über 2 Schnitte) folgenden. Auf Fig. 129 — 130 sind beide im Verschmelzen begriffene Urogenitalzellen der linken Seite zu sehen. Auf Fig. 131 — die eine mediane Zelle, welche noch in der Rinne zwischen den Nervenwülsten gelegen ist, aber bald aus der Rinne herauskriechen und nach der rechten Seite wandern muss; zu diesem Zwecke hat sie auch schon Pseudopodien entwickelt. Auf Fig. 132 ist die rechte (laterale) Urogenitalzelle zu sehen.
133 — 134. — Stadium H. Querschnitte durch die Urogenitalzellen eines Embryos. Auf Fig. 133 sind die laterale (links, irrthümlich *gzm*, statt *gzl*, bezeichnet) und die mediane Zelle auf der Oberfläche des linken Nervenstammes zu sehen, auf Fig. 134 — sind die beiden Zellen lateralwärts vom betreffenden Nervenstamme gelegen.
135. — Stadium D. Querschnitt durch die vordere Grenze der Mandibularganglien. Die Dotterzellen sind 8 aufeinander folgenden Schnitten entnommen, um ihre Vertheilung im Dotter zu zeigen.
136. — Stadium L. Querschnitt durch das Gehirn hinter den Rudimenten der zusammengesetzten Augen.
137 — 138. — Stadium J. Querschnitte eines Embryos. Auf Fig. 137 sind die Urogenitalzellen nach ihrem paarweisen Verschmelzen zu sehen.
139—140. — Uebergangsstadium zwischen I und K. Querschnitte durch das Medianaugen.

141. — Stadium L. Hinter dem Medianauge geführter Querschnitt.
142. — Uebergangsstadium zwischen I und K. Querschnitt desselben Embryos, als auf Fig. 139 — 140. Der Schnitt ist durch die frontalen Sinnesorgane (*fr. or*) und die Wurzel des Augennerves geführt.
143. — Stadium K. Querschnitt durch die Rudimente der zusammengesetzten Augen (*oc*).
- 144 — 149. — Stadium L. Querschnitte eines Embryos in der Reihenfolge der Fig. 144, 146, 145, 147 — 149.
150. — Uebergangsstadium zwischen I und K. Vorderer Theil eines Sagittalschnittes.
151. — Uebergangsstadium zwischen I und K. Vorderer Theil eines medianen Längsschnittes.
152. — Stadium L. Querschnitt durch die hinteren Kieferfüsse (*e. mxp₂*) desselben Embryos, wie auf Fig. 144 — 149.
- 153 — 155. — Stadium K. Querschnitte eines Embryos. Auf Fig. 153 sind seine beiden Cuticulae (naupliale und metanaupliale) dargestellt.
156. — Stadium L. Querschnitt. Es sind gleichzeitig die beiden Aeste der vorderen Ruderfüsse und das distale Glied ihres Stammes (*pp₁*) getroffen, weshalb diese Extremitäten dreiästig scheinen.
- 157 — 159. — Stadium K. Fortsetzung der Serie von Querschnitten des Embryos der Fig. 153 — 155.
160. — Uebergangsstadium zwischen I und K. Sagittalschnitt des Medianauges, welcher mit dem der Fig. 151 einer Serie gehört und ihm unmittelbar folgt. Es ist der seitliche Theil des ventralen Bechers (*rtu*) und der Grund des einen dorsalen (*lb*) mit seinem Tapetum (*tl*) und Nerven (*nv. na₁*) getroffen.
- 161 — 162. — Stadium E. Auf einander folgende Sagittalschnitte durch das hintere Dorsalorgan. Auf Fig. 162 sind beide vorderen Polster verdickten Ektoderms (*dop*, *dop₁*) dargestellt, auf Fig. 163 nur das zweite.
- 163 — 168. — Stadium K. Sagittalschnitte eines Embryos in der Reihenfolge der Fig. 164 — 168, 163. Fig. 164 entspricht der Medianebene; es sind die Zwischenplatten beider Ruderfusspaare getroffen (mit Buchstaben nicht bezeichnet). Auf Fig. 165 ist das proximale Glied des Stammes dieser Extremitäten zu sehen (ohne Buchstabenbezeichnung). Auf Fig. 166 ist das 3-te freie thoracale Segment (*segm. p₃*) und das Endstück (rechts von *p₃*) dargestellt; der hintere Kieferfuss ist irrtümlich *l. mxp₂*, statt *e. mxp₂*, bezeichnet. Auf 167 sind die Quermuskeln des 2-ten freien thoracalen Segmentes irrtümlich *gm₂*, statt *qm₂*, bezeichnet; der hinteren Grenzfurche dieses Segmentes fehlt die Bezeichnung (*f_{p₂}*).

Tafel V.

169. — Eben ausgeschlüpfter Metanauplius. 2 gebogene Querstreifen am hinteren Körperende bezeichnen die hinteren Grenzen der 2 vorderen freien Thoracalsegmente; die des 3-ten ist kaum sichtbar. Die Contoure des Nervensystems sind zu scharf und präcis wiedergegeben.
- 170 — 177. — Freies Cyclopidstadium ♂. Querschnitte einer Larve. Fig. 170 — 172 Querschnitte durch das Gehirn und den Mundkegel. Fig. 173 — 175 —

Cephalothorax; der Dotter ist nicht dargestellt. Fig. 176 — 177 — hinterer Abschnitt des Cephalothorax: auf Fig. 176 ist das hintere Ende des Bauchmarkes zu sehen, auf Fig. 177 — ein Paar Zellstränge, in welche er sich nach hinten fortsetzt (*Nv* — zwei Zellgruppen im Inneren eines Pigmentringes unter dem Mitteldarmepithel, welchem die Buchstabenbezeichnung fehlt).

- 178 — 191. — Geschlechtsreifes, aber noch unbegattetes ♂ (mit ausgezogenem Genitalsegment). Querschnitte eines Exemplars. Es sind alle Coelomsäcke ausser dem vordersten und dem hintersten Paare zu sehen (2 — 9, 2d, 3d, 6d). Fig. 178 — 184, 186 — Cephalothorax, Fig. 185 — 1-tes freie thoracale Segment. Fig. 187 — 2-tes, Fig. 188 — 189 — 3-tes. Auf Fig. 188 sind die Höhlen beider Coelomsäcke (8) unrichtig in offener Communication mit einander dargestellt; in der Wirklichkeit sind ihre Wände nur durch eine Querbrücke, wie auf Fig. 187 und 189 verbunden. Fig. 190 — 4-tes (letztes) freie thoracale Segment. Fig. 191 — Querschnitt durch die hintere Hälfte des Genitalsegmentes.
192. — Angeheftete Cyclopidlarve ♂. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt des Cephalothorax in der Gegend des 4 — 5 Coelomsegmentes und des hinteren Endes der Genitalanlage.
- 193 — 194. — Längsschnitte durch die geringelte Cuticula des ausgezogenen Abdomens des geschlechtsreifen ♂
- 195 — 198. — III Puppenähnliches Stadium. Querschnitte einer Larve in der Aufeinanderfolge (von hinten nach vorne) der Fig. 195, 196, 198, 197. Fig. 195 — 1-tes freie thoracale Segment, Fig. 196 — hinteres Ende des Cephalothorax, Fig. 197 — de-sen Mitte, Fig. 198 entspricht dem Niveau der Querschnitte der Fig. 177, 183, 192; es ist hier die Einmündungsstelle der Vasa deferentia in die Hoden getroffen.

Tafel VI.

- 199 — 200. — Cyclopidstadium. Sagittalschnitte.
201. — Freies Cyclopidstadium ♂. Sagittaler und fast medianer Längsschnitt.
202. — IV puppenähnliches Stadium ♀. Frontalschnitt durch die ventralen Coelomsäcke.
203. — Begattetes ♀. Sagittalschnitt des Abdomens.
204. — „ „ „ „ „ „
205 — 206 Begattetes ♀. Frontalschnitte durch das Abdomen eines Exemplares. Der Schnitt der Fig. 205 ist näher zur Rückenseite, der der Fig. 206 näher zur Bauchseite geführt.
207. — Begattetes ♀. Theil eines Sagittalschnittes durch das eine Receptaculum seminis (*rcp*). Die äussere Oeffnung der Vagina (*va*) hat sich bereits geschlossen.
208. — Geschlechtsreifes ♂ unmittelbar nach der letzten Häutung. Querschnitt durch das Genitalsegment.
209. — Geschlechtsreifes ♂. Querschnitt durch den lateralen Abschnitt des Hodens. Es sind verschiedene Bildungsstadien der Spermatozoen zu sehen.

210. — Stadium L. Frontalschnitt des ventralen Bechers des Medianauges.
 211 — 213. Stadium L. Aufeinander folgende Querschnitte durch das Medianauge eines Embryos. Auf Fig. 211 sind die kleinen Deckzellen an der äusseren Oberfläche des ventralen Bechers irrthümlich *tzm*, statt *dkz* bezeichnet. Die auf Fig. 212 dargestellten Augendrüsen (*dr*) sind einem anderen Praeparate (des Stadiums K) entnommen.
 214 — 217. Freies Cyclopidstadium. Aufeinander folgende Querschnitte durch das Medianauge einer Larve.
 218. — Freies Cyclopidstadium. Frontalschnitt durch den ventralen Augenbecher. Der Schnitt ist etwas schrag von der Rückenseite und von vorne zur Bauchseite und nach hinten geführt.
 219. — Stadium L. Frontalschnitt durch den ventralen Augenbecher.
 220. — Geschlechtsreifes ♂. Sagittalschnitt der Stirndrüse (*d. std*).
 221. — Freies Cyclopidstadium. Frontalschnitt durch die Mundtheile.
 222. — Unbefruchtetes Ei.
 223. — Geschlechtsreifes ♂. Frontalschnitt durch die Augendrüsen (*dr*).
 224. — Geschlechtsreifes ♂. Querschnitt der Stirndrüse.
 225. — Schema aller Componenten des Centralnervensystems in ihren gegenseitigen genetischen Beziehungen. Die ganze Eioberfläche ist in einer Ebene dargestellt. Die Anlage der zusammengesetzten Augen (*gs*) gehört der dorsalen Seite des Eies; die Scheitelplatte (*spt*) und ihre Derivate (*gn. ap*) liegen auf der Eikante; *rd — rd* — ventrale Grenze (ventraler Rand) derselben. Die Scheitelplatte setzt sich in eine Ektodermverdickung der ventralen Seite des Eies — das Procerebrum (*Pc*) fort. Die 3 Paare der nauplialen Ganglien erscheinen als selbständige und unabhängige Ektodermverdickungen; die 5 Paare metanauplialer Ganglien — als locale Verdickungen zweier continuirlicher Nervenwülste.

Textfiguren.

- Fig. 1. (Seite 120). Schema der Entwicklung der hinteren Kieferfüsse beim ♂ im sagittalen Längsschnitte dargestellt. *A* und *B* — freies und angeheftetes Cyclopidstadium, *C* und *D* — III und IV puppenähnliches Stadium.
 Fig. 2. (Seite 146). Theil eines Querschnittes durch das hintere Ende der Geschlechtsdrüsen eines geschlechtsreifen ♂
ad — besondere dorsale Muskelfasern, welche den nauplialen gleichen; *dln* — ein Bündel der metanauplialen dorsalen Längsmuskeln; *ent* — Mitteldarmepithel; *gz* — Urogenitalzellen; *mes* — ihre mesodermale Hülle; *od. a* — vordere Anlage der Oviducte.
 Fig. 3. (Seite 147). Schema des Endabschnittes der Geschlechtsgänge beim geschlechtsreifen ♂. Die ektodermalen Theile sind Schwarz, die mesodermalen grau dargestellt.
od. p — hintere Anlage der Oviducte; *og* — äussere Oeffnungen der Uteri (bleibende Geschlechtsöffnungen); *rcp* — Receptaculum

seminis; *ut* — Uterus; *va* — Vagina; *vu* — deren äussere Oeffnung (Vulva).

Fig. 4. (Seite 148). Frontalschnitt des Abdomens einer ♂ Larve im IV puppenähnlichen Stadium.

int — Darm; *odp* — hintere Anlage des Oviductes; *ood* — seine Communication mit dem Uterus; *p₄* — hinteres (4-tes) Ruderfusspaar; *rcp* — Receptaculum seminis; *ut* — Uterus.

Fig. 5. (Seite 149). Sagittalschnitt durch das Abdomen einer ♂ Larve im III puppenähnlichen Stadium.

Fig. 6. (Seite 149). Sagittalschnitt durch das Abdomen einer ♂ Larve im IV puppenähnlichen Stadium.

Fig. 7. (Seite 154). Schema der einen männlichen Geschlechtsdrüse mit ihrem Gange im letzten Momente des Larvenlebens. Die ektodermalen Theile sind schwarz, die mesodermalen grau dargestellt.

de — Ductus ejaculatorius; *gz* — Urogenitalzellen; *spr. g₁* — Spermatogonien der letzten der Generation; *spr. c₁*, *spr. c₂* — Spermatocyten 1-ter und 2-ter Ordnung; *spr. d* — Spermatiden; *spr. t* — Samenblase (Spermatophorenbehälter); *vdf* — Vas deferens; *zw* — Uebergangsstadium zwischen den Spermatocyten 1-ter und 2-ter Ordnung, d. h. eine der Endphasen der 1-ten Reductionstheilung.

Fig. 8. (Seite 158). Sagittalschnitt durch das hintere Ende des männlichen Geschlechtsganges im IV puppenähnlichen Stadium. Das mesodermale Vas deferens (*vdf*) umwächst mit seinem blinden Ende einen dickwandigen geschlossenen Sack (*rm*), welcher sich von einer EktodermEinstülpung abgeschnürt hat und dem Receptaculum seminis des ♂ entspricht.

Fig. 9. (Seite 159). Querschnitt durch das hintere Ende des Genitalsegmentes einer ♂ Larve im IV puppenähnlichen Stadium. Bildung der Geschlechtsöffnungen und der Ductus ejaculatorii (*de*) aus EktodermEinstülpungen.

d/b — Mesodermsschicht der Darmwand; *int* — Darmlumen; *rm* — blind geschlossener Sack, welcher dem Receptaculum seminis des ♂ entspricht; *vdf* — mesodermales Vas deferens, welches mit seinem Ende das Homologon des Receptaculum seminis umwächst.

Fig. 10. (Seite 160). Schema der Entwicklung des Endabschnittes der männlichen Geschlechtsgänge. Schwarz sind die ektodermalen Theile, grau die mesodermalen dargestellt. *A* — Ende des III puppenähnlichen Stadiums, *B* — IV puppenähnliches Stadium, *C* — das letzte Moment des Larvenlebens.

de — Ductus ejaculatorius; *rm* — Homologon des Receptaculum seminis; *spr. t* — Samenblase; *vdf* — Vas deferens; *vm* — Homologon der Vagina

Важнѣйшія поправки и опечатки.

Стр.	Строка.	Напечатано.	Слѣдуетъ.
11	9 сверху	экфазъ центрическое	эксцентрическое
19	11 снизу	вовсе замѣтно	вовсе не замѣтно
21	10 „	Поэтому на этой	Поэтому онъ на этой
30	4 „	метанаупліальной	постэмбриональной
„	13 „ „	„	„
33	5 сверху	„	„
51	8 „	„	„
„	13 „	„	„
55	6 снизу	рис. 62, 72	рис. 62, 75
68	9 -10 сверху	шириками комиссурамъ	широкой комиссурой.
69	7 - 8 „	глоточныхъ комиссурахъ	глоточныхъ комиссуръ.
75	11 снизу	разъединены	онъ разъединены.
84	10 сверху	На... разрѣзъ той же серіи, задѣвшемъ	На... разрѣзъ той же серіи (рис. 160), задѣвшемъ...
89	2 снизу	до куколкообразной стадіи	до IV куколкообразной стадіи
92	3 „	Claus, 94	Claus, 93a
104	14 „	кишечно-волокнуистаго листка мезодермы	мезодермическаго слоя кишечника
105	17 сверху	(стр. 29)	(стр. 92).
„	18 „	можетъ быть группы	можетъ быть, группы
123	7 снизу	периферическій	периферическій
129	3 - 2 „	наупліусовымъ	наупліусовымъ
143	18 сверху	открытую впередъ камеру	открытую впередъ камеру (рис. 183).
145	9 „	анафазъ	фазъ
149	6 снизу	изъ одного ряда	изъ одного слоя
151	15 сверху	на бокахъ зародыша	по бокамъ тѣла.
159	8 „	IV циклопообразной	IV куколкообразной.
164	11 снизу	микромероръ	микромеровъ
178	2 „	«мызоэктодермы»	«мезоэктодермы»
180	7 „	Для того чтобы опредѣлить зародышевые листки необходимо	Для того, чтобы опредѣлять зародышевые листки, необходимо
183	12 „	такъ пмѣются наблюденія	такъ какъ пмѣются наблюденія
184	8 сверху	въ филогенезѣ, въ томъ же направленіи	въ филогенезѣ въ томъ же направленіи

186	9	снизу	не единственными такъ какъ	не единственными, такъ какъ
188	4	»	происхожденія, имѣютъ	происхожденія имѣютъ
189	11	сверху	мезодерму личинки мезенхиматознаго характера	мезодерму личинки, мезенхиматознаго характера
193	6	»	Coelomtheorie было	Coelomtheorie, было
»	14	снизу	отъ себя	отъ себя
195	21	сверху	они	онѣ
198	14-15	снизу	наблюденій не оспариваемыхъ.	наблюденій, не оспариваемыхъ
201	5	сверху у <i>Lernaea</i> ,	постэмбриональной мезодермой	у <i>Lernaea</i> постэмбриональной мезодермой
»	7	»	желѣзокъ	желѣзокъ
»	14	снизу	у аннелидъ	у аннелидъ
202	10	»	Урбановича, содержитъ	Урбановича содержитъ
210	5	»	(вторичной полостью	(вторичной) полостью
211	6	сверху	физиологическія	физиологически
219	5	»	цѣломъ. Но...	цѣломъ, но
»	7	»	et	et
»	7 - 8	снизу	сливающимися	сливающимися
228	7 - 8	»	Уцель описать	Уцель (Uzel, 98) описать
235	12-15	снизу	<i>drs</i> — группы мезодермическихъ клѣтокъ, образующія	<i>drs</i> — группы мезодермическихъ клѣтокъ, образующія
		справа	пзвитой тяжъ, связанный съ антентальной железой	пзвитые тяжп, связанные съ загадочными органами
240	3	снизу	—87—	84 — 87.
243	14	сверху	150 — Стадія К	150—Стадія, переходная отъ J къ K
246	12	снизу	234	224

Berichtigungen und Druckfehler.

<i>Seite.</i>	<i>Zeile.</i>	<i>statt.</i>	<i>lies.</i>
247	3 von oben	Zerheilt	Zertheilt
248	14 „ „	Er ist nämlich in dessen	Der Kern ist nämlich in der
249	7 „ „	neucs Mikromer	neues Mikromer
250	15 „ unten	nicht hoher	nicht hoher
251	6 „ oben	Teloblasten	Teloblasten
252	16 „ „	Procersbrum	Procerebrum
„	1 „ unten	<i>Ms</i> ₁	<i>Ms</i> ₂
255	1 „ oben	Theil derselben bleibt ungeglieder	Theil der Scheitelplatte bleibt ungegliedert
260	11 „ „	des Nervensystems	des metanaplialen Nervensystems
264	11 „ „	flachem	flachen
266	1 „ unten	demselben	denselben
267	5 „ oben	Nerveu	Nerven
268	19 „ unten	wenig fast gar kein	wenig oder gar kein
„	5 „ „	oder	d. h.
270	19 „ „	beschriebene	beschriebenen
272	8 „ oben	volkommen	vollkommen
„	14 „ „	welches	welcher
273	9 „ „	Zellenlag	Zellen
274	1-2 „ „	wei-er	weiter
280	18 „ unten	Anhäftung	Anheftung
281	9 „ oben	zücken	rücken
284	14-15 „ unten	Ihre ventro-laterade ventral Wand hängt...	Ihre ventro-laterade Wand hängt ventral
287	10 „ „	im freien Cyclopidstadium	Im Cyclopidstadium
288	15 „ oben	Nivean	Niveau
290	4 „ „	bezeichnet werden ♂	bezeichnet werden
293	4 „ unten	Uterus	Uteri
294	8 „ oben	angehängteten	angehefteten

Содержаніе.

	Стр.
Предисловіе.	
I. Первый періодъ (отъ начала развитія до стадіи <i>A</i> включительно)	3 — 23
Яйцевые мѣшки	3
Кутикулы зародыша	4
Яйцо и его положеніе въ яйцевомъ мѣшкѣ	5
Дробленіе яйца	9
Образованіе зародышевыхъ листковъ	15
Стадія <i>A</i>	20
II. Развѣтіе внѣшней формы зародыша	24 — 33
Стадія <i>B</i>	24
<i>C</i>	25
<i>D</i>	26
<i>E</i>	26
<i>F</i>	27
<i>G</i>	28
<i>H</i>	28
<i>I</i>	29
<i>K</i>	29
<i>L</i>	31
III. Второй періодъ (Стадіи <i>B</i> — <i>F</i>)	34 — 63
Нервная система	34
Развѣтіе мезодермы и конечностей	43
Передняя кишка и верхняя губа	51
Энтодерма	52
Спинные органы	55
IV. Третій періодъ (Стадіи <i>G</i> — <i>L</i>). Производныя эктодермы	64 — 89
Нервная система	64
Лобные органы чувствъ и рудименты сложныхъ глазъ	73
Строеніе и развѣтіе непарнаго глаза	75
Передняя кишка	86
Задняя кишка	87
Лобная железа	87
Эндоскелеть	89
V. Третій періодъ (Продолженіе). Конечности, мезодерма, энто- а и половыя клітки	90 — 112
Конечности и сегментація зародыша	90
Мезодерма	94

II

Энтодерма	106
Половые клетки	108
VI. Метаморфозъ	113 — 160
Metanauplius и общий обзоръ метаморфоза	113
Свободная циклопообразная личинка	116
Прикрепленная циклопообразная личинка	117
Куколкообразныя стадіи	118
Нервная система	121
Кишечный каналъ	122
Мезодерма	125
Полость тела	131
Раковинныя железы	138
Половыя железы	139
Развитіе сперматозоидовъ	143
Половыя протоки самки	145
Приводочныя железы полового аппарата	151
Половыя протоки самца	154
VII. Общий обзоръ	161 — 229
Дробленіе яйца	161
Происхожденіе зародышевыхъ листковъ	170
Мезодермическія образованія	177
Половыя клетки	213
Морфологія нервной системы	219
Спинныя органы	225
Nauplius и трохофора	227
Списокъ цитированныхъ сочиненій	230
Объясненіе рисунковъ	235
Résumé	247 — 307
Важнѣйшія опечатки и поправки.	

I n h a l t.

Russischer Text.

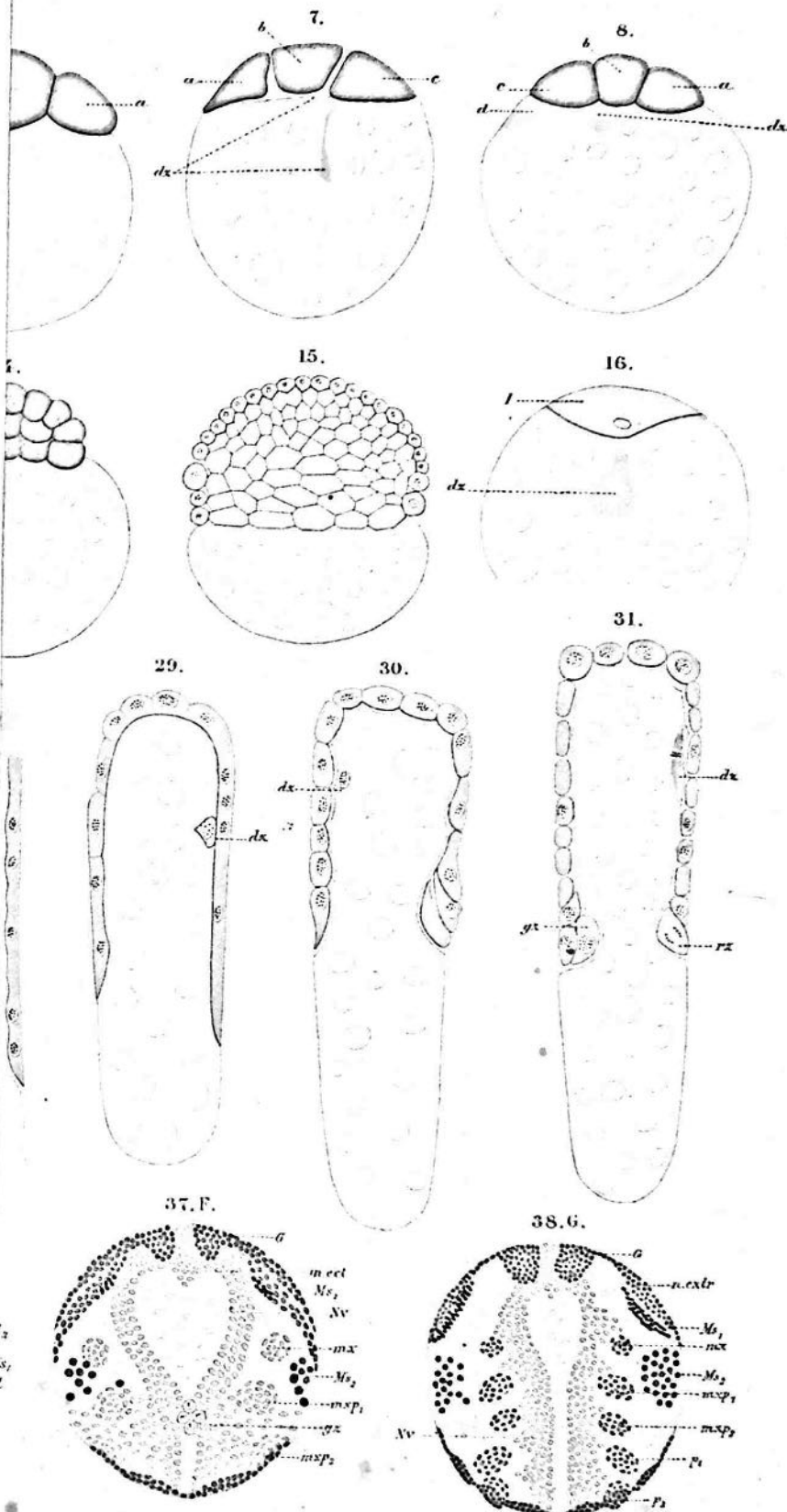
Vorwort	
I — VI. Sachlicher Theil	3 — 160
VII. Allgemeiner Theil	161 — 229
Furchung.	161
Keimblätterbildung	170
Mesoderm	177
Urgeschlechtszellen	213
Morphologie des Nervensystems	219
Dorsalorgane	
Nauplius und Trochophora	227
Die citirten Schriften	230 — 234
Tafelnerklärung	235 — 236

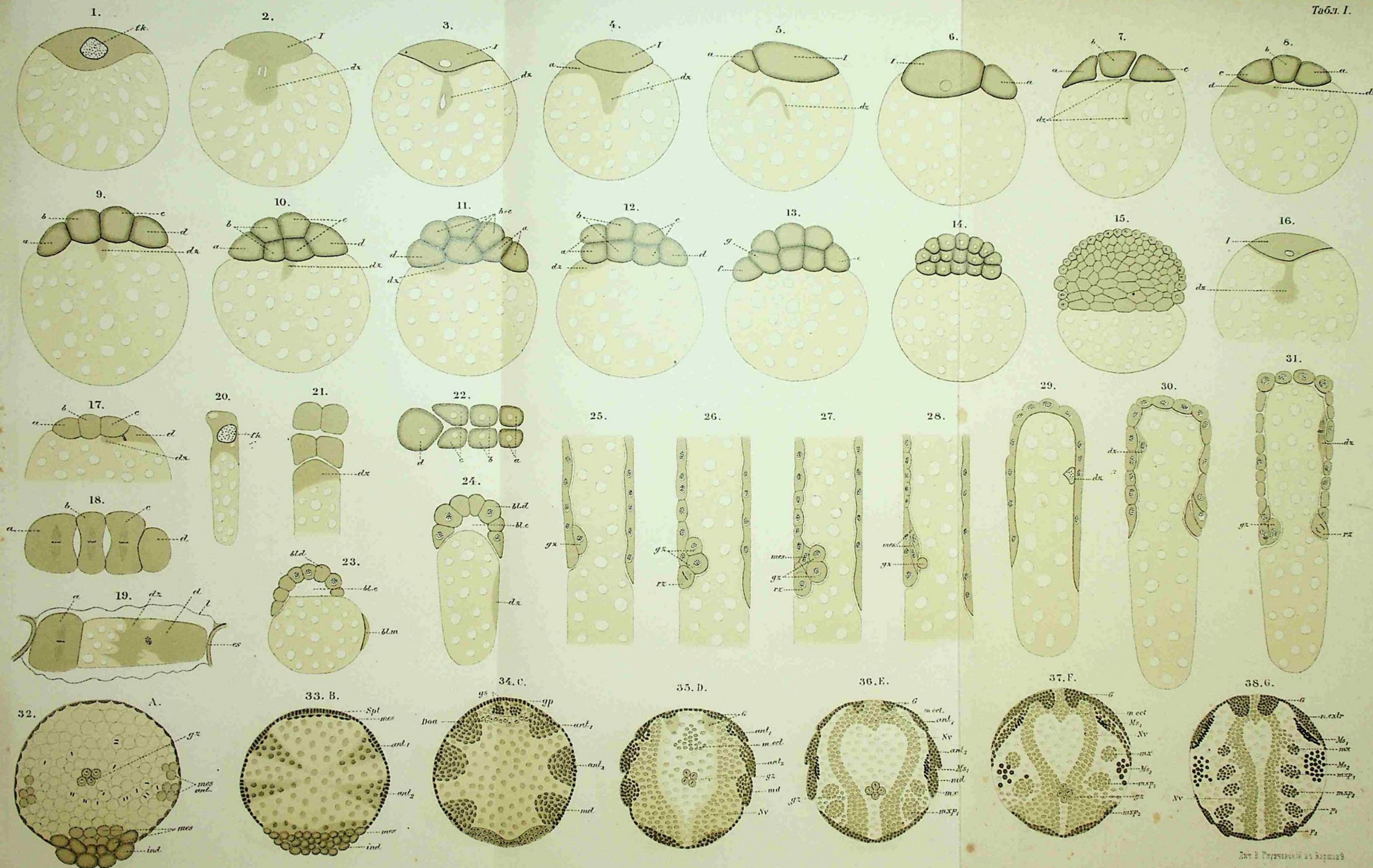
III

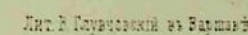
Deutscher Text

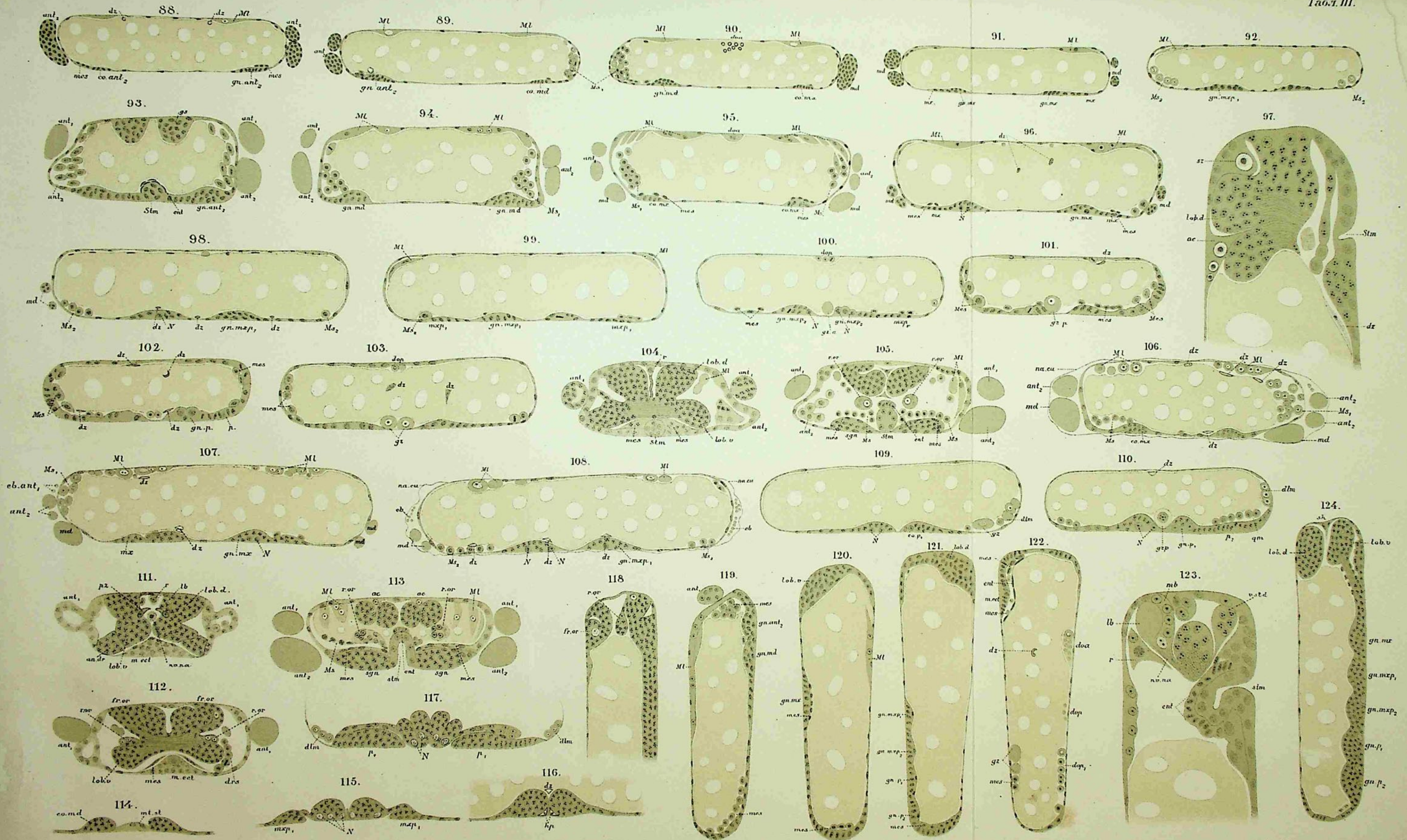
(Résumé des sachlichen Theiles)

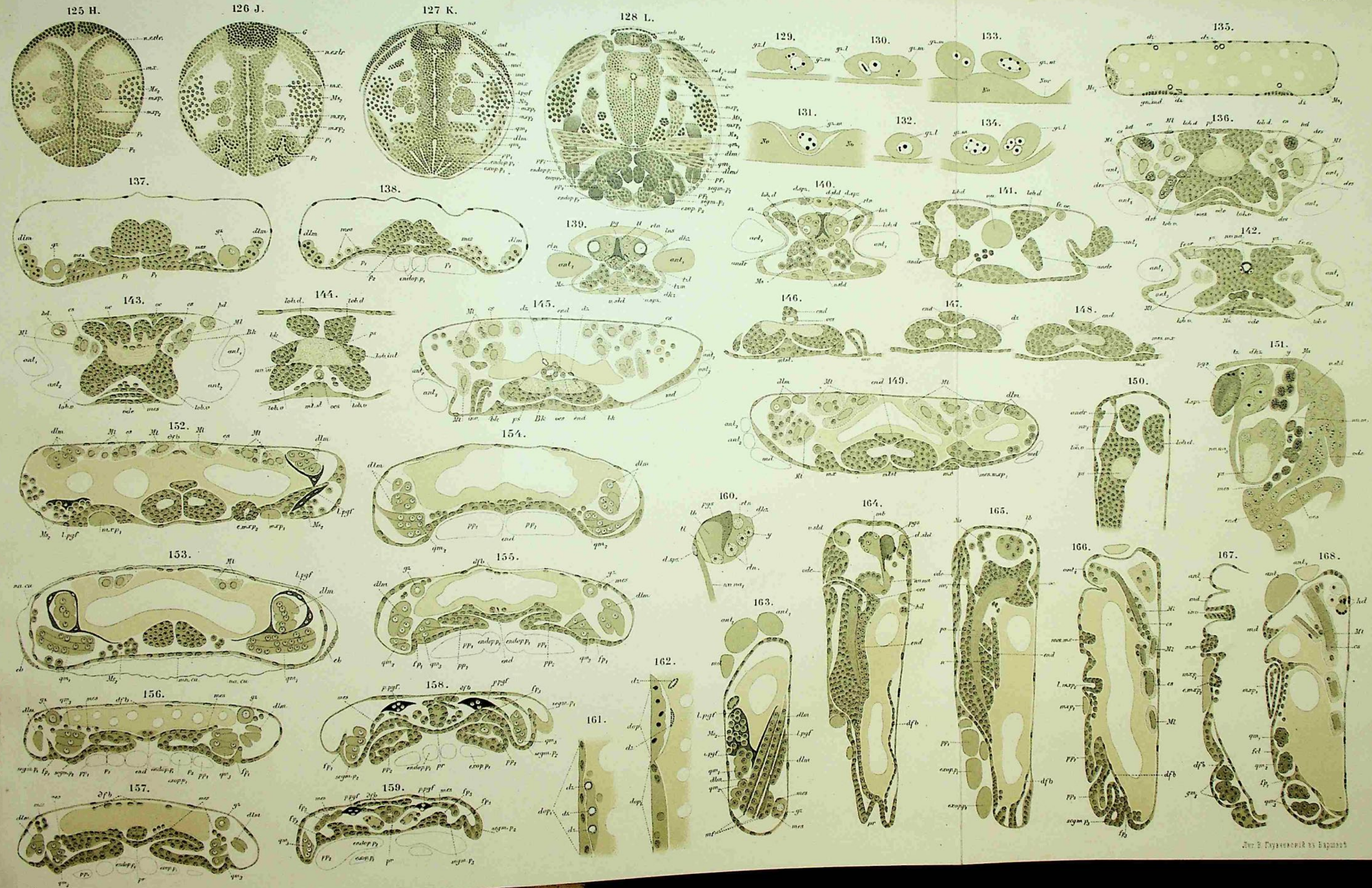
I. Erste Entwicklungsperiode	247 — 251
Das Ei, seine Hüllen und seine Lage	247
Furchung	248
Keimblätterbildung	249
Stadium A	250
II. Entwicklung der äusseren Körperform	251 — 254
III. Zweite Entwicklungsperiode (Stadien B — F)	254 — 264
Nervensystem	254
Mesoderm und Extremitäten	257
Entoderm	260
Rückenorgane	261
IV. Dritte Entwicklungsperiode (Stadien G — L)	264 — 272
Nervensystem	264
Die frontalen Sinnesorgane und die Rudimente der zusammengesetzten Augen	267
Das Medianauge	268
Vorderdarm	271
Hinterdarm	271
Die Stirndrüse	272
V. Dritte Entwicklungsperiode (Forsetzung)	272 — 279
Mesoderm	272
Entoderm	276
Die Urogenitalzellen	276
VI. Metamorphose	279 — 295
Darmkanal	280
Mesoderm	281
Leibeshöhle	284
Die Schalen-oder Kieferdrüse	286
Die Geschlechtsdrüsen	287
Geschlechtsgänge des ♂	289
Die Kittdrüsen	261
Geschlechtsgänge des ♂	293
Erklärung der Abbildungen	296 — 307
Buchstabenerklärung	296
Tafelnerklärung	300
Textfiguren	306
Berichtigungen und Druckfehler.	



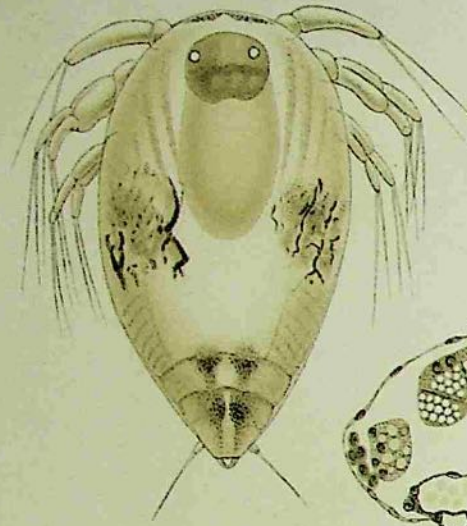




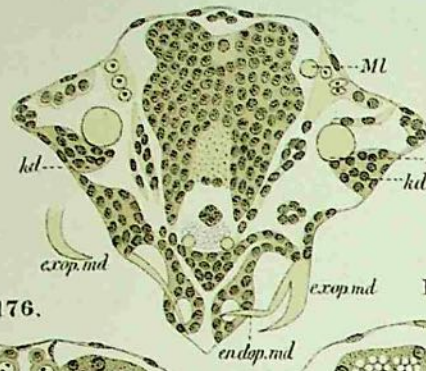




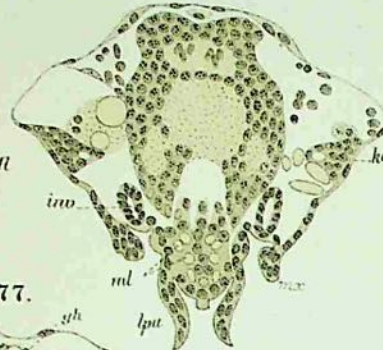
169.



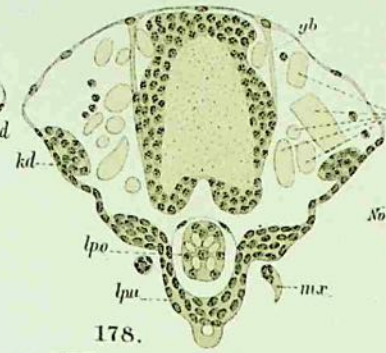
170.



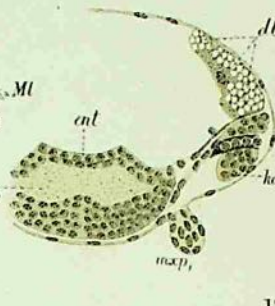
171.



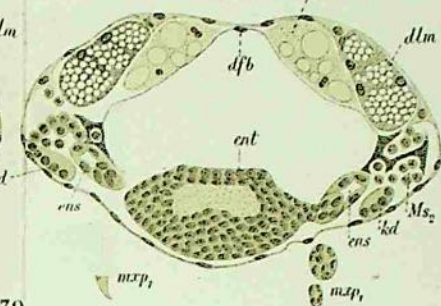
172.



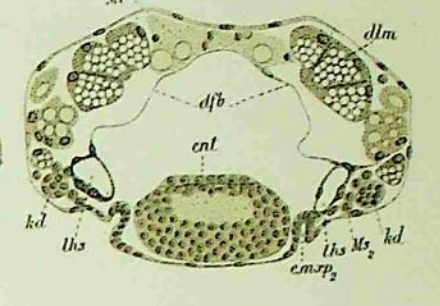
173.



174.

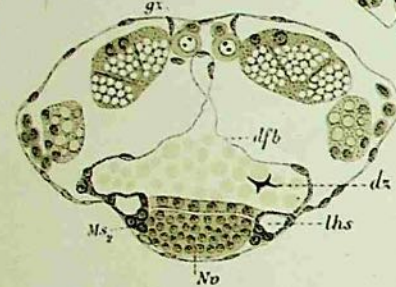


175.

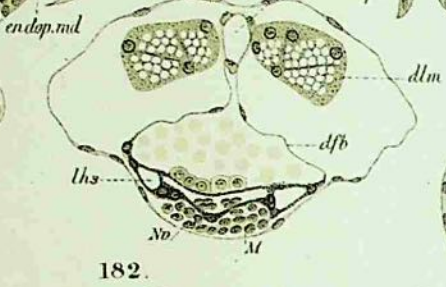


Tab. V.

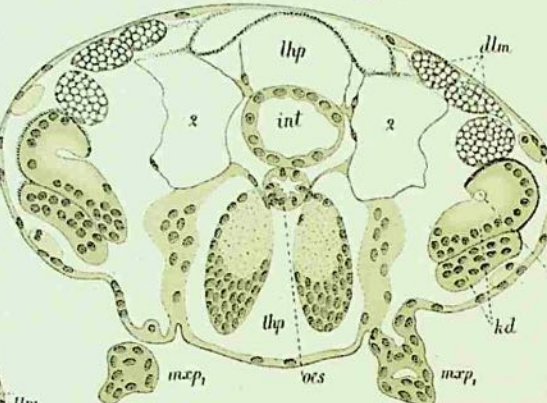
176.



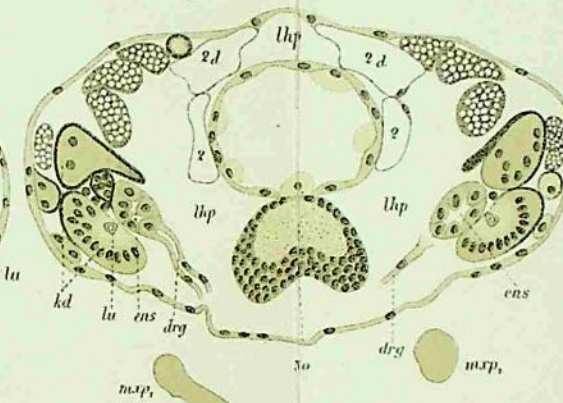
177.



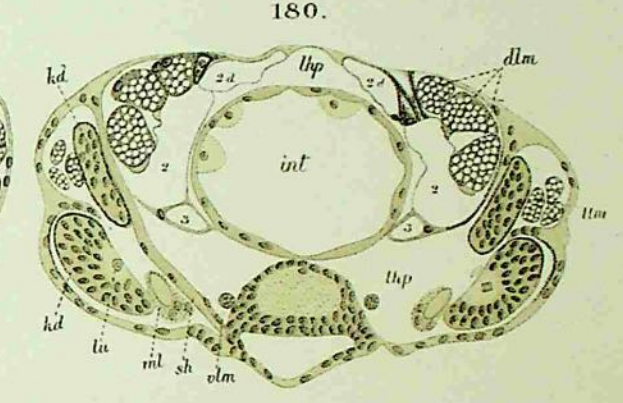
178.



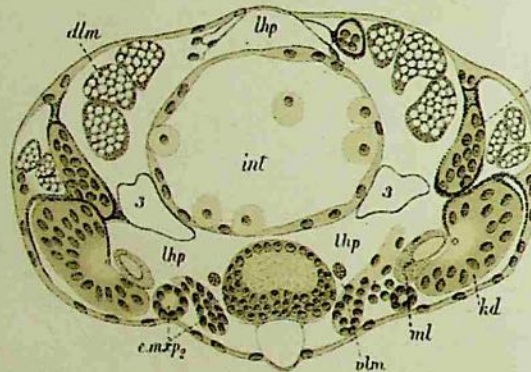
179.



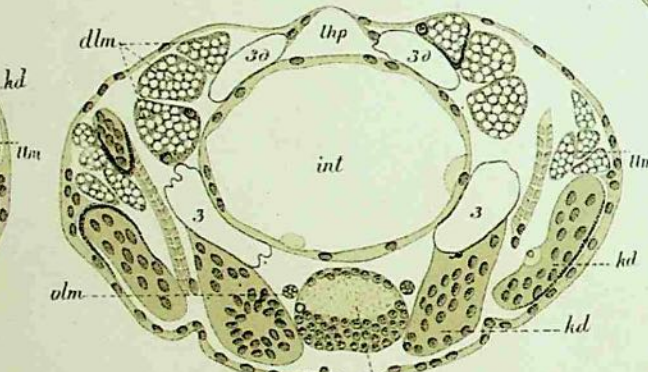
180.



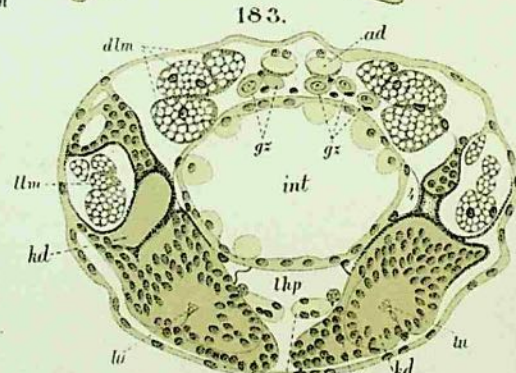
181.



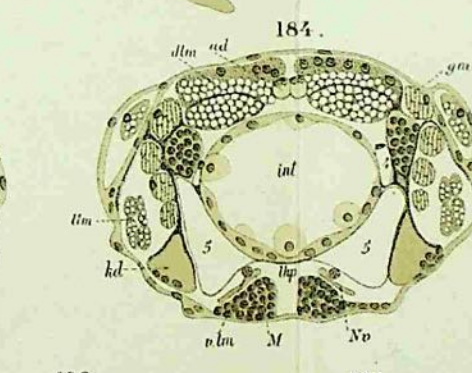
182.



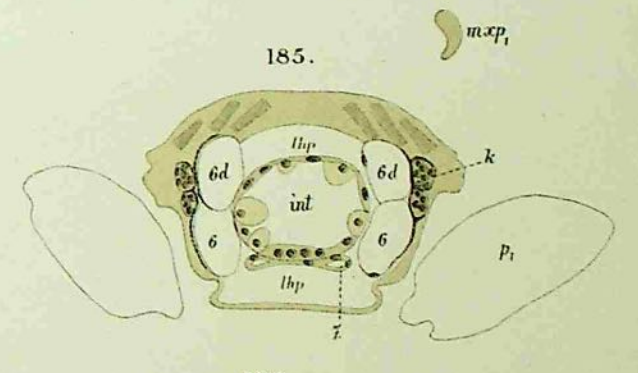
183.



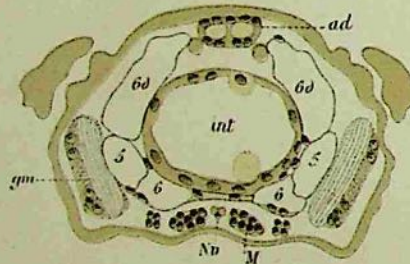
184.



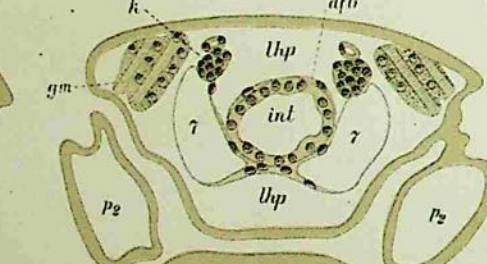
185.



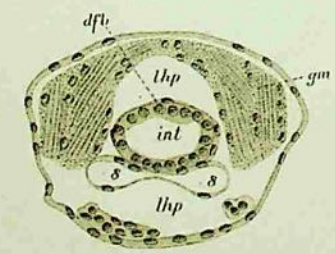
186.



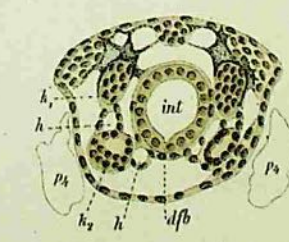
187.



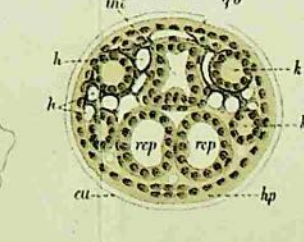
188.



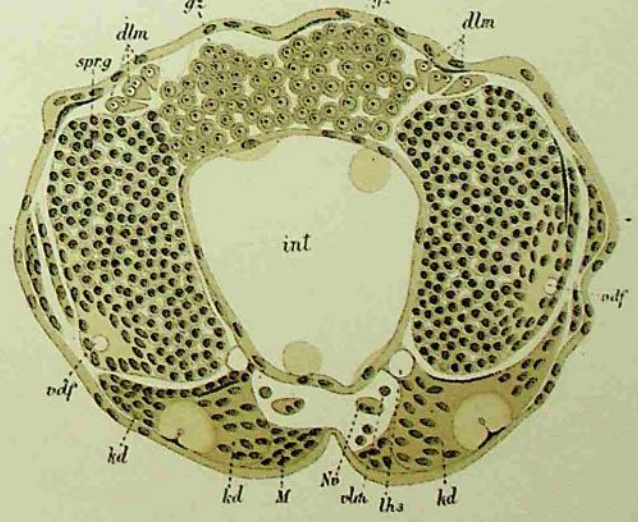
190.



191.



198.



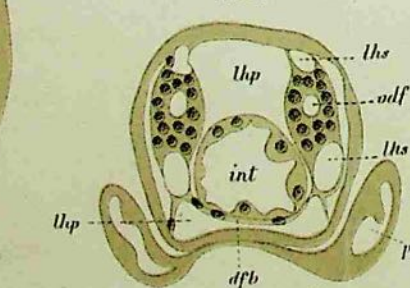
193.



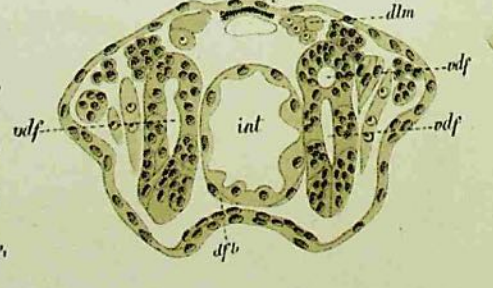
194.



195.



196.



197.

