

Проф. В. А. ДОГЕЛЬ

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

*Утверждено Наркомпросом РСФСР
в качестве учебника для государ-
ственных университетов*

ГОСУДАРСТВЕННОЕ
УЧЕБНО-ПЕДАГОГИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
НАРКОМПРОСА РСФСР • ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД • 1940

592 (073)
Д-59

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящая книга представляет собой продолжение I тома «Сравнительной анатомии», охватывающее главы о центральной нервной системе, об органах чувств, о половой системе и о различных типах полости тела. В конце книги помещены некоторые обобщения, естественно вытекающие из всего, собранного в обоих томах, материала. Обобщения более обширные и более подробно обоснованные, в которых сильно нуждается сравнительная анатомия беспозвоночных, должны найти себе место в специальном отдельном труде.

Автор

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Обычно нервную систему животных подразделяют на *центральною* и *периферическую*. Главную часть периферической системы образуют воспринимающие аппараты разной сложности, от единственной клетки до такого сложного органа, как человеческий глаз. Эти аппараты называются органами чувств, и мы для большей стройности изложения выделим рассмотрение их в особый отдел. Все изменения в окружающей обстановке — различные внешние воздействия на организм, всевозможные раздражения организма самыми разнообразными стимулами — воспринимаются этими аппаратами и затем передаются ими центральной нервной системе. Эта центральная часть является главной лабораторией всех нервных процессов. Здесь, прежде всего, раздражения, идущие извне, от органов чувств, могут претворяться в различные рефлексы путем посылки импульсов от центра к соответственным мышцам, железам и другим органам. Здесь, кроме того, сосредотчивается у высших животных и автоматическая деятельность нервной системы. Компонентами центральной нервной системы являются ганглиозные нервные клетки, а для установления связи как между ними самими, так и между центральной нервной системой и периферией служат отростки нервных клеток — нервные волокна.

Типы нервной системы. Как правило, вся нервная система происходит из эктодермы. Даже наиболее глубоко лежащие части ее в эмбриональном состоянии закладываются на самой поверхности тела из эктодермальных клеток.

В смысле общего плана строения нервной системы можно довольно естественно установить три разных типа восходящей сложности:

1. Первый и самый простой тип представлен *рассеянной*, или *разлитой*, системой: *тип нервных сплетений*. Отдельные клетки эктодермы выходят из связи с прочими и ложатся разбросанно у основания клеток эктодермального эпителия. Они принимают биполярную или звездчатую форму и вступают между собою в связь при помощи своих нервных отростков: получается сплетение (plexus). Нервная система подобного рода встречается в чистом виде лишь у низших Metazoa, а именно у Coelenterata.

2. Тип нервных тяжей получается в том случае, когда отростки ганглиозных клеток, нервные волокна, принимают правильное расположение, собираясь в пучки, а на всем протяжении этих пучков равномерно рассеиваются нервные клетки. В чистом виде тип этот редок. Он встречается, с одной стороны, у низших групп Metazoa, например Coelenterata, Platodes, с другой стороны — и у высших Metazoa, например Echinodermata, но чаще в пределах каждого класса лишь у его наиболее примитивных представителей: таковы Archiannelides среди кольцецов, Amphineura среди моллюсков, Protracheata среди членистоногих.

3. Третий и наивысший тип — нервных узлов, или ганглиев, — сказывается в дальнейшей централизации нервных клеток. Последние, собравшись из сплетений на тяжи, затем как бы сползаются в определенные участки этих тяжей и образуют ганглии. Оголившись от клеток участки тяжей состоят лишь из нервных волокон и получают наименование комиссур и коннективов. Узловая нервная система распространена у вторичнополостных червей, у моллюсков и членистоногих.

4. Быть может, надо установить еще один тип нервной системы, *трубчатый*, встречающийся у Deuterostomia. Сюда следовало бы отнести нервную систему, закладывающуюся в виде нервных желобков, или трубок. Мы имеем такие отношения у Chordata, а также отчасти у Echinodermata (кроме Crinoidea и Asteroidea). Однако естественность этого выделения нарушается, с одной стороны, тем, что у части Echinodermata нервная система имеет характер типичных эпителиальных нервных тяжей. С другой стороны, трубчатый характер обычно не сохраняется во взрослом состоянии, когда нервная система принимает характер узловой (Ophiuridea, Tunicata).

Таким образом, лучше придерживаться обычного деления на три категории.

Усложнение нервной системы сопровождается некоторыми изменениями в строении нервных клеток. Ганглиозные клетки в общем теряют характер биполярных и мультиполярных, имеющих у низших беспозвоночных, и становятся униполярными.

Другой общераспространенный у беспозвоночных род эволюции нервной системы совершается в смысле более или менее глубокого погружения ее под эпителий. В наиболее простых случаях нервные клетки лежат в самом эпителии, на поверхности тела. Такие отношения встречаются у многих Coelenterata, у Archiannelides из кольцецов, у морских звезд, отчасти у Enteropneusta. У большинства животных, однако, тяжи и ганглии нервной системы погружаются вглубь. Этот процесс, с одной стороны, предохраняет нервную систему от повреждений, с другой стороны — избавляет ее от излишних, избыточных возбуждений механическими раздражителями, неизбежных при ее поверхностном положении. Особенно хорошо может быть прослежен процесс постепенного погружения нервной системы у Annelides, где она, в конце концов, ложится внутри цё-

лома, и у Echinodermata. Изредка (Enteropneusta, некоторые Nemertini) бывают и такие случаи, когда одна часть нервной системы остается поверхностной, тогда как другая испытывает погружение под эктодерму.

Самый процесс погружения осуществляется различными способами. В одних случаях — уходом под эпителий отдельных эктодермальных клеток, в других — как бы отщеплением от эктодермы целых участков ее, в виде валиков и т. п. Наконец, реже всего наблюдается у Evertebrata столь широко распространенный у позвоночных способ впячивания участков эктодермы. При этом за счет стенок впячивания образуются нервные элементы, за счет полости впячивания — канал нервной системы. Такой способ имеет место у Tunicata, в воротничковой нервной системе у Enteropneusta, при образовании ганглия у Bryozoa.

Третий род эволюции нервной системы, замеченный при исследовании отдельных групп животных, касается увеличения размеров ганглиев нервной системы. К сожалению, каких-нибудь систематически проведенных в широком масштабе наблюдений по этому вопросу еще нет, но в общем замечается, что у животных с наиболее высоко развитой нервной деятельностью отношение величины ганглиев к общей величине тела повышается. Это можно без всяких колебаний утверждать относительно Cephalopoda с их громадной окологлоточной нервной массой и относительно многих общественных насекомых (муравьи, пчелы). Увеличение размеров ганглиев естественно сопровождается увеличением числа нервных клеток.

У позвоночных, как известно, наблюдается еще один путь увеличения числа клеток нервной системы — посредством образования на поверхности головного мозга борозд, которыми последний делится на небольшие дольки, или извилины. Так как нервные клетки занимают лишь поверхность головного мозга, то естественно, что число их возрастает с увеличением поверхности, которое достигается образованием борозд. У беспозвоночных этот способ почти не наблюдается. Только у некоторых общественных насекомых образование их головным ганглием боковых выростов и лопастей напоминает нам отчасти отношения у позвоночных. Весьма вероятно, что этот способ неприменим у беспозвоночных вследствие чересчур малых размеров и их самих и их центральной нервной системы.

Что касается числа нервных клеток, образующих нервную систему, то за последнее время накапливается все большее количество данных, говорящих в пользу большого постоянства этого числа в пределах каждого вида животных. Как известно, работами Martini (1912), van Cleave (1914) и некоторых других для некоторых небольших групп животных, например Appendiculariae, Rotatoria, Acanthocephala и отчасти Nematodes, установлено постоянство клеточного состава почти всех органов их тела. Относительно нервной системы можно думать, что это постоянство распространяется и за пределы поименованных групп.

Так, у *Fritillaria* (из Appendiculariae) общее число клеток нерв-

ной системы во всем теле равно 87, у *Hydatina senta* (из Rotatoria) 247, у *Oxyuris curvula* (Nematodes) 158, у *Eorhynchus gracilientis* (Acanthocephala) 108.

Р а t h у (1897) находит ряд постоянных клеток в брюшной почке пиявок и предполагает подобное постоянство для всей нервной системы этих животных, К о r s c h e l t (1922), на основании работы К u n z e (1921), предполагает постоянство многих клеточных элементов в нервной системе садовой улитки, В. Д о г е л ь (1913) нашел такое же постоянство для некоторых ганглиозных клеток Р а n t o p o d a, а З а в а р з и н (1924) — для брюшной нервной почки насекомых.

Как показывают подсчеты клеток у некоторых постоянноклеточных организмов, относительное число клеток, приходящееся на долю нервной системы, может быть очень велико. У коловратки *Hydatina senta* все тело состоит из 959 клеток, из которых 247, т. е. несколько больше четверти, приходится на долю нервных элементов. У скребня *Eorhynchus* мы имеем, по v a n C l e a v e, прямо таки парадоксальные отношения, ибо из 220 клеток, составляющих его тело, 108 входят в нервный ганглий. Такие пропорции получаются здесь, вероятно, вследствие редукции кишечного канала и некоторых других органов под влиянием паразитического образа жизни *Eorhynchus*.

Интересно, что у некоторых Nematodes, несмотря на их видовую независимость, отдельные части нервной системы обнаруживают одинаковое число клеток, так что здесь можно проводить между отдельными видами гомологии, простирающиеся вплоть до возможности сравнивать определенные клетки.

Единственной группой Metazoa, у которой нервная система до сих пор не найдена, является тип губок (Spongia). Некоторые авторы, правда, считают мультиполярные клетки мезоглеи не за соединительно-тканые, а за нервные. Но морфологически это мнение недостаточно обосновано, а физиологические опыты Р a r k e r (1910) над губками свидетельствуют скорее о том, что нервная система у них совсем отсутствует.

РАССЕЯННАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ (COELENTERATA)

У кишечнополостных мы встречаемся с самой низкой формой нервной системы, а именно с нервными сплетениями, которые, однако, в некоторых случаях уже начинают испытывать конденсацию в нервные тяжи и ганглии.

Классы Hydrozoa, Scyphozoa и Anthozoa

Рассматривая нервную систему этих трех классов, мы находим более целесообразным сначала описать таковую полипоидных форм из этих классов, чтобы затем перейти к медузоидным. Вследствие

одинакового образа жизни полипы разных классов обнаруживают друг с другом больше сходства, чем полипы и медузы, принадлежащие к одному и тому же классу.

Полипы. Среди полипов наиболее простые отношения наблюдаются, как и следовало ожидать, у гидроидных (*Hydrozoa*).

Эктодермальная нервная система *Hydroidea* сохраняет явственный след происхождения из эктодермы, ибо клетки ее залегают в основании клеток наружного эпителия. Она состоит из многочисленных мультиполярных клеток, с 3—5 или более отростками, расположенных параллельно поверхности тела и связан-

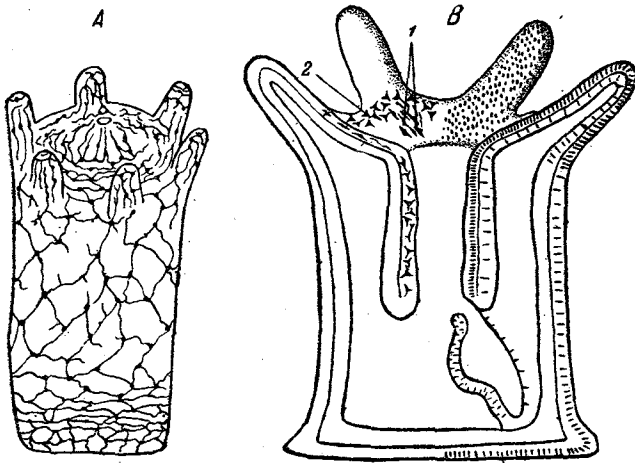


Рис. 1. А — нервная система *Hydra*; видно субэпителиальное нервное сплетение, особенно густое на подошве и на околоротовом диске; В — нервная система актинии; в левой половине рисунка изображены ганглиозные клетки, в правой — чувствительные клетки животного.

1 — ряды биполярных клеток диска; 2 — мультиполярные ганглиозные клетки околоротового диска (из Догеля).

ных друг с другом своими отростками в общее сплетение (рис. 1). Эти элементы у гидры особенно многочисленны не на щупальцах, как можно было ожидать, но на ротовом конусе и на нижней части тела и подошве. Ротовой конус играет важную роль при захвате добычи, а подошва — при прикреплении к субстрату. Тесного соединения клеток в ганглии нет. На ротовом конусе клетки лежат венцеобразно, вклиниваясь от этого венчика внутрь по нескольким радиусам. *Radzi* называет скопления нервных клеток на ротовом конусе и у подошвы центрами сгущения (*Verdichtungscentren*).

Как видно из работы *Jickeli* (1883), распределение нервных клеток у отдельных родов варьирует. У *Tubularia*, например, нервных клеток больше всего на щупальцах, а также у самого основания гидранта, на остальном же теле их мало. У *Cladonema* они разбросаны диффузно по всему телу. У *Lajoëa* и *Campanularia* *Jickeli*

нашел их только на щупальцах, а у *Campanulopsis* как раз на щупальцах нервных клеток обнаружить не удалось: они оказались только у основания щупалец.

Если наблюдения *J i s k e l i* достаточно полны, то такая разнообразность расположения нервной системы у отдельных представителей указывает на значительную примитивность *Hydroidea*.

Периферическая нервная система полипов состоит из отдельных чувствительных (осязательных) клеток. Они имеют вид тонких веретен, расположенных в эпителии. Наружный конец веретена снабжен чувствительным волоском, или штифтиком, а внутренний продолжается в тонкое волоконце, повидимому, приходящее в связь с отростком одной из ганглиозных клеток. На концах щупалец *Hydra* чувствительных клеток не особенно много, к основанию щупалец число их увеличивается, а больше всего их опять-таки на ротовом конусе, который представляет собою самое чувствительное место полипа. На стенках тела чувствительных клеток мало. Здесь они, повидимому, отчасти заменяются особыми, описанными *N a d z i* (1909) ганглиозно-чувствительными клетками, т. е. нервными клетками, один из отростков которых направляется в эпителий и заканчивается у наружной границы последнего.

Эндодермическая нервная система, кроме эктодермической, имеется почти у всех *Coelenterata*. Эта интересная особенность является, по моему мнению, одним из указаний на примитивность кишечнополостных: их внутренний пласт сохраняет еще способность производить нервные элементы, утраченную высшими группами животного царства. *K. C. S c h n e i d e r* (1890), впервые описавший у гидры эту систему, видит в ней такой же субэндодермальный *plexus*, как и имеющийся под эктодермой. Однако *N a d z i* находит, что число эндодермальных нервных клеток очень мало и едва ли они образуют сплошное сплетение. Точно так же и чувствительные эндодермальные клетки гидры развиты главным образом лишь в подошвенной части полипа.

Коралловые полипы, или *Anthozoa*, в общем обнаруживают одинаковое устройство нервной системы, как у *Octocorallia*, так и у *Hexacorallia*. Лучше всего последняя изучена, начиная с классической монографии братьев *Г е р т в и г о в* (1880), у крупных одиночных актиний. *Anthozoa* обладают как эктодермальной, так и эндодермальной нервной системой, из которых вторая развита гораздо слабее. Обе они построены по типу нервных сплетений из мультиполярных клеток. В эндодерме это сплетение весьма редкое, а на многих объектах в эндодерме удается обнаружить лишь отдельные ганглиозные клетки.

В эктодерме стенок тела имеется так же, как и в щупальцах, уже значительно более густое нервное сплетение; но особенно многочисленны эктодермальные нервные клетки на ротовом диске (рис. 1, B). Здесь, прежде всего у основания и между основаниями щупалец, располагается несколько венчиков крупных мультиполярных клеток. От краев диска ко рту идут по нескольким радиусам ряды би-

полярных элементов с параллельно расположенными отростками. У *Ostocorallia (Alcyonium)* К а с ь я н о в (1908) находит, что эти ряды особенно приурочены к линиям прирастания 8 кишечных перегородок к диску, и очень правдоподобно объясняет такое положение их расположением мышц щупалец. А именно, оказывается, что продольные мышцы щупалец переходят из последних на диск и, расходясь в обе стороны, достигают места прикрепления септ, где и заканчиваются. Вдоль каждой септы залегают окончания двух систем мышц, принадлежащих двум соседним щупальцам. Естественно, что здесь же размещаются и нервные клетки, с удобством иннервирующие отсюда мускулатуру.

Нервные клетки ротового диска отличаются от таковых остального тела не только своею многочисленностью, но и гораздо более крупными размерами. Все это, вместе взятое, заставляет многих авторов (Г е р т в и г и, В о л ь ф, 1904) признать нервное сплетение в области диска сильно конденсированным — до степени образования своего рода нервного центра. Особенно категорически высказываются в этом направлении Г е к к е л ь и В о л ь ф, которые видят в этом центре первый зачаток того окологротового ганглиозного кольца, которое так часто встречается в полном своем развитии у многих *Vermes* и других беспозвоночных.

Другие исследователи, как Г r o s e l j (1907—1909), К а с ь я н о в, не придают дискальному скоплению клеток такого важного значения. Так, Г r o s e l j замечает, что, если говорить о централизации нервных клеток в теле актиний, то главным центром следует считать не ротовой диск, где имеется лишь подчиненный центр, а энтодерму глотки. Все авторы согласны с тем, что субэпителиальный нервный слой из нервных волокон очень толст в верхней части глотки. Здесь же имеется и чрезвычайно большое число чувствительных нервных клеток. Г r o s e l j при окраске метиленовой синью нашел здесь и продольные полосы многочисленных три- и мультиполярных ганглиозных клеток. Другие авторы находят в глотке лишь очень малое число ганглиозных элементов, так что остается до сих пор под сомнением, не происходит ли значительная часть нервных волокон глотки от клеток ротового диска. Эти волокна отчасти иннервируют обильные в глотке железистые клетки, а частью, быть может, и мускулатуру септ, срастающихся с глоткой. В пользу последнего предположения говорит наблюдение К а с ь я н о в а над *Ostocorallia*, где нервные волокна особенно часты на линиях прирастания восьми септ к стенкам глотки.

Возникает вопрос, насколько централизованной следует считать нервную систему *Anthozoa*. Обладают ли они диффузной системой, или же нервный комплекс ротового диска можно действительно приравнять окологротовому кольцу высших типов, с его регуляторной и иной деятельностью. Есть еще один подход к решению вопроса, подход физиологический. В этом отношении реакции коралловых полипов, по мнению P a r k e r (1896), а также J o r d a n (1904), говорят против наличия централизации: актинии обладают нервной

системой низшего порядка, без какого бы то ни было общего регуляторного центра.

Югдан относит Coelenterata к числу животных бедных рефлексам. Скорость проведения возбуждений по нервной системе актиний в разных местах тела неодинакова. Часть мускульных волокон (в аконциях), повидимому, действует вообще независимо от нервной системы. Они сокращаются очень медленно, в течение одной минуты, причем анестезирующие вещества не действуют на их сокращение. Продольные мышцы щупалец иннервируются прямо от чувствительных клеток эктодермы, без посредства ганглиозных клеток. Срок их сокращения равен одной секунде. Третий тип мышц актиний характеризуется тем, что между рецептором и эффектором здесь вставляется ганглиозная клетка; сокращение таких мышц совершается быстро. Соответственно их связи с нервной системой мышцы второго и третьего типов перестают сокращаться при анестезировании животного. Простота строения нервной системы актиний доказывается, между прочим, тем, что обезглавленные актинии ведут себя совершенно так же, как и нормальные.

Мезоглея Anthozoa, по мнению большинства авторов (кроме Heider и затем Nave, 1901), нервных элементов не содержит.

Периферическая система состоит исключительно из веретенообразных чувствительных клеток, довольно многочисленных на щупальцах и подошве, редких на стенках тела, обильных на ротовом диске и невероятно многочисленных в стенках глотки. Эндодерма тоже содержит редкие чувствительные клетки.

Медузы. В то время как у полипов, даже наивысших, централизация нервной системы только намечена, у медуз, как животных свободно подвижных, эта централизация делает дальнейший шаг вперед.

У всех медуз как гидроидных, так и Scyphozoa, встречается то же субэпителиальное сплетение, с которым мы ознакомились у полипов. Оно состоит из мультиполярных и биполярных клеток, рассеянных главным образом на субумбрелле, а также на щупальцах.

Далее, у гидроидных медуз сплетение сильно сгущается по краям зонтика, вследствие чего здесь получается кольцо, состоящее преимущественно из биполярных нервных клеток (рис. 2). Основанием паруса это кольцо разбивается на два: верхнее, залегающее в эксумбрелле, и нижнее — в субумбрелле. Верхнее состоит преимущественно из тончайших волокон, между которыми сравнительно скудно рассеяны ганглиозные клетки. Нижнее значительно шире и образовано весьма толстыми волокнами, а также большим числом нервных клеток. Соответственно с таким морфологическим различием братья Гертвиги полагают, что имеется разница и в функции обоих колец. При этом они усматривают за верхним кольцом преимущественно чувствительное значение, что хорошо согласуется с расположением всех органов чувств над парусом зонтика. Нижнее же кольцо состоит из двигательных клеток, соответственно с тем,

что главные двигательные мышцы тела лежат на субумбреллярной стороне зонтика.

У сцифомедуз (*Scyphozoa*) упомянутая конденсация нервного сплетения происходит не на всей периферии зонтика, а лишь у основания краевых телец, или ропалиев. Вследствие этого вместо нервного кольца здесь получается чаще всего 8, реже 12 или 16 краевых скоплений нервных клеток, связанных с органами чувств в ропалиях. Эти скопления уже можно называть ганглиями, хотя они и отличаются от ганглиев большинства высших животных слишком рыхлым расположением нервных клеток; разделенных друг от друга промежутками. Эти ганглии у сцифомедуз, повидимому, не соединены специальными коммиссурами, так что каждый из них связан с прочими лишь при помощи вышеупомянутого общего субэпителиального сплетения.

Сплетение по *Vozler* (1927) состоит частью из мультиполярных, частью из биполярных клеток. Мультиполярные клетки своими отростками входят в тесный контакт с длинными нервными отростками биполярных. Мультиполярные клетки, вступая в связь с несколькими биполярными каждая, способствуют распространению возбуждения от одной точки в разные стороны.

Из всего сказанного о рассмотренных *Coelenterata* видно, что нервная система ротового диска полипов гомологична нервному кольцу (по крайней мере, его субумбреллярной части) медуз, тогда как подошвенная нервная система полипов у медуз является редуцированной. Только у сцифомедуз наступает концентрация нервных клеток в ганглии.

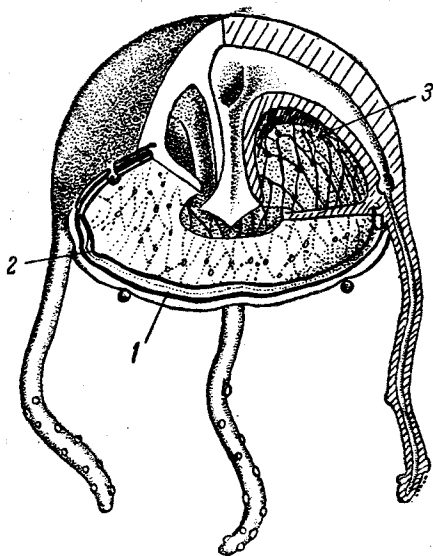


Рис. 2. Нервная система гидроидной медузы.

1 — эксумбреллярное нервное кольцо; 2 — субумбреллярное нервное кольцо; 3 — нервное сплетение нижней стороны зонтика. По краю зонтика расположены щупальца и органы чувств (из *Догеля*).

Класс *Stenophora*

Вплоть до последних лет вопрос о нервной системе гребневиков оставался весьма неясным, так как старые данные *Eitner* (1873—1880), *Shin* (1879) и других были не только недостаточно полны, но и противоречивы. Только работа *Heider* (1927) дала серьезный сдвиг в наших познаниях о нервной системе гребневиков.

У них имеется типичное субэпителиальное сплетение из многоугольных ячеек, образованных мультиполярными нервными клетками и их отростками (рис. 3). Соответственно восьми меридиональным рядам гребных пластинок ячейки сплетения вытягиваются в продольном направлении, а сами нервные клетки становятся большей частью биполярными. Таким путем получается восемь тяжей особой «волокнуистой ткани» (Stranggewebe), сходящихся к аборальному полюсу, т. е. к статоцисту. Основание каждой гребной пластинки окружено нервными клетками волокнуистой ткани. Такое же кольцо «волокнуистой ткани» окаймляет рот.

Нервная система *Stenophora* представляется нам в виде рыхлого субэпителиального сплетения, которое образует местные сгущения вокруг рта и соответственно восьми меридиональным ребрам.

Только у одной формы, а именно у ползающего аберрантного гребневика *Coeloplana* на аборальной стороне имеется еще четыре нервных узелка, или сгущения нервной ткани.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА ИЗ НЕРВНЫХ ТЯЖЕЙ И ГАНГЛИЕВ

ТИП ЧЕРВЕЙ (VERMES)

У низших червей, а именно *Platodes*, большинство нервных клеток расположено еще на всем протяжении нервных стволов. У высших червей нервные стволы оголяются от нервных клеток, которые собираются в ганглии. Радиальное расположение нервных элементов, замечаемое у кишечнополостных, здесь постепенно заменяется билатеральным. Общая схема строения нервной системы червей такова. Надглоточный нервный узел или окологлоточное нервное кольцо посылают от себя как вперед, так и назад несколько нервных стволов. Передние стволы короче и слабее задних. Среди задних стволов одна пара приобретает обыкновенно большую мощность. На протяжении этих стволов могут вставляться еще ганглии сбиранием клеток с поверхности стволов в группы.

Класс *Turbellaria*

Не вдаваясь в данный момент в разбор вопроса о том, какая из групп ресничных червей является наиболее примитивной и исходной, можно, однако, сказать, что нервная система *Polyclada* носит наиболее выраженный радиальный характер; притом по *Lang* эта радиальность обнаруживается по отношению к той же главной оси, вокруг которой радиально расположены различные органы у некоторых кишечнополостных, а именно *Stenophora*, очень близких по своему строению к *Polyclada*.

У наиболее просто организованных из бескишечных *Turbellaria* (*Acoela*), например у рода *Nemertoderma*, имеется лишь такое же диффузное нервное сплетение, без всяких намеков на централизацию, как у кишечнополостных. Сплетение равномерно распростра-

нено по всему телу под кожей, не образуя явственных стволов и комиссур. На переднем конце тела находится статоцист с прилежащим к нему небольшим скоплением ганглиозных клеток с четырьмя нервами. У других турбеллярий на этом месте развивается зачаток мозга, так что статоцист, т. е. измененный аборальный орган гребневиков, дает толчок к возникновению церебрального ганглия. Такое же строение нервной системы имеет и один представитель Alloocoela, *Hofstenia atroviridis*.

У всех Turbellaria, в том числе и у Polyclada, имеется уже в теле одно ясно обособленное скопление ганглиозных клеток: *мозг*, или *мозговой ганглий*. Скопление это имеет неявственно выраженный парный характер. Обособление мозга хорошо сказывается уже в том, что вокруг него имеется специальная тонкая соединительно-тканая оболочка, отграничивающая его от окружающей паренхимы. Положение ганглия находится у Polyclada в известной зависимости от формы тела животного. Мозг лежит всегда (кроме *Oligocladus*) впереди рта, причем у форм с более или менее округлым телом он помещается далеко от переднего конца, ближе к центру; по мере вытягивания тела и все большего развития билатеральной симметрии мозг перемещается к переднему полюсу животного. Мозг помещается приблизительно на равном расстоянии от спинной и брюшной стороны тела.

У Polyclada имеется переход от радиально построенных животных с нервным центром в середине аборальной стороны тела (как аборальный орган чувств у *Stenophora*) к животным, которые приобрели билатеральное строение, причем один из радиусов сделался передним концом тела. Такая упроченность направления движения привела и к соответственному перемещению нервного центра. Последнее было вызвано стремлением удовлетворить известной физиологической потребности, по которой нервный центр должен помещаться в части тела, обращенной при движении вперед.

У Polyclada с приблизительно центральным мозгом радиальность строения еще хорошо видна в расположении отходящих от него нервных стволов (рис. 4). Таково оно, например, у описанной Л а н -

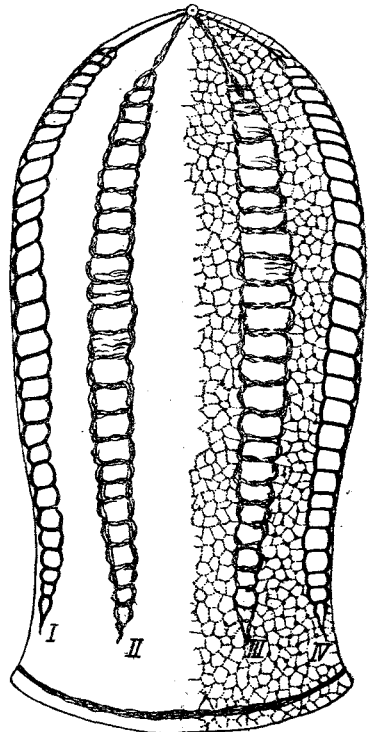


Рис. 3. Нервная система гребневика *Beroë*.

Тяжи нервных клеток, окружающие основания гребных пластинок изображены только на четырех (I—IV) квадрантах, обращенных к зрителю; общее нервное сплетение показано лишь на правой стороне рисунка, внизу видно нервное околоторотовое кольцо (по Гейде ру).

гом *Planocera graffii*. От парного мозгового узла отходят во все стороны наподобие лучей до 11 пар нервных тяжей, да, кроме того, еще один тонкий непарный передний нерв. Наиболее сильно развита самая задняя пара стволов — продольные нервы. Эта пара снабжает нервами всю заднюю половину тела вместе с наружными половыми органами, а также и стенки глотки. Вперед от мозга отходит одна пара тонких чувствительных нервов к глазам и щупальцам. Из прочих стволов пять пар наиболее мощных отходят прямо от мозга

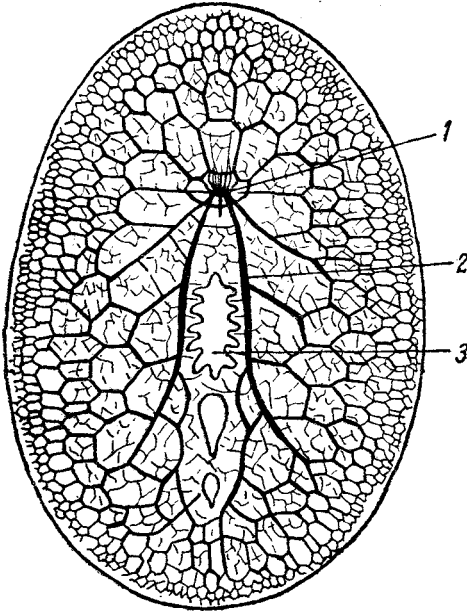


Рис. 4. Нервная система Polyclada.

На фоне общего нервного сплетения выделяются мозговой узел (1) и два боковых нервных тяжа (2); 3 — глотка (по Лангу).

и соединены общей поперечной комиссурой. Прочие стволы отходят уже не непосредственно от мозга, а от только что описанных пяти пар.

Вслед за первой поперечной комиссурой располагается вторая, а далее еще несколько, образующих в общем правильную сеть, с ячейками, постепенно уменьшающимися по направлению к периферии тела, где эта сеть в конце концов теряется под эпителием. Все указанные части нервной системы (кроме мозга) лежат ближе к брюшной стороне и образуют брюшную группу нервов. Кроме того, имеется еще спинная нервная сеть, такой же конфигурации, как брюшная, но несравненно нежнее. В ней тоже выступают среди прочих два несколько более толстых внутренних продольных нерва, отвечающих брюшным продольным нервам. Обе сети соединяются друг с другом кое-где тонкими дорзовентральными перемычками. Ганглиозные клетки, довольно многочисленные, разбросаны на всем протяжении нервной сети, вследствие чего нервные стволы Polyclada правильнее называть нервными тяжами.

У некоторых форм (*Anonytus*) Ланг предполагает еще существование краевого нерва, идущего по периферии тела. Этот факт кажется Лангу имеющим известное филогенетическое значение, ибо напоминает нам нервное кольцо медуз.

У Polyclada с вытянутым в длину телом (некоторые Leptoplanidae, Cestoplanidae и др.) мозг перемещается к переднему концу животного, что тотчас же отражается на системе отходящих от мозга

нервов, нарушая ее лучистость. Оба задних продольных нерва получают непомерный перевес над остальными, так что вся нервная система кажется состоящей только из мозга и пары боковых нервных стволов.

У водных *Triclada* собрание нервных клеток и волокон в стволы с перемычками между ними еще более выражено и получающаяся нервная решетка приобретает более правильный характер. Подкожное нервное сплетение водных *Triclada* обычно дифференцируется в три пары продольных стволов (рис. 5).

Пара брюшных нервных стволов проходит через все тело, сближаясь на переднем его конце для образования мозга (рис. 6). Брюшные стволы соединены множеством (35—75) поперечных комиссур и посылают от себя соответственно местам отхождения комиссур боковые нервы в стороны. На протяжении этих стволов рассеяны ганглиозные клетки, особенно многочисленные в местах отхождения комиссур и боковых нервов; здесь образуется даже нечто вроде мелких парных ганглиев. Кроме различных более мелких нервов, от мозга отходят над брюшными стволами два продольных спинных более тонких стволика, находящиеся в связи с брюшными при помощи дорзовентральных перемычек, и парный краевой нерв. Последний не участвует в образовании мозга и в виде кольца окаймляет периферию тела. Это сплошной кольцевой нерв, парность которого есть следствие сильного вытягивания тела в продольном направлении. Как брюшные, так и спинные стволы соединяются многочисленными комиссурами с кольцевым нервом, так что в результате получается как бы решетчатый нервный остов, охватывающий все тело. Возможно, что спинные стволы *Triclada* соответствуют двум внутренним продольным нервам спинной нервной сети *Polyclada*.

У наземных *Triclada* нервная система в некоторых отношениях сильно изменена. У них имеется гомологичная таковой водных *Triclada* решетка подкожных продольных и поперечных нервных стволов, причем количество продольных стволов здесь часто значительно более велико — признак меньшей концентрации сплетения.

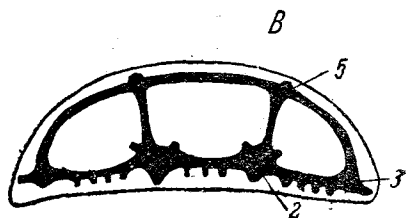
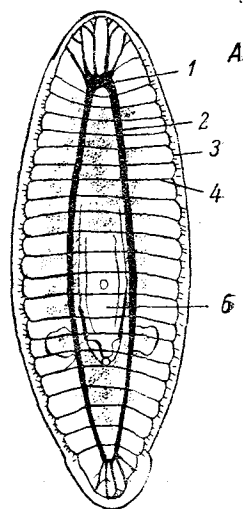


Рис. 5. Нервная система *Turbellaria Triclada*. А — вид цельного животного; В — поперечный разрез животного.

1 — мозговой узел; 2 — брюшные нервные стволы; 3 — краевой кольцевой нерв; 4 — поперечные нервные комиссуры; 5 — спинные нервные стволы; 6 — глотка (из Ланга).

Но, кроме того, на брюшной стороне тела *Geoplanidae* имеется лежащее глубоко в паренхиме второе нервное сплетение. У водных *Turbellaria* оно отсутствует. Это глубокое сплетение (рис. 8, *B*) выражено либо в виде сплошной узко-ячеистой нервной пластинки, состоящей из перекрещивающихся продольных и поперечных волокон, либо на его фоне вырисовывается пара мощных брюшных стволов.

Усиленное развитие здесь нервной системы, вероятно, находится в связи с усилением брюшной мускулатуры, вызываемым ползанием *Triclada* по суше.

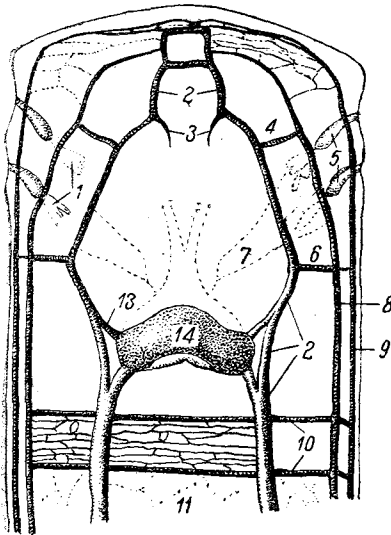


Рис. 6. Нервная система переднего конца тела *Bothrioplana semperi*.

1 — железки, открывающиеся в мерцательные ямки; 2 — брюшные продольные нервы; 3 — их нервные веточки; 4 и 6 — поперечные комиссуры; 5 — мерцательные ямки; 7 — нервы, идущие к ямкам; 8 — брюшные латеральные нервы; 9 — латеральные нервы; 10 — брюшные части кольцевых комиссур; 11 — диагональные волокна; 12 — передние корешки брюшных латеральных нервов; 14 — головной мозг (из К ю н е т а л я).

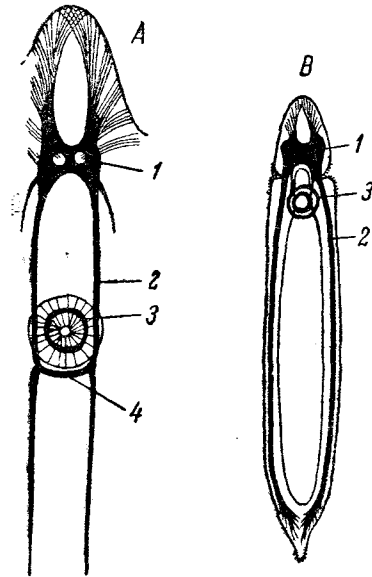


Рис. 7. Нервная система *Turbellaria Rhabdocoela*. А — *Mesostoma*; В — *Prorhynchus*.

1 — мозговой узел; 2 — брюшные продольные стволы; 3 — глоточное кольцо; 4 — заднеглоточная комиссура (по Л а н г у).

Следует отметить, что у многих *Triclada* боковые нервы отходят от главных стволов очень симметрично, в соответствии с строго симметричным и повторяющимся расположением дивертикулов кишечника и частей полового аппарата. Так, у *Gunda (Procerodes) segmentata* соответственно каждому промежутку между двумя следующими друг за другом ветвями кишки располагается поперечная комиссура между двумя продольными стволами, и здесь же берет начало пара тонких боковых нервов. Вследствие этого животное

приобретает в значительной мере сегментированный характер — обстоятельство, проливающее свет на способ происхождения метамерии у кольчатых червей и других сегментированных форм.

У *Rhabdocoela* (рис. 7) мозг, состоящий из связанных между собой двух половин, лежит всегда более или менее у переднего конца тела. Нервы, отходящие от мозга к переднему концу тела, нередко сразу рассыпаются веером на пучки тонких веточек, так что число передних нервов делается трудно установившим. В других случаях (*Pterastericola*, по Беклемишеву, 1918, *Otomesostomum*, по Новстону, 1918) можно определенно говорить о двух парах передних чувствительных нервов, из которых одна идет прямо вперед, другая же направляется кверху.

Число отходящих назад названных стволов у *Rhabdocoela* варьи-

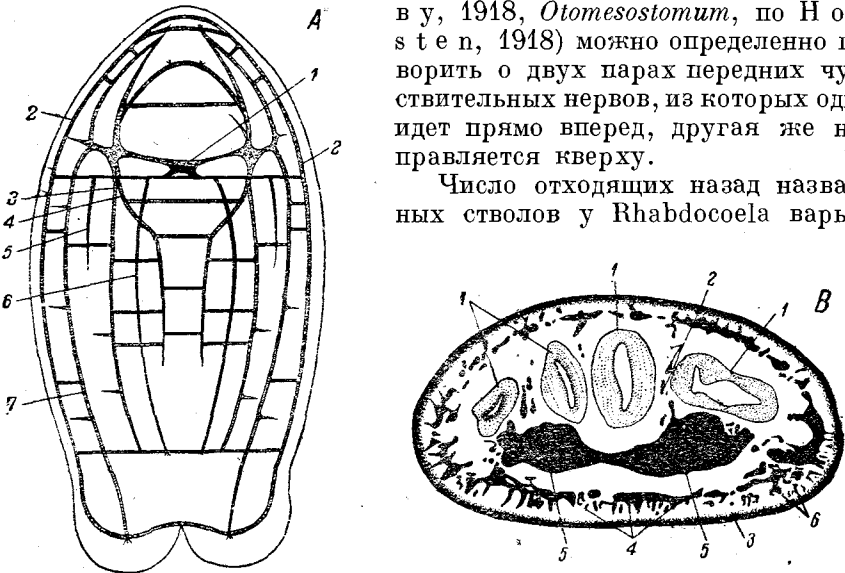


Рис. 8. А—схема нервной системы *Polychoerus caudatus* (Acoela).

1—зачаточный мозг; 2—краевой нерв; 3—7— пять пар позадимозговых нервных стволов, между которыми имеются поперечные комиссуры. Нервная система представляет сложное сплетение стволов и комиссур, в построении которого мозг не играет господствующей роли.

В — поперечный разрез *Geoplana whartoni* (Triclada Terricola).

1 — разрез ветвей кишечника; 2 — нервы, соединяющие глубокое сплетение с внутренним кожным сплетением; 3 — наружное кожное сплетение; 4 — внутреннее кожное сплетение; 5 — глубокое внутриаренхимное сплетение; 6 — нервы, соединяющие наружное кожное сплетение с внутренним (из Зенкевича).

рует, обнаруживая постепенную концентрацию нервной системы. У *Catenulidae* имеется четыре пары продольных стволов, у многих *Rhabdocoela* число их падает до трех пар, у *Mesostomum* присутствует всего две пары (боковые и брюшные), а у *Macrostomum* даже всего одна пара (брюшные стволы).

Довольно сильные отличия от ветвистокшечных турбеллярий обнаруживает система комиссур между продольными нервами *Rhabdocoela*. Только у *Prorhynchus putealis* число их так же велико и расположение приблизительно такое же. Обычно имеется всего три комиссуры между стволами, а у *Eumesostomini* — даже всего одна, немного позади мозга.

Из отходящих от обоих брюшных продольных стволов нервов наибольшее постоянство обнаруживают два глоточных нерва, которые в стенках глотки образуют (как и у многих *Triclada*) глоточное кольцо, дающее от себя сложную систему веточек. Отметим, что присутствующая у многих *Rhabdocoela* (например *Mesostoma*) позади глотки заднеглоточная комиссура продольных стволов придает части продольных стволов, лежащей впереди нее, вид околוגлоточных комиссур высших червей.

Сравнение групп *Polyclada*, *Triclada* и *Rhabdocoela* показывает, как радиальное расположение нервов вокруг dorзо-вентральной оси, имеющееся у *Polyclada*, сменяется билатеральным, но вместе с тем отчасти и радиальным, однако уже вокруг другой, а именно продольной оси тела у *Triclada* и *Rhabdocoela*. В самом деле, от мозга отходят назад четыре нерва: два нижних и два верхних, более тонких. Еще сильнее эта радиальность расположения нервов вокруг продольной оси свойственна любопытным *Acoela*. Отмеченное еще Г р а ф ф о м (1904—1905), обстоятельство это указывается и Б е к л е м и ш е в ы м (1915) у *Aechmalotus pyrula*.

Мозг *Acoela* (рис. 8, А) разделяется в поперечном направлении на два участка, передний (так называемые «фронтальные ганглии») и задний («главные ганглии»). Оба участка соединены короткими и толстыми комиссурами. Фронтальный отдел мозга иннервирует переднюю часть тела при помощи четырех или более пар коротких нервов. В количестве и мощности нервов, отходящих от мозга кзади, наблюдаются вариации. Большею частью (*Convoluta* и др.) имеется пять пар нервов: медианные спинные, латеральные спинные и краевые нервы отходят от спинной поверхности мозга, латеральные брюшные и медианные брюшные от нижней поверхности мозга. У *Aechmalotus* число нервов понижается до четырех пар, весьма правильно радиально расходящихся от мозга (повидимому, происходит слияние латеральных спинных нервов с краевыми). Разница в толщине отдельных стволов не так резка, как у *Triclada* и *Rhabdocoela*, причем перевес над остальными получает то пара брюшных, то пара латеральных спинных стволов.

Признавая *Polyclada* за наиболее примитивную группу *Turbellaria* (взгляд очень широко распространенный, хотя и не общепризнанный), можно следующим образом схематически набросать картину дифференцировки нервной системы в пределах данного класса. Исходной формой является свободноподвижная цёлентерата, плавающая оральным полюсом вперед. В качестве нервной системы она обладает общим подкожным нервным сплетением, которое образует местные сгущения в центре аборального полюса и по периферии оральной стороны тела — нервное кольцо. Подобная форма оседает на дно, сплющивается и переходит к ползанию на нижней стороне тела. При этом происходит концентрация нервных клеток и собирание нервных волокон в пучки. На фоне нервного сплетения вырисовывается венец нервных тяжей, расположенных вокруг аборального полюса и расходящихся радиально к краям тела. В месте со-

единения этих тяжей, т. е. в центре аборального полюса, сгущение нервного сплетения превращается в мозговой узел. Ползание сначала совершается любым краем тела вперед, и мозг удерживает свое центральное положение. Один из краев приобретает преобладающее значение, становясь передним, и этим вызывается смещение мозга к данному краю. При этом естественно, что, если мозг не меняет своей ориентировки, то нервные тяжи, расположенные между ним и передним краем тела, укоротятся, задние же, наоборот, приобретут наибольшую длину. Вместе с тем нервная система получает билатеральную структуру. Нервное кольцо цёлентераты дает краевой нерв *Turbellaria*.

Следует заметить, что нарисованная здесь картина, принимаемая в общем Лангом, хорошо согласуется со строением нервной системы *Polyclada*. У *Rhabdocoela* радиальное расположение нервов наблюдается вокруг продольной оси тела, так что, согласно с мнением Граффа, следует принимать соответствие продольной оси тела у *Rhabdocoela* и у их предков среди *Coelenterata*. Эти две точки зрения, Ланга и Граффа, находятся в известном противоречии.

Reisinger (1925), Беклемишев и Hanström (1928) принимают для *Triclada*, *Rhabdocoela* и *Acoela* следующие главные этапы эволюции. Первоначально диффузное нервное подкожное сплетение концентрируется в систему продольных стволов и поперечных перемычек, образующих под покровами тела нервную прямоугольную решетку, или ортагон. Число продольных нервов, входящих в состав ортагона, сначала велико, но потом постепенно уменьшается, низводясь до одной пары. Мозговой ганглий лишь частично образуется за счет схождения продольных стволов ортагона на переднем конце; главным же образом в основе его развития лежит статист с принадлежащими к нему ганглиозными клетками. Поэтому часть стволов ортагона (например краевые нервы) идет независимо от мозга и продолжается за пределы его к переднему концу тела.

Класс Trematodes

Нервная система сосальщиков может быть без особых натяжек произведена от таковой *Turbellaria*, специально же от *Rhabdocoela*, причем главные отличия ее заключаются, с одной стороны, в упрощении, вызванном паразитическим образом жизни, с другой стороны — в известной специализации. Эта специализация сказывается в усиленном развитии частей нервной системы, иннервирующих столь важные для паразитов органы прикрепления, т. е. присоски.

У *Monogenea* мозг состоит из пары ганглиев, соединенных поперечной комиссурой и лежащих над глоткой. Вперед от него идут три (реже четыре) пары нервов, лучше всего развитых у *Tristomum molae* (рис. 9), описанной Лангом (1880). У *Polystomum integerrimum* (Андрэ, 1910) эти нервы, подобно тому как у *Rhabdo-*

coela, сразу рассыпаются на отдельные фибриллы. Назад от мозга отходят тоже три пары стволов: пара тонких дорзальных, пара наружных латеральных и пара внутренних латеральных, или брюшных. Последние наиболее мощно развиты, и мы без труда можем гомологизировать их главным стволам *Turbellaria*. Дорзальные стволы тоже отвечают тонким дорзальным нервам *Triclada* и *Rhabdocoela*. Труднее поддаются гомологизации наружные латеральные стволы, которые могут соответствовать либо одной из задних пар нервов *Turbellaria*, либо их краевому нерву. Глотка иннервируется от брюшных стволов или прямо от мозга (это встречается и у *Rhabdocoela*). На заднем конце тела брюшные стволы

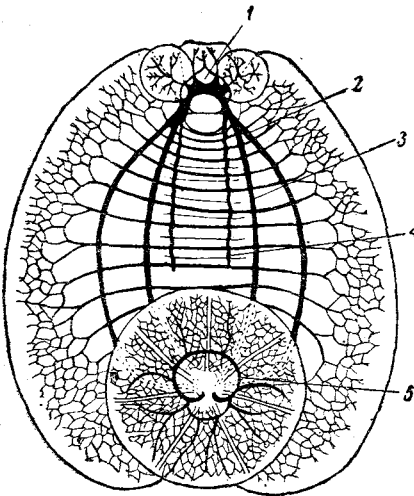


Рис. 9. Нервная система *Tristomum molae*.

1 — мозговой узел; 2, 3 и 4 — три пары продольных нервных стволов; 5 — нервное кольцо присоски (по Лангу).

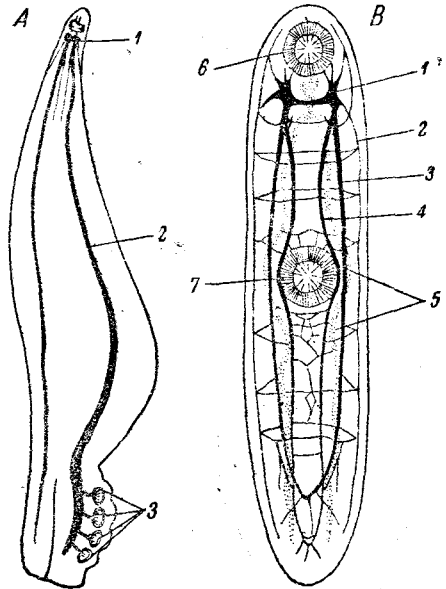


Рис. 10. А — нервная система *Pleurocotyle* (*Monogenea*), развитая асимметрично на правой и левой стороне тела.

1 — мозговой ганглий; 2 — боковые нервные стволы; 3 — присоски и их нервы.

В — нервная система *Trematodes Digenea*.

1 — мозговой узел; 2, 3 и 4 — три пары продольных нервных стволов; 5 — кишечник; 6 — ротовая присоска; 7 — брюшная присоска. (А — из Бронна, В — из Ланга).

Polystomum входят в присасывательный диск и образуют там мощное кольцо с ганглиями соответственно шести присоскам. Все продольные стволы соединены многочисленными поперечными коммиссурами.

Из различных уклонений от общей схемы укажем прежде всего на *Temnoscephala*. Хотя эта группа состоит не из паразитов, а из наружных квартирантов тропических ракообразных, т. е. имеет наиболее похожий на *Turbellaria* образ жизни, нервная система *Temnoscephala* обнаруживает своеобразные черты. Она характери-

зается мощностью передних нервов, что находится в связи с присутствием на переднем конце *Temnoscephala* пяти особых щупалец.

Таким образом, промежуточность положения *Temnoscephala* между *Turbellaria* и *Trematodes* выражается и в некотором своеобразии их нервной системы.

Другое уклонение наблюдается у *Pleurocotyle* (рис. 10, А), формы с односторонне развитыми задними присосками. Здесь брюшной ствол лишенной присосок стороны отличается от другого своей нежностью и тонкостью, т. е. асимметрия строения переходит и на нервную систему.

У *Digenea* (рис. 10, В) мозг залегает между передней присоской и глоткой и лишь в редких случаях (*Dicrocoelium lanceatum*) сохраняет все три пары передних нервов. Чаще всего одна пара их исчезает (*Fasciola hepatica* и др.), нередко же остается всего одна пара (*Amphistomum conicum*). Система поперечных комиссур между задними продольными стволами большею частью более или менее сильно редуцируется; число их варьирует от 5 до 40. Сами стволы остаются те же. Ганглиозные клетки собраны главным образом в мозгу, но могут находиться и на протяжении стволов, образуя даже местами (у основания присосок) маленькие ганглии.

Классе Cestodes

Нечленистые ленточные глисты, или *Cestodaria*, а именно *Amphilina* и *Gyrocotyle* обладают парой боковых нервных стволов, напоминающих расположение нервов у *Trematodes Digenea*. Как на переднем, так и на заднем конце тела оба ствола соединяются друг с другом при помощи явственной комиссуры. На переднем (см. ниже) конце *Gyrocotyle*, снабженном так называемой розеткой, эта комиссура имеет характер сложно устроенного нервного кольца.

У не имеющих головки ремнецов (*Ligula*) от головного мозга отходит назад 12 продольных нервов, два из которых значительно толще других. У прочих *Cestodes* число продольных стволов обычно становится меньше (чаще всего 10), причем в мелких деталях их расположения могут быть вариации. Между продольными стволами, как у *Trematodes*, есть поперечные перемычки, но лишь неподалеку от мозга.

Очень хорошее описание нервной системы *Taenia (Moniezia) expansa* дает W. T o w e r (1900). Нервная система сколекса (рис. 11) состоит прежде всего из пары крупных ганглиев, соединенных волокнистой комиссурой. Каждый ганглий луковицеобразен, и обе луковичи соприкасаются своими тупыми концами. Узкие концы обеих лукович сообщаются друг с другом при помощи двух дугообразных комиссур, спинной и брюшной, так что в общем вокруг ганглиев получается периферическое нервное кольцо. Впереди этого кольца, на уровне переднего края присосок, имеется второе кольцо, меньшего диаметра, с четырьмя мелкими ганглиями на нем, соответствующим

щими присоскам. Оба эти кольца соединены четырьмя парами тонких нервов; отходящих от описанных ганглиев.

Очевидно, что из всей нервной системы сколекса только два главных ганглия могут быть гомологами мозговых узлов Trematodes. Прочие части нервной системы, т. е. два кольца и четыре мелких узелка, представляют собою новообразования, возникшие в связи с развитием на сколексе четырех радиально расположенных присосок.

Назад от заднего мозгового кольца направляются шесть продольных нервов. Четыре из них тонки, прочие два несравненно толще и берут начало от наружных концов мозговых ганглиев; они проходят по боковым краям члеников цепочки снаружки от каналов выделительной системы (у других Cestodes С о h n, 1897, и N i e m i e s, 1888, описывают рядом с главными боковыми нервами по два дополнительных при каждом из них). Все стволы тянутся через всю цепочку, причем у заднего края каждого членика все они связываются кольцевой комиссурой. На месте пересечения комиссуры с шестью продольными нервами имеются нервные узелки, более крупные на боковых стволах. Кроме того, на уровне половой клоаки каждый боковой нерв обнаруживает опять-таки маленькое скопление нервных клеток, половой ганглий, от которого берет начало половой нерв.

С о h n, повидимому, неправильно считает оба мозговых ганглия за простую комиссуру между обоими боковыми стволами. Ввиду большого скопления ганглиозных клеток в этой «комиссуре» и ввиду ее парного характера, справедливее считать ее за

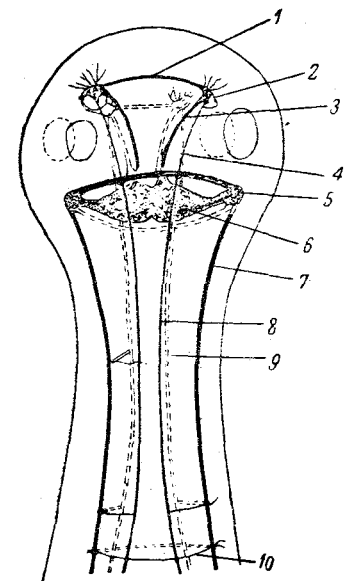


Рис. 11. Нервная система *Moniezia expansa*.

1 — переднее кольцо и его мелкие ганглии (2); 3 и 4 — нервы, идущие от переднего кольца к заднему кольцу и мозговому ганглию; 5 — мозговой ганглий с его краевыми вздутиями (6); 7—9 — три пары продольных нервов; 10 — кольцевые комиссуры между продольными нервами (с изменениями по Т о у э р у).

главный центр координации всей деятельности животного, за мозг.

До сих пор мы гомологизировали ганглии головки Cestodes с мозгом Trematodes, придерживаясь общепринятой ориентировки тела Cestodes, по которой сколекс отвечает переднему концу сосальщиков. Однако нельзя умолчать о попытках диаметрально противоположной ориентировки Cestodes. Такую попытку делают С о h n (1907) и затем К о f o i d и W a t s o n (1910) на основании изучения нечленистого ленточного глиста *Gyrocotyle*. На одном конце *Gyrocotyle*, очень подвижном, имеется одна присоска, а на противоположном конце очень сложный прикрепительный диск, или ро-

зетка. Нормально червь прикрепляется к стенкам кишечника хозяина (*Chimaera*) своей розеткой, тогда как другой конец его производит ясные ощупывательные движения. На основании этого указанные авторы приравнивают свободный, снабженный одной присоской, конец *Gyrocotyle* (а через него и всех прочих Cestodes) головному концу Trematodes Monogenea, тогда как розетка *Gyrocotyle* и сколекс других Cestodes отвечают комплексу задних присосок Monogenea. В таком случае приходится изменить и всю интерпретацию нервной системы. Нервные узлы и кольца сколекса Cestodes должны отвечать не мозгу Trematodes, а тем присосковым ганглиям и кольцу, которые имеются на заднем конце тела у Trematodes Monogenea. В пользу этого толкования К о f o i d и W a t s o n приводят еще то обстоятельство, что два боковых нервных ствола, идущих от ганглиев розетки *Gyrocotyle* к его свободному концу, соединяются там при помощи толстой комиссуры, образуя тем самым подобие мозгового узла Trematodes (например *Tristomum*). Серьезным возражением против такого толкования является присутствие у Cestodes на конце последнего членика цепочки выделительного отверстия. Между тем, выделительная пора обозначает собою у всех Trematodes задний конец тела.

Поэтому мы ограничиваем толкование американских авторов одним родом *Gyrocotyle*, не распространяя его на прочих Cestodes. По исследованию Б у х о в с к о г о (in litteris) имеется основание к сильному сближению *Gyrocotyle* с Monogenea. Относительно же прочих Cestodes мы придерживаемся общепринятой ориентировки.

Класс Nemertini

Нервная система немертин по расположению двух главных стволов подходит к таковой Turbellaria Triclada. Она состоит из мозга, расположенного над передним концом кишечника, и из двух толстых боковых стволов, проходящих через все тело. На заднем конце последнего, над порошицей, эти стволы нередко переходят один в другой.

Г о л о в н о й м о з г (рис. 12) состоит из двух половин, каждая из которых образована двумя тесно спаянными ганглиями, спинным и брюшным. Оба спинных соединены поперечной спинной, оба брюшных такой же брюшной комиссурой, так что в результате мозг образует нечто вроде кольца. Через отверстие кольца проходит влагаллице хобота, охватываемое мозгом со всех сторон. Относительная величина ганглиев мозга, толщина комиссур и общие размеры мозга по отношению к величине всего тела не представляют ничего постоянного даже в пределах одного рода (например *Carinella*). В общем можно, однако, сказать, что у высших немертин (Heteronemertini) спинные ганглии сильно превалируют по величине над брюшными. У некоторых Nemertini размеры мозга сильно увеличиваются оттого, что внутрь него внедряются особые парные органы чувств — церебральные

органы, имеющие вид глубоких впячиваний головного эпителия. Просвет этих впячиваний, залегающий в мозгу, называется мозговым каналом. У большинства *Nemertini*, однако, церебральные органы лежат независимо от мозга, по бокам от него.

Боковые нервы. Отходящие от мозга боковые стволы снабжены на всем своем протяжении наружной обкладкой из ганглиозных клеток. Очень интересно наблюдаемое у разных *Nemertini* постепенное погружение стволков из покровов в глубь тела (рис. 13). На основании этого признака В ü r g e r построил даже

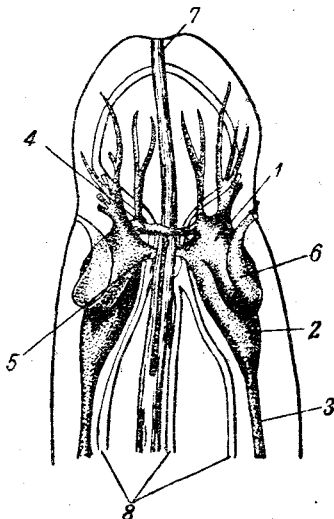


Рис. 12. Нервная система *Nemertini*.

1 — мозговой узел; 2 — задний отдел мозгового узла; 3 — боковые нервы; 4 и 5 — над- и подхоботная комиссуры между мозговыми узлами; 6 — церебральные органы; 7 — влагалище хобота; 8 — кровеносные сосуды.

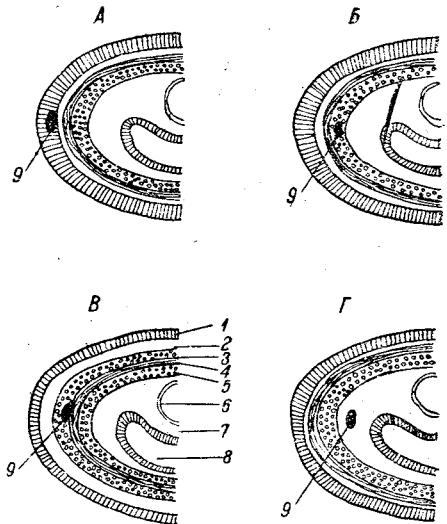


Рис. 13. Схемы поперечных разрезов через различные немертин для показания положения нервных стволов. А — *Carinina*; В — *Cephalothrix*; В — *Heteronemertini*; Г — *Hoplonemertini*.

1 — паружный эпителий; 2 — субэпителиальная мезенхима; 3 — наружные продольные мышцы; 4 — кольцевые мышцы; 5 — внутренние продольные мышцы; 6 — хобот; 7 — внутренняя мезенхима тела; 8 — средняя кишка; 9 — нервный ствол (из В ю р г е р а).

всю систематику немертин. Первичные отношения имеют место у *Protonemertini*, где нервные стволы лежат либо в самом эпителии (*Carinina*), либо непосредственно под ним, между ним и кожно-мускульным мешком (*Carinella*). У *Mesonemertini* стволы лежат в самом кожно-мускульном мешке, среди его продольных волокон (*Cephalothrix*). Интересный случай представляет собою один род (*Carinoma*), у которого в переднем конце тела нервные стволы лежат кнаружи от кольцевых мышц, далее кзади — среди них, а, начиная с середины тела, уже под кольцевыми мышцами. Таким образом

в передней половине своего тела *Carinoma* принадлежит к протонемертинам, в задней — к мезонемертинам. У *Neoploneimertini* стволы помещаются еще глубже, в паренхиме внутрь от продольных мышц (*Amphiporus*, *Tetrastemma*, *Drepanophorus* и др.). У последнего отряда, *Heteroneimertini*, стволы тоже скрыты глубоко под эпителием, но путем совершенно иного процесса, чем у обоих предыдущих отрядов. Они лежат кнаружи от кольцевых мышц, но между ними и эпителием вставляется слой соединительной ткани и еще новый наружный слой продольных мышц (*Polia*, *Lineus*, *Cerebratulus*). Здесь стволы по отношению к кольцевой мускулатуре остаются в том же положении, как у *Protonemertini*, не мигрируют, и кажущееся погружение их происходит вследствие чрезвычайного утолщения наружных слоев тела.

С п и н н о й н е р в. *Hübner* (1880) первый нашел, что от мозга отходит, кроме боковых, еще спинной нерв, следующий назад по медианной спинной линии. Этот нерв явился даже одним из поводов к крайне мало обоснованному предположению *Hübner* о том, что *Nemertini* являются отдаленными прародителями позвоночных: спинной нерв — зачаток спинного мозга.

Правильнее считать спинной нерв за резко дифференцированный участок имеющегося у немертин нервного сплетения. Нерв отходит от спинной церебральной комиссуры.

Б р ю ш н о й н е р в. *Vünger* нашел под кишечником у *Carinoma* еще особый брюшной нерв, начало которого неизвестно. Следовательно, в результате можно сказать, что в наиболее полном своем виде нервная система немертин представлена, помимо мозга, четырьмя продольными нервными стволами, расположенными в четырех квадрантах тела.

Гомологируя парный мозговой ганглий таковому типичных плоских червей, мы получаем здесь следующие интересные отношения. Поперечная комиссура, соединяющая у *Platodes* обе половины мозгового ганглия, у *Nemertini* расщепляется проходящим через нее влагалитцем хобота на две, спинную и брюшную. Таким образом возникает нервное кольцо, очень похожее по внешнему виду на окологлоточное кольцо некоторых высших червей, но имеющее иное морфологическое значение, ибо оно формируется не вокруг пищевода, а вокруг хоботкового впячивания.

Весьма интересно, что в спинных ганглиях мозга имеются две боковых группы мелких, богатых хроматином клеток, напоминающих «глобулы» — *corpora pedunculata* кольчатых червей, хотя *Nantsgröm* (1928) и не решается утверждать наличие гомологии между этими образованиями.

Брюшные ганглии мозга дают два нерва к переднему отделу кишечника. Разветвления этих нервов можно проследить по краям рта и на стенках кишки. От комиссуры между брюшными ганглиями идут два мощных нерва к хоботу. Эту часть нервной системы следует отметить, как эквивалент стоматогастрической системы высших червей, членистоногих и моллюсков.

Класс Acanthocephala

Нервная система Acanthocephala может быть сведена к тому же общему типу, как у Platodes. Она, повидимому, претерпела сильные изменения вследствие перехода скребней к эндопаразитическому образу жизни. Полное отсутствие кишечника, при недостаточно выраженном сходстве остальной организации с другими группами червей, сильно затрудняет ориентировку и гомологизацию нервной системы скребней.

Единственный ганглий скребней (рис. 14) более или менее отодвинут от переднего конца тела и находится внутри, а именно ближе к заднему концу хоботного влагалища. В отличие от мозгового ганглия ранее рассмотренных групп он не обнаруживает следов парности. Это продолговатое, овальное тело,

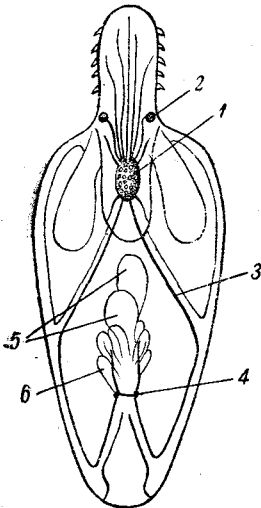


Рис. 14. Нервная система самца Acanthocephala.

1 — нервный узел; 2 — чувствительные сосочки; 3 — боковые нервы; 4 — половые ганглии; 5 — семенники; 6 — цементные железы. (Оригинал.)

состоящее из значительного числа крупных ганглиозных клеток. По van Cleave у *Eorhynchus gracilientis* в этом ганглии насчитывается 108 клеток, т. е. более трети общего числа клеток, имеющих во всем теле животного. У *Macracanthorhynchus* ганглий состоит из 86 клеток (Kaiser), но число отходящих от него волокон не превышает 60. Как от переднего, так и от заднего конца ганглия отходит по группе нервов. Среди передних нервов выделяется пара имеющих чисто чувствительный характер. На препаратах, окрашенных Neutralrot, Догелю удалось проследить их вплоть до пары чувствительных сосочков, лежащих в коже при самом основании хоботка. Кроме того, от ганглия идут вперед еще несколько нервов. Из нервов, направляющихся от ганглия назад, особенного развития достигает пара боковых нервов, каждый из которых образован 16—18 нервными волокнами. Последние идут косо назад, покидают хоботное влагалище, пересекают полость тела, будучи окружены тонким футляром из мышц, и затем тянутся назад по внутренней стенке тела. На своем пути боковые нервы иннервируют мускулатуру туловища, а также посылают несколько веточек к ретракторам хоботка (*Macracanthorhynchus*). У самки боковые нервы заканчиваются, постепенно утончаясь, у самца же образуют довольно сложную нервную систему совокупительного аппарата. При этом оба нерва, достигнув заднего конца тела, поднимаются вновь вперед по стенкам совокупительной сумки вплоть до основания открывающегося в последнюю семензвергательного протока. Здесь они образуют вокруг протока нервное кольцо, на протяжении которого залегают по бокам два скопления нервных

клеток — половые ганглии. От кольца и ганглиев берут начало тонкие нервные веточки, иннервирующие мускулатуру мужских выводящих путей.

Принимая сходство скребней с Cestodes, можно гомологизировать их единственный ганглий с ганглием, лежащим в сколексе ленточных червей, а главные боковые нервы считать равноценными боковым стволам Cestodes.

Класс Nematodes

Нервная система Nematodes исследована главным образом на паразитических формах, тогда как мелкие свободно живущие виды в этом отношении еще крайне слабо изучены. По паразитическим

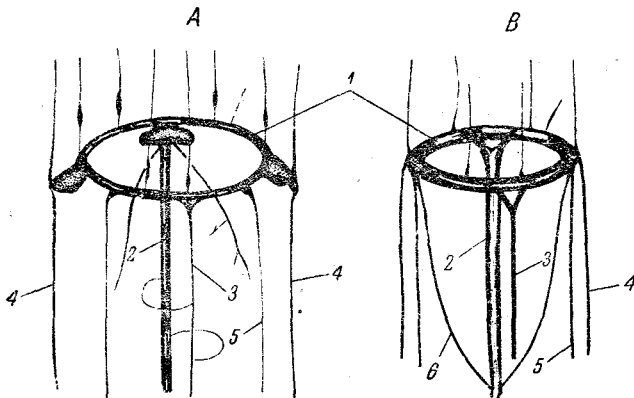


Рис. 15. А — нервная система *Ascaris*; В — нервная система *Oxyuris curvula*.

1 — окологлоточное нервное кольцо; 2 — брюшной нерв; 3 — спинной нерв; 4 — латеральные нервы; 5 — субдорзальные нервы; 6 — субвентральные нервы. (Оригинал.)

формам имеется длинный ряд сравнительно недавних работ. Основную работу по нервной системе *Ascaris* дал еще В ü t s c h l i в начале восьмидесятых годов, необычайно подробно и верно для того времени описавший ее. Из более новых авторов укажем на Н а т м а н н (1895), Z u r S t r a s s e n (1904) над *Anthraconema*, L o o s s над *Ankylostoma*, R a u t h e r (1906) над *Mermis*, ряд работ G o l d s c h m i d t над *Ascaris*, M a r t i n i (1916) над *Oxyuris*.

Варьируя в деталях, в общем нервная система Nematodes устроена довольно однотипно.

Нервное кольцо. Общий исходный пункт всех нервов представляет собою имеющееся у всех Nematodes окологлоточное нервное кольцо (рис. 15—16). Оно охватывает обыкновенно средний отдел пищевода и принималось ранее (но теперь не принимается) за главный нервный центр животного. Действительно, надо отметить, что само нервное кольцо содержит большую часть лишь не-

значительное число ганглиозных клеток, главная масса которых сосредоточивается в залегающих вокруг кольца и в тесном с ним соседстве отдельных ганглиях. На основании этого *Brandes*, *Goldschmidt* и другие склонны считать нервное кольцо за простую комиссуру между указанными ганглиями.

Только у свободных *Nematodes* нервные клетки расположены сплошным слоем вокруг пищевода, не образуя ганглиев. Здесь, следовательно, ганглиозные клетки входят в состав самого окологлоточного кольца. У других нематод происходит обособление отдельных ганглиев.

Ганглии нервного кольца. Наибольшее скопление клеток находится на брюшной стороне, где получается обычно двуплодной *ganglion ventrale*, более или менее тесно прилегающий к кольцу. У *Ascaris*, по *Goldschmidt*, он содержит 33 клетки. В некоторых случаях часть клеток по обе стороны ганглия несколько обособляется (*Mermis*), а иногда дело доходит и до выделения этих двух групп клеток в маленькие *g. postventralia* (*Anthraconema*). По бокам кольца располагаются парные *g. lateralia*, большую часть распадающиеся на несколько узелков. Трудно даже решить, следует ли считать все эти группы клеток (числом от 2 до 7 в группе) за отдельные узелки или правильнее соединять их под одним общим названием боковых ганглиев.

На спинной стороне кольца имеется маленький *g. dorsale*, либо в самом кольце, либо несколько позади него, на протяжении спинного нерва. Сплошь и рядом (*Ascaris*, *Ankylostoma*, *Mermis*) на месте его имеется всего две ганглиозные клетки.

Постоянство клеточного состава. Состав каждого ганглия из клеток весьма строго фиксирован. Постоянство клеточного состава *Nematodes* чувствовалось уже давно, но более подробно на этом интересном явлении остановились *Goldschmidt* (1909, 1910) и затем *Martini*. Все тело этих червей, а в том числе и нервная система, состоит из очень небольшого числа крупных клеток. *Goldschmidt* показал, что нервная система *Ascaris*, червя, достигающего 40 см длины, ограничивается какими-нибудь двумя сотнями клеток, а *Martini* (1916) показал состав нервной системы *Oxyuris curvula* из 247 клеток. Постоянство клеточного состава иногда даже выходит за пределы одного вида и простирается на несколько близких видов. Так, у *Ascaris megaloccephala* и *A. lumbricoides* нервная система состоит, клетка в клетку, из одного и того же числа, и притом одинаково расположенных элементов. Разница есть только в относительной величине и отчасти форме этих клеток.

Нервные стволы, отходящие от кольца. От кольца отходят две группы нервов, вперед и назад. Передняя группа нервов в громадном большинстве случаев состоит из 6 чувствительных нервов, расположенных в три пары и идущих к осязательным сосочкам трех губ: латеральные, субдорзальные и субвентральные нервы. Иногда (у *Ascaris*) присоединяется к ним еще два нерва.

Из идущих назад стволов наибольшего развития достигает срединный брюшной нерв (n. ventralis), берущий начало (часто двумя корешками) от g. ventrale и усеянный многочисленными нервными клетками.

У *Ascaris* его составляют 55 волокон, идущих от окологлоточного кольца, а также волокна лежащих на его протяжении клеток. Ему противостоит на спинной стороне n. dorsalis, значительно более тонкий и нередко (*Ascaris*) совсем лишенный ганглиозных элементов (содержит 13 нервных волокон).

У свободных Nematodes присутствие спинного нерва некоторыми оспаривается. Ф и л и пьев (1912) нашел его у *Paroncholaimus*, но отрицает какую бы то ни было связь его с окологлоточным кольцом, что нам кажется мало правдоподобным. Названные два нерва наиболее постоянны в своем ходе и расположении.

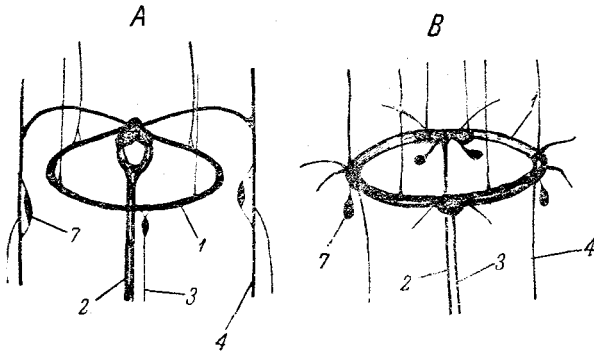


Рис. 16. А — нервная система *Ankylostoma*; В — нервная система *Anthraconema*.

Обозначения те же, что на предыдущем рисунке; 7 — латеральные ганглии. (Оригинал.)

Кроме них имеется система латеральных и сублатеральных нервов, различно расположенных. Чаще всего имеется два латеральных нерва, берущих начало от латеральных ганглиев (*Oxyuris*, *Ascaris*, *Anthraconema*). Но к ним очень часто присоединяются еще стволы, идущие сублатерально: одна пара над боковой линией (субдорзальные нервы), другая под нею (субвентральные нервы). В ходе этих нервов и степени их развития могут быть сильные различия. Они то тянутся далеко вдоль тела, то, как например субвентральные нервы *Oxyuris curvula* (рис. 15), быстро сливаются с вентральным нервом. У *Ankylostoma* субдорзальные нервы состоят всего лишь из одного нервного волокна, а латеральные совсем отсутствуют.

Медианные и сублатеральные стволы преимущественно двигательного характера, тогда как латеральные часто чувствительны.

Комmissуры. Спинной и брюшной нервные стволы на известных промежутках соединены друг с другом дуговыми коммиссурами. Любопытно, что коммиссуры правой и левой стороны располагаются асимметрично, и справа их на одну больше, чем слева.

Каудальная нервная система. В заднем конце тела между всеми или некоторыми из названных продольных стволов устанавливается система кольцевых комиссур, по ходу которых образуются скопления ганглиозных клеток, особенно мощные у самца, где эти ганглии заведуют иннервацией совокупительного аппарата. Чаще всего имеется циркуманальное кольцо, впереди которого лежит анальный ганглий, за ним каудальный, а по бокам может быть пара боковых анальных, или, по терминологии L o o s l у м б а л ь н ы х ганглиев.

Симпатическая нервная система ограничивается в своем распространении глоткой. У *Ascaris* она состоит из довольно мощного кольца, охватывающего заднюю треть глотки. От кольца отходят вперед и назад по одному продольному нерву. Кольцо посылает вперед единственный дорзальный нерв, связанный с субвентральными при помощи нервного сплетения, которое иннервирует мышцы глотки. На протяжении этих нервов лежит известное количество ганглиозных клеток.

Редукция нервной системы у *Buddenbrockia*. Обычно при редукции разных систем органов у эндопаразитов нервная система долго противится редукции. Однако и она может доходить до крайних степеней регресса, отличным примером чего служит *Buddenbrockia plumatellae*, паразитирующая в полости тела пресноводных мшанок. Это животное, описанное S c h r ö d e r (1914) и отнесенное им сначала к M e s o z o a, представляет собою двуслойный мешок, переполненный половыми клетками обоего пола. Под наружным эпителиальным слоем лежит четыре широких полосы продольных мускульных клеток, с которыми чередуются четыре узких линии. Каждая из этих линий занята рядом клеток с отростками на двух противоположных концах. Ни кишечника, ни нервного кольца нет вовсе. Единственные элементы, которые можно было бы толковать как нервные, это — четыре ряда клеток узких полос. Но отсутствие отходящих от них волокон и общий вид их говорят против этого, а сам S c h r ö d e r склонен считать их скорее за экскреторные клетки. Таким образом, мы видим, что этот паразит, судя по всему, совершенно утрачивает нервную систему.

Общий обзор. Вспатриваясь в расположение нервных стволов Nematodes, невольно обращаешь внимание на то, что околوجلочное кольцо является демаркационной линией, позади и впереди которой расположение это различно. Впереди кольца расположение нервов носит явно трехлучевой (три пары нервов), позади — столь же явно четырехлучевой (4 пары или 8 нервов) характер. Четырехлучевая симметрия задних стволов легко понятна, если мы примем во внимание цилиндрическую форму тела Nematodes и присутствие четырех продольных субкутикулярных валиков, делящих тело на квадранты. Что касается переднего конца тела, то здесь над общей четырехлучевой схемой строения тела Nematodes берет перевес трехгранное строение пищевода, которое отражается на образовании трех околоротовых губ, а также и на числе и расположении

передних нервов. В области нервного кольца две разных симметрии вступают друг с другом в борьбу.

Следует сказать, что некоторые авторы, например *Martini*, пытаются производить нервную систему нематод от таковой плоских червей. При этом предполагается, что парные брюшные и спинные нервы *Platodes* у нематод слились в непарные медианные стволы.

Классы Gordiacea, Priapulida, Kinorhyncha

Непосредственно вслед за нематодами будет уместным разобрать нервную систему нескольких групп, которые до последнего времени рассматривались как их возможные родичи, но положение которых

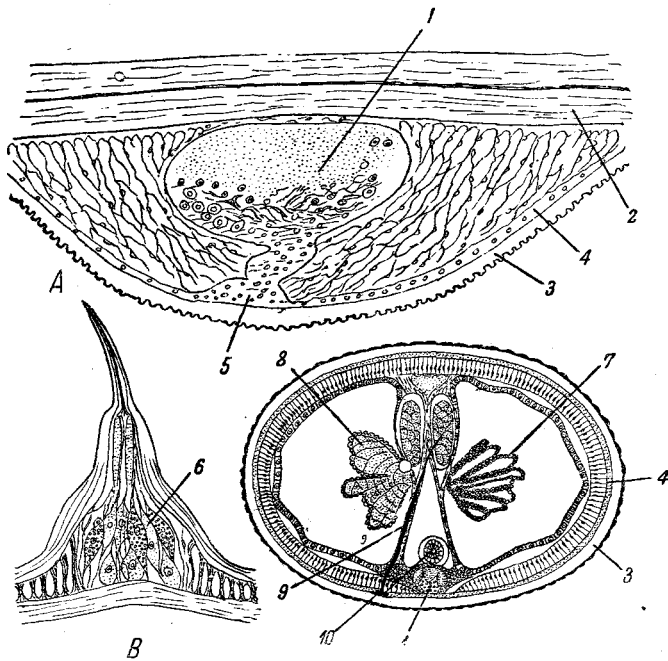


Рис. 17. А — поперечный разрез через брюшную стенку тела *Priapulid*; В — кожный сосочек *Priapulid* с осязательной щетинкой; С — поперечный разрез через самку *Gordiis*.

1 — брюшной нервный ствол; 2 — мускулатура; 3 — кутикула; 4 — эпидермис; 5 — тяж, соединяющий брюшной нервный ствол *Priapulid* с эпидермисом; 6 — чувствительные клетки сосочка; 7 и 8 — женская половая система; 9 — тяжи мезенхимы; 10 — кишечник. (А — по Горсту, В — по Шарфу, С — из Матвеева).

в системе до сих пор остается неясным. Это — *Gordiacea*, *Priapulida* и *Kinorhyncha*. Группы эти, повидимому, находятся между собою в родственных отношениях, ибо личиночные стадии *Gordiacea* и *Priapulida* (по *Nammarsten*, 1916) обнаруживают несомненное

сходство со взрослыми *Kinorhyncha*. Известные черты сходства, имеющиеся между *Kinorhyncha*, с одной стороны, и *Gastrotricha*, а значит и *Rotatoria*, с другой, не имеют, по нашему мнению, большого филогенетического значения.

Как у *Gordiacea*, так и у *Priapulida* нервная система (рис. 17) состоит из явственного окологлоточного кольца с легким ганглиозным парным вздутием на его спинной стороне — слабо развитой надглоточный узел. От кольца идет назад вдоль всего тела брюшной нервный ствол. У *Priapulida* он лежит в самом эпидермисе, у *Gordiacea* несколько глубже, среди мышц, но удерживает непосредственную связь с гиподермой. Особых ганглиозных вздутий на протяжении брюшного ствола не замечается. У самцов *Gordius* брюшной ствол на самом заднем конце раздваивается, продолжаясь в обе ветви хвостовой вилки.

Нервная система *Kinorhyncha*, судя по далеко не достаточным имеющимся у нас данным, обнаруживает точки соприкосновения с таковою круглых червей. Главную часть нервной системы образует окологлоточное нервное кольцо (по некоторым данным) или (по другим данным) надглоточный парный ганглий. От кольца отходит назад брюшной нервный ствол. Кроме последнего, описывается еще спинной эпидермальный нервный тяж и два боковых тяжа. Все эти образования, равно как и окологлоточное кольцо, залегают в непосредственной связи с гиподермой. Сильное развитие брюшного ствола напоминает *Gordiacea* и *Priapulida*, а присутствие спинного и боковых нервных тяжей указывает на сходство с *Nematodes*.

Класс *Rotatoria*

Главную и у большинства *Rotatoria* единственную часть центральной нервной системы образует надглоточный ганглий, имеющий вид вытянутого в поперечном направлении над кишечником скопления клеток. *Hirschfelder* (1910) и особенно *Beauchamp* (1909) и *Martini* (1912) показали, что число ганглиозных клеток у отдельных видов коловраток абсолютно постоянно. У *Hydatina senta* *Martini* насчитывает 183 клетки.

Помимо надглоточного ганглия, *Zelinka* (1886, 1888) и *Нлава* (1905) находят, по крайней мере у некоторых видов, еще небольшое скопление нервных клеток под глоткой. *Martini* обнаружил в стенке глотки 22 нервных клетки и считает этот ганглий специально ганглием жевательного аппарата (*mastax*). Его отнюдь не следует приравнивать подглоточному ганглию других червей, который не заведует специально иннервацией глотки.

Периферическая нервная система, судя по сравнительно-анатомическому очерку *Нлава* (1905), в общем довольно однотипна. У *Conochilus* *Нлава* (рис. 18) описывает два глазных нерва, два нерва дорзального щупальца (у некоторых других *Rotatoria* этот орган иннервируется, повидимому, непарным нервом), два нерва коловращательного аппарата, два нерва, идущих

косо назад к паре продольных и нескольким кольцевым мышцам, и, наконец, два главных боковых нерва (*n. ventro-laterales*). Эти нервы огибают глотку и направляются назад, будучи расположены ближе к брюшной стороне тела. Они быстро раздваиваются на *n. ventrales* — к брюшным щупальцам и *n. laterales* — к остальному телу. Достигнув основания ноги, *n. lateralis* еще раз двоится на ветку, загибающуюся на спинную сторону тела, и на ветку, служащую для иннервации ноги. Ножная ветвь доходит до конца ноги и заканчивается в соседстве с ножными железами небольшим ножным ганглием. У *Hydatina senta* ножной ганглий образован 23 клетками (у *Conochilus* по Глава всего шесть), а на долю остальной периферической системы приходится 40 клеток. Таким образом вся нервная система *Hydatina* включает 268 элементов ($183 + 22 + 23 + 40$), тогда как число клеток во всем теле животного равно 959.

Кроме надглоточного ганглия, который гомологичен таковому других червей, другие ясные гомологии с частями нервной системы соседних групп вряд ли могут быть найдены. *Nervi ventro-laterales* слишком мало снабжены ганглиозными элементами, чтобы их можно было сравнивать с боковыми стволами других червей. Это именно нервы, а не стволы. Некоторыми исследователями *Rotatoria* рассматриваются как неотенические трохофообразные личинки *Annelides*. Сравнение их нервной системы с таковою трохофоры тоже дает мало точек сходства. У *Rotatoria* отсутствует явственно намеченная у трохофоры радиальность строения нервной системы. Интересно было бы в этом отношении более подробное изучение коловратки *Trochosphaera aequatorialis*, которая наиболее похожа по своему общему виду и строению мерцательного аппарата на трохофору.

Классы Archannelides, Polychaeta и Oligochaeta

Более высокий по сравнению с низшими червями тип строения нервной системы имеется у кольчатых червей; нервные клетки собираются у *Annelides* в многочисленные, правильно расположенные

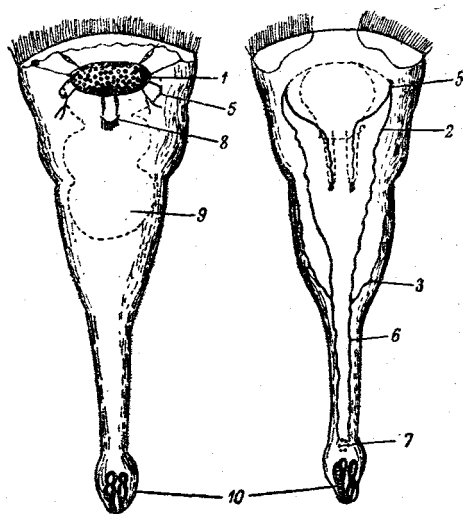


Рис. 18. Нервная система коловратки *Conochiloides*. Слева со спинной; справа с брюшной стороны.

1 — надглоточный ганглий; 2 — главные боковые нервы (*n. ventro-laterales*); 3 — боковые нервы (*n. laterales*); 4 — спинная ветвь бокового нерва; 5 — ножная ветвь бокового нерва; 6 — ножная ветвь бокового нерва; 7 — ножной ганглий; 8 — спинное щупальце; 9 — желудок; 10 — цементные железы (по Глава).

ганглии. Наиболее простое устройство среди них имеет нервная система Archiannelides.

Archiannelides. Нервная система Archiannelides обнаруживает наиболее простое устройство. Существует два разных взгляда на Archiannelides. Одни считают их примитивными, близкими по строению к предкам Annelides, с еще не вполне развившейся метамерно-стью строения; другие признают их за формы вторично-упрощенные под влиянием роющего образа жизни. Мы не будем решать этого спорного вопроса, но заметим, что даже если это и вторично упрощенные Polychaeta, то данное обстоятельство не должно непременно препятствовать сходству их нервной системы с таковою примитивных Annelides. Достаточно вспомнить ланцетника, ведущего типичный роющий образ жизни и считаемого многими за продукт упрощения более сложной организации. Это, однако, не мешает рассматривать *Amphioxus* как прототип простейшего позвоночного. Поэтому, и мы не погрешим, принимая нервную систему Archiannelides за отправную точку для развития таковой у прочих кольчатых.

Нервная система Archiannelides залегает всеми своими частями в эпителии — признак, характеризующий собою низкую степень организации.

Нервная система Archiannelides слагается из надглоточного ганглия, или головного мозга, окологлоточных комиссур и двух брюшных нервных стволов. Мозг помещается всеми своими частями в предротовом участке червя, или prostomium. Главную часть его образует парный церебральный узел, от которого вперед выделяется, по Н е т р е л м а н н (1906), два щупальцевых узелка, а назад два ганглия, иннервирующих головные чувствительные мерцательные ямки. Окологлоточные комиссуры отходят от боковых сторон мозга, огибают глотку и соприкасаются под нею, причем в этом месте у *Polygordius lacteus* наблюдается, по Н е т р е л м а н н, скопление ганглиозных клеток — *подглоточный ганглий*. Оба брюшных нервных ствола представляют собою продолжение соответственных окологлоточных комиссур, которые позади подглоточного ганглия расходятся и идут отдельно друг от друга вдоль всего тела. Оба ствола не обнаруживают никаких ганглиозных вздутий, будучи на всем своем протяжении равномерно подостланы с нижней стороны нервными клетками (*Protodrilus, Nerilla* по G o o d r i c h). У некоторых Archiannelides, а именно у *Polygordius*, оба ствола сближаются, ложатся рядом и образуют один брюшной нервный тяж. Если мы будем считать Archiannelides за примитивные формы, то отсутствие у них ясно выраженных ганглиев, кроме мозгового, и два независимых брюшных нервных тяжа напоминают нам многих низших червей.

Polychaeta и Oligochaeta. Общий план строения этой обширной группы кольчатых такой же, как у Archiannelides, с тою разницей, что равномерное расположение клеток на брюшных стволах сохраняется сравнительно редко (некоторые Polynoidae, *Arenicola, Terebella*,

Maldane, Ophelia и др.). Несравненно чаще нервные клетки в каждом сегменте собираются на стволах в два ганглия, а оба ганглия, правый и левый, соединяются друг с другом поперечной комиссурой. Вследствие такого устройства у форм с двумя широко расставленными нервными стволами нервная система приобретает вид «нервной лестницы», там же, где стволы сильно сближены, — вид «нервной цепочки».

Мозг закладывается всегда в головной лопасти, преорально, как у *Archiannelides*, но при дальнейшем росте животного может сдвигаться назад (особенно у *Oligochaeta* по *Veidovskiy*) во 2-й, 3-й или даже 4-й сегменты тела.

В смысле размеров и сложности строения мозга то состоит всего из одной пары ганглиев, слившихся почти до неразличимости в общую массу, то в нем различимы четыре клеточных массы (например *Notomastus*, *Mastobranchus* по *Eisig*, 1887), то, наконец, у *Dasybranchus* из *Capitellidae*, его образуют даже три пары клеточных групп.

Последний из описанных выше типов строения головного мозга, а именно состоящий из трех пар ганглиев, *Rasovitz* (1896) в своей прекрасной работе считает за наиболее распространенный и основной. Он находит у 16 различных семейств *Polychaeta*, что мозг состоит из трех расположенных друг за другом и парных отделов: из переднего, среднего и заднего мозга, хотя внешнее деление его может быть и замаскировано присутствием общей неврогиальной оболочки. Передний мозг содержит ганглии пальп и посылает нервы к пальпам и вкусовым ямкам. Средний мозг содержит ганглии антенн (по *Holmgren*, 1916, они принадлежат у *Nereis* к переднему мозгу) и глаз, задний мозг иннервирует затылочную обонятельную ямку.

N. Holmgren (1916) в общем подтверждает деление, проводимое *Rasovitz*, устанавливая вместе с тем, что мозг *Nereis* состоит из 26 более мелких групп клеток, или узелков, и посылает от себя 16 пар нервов. Признавая топографическое деление мозга на три отдела, *Holmgren*, однако, отрицает соответствие этих отделов трем различным сегментам, ибо сформированный мозг *Annulides* вовсе не сегментирован.

Несколько иного мнения держится *Hanström* (1930), который полагает, что по крайней мере у некоторых семейств бродячих полихет (*Eteantia*) в мозг могут входить элементы метамерного характера. А именно он считает, что задний мозг этих полихет произошел из пары передних ганглиев брюшной цепочки, переместившихся по окологлоточным комиссурам вперед и слившихся с преоральным головным мозгом. В пользу своей гипотезы *Hanström* приводит способ отхождения от мозга стоматогастрических нервов. А именно, у некоторых полихет (*Ampharetidae*, *Amphictenidae*) стоматогастрические нервы берут начало от подглоточного ганглия, т. е. от первого узла брюшной цепочки. У *Ophelia* их дают два особых ганглия, находящихся на окологлоточных комиссурах и посылающих также

нервы к первой паре параподий, т. е. это суть переместившиеся вперед подглоточные ганглии Ampharetidae. У большинства Polychaeta стоматогастрические нервы идут прямо от задней части головного мозга. В последнем случае H a n s t r ö m и считает, что первая пара туловищных ганглиев слилась с мозгом, тогда как соответственная первая пара параподий и отвечающих им нервов атрофировалась. Если это рассуждение правильно, то совокупность двух передних отделов мозга H a n s t r ö m толкует как первичный, несегментированный, преоральный мозг, или *архиперебрум* Рэй — Ланкестера, тогда как задние отделы мозга Polychaeta отвечают

заднему мозгу, или *трицебрум* у членистоногих (см. далее). Некоторые современные авторы (G u s t a f s o n, 1930) оспаривают точку зрения H a n s t r ö m и считают весь мозг Polychaeta несегментированным.

Большой интерес представляет, судя по работам H ö l m g r e n, H a n s t r ö m и других, гистологическое строение мозга Annelides. Мозг состоит из значительного числа более или менее обособленных скоплений нервных клеток и столь же

определенно расположенных участков волокнистого, лишенного клеток вещества (рис. 19). Положение и форма отдельных участков мозга столь характерны, что некоторые из них удается гомологизировать не только в пределах группы Annelides, но и с соответственными частями мозга Arthropoda. Последний факт особенно любопытен, показывая большую стабильность строения головного мозга и, ввиду того, полную пригодность его для филогенетических построений.

Особенно важное значение в этом смысле имеют так называемые *грибовидные тела* (corpora pedunculata), залегающие в переднем отделе мозга. Грибовидные тела состоят из 1—3 «глобули», т. е. шапковидных ганглиозных скоплений, посаженных на такое же число волокнистых стебельков, которые своими основаниями сливаются вместе. Стебельки представляют собою совокупность нервных волокон, посылаемых от себя ганглиозными клетками грибовидных

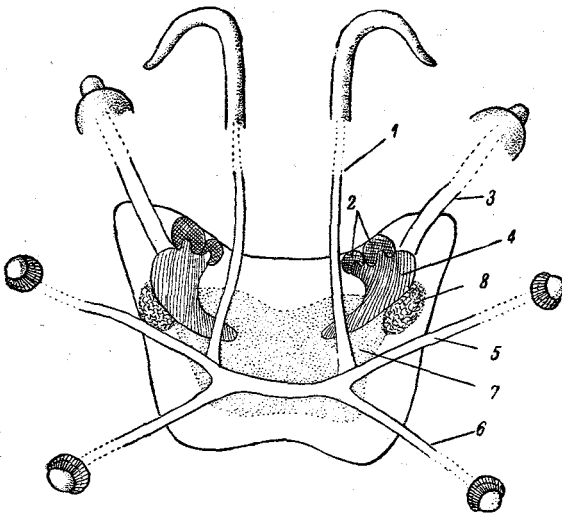


Рис. 19. Схема головного мозга и главных его нервов у *Nereis*.

1 — нервы антенн; 2 — грибовидные тела; 3 — нервы пальца; 4 — стебельки грибовидных тел; 5 и 6 — нервы передней и задней пары глаз; 7 — центральное тело; 8 — glomeruli (по Г а н с т р е м).

тел. Лишь у некоторых Polychaeta (Eunicidae) грибовидные тела имеют менее дифференцированное и более диффузное строение. Большинство авторов считает грибовидные тела центрами высшей, ассоциативной деятельности мозга. Именно присутствию грибовидных тел приписывают способность *Nereis* к некоторым условным рефлексам (см. далее раздел о глазах). У Aphroditidae грибовидные тела занимают до 30% общего объема мозга. Помимо грибовидных тел в мозгу Polychaeta ясно различимы особые сгущения волокнистого вещества, находящиеся у основания нервов, идущих к пальцам — это так называемые *клубочки (glomeruli)*, и ряд поперечных нервных комиссур — преоральная оптическая, посторальная стоматогастрическая; середину мозга занимает большое количество волокнистого вещества — *центральное тело*. Объем головного мозга равен у *Hermione* приблизительно одной девяти тысячной объема всего тела, т. е. относительно крайне мал.

От головного мозга отходит довольно значительное количество нервов (рис. 20). Так, у Amphinomidae Gustafson (1930) находит три нерва антенн, два нерва пальца, шесть нервов, идущих к краям рта, два глазных нерва, два нухальных нерва, а кроме того комиссуры, связующие мозг с брюшной нервной системой.

Брюшные нервные стволы либо залегают на всем своем ходу в эпителии (Archiannelides), либо уходят более или менее далеко вглубь. При этом они могут лежать между эпителием и мускулатурой, среди мускулатуры, или, чаще всего, под мышцами, во вторичной полости тела.

Иногда (некоторые Capitellidae) положение их даже у одного и того же вида варьирует в разных участках тела: в передней части тела стволы залегают в целоме, в задней — между эпителием и мышцами. На этом основании Eisig (1887) склонен придавать малое

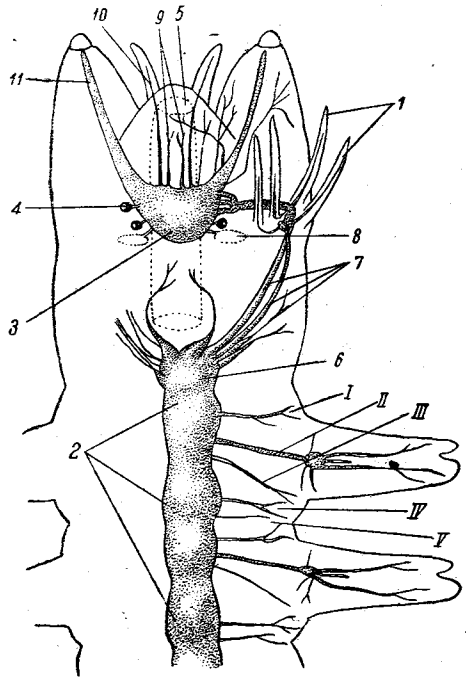


Рис. 20. Нервная система переднего конца тела *Nereis virens*.

1 — пирры; 2 — передние ганглии брюшной печочки; 3 — мозг; 4 — глаз; 5 — рот; 6 — подглоточный ганглий; 7 — околороточная комиссура; 8 — мерцательный орган; 9 — нервы, идущие к хоботку; 10 — нервы антенн; 11 — нервы пальца; I—V — пять пар нервов, посылаемых каждым брюшным ганглием; из них II нерв является параподиальным (по Хамакер).

филогенетическое значение степени глубины расположения нервных стволов под кожей.

В иных случаях (рис. 21) оба нервных ствола широко расставлены (*Dinophilus*, *Hermellidae*, *Serpulidae*), напоминая этим *Archianne-lides*.

Впрочем, такое расположение далеко не всегда указывает на примитивность. Так, Э. Мейер (1887) считает, что как раз у поименованных сидячих форм расхождение брюшных стволов вызвано сильным развитием на брюшной стороне туби-парных желез, эпителиальные зачатки которых раздвигают в стороны оба нервных брюш-ных валика зародыша. Большею частью брюш-ные стволы сходятся к срединной линии и более или менее спаиваются в один брюшной ствол. Нередко только поперечные срезы через него дают возможность узнать, что он сложен из двух половин. Нервные клетки на протяжении брюшных стволов обычно собираются в каж-дом сегменте в ганглии. В случае расставлен-ности стволов, между двумя ганглиями одного сегмента имеется поперечная комиссура, кото-рая может быть либо простой, либо состоять из двух комиссур, расположенных друг за другом.

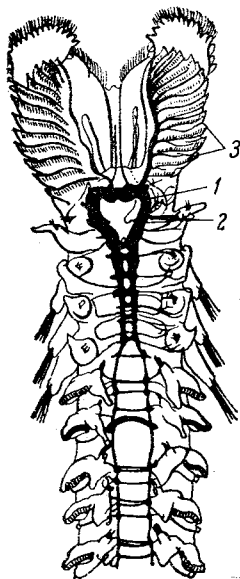


Рис. 21. Нервная система *Sabellaria alveolata*.

1 — мозг; 2 — окологлоточные комиссуры, за которыми кзади следуют широко расставленные брюшные нервные стволы; 3 — нервы в придаткам головного отдела (по Мейеру).

Первый ганглий брюшной нервной цепочки называется *подглоточным* и у большинства *Polychaeta* помещается во втором сегменте тела. Однако у *Goniada* (по Ehlers, 1868) он лежит в первом сегменте, у *Anmotrypane* (по Pruvot, 1885) между вторым и третьим, у *Ophelia* в четвертом, а у *Nephtys* (по Ehlers) даже в шестом.

У *Oligochaeta* брюшные стволы всегда слиты и лежат глубоко под кожей, в целоме. Только у сем. *Aeolosomatidae* они обнаруживают примитивное эпителиальное положение.

Типично каждый сегмент имеет одно (парное) ганглиозное вздутие, но иногда таких вздутий бывает и больше. Так, у *Amphictene*, по

Rathke (1842), нервный ствол имеет в каждом сегменте два довольно далеко расставленных ганглия, передний из которых значительно крупнее заднего; то же описал Quatrefores (1850) у *Hermella*. У *Serpulidae*, по Э. Мейеру, как правило, имеется 2—3 ганглия, у *Pectinaria neapolitana*, по Claparède (1881), три ганглия в сегменте. Некоторые *Oligochaeta* (*Phraeorcytes* и др.) отличаются тем же свойством.

В некоторых областях тела, особенно в части, следующей за передним сегментом, может происходить сильное сближение и ча-

стичное слияние метамеров, что отражается и на слиянии друг с другом ганглиев соответственных сегментов.

Так, например, у *Petta* подглоточный ганглий состоит из двух, у *Myxicola* даже из трех слившихся узлов.

Нервные волокна в брюшном мозгу лежат обычно двумя пучками, соответственно парности нервного ствола. Не мешает отметить, что у *Polygordius* между двумя толстыми главными пучками проходит отделенный от них прослойкой соединительной ткани непарный третий пучок. Аналогичное устройство встречается далее у пиявок, обладающих также срединным пучком (Фэвровский нерв). Для защитников первичности четырехлучевого типа строения нервной системы этот факт может иметь некоторое значение, как намек на существование, помимо боковых стволов, еще срединного брюшного ствола. В промежутках между ганглиями брюшной мозг совершенно лишается ганглиозных клеток, так что эти участки его получают наименование коннективов.

В микроструктуре брюшной нервной системы особенно замечательно присутствие в ней гигантских нервных волокон, которые в числе нескольких пробегают вдоль цепочки. Они так велики, что иногда своим совокупным объемом превышают объем остального ствола (*Serpulidae*). Толковались эти волокна весьма различно, то как полости, занятые жидкостью, то как особый опорный аппарат нервной системы. *Leudig* первый высказал правильное мнение, что это нервные волокна, а *Sprengel* окончательно доказал его правильность. В настоящее время даже думают, что это не одиночные волокна, а пучки таковых, окруженные общей изоляционной оболочкой. Значение этих волокон заключается, повидимому, в том, чтобы устанавливать более непосредственную связь между различными сегментами.

Быстрота проведения раздражения в брюшной цепочке варьирует от 54 см (*Aphrodite*) до 293 см (*Polynoë*) и даже до 466 см (*Eunice*) в секунду.

Периферические нервы. Судя по имеющимся скудным данным они обнаруживают большое разнообразие. Последнее несомненно стоит в известной связи с крайне многообразным у *Polychaeta* развитием парадодий и жабер, а также некоторых других придатков.

Для иллюстрации этого разнообразия приведем несколько примеров. Так, по прекрасным рисункам Э. Мейера (1887) в его, к сожалению, незаконченной работе, у *Eriographidae* (*Myxicola*) и *Hermellidae* (*Sabellaria alveolata*) в каждом сегменте от брюшного ствола отходят две пары нервов: передние и задние. У *Alciopocantainii*, по *Greiff* (1877), ганглий каждого сегмента посылает от себя три пары нервов: вперед, косо вперед и прямо вбок. *Eisig* (1887) описывает у *Capitellidae* 2—4 пары нервов, посылаемых самим ганглием, да еще 1—2 пары отходящих от продольных коннективов между ганглиями. *Nathaker* (1898) очень подробно разбирает нервную систему *Nereis virens*, причем типичный сегмент иннерви-

руется пятью парами нервов (рис. 20). Первая, тонкая, отходит от нервного ствола тотчас позади интерсегментальной перегородки; вторая, самая толстая, идет к параподиям, причем у самого основания параподии она дает параподиальный ганглий. Третья пара, очень тонкая, идет косо назад. Все эти три пары берут начало от переднего ганглия сегмента. Четвертая пара, следующая по толщине за второй, и пятая отходят от заднего ганглия сегмента, недалеко от задней интерсегментальной перегородки. По Т и м о ф е е в у (1910), у *Eunice* имеется даже семь пар сегментальных нервов, из которых три пары образуют в сегменте замкнутые кольца. Кольцевой ход нервов Т и м о ф е е в предвидит у многих, если не у всех, Annelides.

Итак, каждый сегмент может обладать 2—7 парами главных боковых нервов.

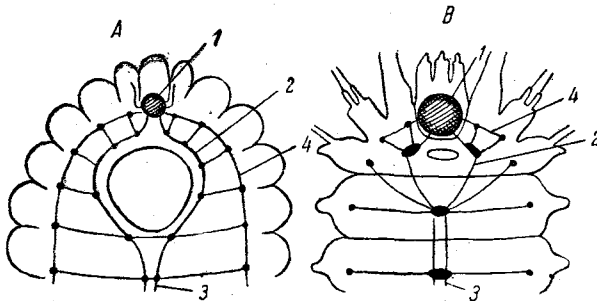


Рис. 22. Схема тетраневральной нервной системы.

A — у *Hermodice*; *B* — у *Lepidasthenia*.

1 — мозг; 2 — окологлоточные комиссуры; 3 — брюшная нервная цепочка; 4 — наружная пара нервных стволов (по Шторху).

Тетраневральные Polychaeta. В 1912 г. появилась статья О. Stogsch о нервной системе *Hermodice carunculata*, которая внесла много нового в наши представления о нервной системе аннелид. Тогда как все прочие Polychaeta обладают парным брюшным стволом (диневрия), *Hermodice* (из сем. Amphinomidae) обнаруживает две пары брюшных стволов (тетраневрия). Одна из них обычна, другая идет значительно ближе к боковым краям тела (рис. 22), у основания параподий — параподиальные продольные нервы. Подобно брюшным, они снабжены ганглиями в каждом сегменте, начинаются от головного мозга и соединены поперечными комиссурами с брюшными ганглиями. Получается четырехствольная лестничная система. Кроме того, нервная система *Hermodice* поражает своей удивительной гомономностью. Обыкновенно присутствие рта и мускулистой глотки сильно нарушает расположение органов, в том числе и нервной системы, в передних сегментах. У *Hermodice* же нервная система и здесь отличается схематичной

правильностью: начиная с первого туловищного сегмента, каждый метамер имеет полагающиеся ему четыре ствола и четыре ганглия.

Невольно напрашивается вопрос, насколько распространена тетраневрия и какой тип устройства нервной системы более примитивен. Storch, исследуя других Polychaeta (отчасти по литературным данным), находит, что признаки тетраневрии имеются у многих из них, особенно в переднем конце тела. Так *Lepidasthenia* и *Tomopteris* — имеют помимо брюшных стволов хорошо развитые параподиальные ганглии, которые на протяжении передних двух или одного сегмента соединены еще продольными коннективами — остатки параподиальных продольных нервов. Та-

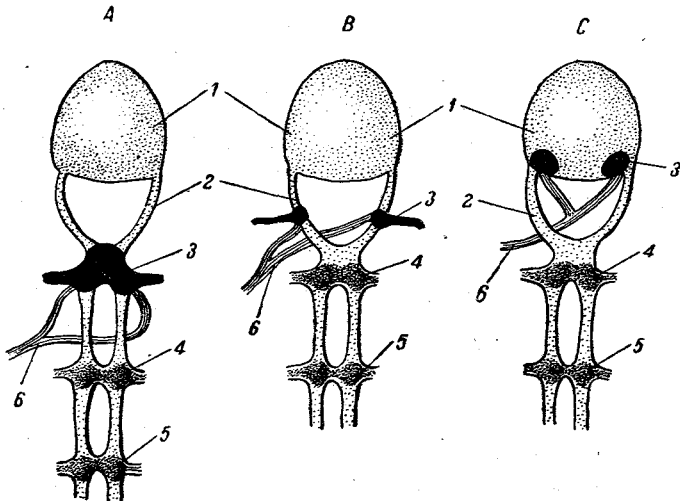


Рис. 23. Схема отхождения стоматогастрической нервной системы у равных Polychaeta. А — Amphictenidae, Ampharetidae; В — *Ophelia*; С — большинство Polychaeta.

1 — мозг; 2 — окологлоточные комиссуры; 3 — 5 — передние ганглии брюшной цепочки; 6 — стоматогастрический нерв. (Оригинал.)

кое же устройство имеется, повидимому, у *Nereis virens* (по Langdon, 1900) и *Ceratocephale* (Izuka, 1908), где описано второе дополнительное окологлоточное кольцо.

По мнению Storch полихет можно по характеру нервной системы разделить прежде всего на Tetraneura (*Amphinomidae*) и Dineura (все прочие). Если у Dineura остается след тетраневрии в виде параподиального ганглия, то такие формы относятся к категории Podogangliata. Dineura, не имеющие параподиальных ганглиев, объединяются под названием Apodogangliata.

Storch склонен считать тетраневрию за черту примитивную, отсутствующую у трубчатых форм, вследствие редукции у них параподий. Однако можно толковать ее и так, что боковые параподиальные нервы развились в связи с сильной дифференцировкой параподий,

как коннективы между сначала независимыми параподиальными ганглиями. Если бы примитивность тетраневрии подтвердилась, то напрашивается сравнение параподиальных нервов с какой-нибудь из побочных пар продольных нервов у низших червей. *Storck* даже высказывает предположение, что тетраневральные стволы в совокупности с парой глоточных нервов, отходящих нередко у *Polychaeta* от головного мозга, быть-может соответствуют тем главным шести продольным стволам, которые встречаются у *Platodes*. Окончательно высказываться по данному вопросу в настоящее время трудно, потому что относительно распространения тетраневрии у *Annelides* и характера ее требуются еще дополнительные сведения.

Симпатическая нервная система — представлена у всех *Annelides*, начиная с *Archiannelides*, так называемыми стоматогастрическими нервами, иннервирующими глотку и кишку (рис. 23). У части *Polychaeta* (*Aphroditidae*, *Eunicidae*, *Chlorhaemidae* и др.) они берут начало от заднего отдела мозга, у других (*Amphichtenidae*, *Ampharetidae*) от подглоточного ганглия или от окологлоточных комиссур (*Opheliidae*). У *Nereis* имеются стоматогастрические нервы, отходящие как от головного, так и от подглоточного ганглия. У *Sedentaria* симпатическая нервная система развита значительно слабее, чем у *Errantia*. Те же отношения наблюдаются и у *Oligochaeta*. *Hansström* считает, что стоматогастрические нервы являются дериватом переднего ганглия брюшной нервной цепочки, сливающегося с головным мозгом.

Нервная система трохофоры

При оценке вопроса о происхождении нервной системы *Annelides* необходимо принять во внимание строение ее у столь широко распространенной среди *Archiannelides* и *Polychaeta* свободно-плавающей личинки трохофоры. Наиболее важные работы по гистологии трохофоры принадлежат *Kleinenberg* (1886), Э. Мейеру (1906), *Woltereck* (1902—1905) и австрийскому зоологу Яновскому (1905).

Самая важная черта трохофоральной нервной системы заключается в ее лучистой симметрии, которая лучше всего видна у личинки *Polygordius* (*Woltereck*, Яновский). По *Woltereck* вся нервная система состоит в верхнем полушарии трохофоры (рис. 24) из: 1) рассеянного нервного сплетения, в котором выделяются четыре крупных клетки, соединяющиеся своими отростками; 2) теменной пластинки; 3) отходящих от последней восьми радиальных нервов, направляющихся к экватору личинки; 4) кольцевого нерва, залегающего по экватору трохофоры, под преоральным ресничным венчиком. Из всех этих образований во взрослого червя переходит только комплекс клеток теменной пластинки, на счет которых возникает головной мозг, и одна из пар боковых нервов. Эта пара развита сильнее прочих, продолжается в нижнее полушарие трохофоры и представляет собою зачаток окологлоточных ком-

миссур. Прочие части нервной системы имеют чисто ларвальный, провизорный характер. Основываясь на общем расположении нервных стволов трохофоры, *Woltereck* проводит параллель с восьмилучевым строением *Stenophora*. Впрочем, по *Яновскому*, у триестских трохофор окологлоточные комиссуры образуют пятую пару.

Э. Мейер описывает у личинки *Lopadorhynchus* (из сем. *Phylodocidae*) несравненно более сложную нервную систему. Прежде всего, вместо четырех или пяти, он находит семь пар продольных нервов, одна из которых очень коротка. Наиболее мощная пара сходится своими передними концами и образует мозговую комиссуру (теменной пластинки у *Lopadorhynchus* нет). Кроме того, по-

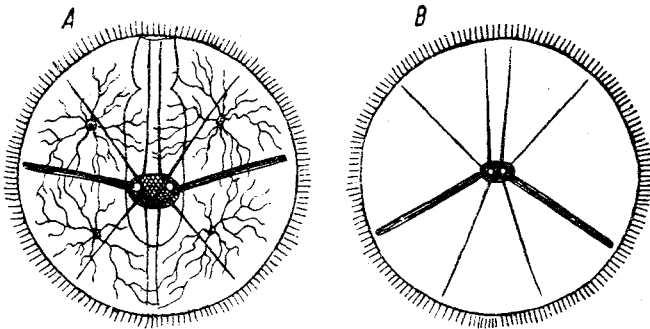


Рис. 24. Схема нервной системы трохофоры, вид с переднего полюса.

В центре лежит теменная пластинка, от которой идут радиальные нервы. Самая толстая пара дает окологлоточные комиссуры; в А — изображено 4 крупных ганглиозных клетки подножного сплетения. (А — по *Яновскому*, В — по *Вольтерек*).

мимо экваториального нервного кольца, *Мейер* находит еще три друг над другом лежащих кольца в верхнем полушарии и одно кольцо в нижнем. Сравнение с работами *Woltereck* и *Яновского* показывает, что по крайней мере второе верхнее кольцо отвечает нервному сплетению трохофоры *Polygordius*. Мне кажется, что сложность нервной системы *Lopadorhynchus* несколько преувеличена *Мейером*, но все же ясно, что и здесь нервная система обнаруживает лучистое строение.

Брюшная нервная система червя закладывается позже преоральной, независимо от нее, и лишь позднее приходит с нею в связь.

В общем, билатеральная нервная система *Annelides* возникает на радиальном субстрате. В большинстве случаев эта радиальность ларвальной организации рассматривается как след отдаленного происхождения *Annelides* от *Radiata*, в частности от *Stenophora*. При этом одни авторы (*Hatschek*, 1878, *Заленский*, 1882—1885, *Eisig*) предполагают, что переход от *Stenophora* совершился непосредственным усложнением и своего рода стробилиющей ктено-

форообразного предка аннелид, гипотетического *Trochozoon*, воплощением которого является трохофора современных кольчатых червей. Другие (Lang, Meuer, отчасти Woltereck) — и это более современная точка зрения — вставляют между Annelides и Radiata билатеральных Turbellaria, обнаруживающих уже зачатки метамерности. В таком случае трохофору надо производить от личинки турбеллярий, которая тоже обладает признаками лучистой симметрии. Как бы то ни было, но в основе строения всех низших Bilateria лежит радиальная симметрия, утрата которой вызывается переходом к ползающему образу жизни.

Той же идеи придерживается и Шимкевич (1908) в своей статье об отношениях между Bilateria и Radiata, причем предполагаемого прародителя полостных червей, *Tetraneurula*, он производит независимо от Platodes прямо от Coelenterata. По мнению Шимкевича, общим предком всех первичнополостных и вторичнополостных червей была четырехлучевая тетранеурула, нервная система которой состояла из околоротового нервного кольца и четырех идущих от него главных продольных нервов. При переходе от плавающего к ползающему образу жизни эти стволы заняли у тетранеурулы спинное, брюшное и боковое положения. У некоторых Vermes это четырехлучевое расположение нервной системы сохраняется и поныне, у других оно исчезло вследствие слияния или полного исчезновения некоторых из стволов. Разные комбинации нервных стволов иллюстрируются Шимкевичем на Nematodes, Nemertini, Annelides и других червях.

Сама по себе остроумная, мысль эта все же должна быть отнесена к числу тех чисто спекулятивных и произвольных построений, которые одно время были очень распространены в исследованиях, посвященных филогении различных животных групп. Она показывает, как могло идти дело, но не убеждает нас в том, что процесс происходил именно этим способом.

Класс Hirudinea

Пиявки, подобно Chaetopoda, образуют один из классов в подтипе Annelides, но нервная система их несравненно более однотипна, чем у щетинконогих червей. Компоненты нервной системы те же: 1) надглоточный ганглий, или мозг, 2) окологлоточные комиссуры и 3) брюшная нервная цепочка. Однако у всех пиявок несколько передних ганглиев брюшной цепочки перемещаются вперед на окологлоточные комиссуры и тесно соприкасаются с надглоточным ганглием, образуя общую *окологлоточную ганглиозную массу*. Несколько задних ганглиев цепочки, тоже сливаясь, образуют у пиявок ганглиозную массу задней присоски.

Брюшная нервная цепочка (рис. 25) состоит из ряда одиночных самостоятельных ганглиев, соединенных парным нервным стволом с тонким Фэвровским нервом между обеими его половинами. Число этих ганглиев у всех Hirudinea (кроме *Acan-*

thobdella по Ливанову, где их 20) равно двадцати одному.

Ганглии всех пиявок характеризуются весьма правильным расположением нервных клеток в шесть пакетов, окруженных каждый своей соединительно-тканой оболочкой, которую образуют две глиальные клетки. Эти пакеты, или капсулы, лежат в три ряда, по два пакета в каждом: один нижний медианный ряд и два боковых. Спинная сторона ганглия остается свободной от клеток. Интересно, что в нервной системе пиявок имеются указания на постоянство клеточного ее состава: на коннективах между ганглиями лежит у Glossosiphonidae две пары глиальных клеток, у Ichtyobdellidae — одна пара таких.

Три ганглия заднего конца брюшной цепи у многих форм более или менее тесно сближаются друг с другом (*Piscicola*, *Branchelion*). За ними следует ганглиозная масса задней присоски. Метамерность строения самой присоски ускользает от непосредственного наблюдения, до такой неузнаваемости слиты здесь сегменты. Однако подсчет количества пакетов нервных клеток, образующих ганглиозную массу, помогает решить этот вопрос. Поделив полученное число на шесть, мы найдем истинное число ганглиев, образующих массу, а вместе с тем и число сегментов, вошедших в присоску. У всех пиявок, кроме *Acanthobdella*, ганглиозная масса присоски содержит 42 пакета, иначе говоря, отвечает семи сегментам. У *Acanthobdella*, по Ливанову (1906), ее образуют лишь четыре ганглия (24 пакета). Меньшее число сегментов в присоске у *Acanthobdella* вполне отвечает более слабой дифференцировке вообще этого органа у данного животного.

Окологлоточная нервная масса (рис. 26) обнаруживает наиболее близкое к Chaetopoda устройство у *Acanthobdella*, которая образует несомненный переход от Oligochaeta к Hirudinea. Здесь окологлоточная масса еще разбита на подглоточную массу и надглоточный отдел, соединенные волокнистыми окологлоточными комиссурами. У всех прочих пиявок эти ганглиозные скопления уже спаяны вместе. Состав подглоточной части массы везде одинаков: 24 ганглиозных пакета, или четыре слившихся ганглия. У *Acanthobdella* подглоточная масса еще сильно вытянута в длину, пакеты занимают нормальное положение, и границы между четырьмя ганглиями легко заметны. У прочих Hirudinea ганглии сбиваются в кучу, пакеты испытывают смещения, и о числе ганглиев можно судить только по общему количеству пакетов.

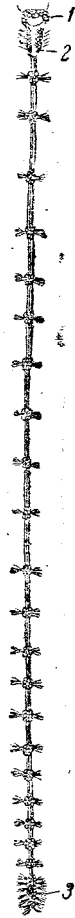


Рис. 25. Нервная система пиявок.

1 — надглоточный ганглий; 2 — подглоточная нервная масса; 3 — ганглиозная масса задней присоски.

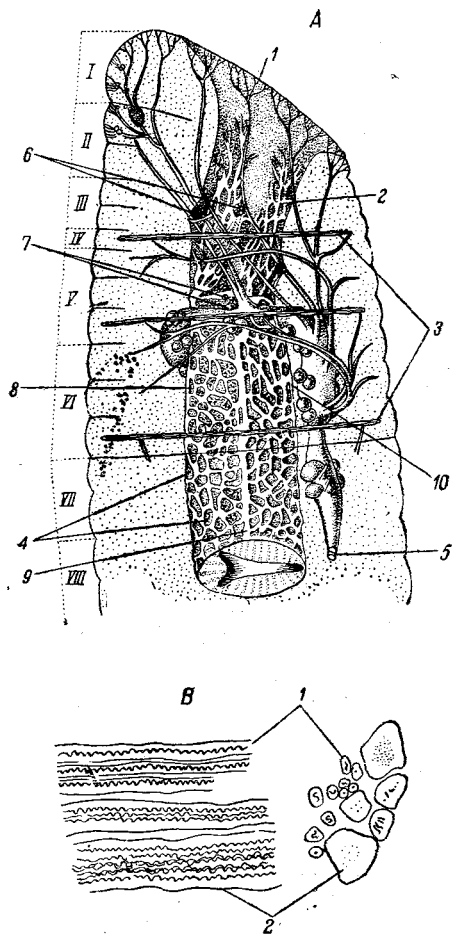


Рис. 26. А—*Herpobdella* (*Arhynchobdellida*), нервная система переднего конца тела, вид с правой стороны. I—VIII—передние 8 сегментов тела.

1—нервы ротовой присоски; 2—сплетение симпатических нервов глотки; 3—межмышечные кольца волокон; 4—околокишечное сплетение симпатических нервов; 5—брюшная нервная цепочка; 6—глаза; 7—группы ганглиозных клеток симпатической системы; 8—10 спинной, боковой и брюшной симпатические нервы (из Кюкенталя).

В—нервные волокна пиявок в продольном и поперечном разрезе.

1—двигательные волокна с одной толстой фибриллой внутри; 2—чувствительные волокна с многочисленными тонкими фибриллами (из Кюкенталя).

надглоточной нервной массы *Hirudinea* ротовой отдел тела их поделен наружно

Надглоточный ганглий пиявок по сравнению с ранее описанными кольцецами сильно отодвинут назад. У *Oligochaeta* мозг лежит во втором и третьем сегментах тела, у *Hirudinea* же нередко в 6—8-м. Надглоточный отдел нервной системы содержит по Ливанову и другим 12 пакетов клеток и не посылает от себя никаких нервов. Однако Scriver и Autrum (1932) шесть из двенадцати пакетов относят к подглоточной нервной массе. В таком случае в подглоточной массе следует насчитывать не четыре, а пять ганглиев.

Вопрос о том, насколько надглоточный отдел отвечает головному мозгу прочих *Annelides*, остается еще не вполне разрешенным. Дело в том, что у *Polychaeta* мозг происходит из теменной пластинки трохофоры вполне независимо от брюшной нервной системы. У *Oligochaeta*, хотя развитие прямое, обе эти части тоже представляют собою независимые и неравноценные образования. Брюшная цепочка есть образование, свойственное метамерному туловищу червя, мозг же есть образование неметамерное и принадлежит неметамерному же отделу червя, так называемой преоральной лопасти, которая происходит из предротовой части трохофоры. Оценка затрудняется тем, что предна колечки, подобно осталь-

ному телу, а также тем, что она состоит из 12 пакетов клеток, т. е. как раз как будто отвечает двум передвинувшимся на спинную сторону и слившимся ганглиям брюшной нервной цепочки.

Whitman (1892), Prathu и некоторые другие объясняют подобные отношения тем, что передняя неметамерная часть головы подверглась у пиявок атрофии, так что между надглоточной и подглоточной массой их нет морфологической разницы: надглоточный отдел соответствует двум передним туловищным сегментам, образовавшим у пиявок передний конец тела; он получается слиянием двух типичных туловищных ганглиев, за что говорит его состав из 12 пакетов.

Ливанов (1904, 1907), на основании детальных исследований различных пиявок, приходит к выводу, что неметамерная надглоточная часть нервной системы, отвечающая мозгу Chaetopoda, у них есть, и разделение ее клеток на 12 пакетов находится в связи с общим развитием таких пакетов во всех нервных центрах пиявок, а вовсе не указывает на происхождение надглоточной массы из двух туловищных ганглиев. В пользу мнения Ливанова говорят данные Ролл (1903, 1908, 1909), который вовсе не находит в надглоточной массе пиявок крупных хромофильных ганглиозных клеток, имеющих во всех ганглиях брюшной цепочки. Мнение Ливанова кажется нам более правдоподобным, хотя окончательного решения вопроса следует ждать от эмбриологии.

Периферические нервы. У большинства пиявок, начиная с *Acanthobdella*, каждый брюшной ганглий посылает от себя три пары нервов, предназначенных для каждого из трех первичных колец данного сегмента. Передний и задний нервы идут по нижней стороне соответственного кольца к краям тела, там загибаются на спину и соединяются с одноименным нервом противоположной стороны, образуя таким способом в сегменте два нервных кольца. Эти два нерва преимущественно моторные, хотя задний из них дает довольно толстую спинную чувствительную ветку. Средний нерв, очень толстый, преимущественно чувствительный; он тоже загибается на спину, но не соединяется со своим партнером и кольца не образует. Им иннервируется ряд бокаловидных органов сегмента. В области подглоточной массы и массы задней присоски имеются модификации в способе отхождения нервов. От окологлоточных комиссур идут нервы к передней паре глаз и два нерва к передней кишке.

У семейства Hirudinidae (*Hirudo*, *Haemopsis* = *Aulastomum*), по Ливанову, в сегменте имеется всего две пары нервов, вследствие того, что передний и средний нервы прочих пиявок сливаются здесь своими основаниями; вскоре после отхождения от ганглия этот слитный нерв разбивается, однако, на две ветви.

Интересно, что у пиявок имеется возможность различать двигательные нервные волокна от чувствительных по их гистологическому строению. Двигательные нервные волокна тонки и содержат единственную неврофибриллу; чувствительные волокна гораздо толще, и внутри их проходит целый пучок тонких неврофибрилл (рис. 26, B).

Симпатическая нервная система хорошо изучена у *Herpobdellidae* (рис. 26, А). На уровне окологлоточного кольца залегают три пары групп ганглиозных клеток. От этих скоплений клеток с каждой стороны отходит по широкому пучку волокон, который затем расщепляется с каждой стороны на спинной, боковой и брюшной симпатические нервы. Они распадаются на сложную сеть волокон, иннервирующих как глотку, так и весь остальной пищеварительный канал вплоть до задней кишки.

Сравнивая нервную систему *Hirudinea* с таковою *Chaetopoda*, отметим прежде всего слабое развитие надглоточного отдела, совершенно не посылающего от себя нервов (только у *Hirudo*, повидимому, от него отходит одна пара). Брюшная цепочка сходна, но наклонна к слиянию ганглиев в области глотки и задней присоски. Образование периферическими нервами кольцевых анастомозов напоминает *Oligochaeta*, а по исследованиям Тимофеева — и некоторых *Polychaeta*.

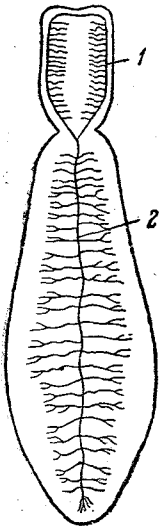


Рис. 27. Нервная система *Echiurus*.

1—окологлоточное кольцо; 2—брюшной нервный ствол с его боковыми ветвями (из Деляжа).

Класс Echiuridea

Нервная система этих животных (рис. 27), подробно описанная еще в 1879 г. в монографии Грейфа, состоит прежде всего из брюшного ствола, тянущегося через все тело. У основания хоботка ствол раздваивается и образует идущее по краю хоботка окологлоточное кольцо. Там, где хоботок на конце раздваивается, кольцо заходит в виде двух петель в оба развилка. Таким образом надглоточная часть нервной системы далеко отходит у *Echiuridea* от глотки.

Ганглиозных вздутый брюшной ствол не образует, но парность его состава сказывается в том, что нервные клетки лежат по обеим сторонам срединного волокнистого пучка как бы двумя полосами. У самки *Bonellia* эта парность еще более подчеркивается в заднем отделе тела присутствием продольной спинной бороздки, так что между обеими половинами ствола получается даже поперечная спайка из волокон. По эмбриологическим наблюдениям Заленского (1876), у личинок поздних стадий *Echiurus* брюшной ствол состоит как бы из серии ганглиозных вздутий, но позже сегментация его утрачивается.

Карликовые самцы *Bonellia* обладают относительно хорошо развитой нервной системой сходного типа с таковою самки. Только окологлоточное кольцо охватывает у самца не глотку (которая у него атрофирована так же, как и рот), а семепровод.

Периферическая система нервов образована отходящими от брюшного ствола боковыми нервами, которые у *Echiurus*, повиди-

тому, обхватывают тело кольцеобразно. Отхождение этих нервов от ствола носит на правой и левой стороне тела не вполне симметричный характер.

Класс *Gephyrea*

Gephyrea в строении своей нервной системы тесно примыкают к *Echiuridea*. У всех *Gephyrea* (*Priapulida*, судя по новым работам *Nammarsten*, 1916, должны быть выключены из этой группы) имеется окологлоточное нервное кольцо и брюшной нервный ствол с равномерно расположенными на нем ганглиозными клетками. Надглоточная часть кольца вздувается в явственный парный мозговой ганглий, посылающий четыре пары нервов к венчику щупалец. Брюшной ствол залегает в полости тела, причем продольная легкая бороздка намечает его состав из двух половин, правой и левой. На заднем своем конце ствол образует более или менее крупное утолщение.

Брюшной ствол посылает от себя в стороны симметрично расположенные многочисленные парные нервы, идущие между слоями кожно-мышечного мешка. Хотя они и продолжаются далеко на спину, но, повидимому, не смыкаются в кольца. По крайней мере, опыты перерезки нервов *Sipunculus*, произведенные *Uexküll* (1903), говорят против этого.

Нервная система *Sipunculus* окрашена в розовый цвет, обусловленный присутствием значительного количества гемэритрина, вещества, находящегося и в полостной жидкости данного червя и функционально заменяющего собою гемоглобин. Это богатство нервного ствола гемэритрином является прекрасной иллюстрацией большой потребности нервной системы в кислороде, которая доказана по отношению ко многим животным и которая превышает потребность в кислороде других тканей.

Как видно из описаний, нервная система *Echiuridea* и *Gephyrea* устроена по аннелидному типу, но с утратой метамерности строения брюшного нервного ствола. В этом отношении *Gephyrea*, которых мы в принятой нами классификации считаем первым классом *Vermidea*, или олигомерных червей, ближе стоят к кольчечам. Напротив, нервная система двух других групп олигомерных червей, близких к *Gephyrea*, а именно мшанок и плеченогих, совершенно утрачивает аннелидные признаки.

Классы *Vryozoa* и *Brachiopoda*

Нервная система этих животных имеет очень простое устройство, что отчасти следует приписать их сидячему образу жизни. У *Brachiopoda* она состоит из окологлоточного кольца, образующего над и под глоткой два вздутия. Маленькое надглоточное вздутие является парным и представляет собою надглоточный ганглий. Подглоточный узел развит значительно сильнее, а у *Escardines* он является даже единственной сохраняющейся частью центральной нервной системы.

От надглоточного ганглия идет пара брахиальных нервов в руки, а от нижней части окологлоточных комиссур вторая пара нервов к усикам рук. Подглоточный ганглий дает от себя два брюшных и два спинных мантийных нерва, что, по Шимкевичу, указывает на первично четырехлучевое строение нервной системы Brachiopoda. Однако вряд ли можно придавать подобному способу иннервации мантии анцестральное значение.

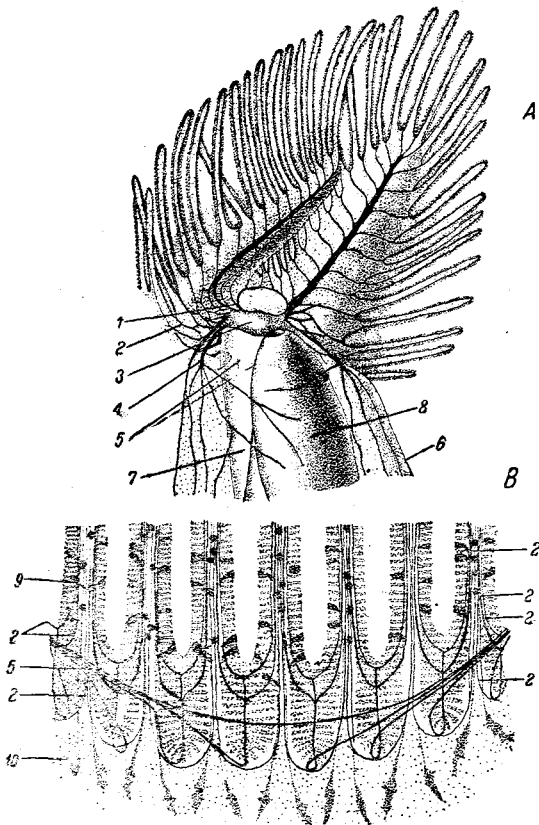


Рис. 28. А — передняя часть полипида *Lophopus cristallinus* с приживленной окраской нервов; В — средняя часть ротового нервного кольца *Lophopus* и иннервация щупалец.

1 — эпистомиальное нервное кольцо; 2 — нервы щупалец и их разветвления; 3 — ганглий; 4 — нерв влагаллица щупалец; 5 — ротовое нервное кольцо; 6 — стенка тела; 7 — пищевод; 8 — задняя кишка; 9 — чувствительные клетки; 10 — продольные мышечные ленты щупалец (по Маркусу).

выроста. От рожек ганглия отходят в обе стороны нервы к щупальцам. При этом каждый нерв раздваивается и дает по ветви к двум соседним щупальцам: каждое щупальце иннервируется таким образом от двух соседних нервов. Таким путем обеспечивается, повидимому, лучшая координация движений соседних щупалец. В каждом щупальце имеется на наружной, а в особенности на внутренней

У Bryozoa нервная система представлена лишь единственным надглоточным ганглием (рис. 28). У Gymnolaemata он имеет простую; более или менее округлую форму. У Phylactolaemata он более велик, вытянут во фронтальной плоскости и, соответственно с сильным развитием лофофора, посылает в обе ветви последнего два выроста — рожки ганглия. Интересную и крайне редкую среди Protostomia особенность ганглия представляет его закладка посредством *впячивания* эктодермы. След такого происхождения сохраняется и во вполне сформированном ганглии в виде небольшой внутренней полости, продолжающейся и в оба его

стороне его по чувствительному сплетению, а на боковых гранях щупальца проходят, как сказано, два двигательных нерва.

Помимо нервов щупалец от ганглия отходит тонкое околоротовое кольцо, состоящее лишь из нервных волокон и отчасти иннервирующее щупальца, лежащие вентрально от рта. Ротовое колечко *Phylactolaemata* отнюдь нельзя сравнивать с околوجلочным кольцом аннелид и других червей (Gewerzhagen, 1913, Marcus, 1934). Это есть именно буккальное новообразование, возникшее в результате сидячего образа жизни, который благоприятствует выработке лучевой симметрии. На щупальцах и на внутренней стороне связующей их основной мембраны находятся многочисленные чувствительные клетки (рис. 28, В). Кроме того, от ганглия к стенкам полипида отходят два дорзолатеральных и два вентро-латеральных нерва. Наконец, наблюдаются нервные веточки на стенках кишки; связь их с ганглием пока еще не удалось установить.

Нервная система трохофорообразных личинок *Vrugozoa* и *Brachiopoda* остается, к сожалению, недостаточно исследованной.

Исходная форма нервной системы обоих классов вероятно отличалась большей сложностью строения, но подверглась упрощению под влиянием сидячего образа жизни.

Класс Chaetognatha

Нервная система *Chaetognatha* (рис. 29) построена по тому же плану, как и у некоторых других олигомерных форм (например *Brachiopoda*), хотя отсюда отнюдь нельзя делать вывода о близком родстве этих групп. Она состоит из лежащего в так называемой «голове» надглочного ганглия и из большого брюшного ганглия, соединенных длинными околوجلочными комиссурами. От церебрального ганглия идут нервы к глазам и к теменной мерцательной ямке, а кроме того — пара мощных нервов к ротовому отверстию. Эти нервы вздуваются в два дополнительных ганглия, посылающих от себя тонкое нервное кольцо, окружающее рот. Ветви этих передних нервов обслуживают, повидимому, стенки глотки. Брюшной ганглий *Chaetognatha*, находящийся в туловищном отделе, очень велик, имеет по своему строению парный характер и посылает от себя весьма многочисленные парные нервы вперед, вбок и назад. Два из задних нервов отличаются значительной мощностью.

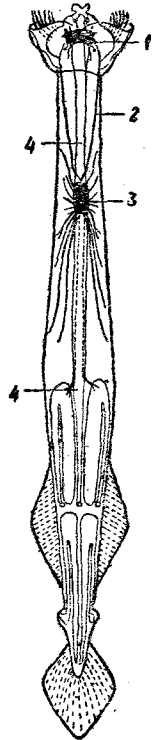


Рис. 29. Нервная система *Spadella* (*Chaetognatha*).

1 — надглочный ганглий; 2 — околوجلочные комиссуры; 3 — брюшной ганглий; 4 — кишечник (из Деляжа).

Общее о червях

В результате нашего рассмотрения разных групп *Vermes* можно установить следующие главные типы нервной системы этих животных:

1) **Платодный тип.** Нервная система подобного типа состоит из мозгового, или церебрального, ганглия и системы отходящих от него нервных тяжей, сплошь усаженных нервными клетками. В редких, наиболее примитивных случаях (некоторые *Turbellaria Polyclada*) расположение нервных тяжей носит более или менее радиальный характер. Обыкновенно же радиальная симметрия *Coelenterata* заменяется у *Vermes* билатеральной. При этом два из нервных тяжей (общее число которых часто равно шести) приобретают сильный перевес над прочими в виде *двух боковых нервных стволов*. Такую нервную систему мы встречаем в чистом виде у большинства *Turbellaria*, у *Trematodes*, у *Cestodes*, у *Nemertini*, у *Acanthocephala*, у низших *Annelides* (часть *Archannelides*), быть-может у *Rotatoria*.

2) **Аннелидный тип** может быть выведен из предыдущего. Нервная система такого типа складывается из мозгового, или надглоточного узла, окологлоточных комиссур и парного брюшного нервного ствола. Последний в большинстве случаев обнаруживает на своем пути правильно расположенные ганглиозные вздутия. Мозговой ганглий отвечает таковому *Platodes*, а совокупность окологлоточных комиссур и брюшного нервного ствола соответствует двум боковым стволам платодного типа. В наиболее примитивных случаях брюшной ствол состоит из двух широко расставленных половин (брюшная лестница); несравненно чаще последние сближаются настолько, что получается брюшная цепочка (большинство *Chaetopoda*). Наконец, нередко, обе половины ствола совершенно сливаются, а ганглиозные клетки рассеиваются равномерно по всей поверхности ствола (*Gephyrea*, *Echiuridea*, быть-может *Gordiacea*, *Priapulida*).

3) **Олигомерный тип**, встречающийся у *Bryozoa*, *Brachiopoda*, *Chaetognatha* и, быть-может, у *Rotatoria*. Тип этот характеризуется большой концентрацией нервной системы. Последняя ограничивается либо единственным подглоточным ганглием, либо окологлоточным кольцом. Кольцо или охватывает глотку вплотную, или сильно растягивается так, что его подглоточная часть отодвигается далеко назад (*Chaetognatha*). Вопрос о полной самостоятельности системы олигомерного типа, или о происхождении ее путем упрощения от системы аннелидного типа остается нерешенным. В пользу второго предположения говорит сидячий образ жизни *Bryozoa* и *Brachiopoda*, а также наличие брюшного продольного нервного ствола у родственных мшанкам *Phoronidea*. Прямые указания на связь мшанок и плеченогих с кольцецами отсутствуют, а *Chaetognatha* вообще находятся вне круга аннелидных червей. Ввиду их свободного, планктонного образа жизни нервную систему их нельзя

рассматривать как результат упрощения системы аннелидного типа. Следует отметить, что в данном типе нами объединены нервные системы животных разного происхождения. А именно Rotatoria — типичные Protostomia, Chaetognatha — столь же несомненные Deuterostomia, тогда как Bryozoa, Brachiopoda и Phoronidea, по мнению многих авторов, занимают в системе до известной степени промежуточное положение. Морфологическому сходству не следует в данном случае придавать значение филогенетического единства.

4) Н е м а т о д н ы й т и п по общему плану строения, а именно по его радиальности несколько напоминает платодный. Однако у нематод наиболее сильного развития достигают спинной и брюшной нервной стволы, что придает их нервной системе особый отпечаток. Отсутствие точных данных по филогении Nematodes препятствует проведению прочих гомологий между разными отделами их нервной системы и нервной системой предыдущих трех типов.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИХ (ARTHROPODA)

Нервная система всех членистоногих является дериватом таковой Annelides и отличается от нее сравнительно небольшими уклонениями. Это та же нервная лестница, постепенно превращающаяся в нервную цепочку, как и у кольчатых червей; кроме того, в нее входит, по крайней мере частично, гомологичный надглоточному ганглию Annelides узел, или головной мозг, связанный с цепочкой парой окологлоточных комиссур. Весь общий план строения в обеих группах одинаков.

Главные изменения, которым подвергается нервная система Arthropoda, заключаются в следующем. Тенденция к слиянию ганглиев, принадлежащих к нескольким соседним сегментам, в один сложный ганглий, имевшаяся уже у кольчедов (Hirudinea), выражена здесь значительно сильнее. Особенно это относится к головному отделу, вследствие гораздо более сильной кефализации переднего конца тела у Arthropoda. Кроме того, параллельно с сильной дифференцировкой головных органов чувств и усложнением психики, строение надглоточных ганглиев, особенно у высших Arthropoda, тоже приобретает большую сложность.

Все главнейшие модификации нервной системы встречаются нами параллельно у самых различных классов Arthropoda, будучи, очевидно, вообще свойственны первичноротым животным с метамерным строением тела.

Как сказано, основной формой брюшной нервной системы является *нервная лестница*, состоящая из многочисленных парных ганглиев, соединенных продольно двумя коннективами, или нервными стволами, а поперечно комиссурами. Только у Protracheata ганглиозные клетки еще равномерно распределены по длине коннективов, не образуя ганглиев. Первая пара ганглиев брюшной лестницы носит специальное название подглоточных; от них идут, как бы

в виде продолжения обоих брюшных стволов, окологлоточные комиссуры к парному головному мозгу.

Модификации основного плана строения.

1) Оба ганглия каждой пары сближаются, комиссура между ними укорачивается, а сами они в конце концов сливаются в один узел. Гистологическое строение такого узла всегда позволяет догадаться об его парном происхождении. 2) Сближение ганглиев в поперечном направлении сопровождается и соответственным сближением обоих продольных стволов. В большинстве случаев в промежутках между ганглиями стволы все же отделены друг от друга узкой щелью; однако, нередко дело доходит и до полного слияния обоих стволов. 3) Происходит сближение ганглиев в продольном направлении, причем обычно перемещение идет сзади впереди, вплоть до полного исчезновения коннективов и границ между узлами, принадлежащими нескольким соседним сегментам. О сложном составе подобных ганглиев остается возможным судить главным образом по числу посылаемых ими нервов, а также отчасти и по расположению в них клеток несколькими отдельными группами. Параллельно с слиянием ганглиев происходит обыкновенно и слияние соответственных сегментов; если же последние остаются неслитыми, то при слиянии задние ганглии перемещаются в сегменты, которые лежат впереди их собственных. Как правило, все ганглии брюшной цепочки, лежащие в голове, спаиваются в единственный подглоточный узел. 4) В редких случаях может наступать полное выпадение отдельных ганглиев. 5) Иногда смещение ганглиев в продольном направлении может происходить без одновременного укорачивания коннективов (то же имеет иногда место у моллюсков). 6) Места отхождения нервов от брюшных стволов могут переноситься из ганглиев на коннективы, вследствие того, что волокна данных нервов на некотором протяжении прикладываются к коннективам вплотную и лишь затем отходят от последних под углом.

Главная общая черта, отличающая нервную систему всех *Arthropoda* в целом от таковой *Annelides*, состоит в ее гораздо меньшей гомономности. Дифференцировка тела на большие участки (голова, грудь, брюшко), сегменты которых разнятся друг от друга и степенью своего развития и мощностью и строением конечностей и т. д., приводит к тому, что и нервная система в большинстве случаев утрачивает примитивный вид нервной цепочки, дающей на каждый сегмент по одинаковому парному ганглию. Только у личинок и зародышей *Arthropoda* нервная система, как правило, более богато расчленена и гомономна.

ГОЛОВНОЙ МОЗГ АРТНРОПОДА

Головной мозг, или надглоточный ганглий, носит всегда парный характер и залегает в головном отделе тела, над передней частью кишечника. Внешняя форма мозга у разных представителей *Arthropoda* может быть весьма разнообразной. В одних случаях мозг боле

или менее вытянут в длину (*Apus*, рис. 30, *Japyx*), в других (*Porcellio*, большинство *Mylaroda*, *Lepisma* и др. *Insecta*), наоборот, сильно вытягивается в поперечном направлении. В громадном большинстве мозг более или менее сплюснут дорзовентрально.

У *Crustacea*, *Protracheata*, *Mylaroda* и *Insecta* мозг представляет собою резко обособленное от брюшной нервной цепочки самостоятельное тело, связанное с брюшными ганглиями при помощи ясных волокнистых окологлоточных комиссур. У *Arachnoidea*, вследствие смещения передних ганглиев брюшной цепочки вперед по окологлоточным комиссурам, последние утрачивают чисто волокнистый и приобретают ганглиозный характер, вследствие чего головной мозг приходит в непосредственное соприкосновение с ганглиями брюшной цепочки (*Scorpionidea*, *Araneina*). Иногда при этом границы между головным мозгом и остальной частью брюшной нервной системы настолько сглаживаются (многие клещи), что головной мозг просто образует лишь верхнюю часть окружающего глотку мощного ганглиозного кольца. У некоторых паразитов (*Pentastomida*) головной мозг крайне редуцируется и образует лишь тонкую надглоточную комиссуру, очень бедную ганглиозными элементами. У *Ostracoda*, *Branchiura* и всех *Malacostraca* смещение по окологлоточным комиссурам прodelьывает лишь один передний ганглий брюшной цепочки; он достигает головного мозга и сливается с ним. Таким образом, хотя головной мозг этих животных и отделен от брюшной цепочки явственными окологлоточными комиссурами, но тем не менее он содержит в себе один элемент брюшной нервной системы и имеет более сложный состав, чем мозг прочих раков.

Вопрос о характере сегментации головного мозга *Arthropoda* подробно рассматривает N. H o l m g r e n (1916) в своей капитальной работе, а позднее H a n s t r ö m (1928) и S n o d g r a s s (1938). Внешняя сегментированность мозга у *Arthropoda* обычно отсутствует. Однако внутреннее строение, а именно группировка ганглиозных элементов и расположение волокнистых пучков, обнаруживает нередко присутствие более или менее ясной расчлененности мозга на два или даже три отдела. Наиболее примитивными N. H o l m g r e n считает такие отношения, когда расчлененность мозга отсутствует. При этом он базируется на строении мозга *Polychaeta* (*Nereis*), как несомненных прародителей типа *Arthropoda*. Действительно, надглоточный ганглий *Nereis* даже и по своему микроскопическому строению представляет собою нечто цельное, ибо област

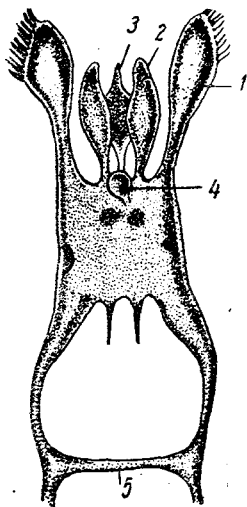


Рис. 30. Головной мозг *Apus*.

1 — зрительные доли; 2 — боковые глаза непарного (наушлицевого) глаза; 3 — нерв к лобному органу; 4 — медианный глаз непарного глаза; 5 — постцеребральная комиссура (по Г о л ь м г р е н у).

мозга, от которых идут нервы к глазам и к головным пальцам, друг от друга не отделены. Такие примитивные отношения встречаются до известной степени у *Protracheata*, где глазная и антеннальная

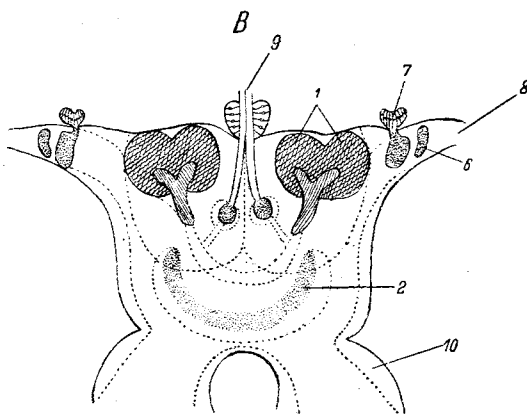
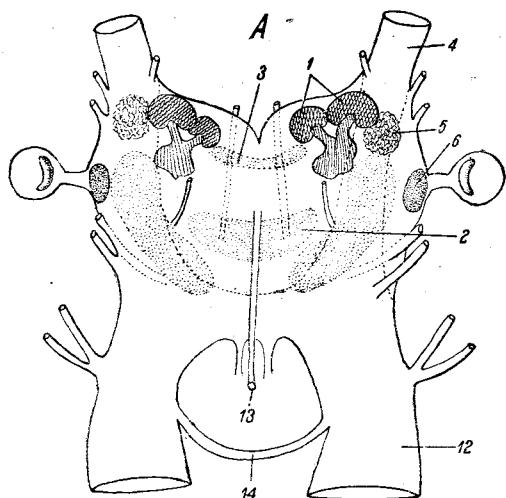


Рис. 31. А — мозг *Peripatoides occidentalis*; В — мозг *Limulus*, схемы.

1 — грибовидные тела; 2 — центральное тело; 3 — передняя комиссура; 4 — нервы антенн; 5 — glomeruli; 6 — глазные центры; 7 — брюшной глазок; 8 — нервы сложных боковых глаз *Limulus*; 9 — нерв к непарному глазу *Limulus*; 10 — окологлоточная комиссура; 12 — брюшные нервные стволы *Peripatoides*; 13 — стоматогастрические нервы; 14 — поперечная комиссура (по Ганстрёму).

часть надглоточного ганглия морфологически не обособлены. Однако у *Protracheata* (рис. 31, А) строение мозга усложняется тем, что к нему присоединяется и самый передний участок брюшных нервных стволов с парой ганглиев, от которого идут нервы к челюстям и глотке. У *Arthropoda* эти ганглии либо сохраняют свое примитивное положение, либо вступают в связь с головным мозгом, образуя его задний отдел (*tritocerebrum*). Таким образом мозг *Protracheata* состоит из собственно головного мозга, нерасчлененного, и присоединившегося к нему *tritocerebrum*. Собственно головной мозг у многих других *Arthropoda* может обнаруживать гистологически, а иногда и в более грубом строении, деление на две части — переднюю, посылающую нервы к глазам, и заднюю. Передняя часть называется *protocerebrum*, задняя же часть — *deutocerebrum*. Там, где имеются щупальца первой пары, *deutocerebrum* дает нервы этих щупалец. Те же два участка имеются, повидимому, но в неразличимом виде, и у *Polychaeta*, где головной мозг

посылает нервы не только к глазам, но и к головным пальцам (*palpi*), которые многие считают гомологичными первой паре щупалец *Arthropoda*. Рау Ланкестер (1881) предложил для самой передней части головного мозга, образующей исконную основ-

ную часть мозга *Arthropoda*, название *archicerebrum*. Это есть чисто преоральный отдел, находящийся в преоральной лопасти зародыша.

У наиболее примитивных *Arthropoda*, каковы *Protracheata*, головной мозг не обнаруживает расчленения, хотя и состоит из двух отделов, ибо от него идут нервы не только к глазам, но и к антеннам. Правда Федоров (1929) приходит к совершенно иной концепции мозга *Protracheata*, но мнение его стоит особняком среди мнения всех прочих авторов. Он пытается согласовать распределение мозговых нервов с таковым в туловищных сегментах и считает, что простомиальным нерасчлененным характером обладает лишь самая передняя, преантеннальная часть мозга *Peripatus tholloni*. Остальная же часть образована слиянием ганглиев двух передвинувшихся впереди туловищных сомитов — антеннального и особого премандибулярного, конечности которого нацело редуцировались; нервы же к челюстям отходят по Федорову не от заднего отдела мозга, а от передних концов брюшных нервных стволов. Данным Федорова не имеется подтверждения в онтогении мозга *Protracheata*.

У многих раков (*Entomostraca*, кроме *Ostracoda*) имеется ясно различимая расчлененность головного мозга на *proto-* и *deutocerebrum*, причем последний посылает нервы к первой паре антенн. Большинство авторов согласно принимается, что *deutocerebrum* следует рассматривать как первую пару ганглиев брюшной нервной цепочки, вошедшую у всех *Arthropoda* в состав головного мозга. Клаус (1886) и Н. Нолмгрен считают, что антенны первые раков *ab origine* преоральны, являясь более древними органами преоральной лопасти, чем глаза, а потому Н. Нолмгрен приравнивает архицеребруму совокупность *protocerebrum* и *deutocerebrum*.

Того же мнения держится и Ханстрём (1928, 1930), а также Снодграсс (1938), приравнивающие антенны первые раков к пальцам аннелид.

Часть, отвечающая *tritocerebrum*, у *Entomostraca* остается в брюшной нервной цепочке, образуя расположенный на заднем конце окологлоточных комиссур (*Phyllopoda*) подглоточный ганглий. У прочих раков подглоточный ганглий смещается по направлению к головному мозгу и более или менее тесно сливается с ним, образуя *tritocerebrum*. У *Myriapoda* и многих *Insecta* даже внешним образом головной мозг составляется из трех частей. Так, у *Oedipoda* и других саранчовых передняя очень массивная часть головного мозга, переходящая направо и налево при помощи стебельков в два громадных оптических ганглия, представляет собою *protocerebrum*. Позади него и несколько под ним располагается ограниченный легким пережимом *deutocerebrum*, образующий два мощных вздутия — обонятельные доли (*lobi olfactorii*); наконец, позади каждой обонятельной доли лежит грушевидная ганглиозная масса, *tritocerebrum*, от которой отходят корешки лабро-фронтальных нервов (*nervi labrofrontales*). Обе половины *tritocerebrum* посте-

ленно утончаются кзади и переходят в окологлоточные комиссуры. Между расходящимися половинами *tritocerebrum* может быть тонкая волокнистая перемычка (*Mugiapoda*, *Crustacea*, *Insecta*).

Эта перемычка обычно не сливается с самым мозгом, но остается позади глотки, огибая ее и ясно показывая, что в данных случаях действительно имело место продвижение соответственных ганглиев брюшной цепочки вперед и слияние их с мозгом.

В соответствии с разногласиями относительно толкования отделов мозга, получаются расхождения и в оценке морфологического значения иннервируемых им придатков и конечностей. Большинство авторов считает, что преоральному отделу мозга *Annelides* у *Arthropoda* отвечает лишь передний отдел их головного ганглия (протоцеребрум).

Органы, соответствующие антеннам *Annelides*, у членистоногих атрофировались. *H o l m g r e n* и *H a n s t r ö m* считают за рудименты отвечающих этим органам нервов протоцеребральные кожные нервы, которые у *Protracheata* идут к покровам головы, а у раков и многоножек — к фронтальным органам.

У насекомых описываются впереди антенн бугорковидные рудименты конечностей, которым дают название преантенн, гомологизируя их с антеннами колец (S n o d g r a s s).

Поэтому антенны первые раков и единственная пара антенн *Tracheata*, иннервируемые от дейтоцеребрума, представляют собою конечности, отвечающие пальпам *Annelides*. Тритоцеребрум отвечает первому кефализованному туловищному сегменту. Это ясно видно у *Phyllozoa*, у которых нервы к антеннам вторым берут начало от первого ганглия брюшной цепочки. У всех прочих раков этот ганглий смещается вперед и становится тритоцеребрумом головного мозга и соответственно этому и антенны вторые получают нервы от головного мозга. Среди *Tracheata* только у *Protracheata* тритоцеребрум иннервирует пару головных конечностей, а именно челюсти. У прочих *Tracheata* соответственный сегмент лишен конечностей, так что тритоцеребрум посылает нервы лишь к темешляровым органам чувств (у *Mugiapoda*) или просто к определенным участкам головы.

У части *Arachnoidea* и у *Xiphosura* (*Limulus*, рис. 31, B) внешней сегментации головного мозга нет, но гистологическое строение показывает, что, помимо центров для глаз, в нем имеются сильно редуцированные центры антеннальные, т. е. что он состоит из *protocerebrum* и *deutocerebrum*. Кроме того, прилежащая к мозгу часть окологлоточных комиссур (*Xiphosura*) или комиссуры на всем своем протяжении (*Arachnoidea*) сильно вздуты, причем нервы к первой паре конечностей (хелицерам) и к *rostrum* (верхнегубные нервы) отходят от примозговой части комиссуры. Поэтому можно рассматривать эту часть окологлоточных комиссур как последний отдел головного мозга, или *tritocerebrum*. Соответственно редукции антеннального отдела мозга, конечности, отвечающие антеннам первым, у *Arachnoidea* и *Xiphosura* отсутствуют.

Несколько особую позицию занимает по отношению к *Chelicerata*, куда в виде наиболее примитивной группы он относит и трилобитов, *S n o d g r a s s* (1938). Прежде всего, основываясь на положении глаз, которые всегда принадлежат простомиальному участку головы, *S n o d g r a s s* полагает, что простомиальный отдел головы заходит на боках последней у трилобитов, *Xiphosura* и *Arachnoidea* далеко назад. Так называемые «щеки» головы трилобитов, боковые части головогрудного щита *Xiphosura* образованы, например, за счет разрастания назад простомиума. Антенны трилобитов, судя по их неветвистому строению, отвечают антеннам первым *Crustacea* и антеннам *Tracheata*, тогда как прочие конечности головы трилобитов принадлежат слившимся с ней туловищным сегментам. У прочих *Chelicerata* антенны первые исчезли, так что хелицеры представляют собой первую пару передвинувшихся вперед посторальных конечностей.

Толкование *S n o d g r a s s* привлекает своей продуманностью.

N e u m o n s и некоторые другие склонны, как нам кажется, без достаточного основания считать хелицеры гомологичными антеннам первым раков и антеннам *Tracheata*, допуская выпадение у *Arachnoidea* пары конечностей, отвечающих антеннам вторым раков.

Для ясности приводится таблица, в которой иллюстрируются взаимоотношения между головными конечностями, иннервируемыми от надглоточного ганглия, у различных групп членистоногих. Таблица составлена по данным *B ö r n e r* (1920).

	<i>Crustacea</i>	<i>Arachnoidea</i>	<i>Protracheata</i>	<i>Myriapoda</i>	<i>Insecta</i>
Протоцеребрум	Глаза	Глаза	Глаза	Глаза	Глаза
Дейтоцеребрум	Антенны первые	—	Антенны	Антенны	Антенны
Тритоцеребрум	Антенны вторые	Хелицеры	Челюсти	—	—
Следующий сегмент	Жвалы	Педипальпы	Туловищн. ноги	Жвалы	Жвалы

Гистология головного мозга *Arthropoda* в общем очень сложна, особенно у высших представителей их, а именно насекомых. Из дальнейшего описания видно, что многие из участков головного мозга членистоногих находят себе гомологов в мозгу *Annelides*, что указывает на тесные генетические связи членистоногих с кольчезами. Строение головного мозга является, повидимому, очень консервативным признаком, пригодным для филогенетических построений.

Тем более имеется сходства в строении мозга большинства *Arthro-*

пода, возьмем ли мы для сравнения мозг *Julus* (H o l m g r e n, 1916), Protracheata (H a n s t r ö m, 1935), Crustacea (H a n s t r ö m, 1938), Xiphosura (H a n s t r ö m, 1926) или Coleoptera (B e i e r, 1927).

Мозг состоит из proto-, deuto- и tritocerebrum. Боковые части protocerebrum образованы двумя зрительными долями (lobi optici). Каждая доля содержит два скопления ганглиозных клеток, наружное и внутреннее, расположенное ближе к центру мозга. У Arthropoda, обладающих сложными фасетированными глазами (Crustacea, Insecta), зрительные доли могут чрезвычайно увеличиваться, а ганглиозные клетки в них образуют не два, а три отделенных друг от друга волокнистым веществом слоя.

Среди общей обкладки из ганглиозных клеток в protocerebrum *Julus* (рис. 32) выделяются три пары скоплений очень мелких клеток, которые H o l m g r e n обозначает как globuli. Вместе

с отходящими от них к центру protocerebrum волокнистыми пучками, или «стебельками», globuli образуют очень характерную картину «грибовидных тел». Стебельки этих тел сходятся к центру protocerebrum и входят в большое скопление волокнистого вещества, «центральное тело» (corpus centrale), разбивающееся на передний

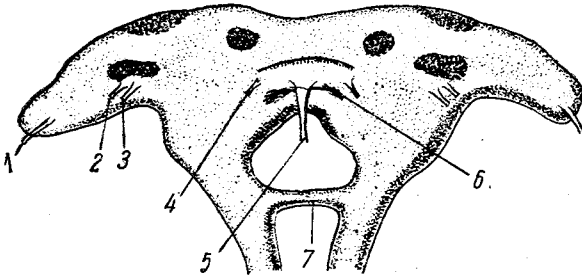


Рис. 32. Головной мозг *Julus*.

1 — нерв фронтального органа; 2 — двигательный нерв антенны; 3 — чувствительный нерв антенны; 4 — верхнегубной нерв; 5 — nervus resurgens; 6 — стоматогастрическая коммиссура; 7 — подглоточная коммиссура (по Гольмгрену).

и задний отдел. Грибовидные тела представляют собою образование, чрезвычайно широко распространенное у Arthropoda, причем могут встречаться в числе трех пар (Diplopoda, некоторые Phalangidea, Campodea), двух пар (Insecta Pterygota) или одной пары (Chilopoda). У раков (рис. 33) грибовидные тела в общем развиты слабо. Среди Entomostraca они имеются в слабо развитом состоянии лишь у некоторых Phyllopoda (*Lepidurus*, *Artemia*). В группе Malacostraca развитие грибовидных тел находится в известной связи с наличием глазных стебельков и глаз. У отрядов с бесстебельчатыми глазами (Isopoda, Amphipoda) грибовидные тела совершенно редуцируются. У прочих Malacostraca, в особенности у Decapoda и Stomatopoda грибовидные тела имеются, причем их globuli, а отчасти и «стебельки» перемещаются внутрь глазных стебельков. Количество грибовидных тел у раков равно 1—2 парам. У тех Decapoda, у которых глаза более или менее редуцируются, грибовидные тела перемещаются из глазных стебельков обратно в головной отдел тела и слабее раз-

виты. У Decapoda с нормальными глазами значительная часть протоцеребрума, как видно, уходит в глазные стебельки. На основании ряда наблюдений над мозгом насекомых, грибовидным телам придается большое значение как главным центрам психической деятельности. Действительно, у полиморфных насекомых (муравьев по F o r e l, пчел по J o n e s c u, 1909) развитие грибовидных тел тем более сильно, чем более сложную и разностороннюю жизнедеятельность обнаруживает данная категория особей. Так, у рабочих пчел и муравьев грибовидные тела значительно сильнее развиты, чем

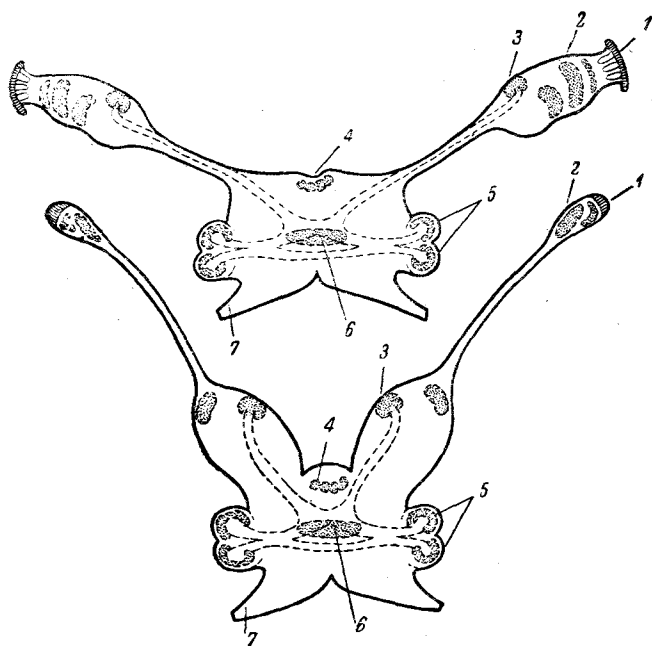


Рис. 33. Головной мозг десятиногих раков (Decapoda). Наверху — вид, снабженный нормальными глазами (тип *Carcinus*); внизу — вид с начинающейся редукцией глаз (тип *Emerita*). 1 — сложный глаз; 2 — оптический ганглий с его различными частями; 3 — грибовидное тело; 4 — протоцеребральный мостик; 5 — передние и задние доли (lobi); 6 — центральная комиссура; 7 — ооцеллоточные комиссуры (по Г а н с т р ё м у).

у самок или цариц. Самцы муравьев обладают почти рудиментарными грибовидными телами; трутни имеют, правда, грибовидные тела почти такой же величины, как и рабочие пчелы, однако, по отношению к объему всего мозга (очень крупного у трутней), эти тела мельче, чем у рабочих. К тому же выводу приходит и A l t e n (1910), исследуя мозг разных перепончатокрылых. Он замечает, что грибовидные тела усиливаются в своем развитии по направлению от одиночных Hymenoptera к общественным, т. е. пчелам, шмелям и осам. Однако W h e e l e r (1910) и H o l m g r e n (1916)

выступают против подобного значения грибовидных тел. При этом они базируются на наблюдениях над муравьями и термитами, находя различия в развитии грибовидных тел, далеко не всегда ясно выраженными. Кроме того, Wheeler указывает, что *Limulus*, обладающий колоссально развитыми грибовидными телами, обнаруживает очень слабую психическую деятельность.

Отношение размеров мозга к объему туловища в общем соответствует высоте нервной деятельности данного животного. Так, это отношение у пчелы равно $1/174$, у муравья — $1/280$, у майского жука — $1/3290$. Однако имеются и исключения. Например, благодаря сильному развитию зрительных долей мозг трутня значи-

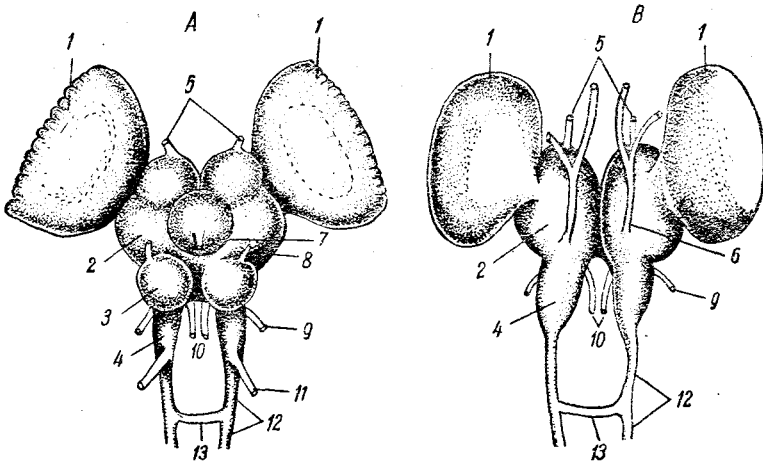


Рис. 34. Головной мозг *Oedipoda coerulea*. А — снизу, В — сверху.

1 — зрительные доли; 2 — протоцеребрум; 3 — обонятельные доли; 4 — тритоцеребрум; 5 — обонятельный нерв; 6 — ножный нерв; 7 — срединный глазковый нерв; 8 — нерв антенны; 9 — дополнительный антеннальный нерв; 10 — корешки стоматогастрического ганглия; 11 — лабро-фронтальный нерв; 12 — онологлоточные комиссуры; 13 — поперечная постцеребральная комиссура (по В и л л а н у).

тельно крупнее мозга рабочей пчелы, хотя деятельность последней гораздо разнообразнее.

Кроме вышеуказанных частей, в protocerebrum имеются несколько волокнистых комиссур: между зрительными долями и лобными долями (= остальной protocerebrum) и между правой и левой лобными долями.

Deutocerebrum образован двумя антеннальными долями, в передней части которых особенно выделяются «два передних ганглиозных скопления». Для этой части мозга характерно присутствие особых сгущений волокнистого вещества, которые получили название клубочков (*glomeruli*), находящихся у места выхода из мозга антеннального нерва. Между обеими половинами deutocerebrum имеются обонятельные комиссуры.

Tritocerebrum состоит из двух суживающихся кзади половин, переходящих постепенно в окологлоточные комиссуры. Между обеими половинами *tritocerebrum* имеется толстая поперечная комиссура («стомато-гастрическая перемычка»), от которой идет нерв к стенкам кишки. Кроме того, уже позади самого *tritocerebrum* находится натянутая между обеими окологлоточными комиссурами триоцеребральная поперечная комиссура.

Обе лопасти *tritocerebrum* связываются при помощи фибриллярных лучков как с *deutocerebrum*, так и с лопастями *protocerebrum*.

У насекомых (рис. 34) в головном мозгу можно различать весьма большое количество участков.

В протоцеребруме содержатся: 1) протоцеребральные доли, состоящие главным образом из волокнистого вещества, 2) протоцеребральная (волокнистая) комиссура, 3) центральное (волокнистое) тело, 4) лобные доли, в которых содержатся грибовидные тела, 5) интерцеребральная часть, лежащая между лобными долями и посылающая нервы к одиночным глазкам, 6) зрительные доли, содержащие в себе центры сложных глаз и особенно мощно развитые у насекомых.

Дейтоцеребрум состоит главным образом из парных обонятельных долей, связанных друг с другом комиссурой, и содержит клубочки (*glomeruli*) антенн.

Тритоцеребрум насекомых развит весьма слабо и дает от себя только мелкие губные и щитковые (к *slupeus*) нервы.

БРЮШНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Брюшная нервная система *Arthropoda* обнаруживает, как уже было сказано, во многих отношениях развитие, параллельное такому брюшной нервной системы кольчатых червей. У различных групп *Arthropoda* можно видеть постепенную концентрацию нервных клеток на протяжении парных брюшных нервных стволов в ганглии, а затем и собирание самих ганглиев в ганглии более высокого порядка, или синганглии.

Нервная система типа тяжей (без ганглиев)

Таковая встречается только у одной из наиболее примитивных групп *Arthropoda*, а именно у класса *Protracheata* (рис. 35). Окологлоточные комиссуры *Peripatus* переходят под глоткой в два широко расставленных нервных тяжа, которые на всем своем ходу покрыты ганглиозными клетками. Правда, в каждом сегменте имеется на стволах легкое сгущение этих клеток, но до образования настоящих ганглиев дело не доходит. Стволы тянутся в боковых отделах полости тела вплоть до заднего конца последнего, где они позади пороницы переходят друг в друга. Кроме того, и на всем остальном своем ходу стволы соединены многочисленными, но очень тонкими

поперечными комиссурами, число которых может достигать 40 на каждый сегмент. Приблизительно соответственно только что указанным комиссурам от обоих тяжей отходят в бок периферические нервы. Каждая конечность *Protracheata* получает два таких боковых нерва.

Нервная система *Protracheata* своею примитивностью несколько напоминает таковую первичных кольцецов (*Archiannelides*), отличаясь от последней в сторону более высокой дифференцировки своим погружением в полость тела.

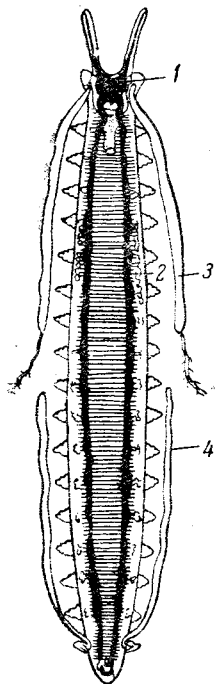


Рис. 35. Нервная система *Protracheata*.

1 — головной мозг; 2 — брюшные нервные стволы; 3 — слюнные железы; 4 — коксальные железы последней пары ножек (из Ланга).

Нервная система типа брюшной нервной лестницы

Нервной системой подобного типа обладает только один из отрядов низших ракообразных, а именно *Phyllopora*, и притом главным образом *Phyllopora Branchiopoda*. Нервная система этих раков еще очень примитивна (рис. 36, А). Ганглии антенн вторых, соответствующие *tritocerebrum* высших раков, еще не вошли в состав головного мозга и лежат у заднего конца окологлоточных комиссур, находясь таким образом в области брюшной нервной системы. Далее идут два широко расставленных брюшных нервных ствола, вздутых в ганглии в каждом несущем конечности сегменте, начиная с мандибулярного и до последнего торакального. Соответственно с полным отсутствием брюшных конечностей, в брюшке стволы становятся значительно тоньше и утрачивают ганглиозные вздутия (кроме *Anostraca* и *Conchostraca*, у которых имеются очень мелкие ганглии). Соответственные ганглии обоих стволов соединены двойными поперечными комиссурами. Только между обоими антеннальными и обоими мандибулярными ганглиями комиссуры простые. Антеннальная комиссура проходит позади глотки.

Такая же в общих чертах нервная система сохраняется и у другого подотряда отряда *Phyllopora*, а именно у *Cladocera* (рис. 36, Г).

Однако здесь нервная лестница сильно укорачивается вследствие укорачивания самого тела, а комиссуры между ганглиями обоих стволов уменьшаются в длине, т. е. сами стволы несколько сближаются друг с другом. Кроме того, двойные комиссуры сохраняются большей частью лишь между передними 2—3 торакальными ганглиями. Между прочими торакальными узлами они становятся простыми — признак, свойственный всем прочим ракам.

**Нервная система
типа брюшной
нервной цепочки**

Этот наиболее распространенный у Arthropoda тип нервной системы получается из предыдущего сближением обоих стволов лестницы. Оба ганглия каждого сегмента при этом более или менее тесно сливаются, вследствие чего поперечные комиссуры исчезают. Продольные коннективы между ганглиями соседних сегментов обыкновенно сохраняют свою парность. Однако имеется целый ряд случаев, когда обе половины нервной системы, правая и левая, совершенно сливаются (Copepoda, Cirripedia Operculata, Branchiura, Decapoda Brachyura среди раков; Scorpionidea, Pedipalpi, Araneina, Asarina среди паукообразных, задняя часть брюшной цепочки Xiphosura, многие Insecta, например Diptera).

Почти у всех Arthropoda замечается частичное или, реже, полное сближение ганглиев брюшной цепочки и в продольном направле-

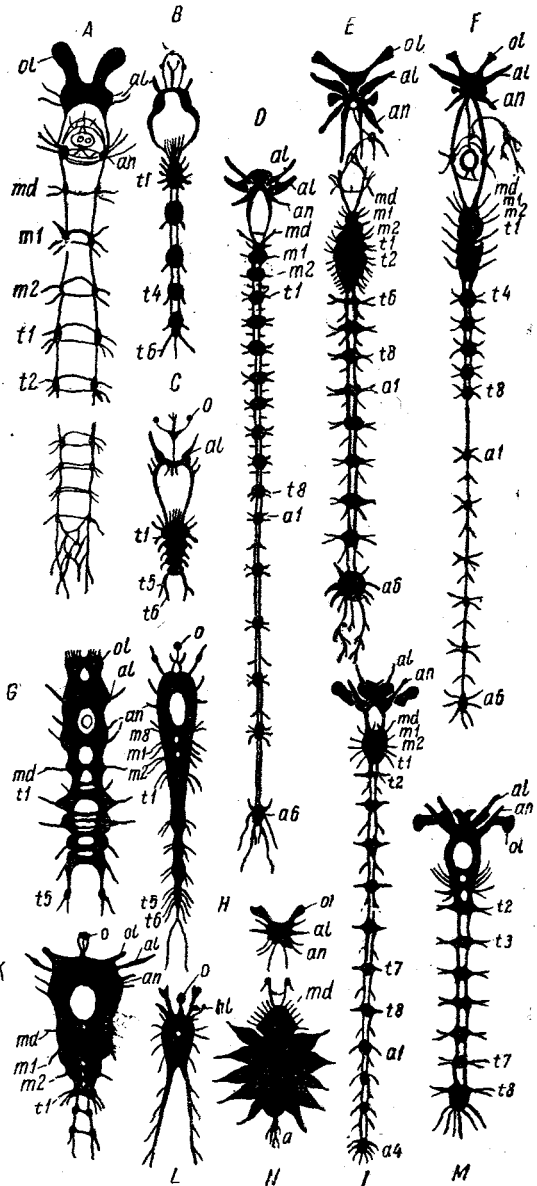


Рис. 36. Нервная система ракообразных. А — Branchiopoda; В — Cirripedia Pedunculata; С — Cirripedia Operculata; D — Dichelopoda; E — Stomatopoda; F — Decapoda Macrura; G — Cladocera; H — Copepoda; I — Gamma-roidea; K — Ostracoda; L — Copepoda; M — Oniscoidea; N — Decapoda Brachyura.

ol — нервы антеннул; an — нервы антенн; al — a6 — абдоминальные ганглии; md, m1 и m2 — ганглии мандибул и двух пар максилл; O — выпарный (науплиусов) глаз; ol — обонятельные доли; t1—t8 — торакальные ганглии (из Ланга).

нии, которое особенно сильно выражено у животных с укороченной формой тела (Acarina, Ostracoda, Decapoda Brachyura) или при переходе к сидячему (Cirripedia Operculata) или паразитическому образу жизни (часть Copepoda, некоторые Insecta). При этом процессе ганглии цепочки, первоначально расположенные строго метамерно, сдвигаются в меньшее число сегментов, сливаясь при этом в известное количество (иногда всего один) сложных ганглиев, или синганглиев. Наименее сильно отражается эта тенденция к слиянию ганглиев в таких отделах тела, которые сами хорошо расчленены и, кроме того, снабжены хорошо развитыми конечностями. Напротив, в отделах, где сегменты тесно спаяны (голова большинства Arthropoda), происходит слияние ганглиев, хотя бы соответственные метамеры и удержали свои конечности. То же самое следует сказать о явственно разделенных, но лишенных конечностей сегментах: в таких члениках ганглии часто сливаются или перемещаются из них в сегменты, снабженные конечностями (брюшко Copepoda, брюшко многих Insecta, последний, безногий сегмент брюшка всех Malacostraca, лишенный соответственного ганглия).

Следы слияния нескольких простых ганглиев в один синганглий большей частью сохраняются в целом ряде признаков. Таковы: легкие наружные пережимы на поверхности синганглия, расположение отходящих от него нервов и групповое расположение нервных клеток, число групп которых отвечает числу составляющих синганглий узлов.

НЕРВНАЯ ЦЕПОЧКА БЕЗ КОНЦЕНТРАЦИИ ГАНГЛИЕВ

С некоторыми оговорками под этот заголовок подходит нервная система некоторых высших раков, а именно Anisopoda и части Dicheiropoda (рис. 36, D). У этих раков мы находим нервную цепочку из 17 парных ганглиев. Первые три пары более тесно сближены и относятся к голове, посылая нервы к мандибулам и обоим парам максилл. Следующие восемь ясно разделенных волокнистыми коннективами ганглиев отвечают соответственному числу грудных сегментов. Наконец, последние шесть узлов принадлежат семичлениковому брюшку. Только самый последний, безногий брюшной сегмент лишен своего ганглия и получает нервы от узла предыдущего сегмента.

СЛИЯНИЕ ГАНГЛИЕВ ТОЛЬКО В ОБЛАСТИ ГОЛОВЫ

У чрезвычайно большого числа Arthropoda все ганглии, относящиеся к сегментам посторальных головных конечностей, сливаются в один крупный синганглий: *подглоточный узел*. Сплошь и рядом слияние затрагивает и другие части брюшной нервной системы, но имеется ряд форм, у которых процесс концентрации ограничивается образованием подглоточного узла. Такие отношения обнаруживает часть высших раков, например Apomostraca. У них имеется подглоточный синганглий, слившийся из ганглиев мандибул и двух пар максилл. Остальная часть цепочки имеет тот же состав, что

у форм из предыдущего параграфа, т. е. восемь грудных и шесть брюшных ганглиев. То же строение брюшной цепочки и у части *Schizopoda*, тогда как у *Mysis* даже не все три, а лишь два из головных ганглиев входят в состав подглоточного узла, третий же еще сохраняет свою самостоятельность.

К этой же категории с небольшой оговоркой могут быть отнесены и многие *Myrriapoda*. У *Diplopoda* и *Paupoda* ганглии, относящиеся к мандибулам и *gnathochilarium*, или паре максилл, сливаются вместе в подглоточный ганглий. Остальная часть нервной системы носит строго метамерный характер, причем у *Diplopoda* в каждом сегменте имеется не один, а два расположенных друг за другом в продольном направлении ганглия. Это кажущееся отступление от метамерии объясняется тем, что туловищные сегменты *Diplopoda* являются двойными и несут по две пары конечностей. У *Paupoda* соответственно каждому сегменту имеется одно ганглиозное вздутие, но коннективы между отдельными ганглиями сильно укорочены. Последний, безногий членик тела в обеих группах не имеет собственного ганглия. Третья, очень большая группа многоножек, а именно *Chilopoda*, обнаруживает присоединение первого туловищного ганглия к подглоточному узлу, а потому относится к одной из следующих категорий.

Слияние ганглиев не только в области головы

У форм, принадлежащих к этому типу, слияние ганглиев брюшной цепочки распространяется и на другие отделы тела, а именно или только на грудь или же на грудь и брюшко.

1. Слияние распространяется только на торакальные ганглии. Наиболее слабо выражен этот процесс у *Myrriapoda Chilopoda*. Здесь передний туловищный сегмент развивает на себе крючковидные, ядовитые ногочелюсти, участвующие в захвате и убивании добычи, и тесно соединяется с головой. В связи с этим и ганглий данного сегмента спаивается с подглоточным ганглием. Все остальные туловищные ганглии сохраняют свою самостоятельность. Хотя у *Myrriapoda* и нет деления туловища на грудь и брюшко, но, конечно, передний сегмент туловища отвечает одному из сегментов грудного отдела других *Arthropoda*.

У *Crustacea Decapoda Macrura* (рис. 36, F) с подглоточным ганглием сливаются уже три передних торакальных ганглия (отвечающих сегментам ногочелюстей), а у *Stomatopoda* даже пять ганглиев (рис. 36, E).

2. Слияние ганглиев захватывает только брюшко. Подобного рода способ концентрации нервной цепочки мы находим только у насекомых. Так, например, у *Machilis* из *Thysanura* при десятисегментном брюшке имеется только восемь абдоминальных ганглиев, ибо последний из них представляет собою синганглий, результат слияния трех нервных узлов. Такое же слияние ганглиев наблюдается в заднем конце брюшной цепочки Про-

tura. Наконец, у всех Pterygota число абдоминальных ганглиев обыкновенно значительно меньше десяти, т. е. количества относящихся к брюшку сегментов, что указывает на слияние части абдоминальных узлов друг с другом. При этом чаще всего сливаются друг с другом последние ганглии цепи. Обычно последние 2—3 брюшных ганглия, относящиеся к сегментам, которые идут на образование половых придатков, сливаются друг с другом еще в зародышевом состоянии, до появления личинки на свет. Вследствие этого Insecta, обладая 10-члениковым брюшком, никогда не обнаруживают более

восьми брюшных узлов. Таким образом, даже при самом полном числе брюшных ганглиев, т. е. восьми, последний из них по своему происхождению сложен. В некоторых случаях процесс слияния ограничивается этим эмбриональным спаиванием последних трех ганглиев: например, самцы блох (Siphonaptera) обладают тремя грудными и восемью брюшными ганглиями (рис. 37, А). То же устройство имеет нервная система личинок некоторых мух (Leptidae, Asilidae) и комаров (*Tipula*, *Corethra* и др.).

Гораздо чаще слияние затрагивает и другие брюшные ганглии. Так, гусеницы бабочек, наряду с тремя грудными, имеют лишь семь брюшных ганглиев, ибо последний (8-й) слился с предпоследним. Самки блох тоже обладают семью брюшными узлами (ибо первый брюш-

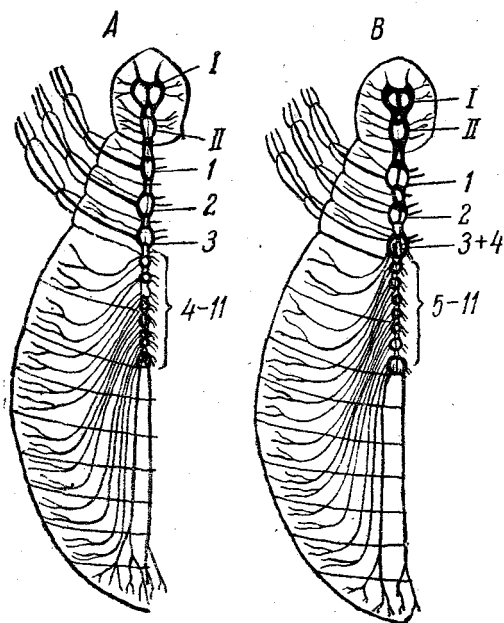


Рис. 37. Нервная система блохи,
А — самца, В — самки.

I — надглоточный узел; II — подглоточный узел;
1—3 — грудные узлы; 4—11 — брюшные узлы
(из Брандта).

ной сливается с третьим грудным), отличаясь таким образом от самцов большей концентрацией абдоминальных ганглиев. Аналогичная нервная система имеется и у личинок многих Ephemeroptera и у некоторых Coleoptera и Hymenoptera.

В том же направлении слияние может идти и дальше. У термитов, у личинок медоносной пчелы (рис. 46, А) число абдоминальных ганглиев низводится слиянием трех последних до шести, у Acridiidae — даже до пяти. Однако слияние не всегда идет строго в порядке сзади впереди, иногда последний (8-й) ганглий сохраняет самостоятельность, а сливаются друг с другом предшествующие ему узлы. Это проис-

ходит, например, у самок *Mutilla europaea*, где слиты два предпоследних узла цепи, и у ряда других форм.

3. Слияние ганглиев происходит как в грудном, так и в брюшном отделе тела. Эта форма нервной системы очень распространена у Arthropoda, а среди Arachnoidea может считаться господствующей. Среди раков (рис. 36) у части Amphipoda (Gammaroidea) первый грудной ганглий сливается с подглоточным, а последние три брюшных спаиваются в один синганглий (рис. 36, *Г*). Вся средняя часть цепочки состоит из явно обособленных ганглиев. У мокриц (Oniscoidea) первый грудной ганглий тоже слит с подглоточным, все же брюшные ганглии срастаются с последним торакальным в общую массу (рис. 36, *М*). У Decapoda Anomura подглоточный ганглий, все грудные и передний брюшной спаиваются в общую продолговатую массу, тогда как брюшные ганглии сохраняют свою самостоятельность. У Cirripedia Pedunculata (рис. 36, *В*) первый грудной узел слит с подглоточным, а последний грудной заключает в себе ганглиозные элементы сильно редуцированного брюшка.

Очень любопытно строение нервной системы Xiphosura. Она состоит (рис. 38) из головного мозга, необычайно мощных и длинных, густо покрытых ганглиозными клетками окологлоточных комиссур, помещающихся в головогрудном отделе, и из абдоминальной нервной цепочки, образованной шестью ганглиями. Распределение периферических нервов показывает, что у *Limulus* не только элементы подглоточного узла, но и всех грудных и переднего брюшного ганглия переместились сильно вперед на окологлоточные комиссуры, дав им ганглиозную обкладку. Действительно, от окологлоточных комиссур идут нервы ко всем шести парам головогрудных конечностей, а также к первой паре брюшных ног, изменившихся в жаберные покрывки. Из шести ганглиев абдоминальной цепи последний крупнее прочих и представляет собою результат слияния трех узлов. В общем на долю брюшка, снабженного шестью парами конечностей, приходится девять ганглиев (один на окологлоточных комиссурах, пять простых абдоминальных и последний трехчленный). Этим ясно показывается более богатое расчленение брюшка у предков Xiphosura, что блестяще подтверждается строением ископаемых родичей Xiphosura, а именно палеозойских Hemiaspidae, которые имели от 7 до 9 брюшных члеников.

Другая интересная черта Xiphosura заключается в том, что отходящие от абдоминальных и отчасти от грудных ганглиев нервы конечностей соединяются с каждой стороны боковым продольным нервом. Общая картина брюшной нервной системы получает вследствие этого сходство с тетраневральной системой некоторых Polychaeta, описанной Storch (1912).

У Arachnoidea слияние элементов брюшной нервной системы еще более выражено. Даже у наиболее богато расчлененных форм, какковы Scorpioidea и Solpugidea, все головогрудные ганглии (кроме хелицерального, который входит в состав головного мозга) слива-

ются в общую ганглиозную массу (рис. 39, 40). К этой массе у скорпионов присоединяются и ганглии передних четырех члеников праеабдомен. За головогрудной ганглиозной массой у *Scorpionidea* следует цепочка из семи далеко расположенных абдоминальных ганглиев (рис. 39). Шесть из них простые и отвечают 5—7 членикам праеабдомен и 1—3 членикам postabdomen. Седьмой ганглий сложный,

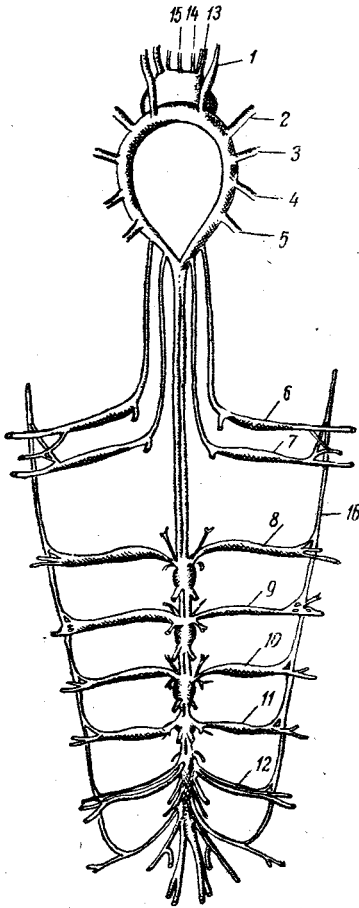


Рис. 38. Нервная система *Limulus* (*Xiphosura*), схема.

1—12 — нервы, идущие к 12 парам конечностей; 13 — нервы к главным глазам; 14 и 15 — нервы к срединным глазкам; 16 — боковой продольный нерв. (Оригинал.)

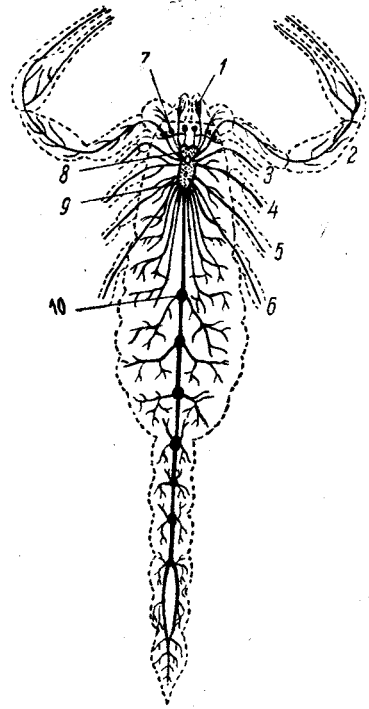


Рис. 39. Нервная система скорпиона.

1 — нервы хелицер; 2 — нервы педипалпы; 3—6 — нервы ходных ног; 7 — глазные нервы; 8 — надглоточный узел; 9 — головогрудная ганглиозная масса; 10 — первый свободный брюшной узел (из Бючли).

ибо иннервирует четвертый и пятый членики postabdomen. У *Telyphonidae* (рис. 41) из всех абдоминальных ганглиев остается свободным только этот задний, который лежит в предпоследнем членике тела и иннервирует два последних сегмента. Все прочие абдоминальные ганглии уходят далеко вперед и вливаются в голово-

грудную ганглиозную массу. Один только не вошедший в общую массу брюшной ганглий сохраняется и у Solpugidea, Pseudoscorpionidea и наиболее примитивных из пауков (Tetraneumones). Прочие пауки, Phalangidea и Acarina обнаруживают еще большую концентрацию нервной системы (см. следующую категорию).

Оригинальная группа Pantopoda, подобно многим другим, относящимся к рассматриваемой нами категории, характеризуется слиянием ганглиев на переднем и заднем концах брюшной нервной системы. Ганглии первой пары конечностей (хелицер) входят в состав головного мозга и при помощи окологлоточных комиссур соединяются с подглоточным узлом. Он сложный и посылает пары к следующим двум, а нередко и трем

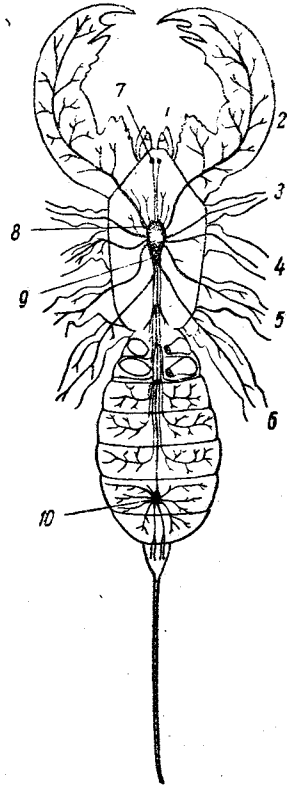


Рис. 41. Нервная система *Telyphonus caudatus*.

1 — хелицеры; 2 — педипальпы; 3—6 — ходные ноги; 7 — глазные нервы; 8 — надглоточный узел; 9 — головогрудная нервная масса; 10 — брюшной ганглий последних двух сегментов.

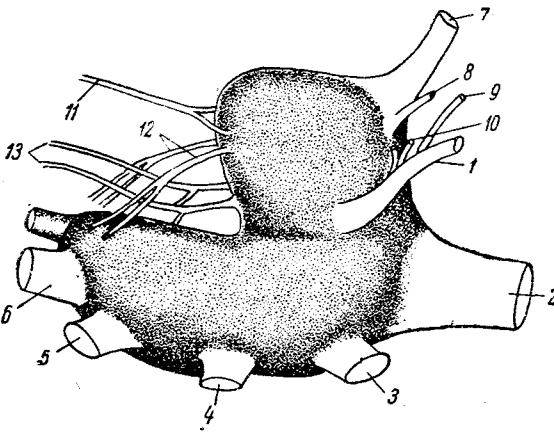


Рис. 40. Надглоточный узел и головогрудная ганглиозная масса скорпиона сбоку.

1 — нерв хелицер; 2 — нерв педипальп; 3—6 — нервы ходных ног; 7 — зрительный нерв медианных глаз; 8 — зрительный нерв латеральных глаз; 9 — роstralный нерв; 10 — дополнительные нервы хелицер; 11—13 — три пары симпатических нервов (скомбинировано по Гольмгеру).

парам конечностей. Дальнейшие 3—4 пары ходных ног имеют самостоятельные ганглии. Заканчивается цепочка одним или двумя мелкими, рудиментарными узелками, которые представляют собою результат слияния нескольких узлов ранее гораздо сильнее развитого брюшка.

Среди насекомых можно найти всевозможные комбинации слияния ганглиев брюшной нервной цепочки. Так, например, очень полный ряд стадий слияния брюшных ганглиев наблюдается у мух.

Все три ганглия груди слиты у большинства мух в общую массу. Что касается абдоминальных ганглиев, то у некоторых Syrphidae имеется еще шесть брюшных узлов; у *Stratiomys longicornis* первый из восьми брюшных ганглиев спаялся с грудной нервной массой, а 6—8 ганглия образовали задний синганглий, промежуточные же узлы самостоятельны. У *Volucella zonaria* первые два брюшных ганглия входят в состав грудного синганглия, а последние пять — в состав

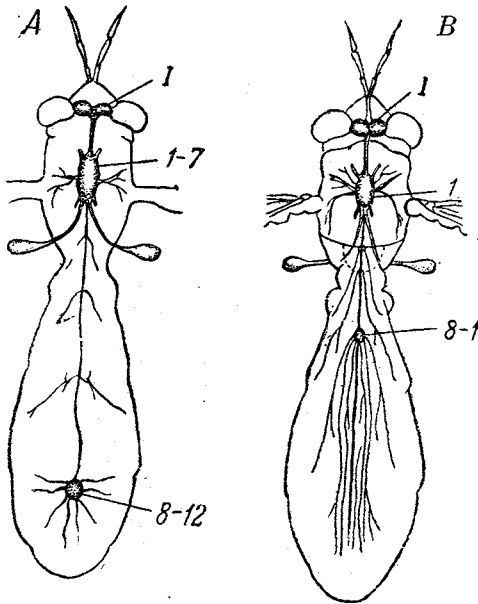


Рис. 42. Нервная система мухи *Conops rufipes*, А — самка, В — самец.

1 — надглоточный узел; 1—7 — ганглиозная масса, получившаяся слиянием трех грудных и четырех передних брюшных узлов; 8—12 — слившиеся воедино задние брюшные узлы (из Л а н г а).

заднего сложного брюшного узла; таким образом только третий абдоминальный ганглий остается простым и самостоятельным. У *Conops rufipes* (рис. 42) передние четыре брюшных ганглия слились с торакальными, а задние четыре образуют единственный брюшной синганглий. Наконец, у *Echinomyia grossa* все абдоминальные ганглия образовали вместе с торакальными одно мощное, помещающееся в груди, нервное скопление. Та же высокая степень слияния брюшной нервной цепочки имеется и у некоторых поденок (Ephemeridae), например у *Prosoptoma punctifrons*. Торакальные узлы могут тоже сливаться в разных комбинациях. Например, у мухи *Empis* их два, ибо проторакальный и мезоторакальный ганглии сливаются вместе. Брюшная цепочка жуков варьирует в следующих пределах:

грудных ганглиев 3—4, брюшных 8—0; у Hymenoptera имеется 2—3 грудных и 2—7 брюшных узлов. У бабочек обычно имеется 2—3 грудных и 4 брюшных ганглия. Только *Hepialus humuli* обладает пятью брюшными ганглиями, а у *Cidaria bilineata* число их низводится до трех. У клопов (Rhynchota) концентрация нервной системы очень сильна. Обособленных брюшных ганглиев нет вовсе, ибо они сливаются с торакальными, а последних чаще всего два, причем проторакальный ганглий нередко может продвигаться вперед и спаяваться с подглоточным (*Nepa*, *Acanthia*, *Notonecta*). Иногда концентрация идет и дальше (см. следующий параграф).

Разнообразие нервной цепочки насекомых очень хорошо иллюстрируется Б е к л е м и ш е в ы м в табличке, составленной им

главным образом на основании анатомических данных Брандта (1875—1882) о различных видах насекомых. В каждом горизонтальном ряду таблицы помещены насекомые, обладающие одинаковым расположением ганглиев в голове и груди. При этом числа «2 + 3» обозначают наличие двух ганглиев (надглоточного и подглоточного) в голове и трех в груди; число «2 + 2» относится к насекомым, у которых передний грудной ганглий слился с подглоточным; в рубрике «2 + 1» соединены формы, у которых с подглоточным слился и второй грудной узел; наконец, число «1 + 1» обозначает насекомых, у которых подглоточный узел образовал вместе со всеми грудными одну общую массу.

В вертикальных столбиках размещены в порядке прогрессирующей концентрации насекомые, у которых число ганглиев в брюшке равно 8, 7, 6 и т. д. до нуля. В нулевом столбике имеем формы, у которых все брюшные ганглии переместились в груди и слились с торакальными ганглиями (см. стр. 74).

Из приведенной таблицы вытекает несколько обобщений. Так, максимальной концентрации грудных ганглиев обычно соответствует высокая концентрация ганглиев в брюшке. Далее, у *Diptera* наблюдается большое варьирование числа ганглиев в брюшке при столь же большом постоянстве расположения ганглиев груди и головы. У клопов замечается нечто диаметрально противоположное: весьма разнообразное положение ганглиев груди при постоянной сильной концентрации нервной системы брюшка. Поэтому, почти все *Diptera* помещаются в одном (третьем сверху) горизонтальном ряду таблицы, тогда как все клопы находятся опять-таки в одном (нулевом) вертикальном ряду.

Наконец, из таблицы следует, что постепенная концентрация нервной цепочки у насекомых есть явление прогрессивное, наиболее сильно выраженное у высших представителей разных отрядов. Так, большинство бабочек имеет четыре свободных брюшных ганглия, и только у примитивного во многих отношениях *Hepialus* мы находим в брюшке пять узлов. Точно так же наиболее высоко организованные представители жуков и мух (*Lamellicornia*, *Muscidae*) обнаруживают наиболее концентрированную нервную систему.

Одно и то же явление, а именно концентрация брюшной цепочки, может у *Arthropoda* сопутствовать и прогрессивной и регрессивной (у паразитов) эволюции животного.

4. Вся брюшная нервная система образует одну общую ганглиозную массу. Эта крайняя степень слияния нервной цепочки тоже далеко не редко встречается среди *Arthropoda*, в особенности характеризуя собою некоторые группы *Arachnoidea*.

До крайней степени концентрированная нервная цепочка имеется прежде всего у довольно многих низших и некоторых высших раков (рис. 36). Так, у *Ostracoda* цепочка чрезвычайно укорочена; у некоторых представителей можно еще отличить 2—3 следующих друг за другом ганглия, но у всех *Cyprididae* цепочка (начиная

Брюшко голова и грудь	8	7	6	5	4	3	2	1	0
2 + 3	<i>Dictyopter- rus</i> <i>Pulex</i> ♂	<i>Tenthredo- pulex</i> ♀	<i>Blatta, Cicin- dela, Chiro- nomus</i>	<i>Silpha</i> <i>Hepialus</i>	<i>Donacia</i> <i>Cossus</i> , <i>Melitta</i> <i>europaea</i>	<i>Cassida</i> <i>Melitta</i> <i>rufipes</i>	<i>Chrysomela</i> <i>Harpalus</i>	<i>Hyster</i>	<i>Geotrupes</i> <i>Ptilinurus</i>
2 + 2		<i>Culex Bombus</i> ♀ и ♀	<i>Culex Bombus</i> <i>Bombus</i> ♂ <i>Apis</i> ♀	<i>Necrophorus</i> <i>Bombus</i> ♂ <i>Apis</i> ♀	<i>Vanessa</i> и др. <i>Apis</i> ♂ и ♀	<i>Argyris</i> <i>Crabro</i>	<i>Cerculi- onidae</i>	<i>Gyrinus</i> <i>Pliora</i>	<i>Cetonia</i> <i>Lygallus</i>
2 + 1		<i>Pangonia</i>		<i>Tabanus</i> <i>Chrysops</i>	<i>Haematopota</i> <i>Stratiomys</i>	<i>Cyrtus</i> <i>Oncades</i>	<i>Syrphus</i> и др.	<i>Conops</i> и др.	<i>Musca</i> и др. <i>Pentatoma</i>
1 + 1								<i>Stylops</i>	<i>Hydrometra</i> <i>Biazotrogus</i>

с подглоточного ганглия) представляет собою одну общую массу.

У всех *Soropoda* дифференцировка цепочки на ганглии и коннективы очень неясна, ибо ганглиозные клетки расположены в таком же избытке между узлами, как и на них. Однако у свободно живущих *Gymnoplea* брюшная нервная система еще сильно вытянута в длину, напоминая этим более типичные картины нервной цепи. У *Podoplea*, а особенно у паразитических форм (*Coquasaecidae* и др.), вся цепочка сливается в общую массу, иногда даже неясно обособленную от надглоточных ганглиев, ибо окологлоточные комиссуры утолщаются и вокруг глотки получается общее ганглиозное около-

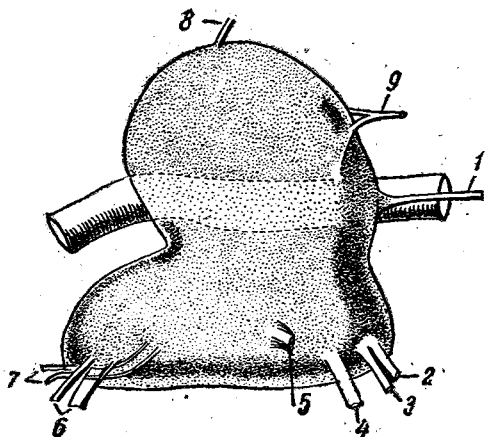


Рис. 43. Центральная нервная система *Phalangidea* (Gonyleptidae).

1 — нерв челюцер; 2 — нерв педипальп; 3—6 — нервы ходячих ног; 7 — нервы, идущие в брюшко; 8 — зрительный нерв; 9 — роstralный нерв. Нервная система пронизывается пищеводом (по Гольмгрену).

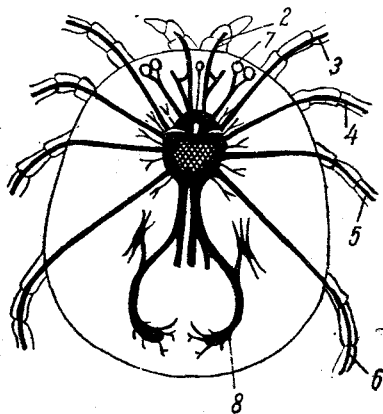


Рис. 44. Нервная система клеща *Hydrodroma dispar*.

2 — педипальпы; 3—6 — ходячие ноги; 7 — глаза; 8 — половой ганглий (из Бючли).

глоточное кольцо (рис. 36, L). У *Branchiura* подглоточный ганглий еще несколько обособлен от торакальной нервной массы. Среди *Cirripedia* группа *Operculata* (морские жолуди) относится тоже к данной категории (рис. 36, C), а среди высших раков единственным крупным ганглием, представляющим собою всю брюшную систему, обладают *Decapoda Branchiura*?. Вследствие сильной редукции брюшка вся нервная система крабов помещается в груди в виде большой звездчатой ганглиозной массы (рис. 36, N). У *Cirripedia* и *Branchiura*, однако, окологлоточные комиссуры очень длинные, так что головной мозг ясно дифференцирован.

Среди *Arachnoidea* уже у некоторых *Pediparpi* (*Tarantula*), несмотря на хорошую расчлененность тела, все ганглии брюшной цепи слились в один синганглий. У всех сенокосцев (*Phalangidea*, рис. 43), двулегочных пауков (*Araneina Dipneumones*) и клещей (*Acarina*, рис. 44) дело идет еще дальше. Вся центральная нервная

система их, включая и головной мозг, образует единственную крупную ганглиозную массу, пронизанную пищеводом. У *Araneina* легкий пережим этой массы показывает еще местонахождение обильно покрытых нервными клетками окологлоточных комиссур, у клещей и этот пережим отсутствует.

Наконец среди насекомых (Insecta) очень любопытные отношения представляют собою некоторые Diptera. А именно у личинок довольно многих мух (*Stratiomys*, *Masicera*, *Volucella* и др.) все узлы брюшной цепочки более или менее тесно сливаются в один синганглий, расположенный непосредственно под глоткой (рис. 45). Нервная

система взрослых мух тех же родов обнаруживает, как мы это видели, меньшую степень концентрации. Та же особенность, т. е. полная концентрация нервной системы в личиночном возрасте, имеется у майского жука (*Melolontha*) и у *Myrmeleo*, между тем как взрослый жук имеет три ясно различных синганглия: подглоточный, торакальный (первый и второй грудные) и торако-абдоминальный (третий грудной и все брюшные).

5. Смещения отдельных частей брюшной нервной

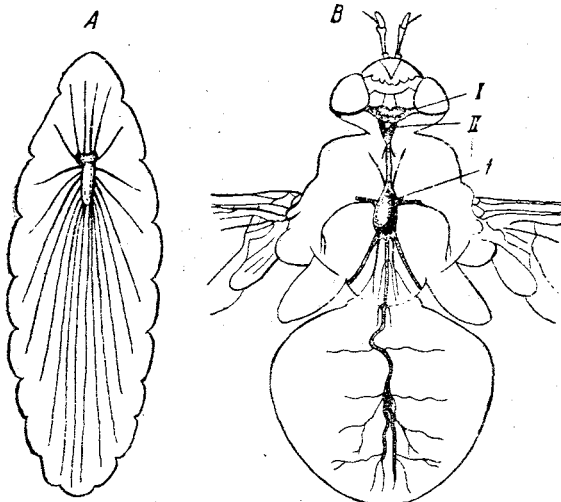


Рис. 45. Нервная система мух. А — личинка *Masicera vanessae*; В — *Echinomyia grossa*.

I — надглоточный узел; II — подглоточный узел; 1 — грудная ганглиозная масса (из Шредера).

ной системы. Ознакомившись со строением брюшной нервной системы у разных групп Arthropoda, мы остановимся на нескольких общих замечаниях, касающихся ее. Во всей нервной системе Arthropoda строго фиксированным положением обладает только головной мозг. Он неизменно помещается над глоткой в головном отделе тела. Лишь в исключительных случаях (некоторые Protura из низших бескрылых насекомых) две особые лопасти мозгового ганглия выдаются далеко назад, вплоть до среднегруди. Относительно ганглиев брюшной цепочки следует заметить, что они очень часто лежат не в тех сегментах, к которым в действительности относятся. Подобные смещения их находятся в естественной связи с вышеописанными процессами слияния брюшных ганглиев. При слиянии ганглиев известные участки или сегменты тела являются как бы притягательными центрами, по направлению которых смещаются ганглии, принадлежащие другим сегментам. Продольные коннективы

служат при этом как бы рельсами, по которым ганглии скользят с места на место. Эти перемещения ганглиев брюшной цепочки могут происходить в разных направлениях, причем некоторые типы смещений господствуют над другими.

Наиболее постоянным положением среди других элементов брюшной цепи характеризуется подглоточный ганглий. У животных, обладающих ясно выраженной головой, этот ганглий всегда лежит в подглоточной части головы. Только в очень редких случаях он заходит назад в грудной отдел (некоторые *Protura*) или даже целиком перемещается в передний сегмент груди (жук *Rhizotrogus* и некоторые другие насекомые). Там, где ясно обособленной головы нет, подглоточный ганглий чаще смещается кзади (*Cirripedia Operculata*, *Decapoda Brachyura*, где он помещается в грудном отделе тела).

Наиболее распространенными центрами притяжения для прочих ганглиев нервной цепочки являются область подглоточного ганглия и область одного или нескольких из грудных сегментов. В случаях наиболее крайней концентрации брюшной цепочки (четвертая категория) все ганглии последней обыкновенно покидают первичное свое положение и подтягиваются вперед, в сторону подглоточного узла (*Arachnoidea*, *Ostracoda*, часть *Copepoda*, личинки мух, личинки *Melolontha*). Однако имеются случаи, когда при такой концентрации центр притяжения переносится в грудной отдел. Таковы *Cirripedia Operculata*, у которых это обстоятельство может быть отчасти объяснено редукцией головного отдела. Однако то же самое наблюдается и у крабов, а также у некоторых жуков (*Rhizotrogus* и др.). Здесь, следовательно, самые передние и задние ганглии цепи подтягиваются к ее центру. В общем это бывает редко.

Весьма распространено смещение иного типа, когда имеются одновременно два притягательных центра, подтягивающих к себе следующие за ними ганглии. Один центр лежит в области подглоточного ганглия и складывается из головных и передних грудных ганглиев. Другой центр образован в конце грудного отдела, где к последнему или последним грудным узлам подтягиваются ганглии брюшка. Такие отношения имеют место, например, у мокриц (*Oniscoidea*), у *Cirripedia Pedunculata* и у многих *Insecta*. В крайних случаях (некоторые мухи, например *Sarcophaga*, и др.) получается только два сингангия: подглоточный и лежащий в области груди торако-абдоминальный. Концентрация во втором центре начинается с задних брюшных ганглиев и постепенно распространяется впереди. Таким образом второй центр остается лежать позади груди, в брюшке, причем в образовании сингангия принимают участие последние брюшные узлы. Так, у части *Amphipoda* (*Gammaridae*) подглоточный ганглий подтягивает к себе первый торакальный узел, а самые последние три ганглия брюшка подтягиваются несколько вперед и сливаются вместе; или у *Decapoda Macrura* (*Potamobius*) с подглоточным ганглием сливаются три передних грудных, на заднем же конце цепи концентрация и подтягивание едва начались, ибо слились ганглии двух последних члеников, и получившийся синган-

глий лежит в предпоследнем сегменте; такого же характера стягивание цепочки у *Scorpionidea*. Разные градации того же процесса видим и на различных насекомых. У личинки пчелы (*Apis*), кроме подглоточного ганглия, слияние имеется в заднем конце брюшной цепочки, где несколько последних ганглиев подтянуты в седьмой сегмент брюшка, сливаясь с ганглием последнего (рис. 46). У личинок божьих коровок (*Coccinella 7-punctata*) брюшные ганглии подтянуты в область 2—4 брюшного кольца, хотя и не сливаются друг с другом вплотную. Этот пример, между прочим, показывает, что сильные

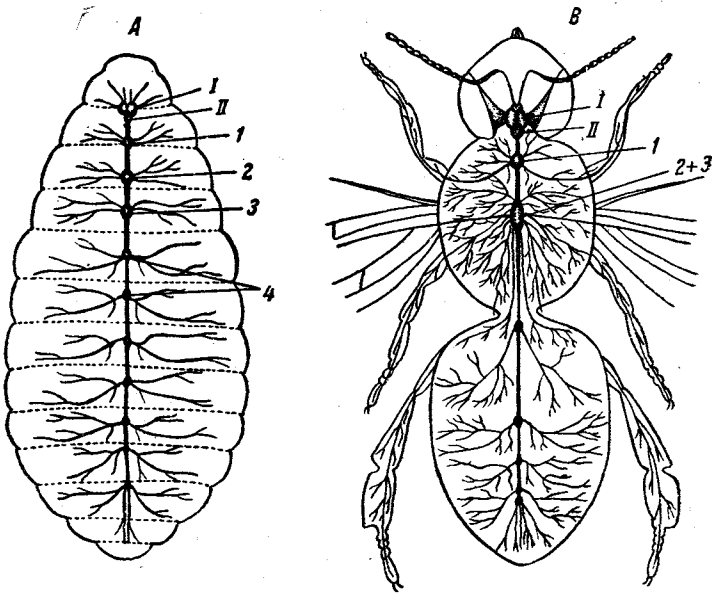


Рис. 46. Нервная система пчелы (B) и ее личинки (A).

I — надглоточный узел; II — подглоточный узел; 1—3 — грудные узлы;
4 — первый и второй брюшные узлы (из Ланга).

смещения ганглиев возможны и при отсутствии спаивания их в синганглии. Интересно, что у некоторых кольчатых червей, а именно пиявок, наблюдаются слияние и смещение ганглиев как раз в тех же областях, как и у многих *Arthropoda*: припомним сложный подглоточный и сложный заднеприсосковый ганглий *Hirudinea*.

Наконец, еще один довольно редкий тип смещений заключается в том, что передние абдоминальные ганглии смещаются вперед в грудь и сливаются в общую массу с торакальными; некоторое число брюшных ганглиев остается на самом конце цепочки, в заднем конце брюшка, и там сливается в небольшой синганглий. Таково устройство нервной системы многих *Pedipalpi* (*Telyphonus*) и некоторых мух (*Conops rufipes* и др.). У *Telyphonus* имеется подглоточный и заднебрюшной узел (два центра стягивания), у мух — под-

глоточный, торако-абдоминальный и заднебрюшной (три центра стягивания).

6. Нервная система личинок и взрослых стадий. В развитии нервной системы Arthropoda в течение индивидуальной жизни можно наметить следующие этапы. Первый период обнимает собою время от начала обособления сегментов до достижения животным полного числа метамер. В это время обыкновенно число ганглиев (соответственно числу и порядку дифференцировки сегментов) постепенно увеличивается, нарастая спереди кзади. Однако уже в этот период начинаются те смещения ганглиев нервной цепочки, которые приводят к выработке ее окончательного вида. При этом возможны три различных случая. Там, где слияния ганглиев в нервной цепочке не происходит, число и расположение ганглиев взрослого остаются такими же, как и у молодых стадий. Гораздо чаще, как мы видели, нервная система взрослого испытывает по сравнению с таковою личинки уменьшение числа ганглиев, вследствие их слияния в синганглии. Однако изредка имеются случаи, когда брюшная цепочка, у которой в эмбриональном периоде наметился многочленный характер, в личиночном возрасте достигает крайней степени концентрации с тем, чтобы у взрослого животного принять более децентрализованный вид. Ряд примеров такого рода, уже приведенных нами выше, дают некоторые мухи (рис. 45). Вся брюшная цепочка их личинок представляет собою одну общую продолговатую массу. У взрослых мух ганглии, образующие эту массу, частично как бы раздвигаются, так что в цепочке дифференцируются подглоточный, торако-абдоминальный и 1—4 абдоминальных узла. Упрощенное устройство нервной системы подобных личинок связано с рядом других упрощений их организации (отсутствием конечностей, редукцией головы и т. д.), имеющих секундарный характер. Такие же черты имеются, но в менее ярко выраженном виде, у личинок некоторых раков, а именно у лангуст (*Palinurus*, из Decapoda *Marsupura*) на стадии, называемой *Phyllosoma*. Ряд конечностей (антенны вторые, максиллы вторые, первая пара грудных ног), уже сравнительно сильно развитые в зародышевом состоянии, редуцируются у *Phyllosoma* и вновь появляются у взрослого рака. Тело, вытянутое у взрослого животного, сильно укорочено у *Phyllosoma*. Эти особенности личинки *Phyllosoma* отражаются и на брюшной цепочке, вызывая большую ее концентрацию, чем у взрослого рака.

7. Нервная система самцов и самок. Мы уже видели, что различные формы одного и того же полиморфного насекомого могут отличаться друг от друга по строению головного мозга. В некоторых случаях и брюшная цепочка обнаруживает у обоих полов одного и того же животного некоторые отличия. Иногда эти отличия касаются лишь расположения ганглиев цепочки. У самца мухи *Conops rufipes* единственный брюшной синганглий лежит при начале брюшка, у самки же в конце последнего (рис. 42). У других насекомых и число ганглиев у самца и самки может быть различным.

Так, у самца блохи (*Pulex*) имеется восемь абдоминальных ганглиев, тогда как у самки их всего семь, вследствие того, что самый передний брюшной узел слился с самым задним грудным (рис. 37).

СИМПАТИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Большинство *Arthropoda* обладает более или менее ясно выраженной симпатической нервной системой. Областью иннервации последней служит преимущественно кишечник, а также отчасти сердце и некоторые другие внутренности. Сильнее всего развита симпатическая нервная система у *Insecta* и отчасти у *Crustacea Decapoda*.

1. Церебральный отдел симпатической системы. Таковым мы условимся называть ту, у многих *Arthropoda* единственную, часть системы, которая находится в непосредственной связи с задним отделом головного мозга (*tritocerebrum*). Церебральная симпатическая система обнаружена в настоящее время у всех членистоногих.

Этот отдел системы начинается парным нервом, который в большинстве случаев отходит непосредственно от задней поверхности *tritocerebrum*. Таковы два стомато-гастрических нерва *Protracheata*, два висцеральных нерва *Xiphosura*, по видимому, два нерва скорпионов (*Scorpionidea*), два стомато-гастрических нерва части *Mylriapoda*, два фронто-лабральных нерва насекомых. У некоторых групп *Arthropoda*, однако, видимые пункты отхождения этих двух нервов, которые мы повсюду будем называть *стомато-гастрическими*, перемещаются кзади. Например, у всех раков стомато-гастрические нервы отходят от задней части окологлоточных комиссур, причем на месте их отхождения образуются два особых, так называемых *висцеральных* ганглия. У некоторых *Arachnoidea* (а именно *Phalangidea*) непарный симпатический ствол начинается как будто от грудной ганглиозной массы; на самом же деле, однако, парные корешки этого ствола, отвечающие стомато-гастрическим нервам прочих *Arthropoda*, могут быть прослежены через грудной синганглий в окологлоточные комиссуры, и оттуда в головной мозг.

Нередко каждый стомато-гастрический нерв при самом своем отхождении от центральной нервной системы может разбиваться на стволы меньшего калибра. У многих раков (рис. 47, А) от висцеральных ганглиев отходят не по одному, а по два стомато-гастрических нерва — передний и задний, которые сливаются над глоткой с соответственным нервом противоположной стороны, образуя два губных кольца — переднее и заднее; место соединения каждой пары стомато-гастрических нервов обозначается передним и задним *губными* или *пищеводными ганглиями*. В других случаях оба кольца объединяются на спинной стороне глотки одним пищеводным ганглием (О р л о в, 1925).

У *Scorpionidea* (рис. 47, С) по Р о л и с е (1903) от задней поверхности головного мозга отходит до трех пар симпатических нервов, однако, по старым, но заслуживающим доверия наблюдениям

Newport (1843) стомато-гастрическим нервам других членистоногих соответствует у скорпионов всего одна пара висцеральных нервов. Наконец, у всех Insecta стомато-гастрический, или лабро-фронтальный, нерв каждой стороны, тотчас же при выходе из мозга, разделяется на лабральный и фронтальный нервы.

Обыкновенно еще в области головы оба стомато-гастрических нерва соединяются друг с другом над кишечником, большую часть

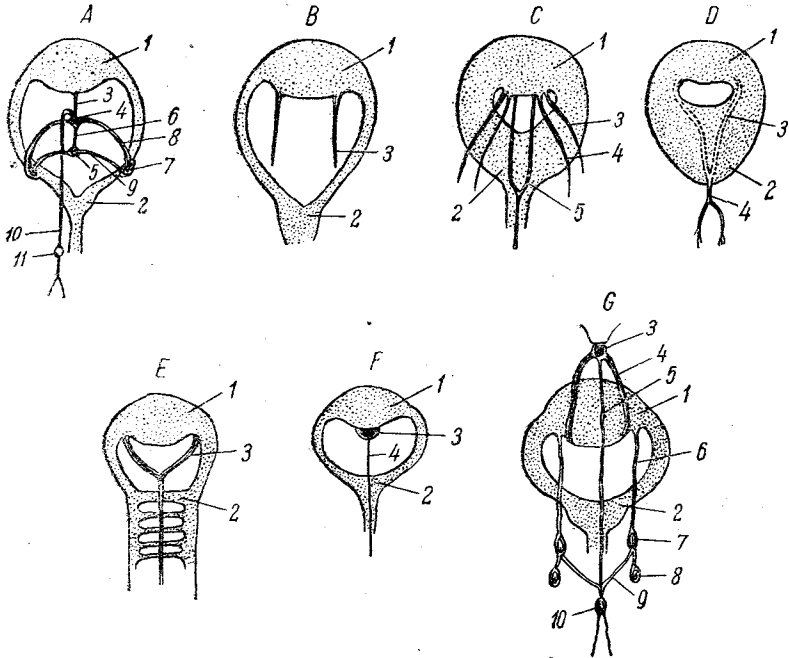


Рис. 47. Симпатическая нервная система Arthropoda.

1 — надглоточный ганглий; 2 — подглоточная комиссура или подглоточный ганглий. А — речной рак (*Potamobius*). 3 — медианный нерв; 4 и 5 — губные ганглии; 6 — перемычка между губными ганглиями; 7 — висцеральный ганглий; 8 и 9 — двойной стомато-гастрический нерв; 10 — непарный висцеральный нерв; 11 — стомато-гастрический ганглий. В — мечехвост (*Limulus*). 3 — стомато-гастрические нервы. С — скорпион. 3, 4 и 5 — три пары стомато-гастрических нервов. D — сенокосец (*Phalangidea*). 3 — корешки симпатического ствола, проходящие внутри головогрудной ганглиозной массы; 4 — непарный симпатический нерв. E — *Peripatus*. 3 — стомато-гастрические нервы, соединяющиеся в один ствол. F — многоножка (*Scolopendra*). 3 — фронтальный ганглий, слитый с головным мозгом; 4 — *periviscus testis*. G — насекомое. 3 — фронтальный ганглий; 4 — стомато-гастрические нервы; 5 — *periviscus testis*; 6 — глоточные нервы; 7 — *ganglia pharyngea*; 8 — *corpura allata*; 9 — комиссура между парной и непарной симпатической системой; 10 — зубной ганглий. (Оригинал.)

образуя на месте соединения ганглиозное вздутие (отсутствует у *Prottracheata*). Так, у *Insecta* и *Myriapoda* оба фронтальных (у *Myriapoda* — стомато-гастрических) нерва сливаются в довольно крупный фронтальный ганглий. У довольно многих *Myriapoda* фронтальный ганглий на вид отсутствует; на самом же деле у них сильно укороченные стомато-гастрические нервы и сам фронтальный ганглий слились с задней частью головного мозга; это слияние происходит в течение эмбрионального периода развития (рис. 47, F).

Церебральный отдел симпатической системы продолжается и за пределы упомянутого ганглиозного вздутия (губного ганглия, фронтального ганглия), обыкновенно в виде довольно толстого непарного нерва, который тянется назад вдоль спинной стороны кишечника, снабжая своими ветками как переднюю, так и среднюю кишку. Этот нерв получает у раков название висцерального непарного нерва

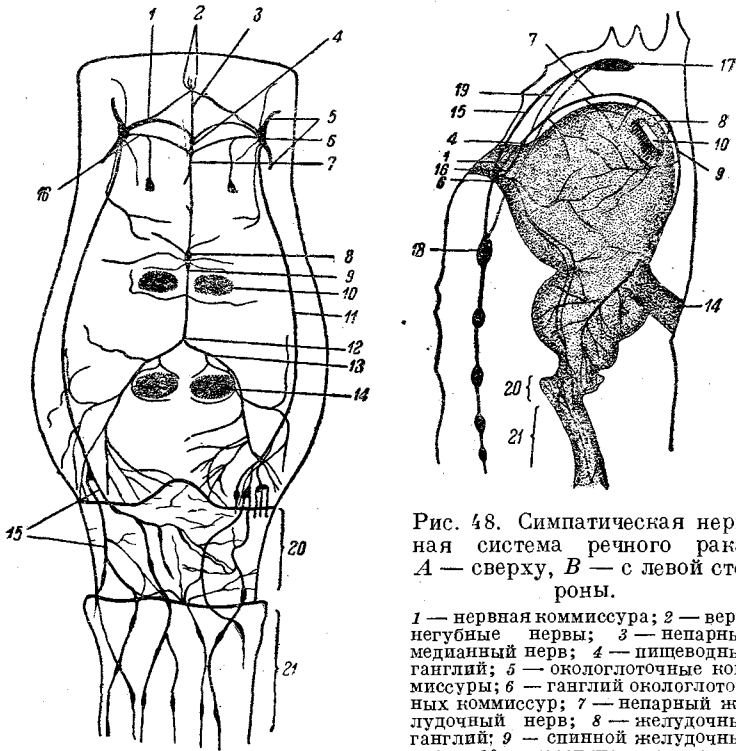


Рис. 48. Симпатическая нервная система речного рака. А — сверху, В — с левой стороны.

1 — нервная комиссура; 2 — верхнегубные нервы; 3 — непарный медианный нерв; 4 — пищеводный ганглий; 5 — окологлоточные комиссуры; 6 — ганглий окологлоточных комиссур; 7 — непарный желудочный нерв; 8 — желудочный ганглий; 9 — спинной желудочный нерв; 10 — передние желудочные мышцы; 11 — боковые желудочные нервы; 12 — место ветвления спинного желудочного нерва и его ветви — 13; 14 — задние желудочные мышцы; 15 — периферические отростки пилорических нервных клеток; 16 — пищеводные нервы; 17 — головной мозг; 18 — подглоточный ганглий; 19 — нижний малый непарный нерв; 20 — средняя кишка; 21 — задняя кишка (по Орлову).

(*n. visceralis impar*); вероятно, гомологичный ему непарный нерв *Muriapoda* и *Insecta* носит более короткое и удобное название *nervus recurrens*. У раков с двумя губными ганглиями *n. recurrens* начинается от заднего, проходит через передний и затем обращается назад. У тех *Muriapoda*, где фронтальный ганглий слит с головным мозгом (*Scolopendra*, *Lithobius* и др.), *n. recurrens* отходит прямо от *tritoseptum*. Наконец, относительно *Insecta* следует заметить, что у них *n. recurrens* обычно теряет медиальное положение и смещается более или менее сильно на левую сторону пищевода.

На пути непарного симпатического нерва помещается один или несколько ганглиев. У раков это *желудочный ганглий* (*g. stomato-gastricum*, рис. 48), прилегающий у *Decapoda* к переднему краю верхней поверхности желудка. От этого ганглия на стенки желудка продолжается постепенно ветвящийся нерв (О р л о в, 1925, у речного рака); последний своими ветвями оплетает пилорический отдел желудка, а некоторые из его чувствительных волокон могут быть прослежены вплоть до задней кишки. Свои двигательные волокна средняя и задняя кишка получают от абдоминального отдела нервной системы (см. далее).

У насекомых *nervus resurgens* на своем пути кзади прежде всего образует непарный *гипоцеребральный*, или затылочный, ганглий. Последний лежит непосредственно позади головного мозга. Далее *n. resurgens* продолжается в непарный или парный пищеводный нерв, на котором имеется непарное или парное вздутие — *вентрикулярный ганглий*.

Как можно было видеть из описаний, церебральная симпатическая система носит большей частью непарный характер. Однако у насекомых, помимо этой непарной, имеется еще особая парная церебральная симпатическая система. Она состоит из двух начинающихся по бокам головного мозга глоточных нервов (*nervi pharyngeales*), которые тянутся назад по бокам пищевода, образуют на своем пути два ганглия (*g. pharyngea*, или *g. postcerebralia*) и играют роль при дыхании и кровообращении.

Парная часть церебральной нервной системы особенно сильно развита у саранчовых и сверчков, непарная же — у жуков, бабочек и стрекоз. Нервы парной системы, в отличие от стомато-гастрических, берут начало, повидимому, не от *tritocerebrum*, а от *deutocerebrum*.

Несомненно гомологичная им пара нервов имеется и у *Mylaroda*. Запутаннее обстоит вопрос о присутствии парных частей церебральной симпатической системы у *Arachnoidea*, *Xiphosura* и *Protracheata*. При сравнительно большом числе симпатических нервов (по *P o l i s e* три пары), посылаемых головным мозгом *Scorpionidea*, возможно, что одна из этих пар (например *nervi laterales*) отвечает вышеописанным нервам насекомых и многоножек. Гомологами парной церебральной системы насекомых некоторые авторы, как *V ü t s c h l i* (1912), склонны считать и единственную пару симпатических церебральных нервов, имеющуюся у *Protracheata* и *Xiphosura*. Однако *N. Н o l m g r e n* (1916) установил отхождение этих нервов у названных групп от *tritocerebrum*. Поэтому правильнее, как мы это и делаем, приравнивать их стомато-гастрическим нервам прочих *Arthropoda*. У раков парная часть симпатической церебральной системы отсутствует.

2. А б д о м и н а л ь н ы й о т д е л с и м п а т и ч е с к о й
н е р в н о й с и с т е м ы. Эта часть симпатической системы *Arthropoda*, которую часто сравнивают с симпатической системой позвоночных, находится в морфологической связи не с головным мозгом, а с брюшной печенькой, преимущественно с абдоминальным ее отделом.

Абдоминальный отдел закладывается в эмбриональном состоянии в виде так называемого срединного тяжа между двумя эктодермальными валиками, дающими обе половины брюшной нервной цепочки. На более поздних стадиях он в некоторых случаях удерживает свою самостоятельность, в других же, повидимому, без остатка сливается с брюшной цепочкой. В виду того, что срединный тяз временно дифференцирован даже у таких примитивных форм, как *Protracheata*, можно думать, что составные элементы абдоминальной симпатической системы присутствуют в брюшной цепочке всех *Arthropoda*.

Лучше всего этот отдел обособлен у многих насекомых, где он образует особый *nervus sympathicus* (или Ньюпортовский нерв). Он тянется в абдоминальном отделе тела между обеими половинами брюшной цепочки и состоит как бы из ряда отрезков. А именно от каждого брюшного ганглия отходит назад непарный тонкий нерв, который, миновав следующий кзади узел, разделяется на две ветви. Каждая ветвь вздувается в маленький ганглий и затем более или менее сливается с боковым периферическим нервом, отходящим от данного брюшного нервного узла. У некоторых насекомых, например у *Diptera*, симпатический нерв обособлен лишь в зародышевом состоянии.

Типично выражен этот нерв у личинок *Aeschna* (З а в а р з и н, 1924) и у других насекомых с довольно гомономным расчленением брюшной цепочки. Наконец, от последнего ганглия брюшной цепочки берет начало особый *n. splanchnicus*, иннервирующий половые органы и дающий сплетение вокруг задней кишки, которое иногда распространяется вперед и на часть средней кишки (О р л о в, 1924, у личинки *Oryctes*).

У части *Crustacea* (*Ostracoda*, *Cirripedia*, *Anisopoda*, *Isopoda*) между всеми или частью ганглиев брюшной цепочки проходит непарный нерв *Ratke*, гомологичный симпатическому нерву насекомых. Говоря о симпатическом нерве *Arthropoda*, нельзя не указать на сходство его по положению с Фэвровским нервом пиявок.

Наконец, следует сказать, что у многих высших раков от последнего ганглия брюшной цепочки отходят нервы к задней и даже средней кишке, образующие околокишечное сплетение. Такое сплетение присутствует, повидимому, и у некоторых низших раков (*Phyllo-poda*).

ТИП МОЛЛЮСКОВ (MOLLUSCA)

У большинства моллюсков центральная нервная система носит характер небольшого числа (от 3 до 5) парных ганглиев, довольно прихотливо и разнообразно разбросанных по телу и связанных системой продольных и поперечных волокнистых перемычек. Изучение наиболее примитивных форм *Mollusca* показывает, однако, что эта типичная для мягкотелых картина нервной системы произошла путем видоизменения встречавшейся нам уже у *Vermes* системы нескольких продольных нервных стволов, соединенных поперечными

лестничными перекладинами. Таким образом нервная система *разбросанно-узлового типа* есть дериват нервной системы червей. Это особенно хорошо видно при рассмотрении нервной системы класса *Amphineura*.

Класс *Amphineura*

Amphineura стоят ближе всех прочих классов к общему корню родословного дерева моллюсков. У всех *Amphineura* нервная система состоит из окологлоточного нервного кольца, верхняя половина которого более или менее дифференцируется в парный *церебральный ганглий*, и из идущих от последнего назад четырех нервных стволов: двух *педалных* и двух *плевро-висцеральных* (рис. 49).

Надглоточная часть кольца у *Plасophora* представляет собою просто дугообразное соединение всех нервных стволов, лишь слабо превышающее эти стволы своей толщиной. Здесь, следовательно, *церебральный* отдел нервной системы крайне слабо дифференцирован. У большинства *Plасophora* ганглиозные клетки более или менее равномерно распределены по всей *церебральной* дуге так же, как и на протяжении четырех нервных стволов. У *Callochiton rubicundus* на ней обособляются два явственных скопления ганглиозных клеток.

У *Arplасophora* дуга превращается в ганглиозное вздутие, большую частью парное. Особенно крупных размеров достигает *церебральный ганглий* у *Chaetoderma*. Усложнение *церебрального ганглия* *Chaetoderma* сказывается и в том, что от него отщепляются *побочные мелкие ганглии* (две пары боковых и одна пара передних).

Подглоточная часть кольца обнаруживает более сложные отношения. У *Plасophora* ее можно изобразить состоящей из трех дужек, отходящих общим основанием от верхней половины кольца. Одна из дужек направляется к краям рта, образует на своем пути два *маленьких ротовых, или буккальных ганглия* и сама получает название *буккальной*. Вторая дужка есть собственно *субцеребральная* комиссура. Наконец, третья идет под радулой, иннервирует особый *субрадулярный орган* и называется *субрадулярной*.

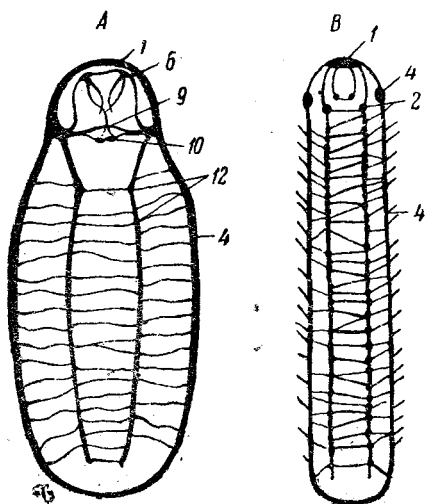


Рис. 49. Нервная система. А — *Acanthopleura* (*Plасophora*); В — *Proneomenia* (*Arplасophora*).

1 — *церебральный узел*; 2 — *педалные стволы*; 4 — *плевро-висцеральные стволы*; 6 — *буккальная комиссура с ее ганглиями*; 9 — *субцеребральная комиссура*; 10 — *субрадулярная комиссура*; 12 — *комиссуры между продольными стволами (из А и Г а)*.

У *Aplacophora* имеется бесспорная буккальная комиссура с ее ганглиями, другие же, как таковые, отсутствуют. Правда, *Neath* (1904) описывает у *Rhopalomenia* и *Limifossor* субрадулярную комиссуру, но она отходит от буккальных ганглиев; значит, здесь она, если наблюдение *Neath* верно, имеется, но утратила свою самостоятельность, придя в связь с буккальной комиссурой. Что касается субцеребральной комиссуры, то у некоторых *Aplacophora* (*Proneomenia* и др.) она, быть может, представлена передней из поперечных комиссур между pedalными стволами. В таком случае, по мнению *Plate*, и субцеребральная комиссура *Placophora* должна быть рассматриваема как передвинувшаяся сильно вперед первая интерпедальная комиссура.

Plate вообще полагает, что окологлоточное кольцо возникло за счет двух пар огибающих дуговидно передний конец тела продольных нервных стволов, снабженных поперечными перемычками. В предротовом отделе тела обе дуги, образуемые этими стволами, слились и дали надглоточную половину нервного кольца, тогда как первая перемычка между двумя (pedальными) стволами внутренней дуги превратилась в субцеребральную комиссуру.

Продольные нервные стволы. Пара наружных, или *плевровисцеральных* стволов тянется по бокам тела вплоть до заднего конца, где они соединяются друг с другом позади анального отверстия. У *Aplacophora* начало обоих стволов снабжено явственными передними ганглиями, а постанальная комиссура может несколько утолщаться (*Neomenia*) или даже вздуться в очень крупный ганглий (*Chaetoderma*). Развитие последнего связано, очевидно, с присутствием у *Aplacophora* клоаки, содержащей жабры и другие органы.

У большинства *Placophora* плевро-висцеральные нервные стволы проходят под половыми протоками, но у немногих видов (например *Tonicella marmorea*) они идут над половыми протоками. Это показывает, что, по видимому, положению плевро-висцеральных стволов по отношению к половым путям или задней кишке нельзя придавать большого филогенетического значения, как это делает *Thiele* при сравнении нервной системы *Amphineura* и *Gastropoda*.

Внутренние, или *pedальные* стволы идут параллельно наружным, но ниже и внутрь от них. У начала и конца их у *Aplacophora* тоже имеются передние и задние ганглиозные вздутия. У *Chaetoderma* обе пары нервных стволов кзади сливаются, образуя вышеупомянутый крупный ганглий.

Как между обоими pedalными стволами, так и между pedalным и плевро-висцеральным стволом каждой стороны имеются многочисленные поперечные комиссуры, придающие нервной системе вид лестницы из четырех стволов. По *Nierstrasz* (1910) наиболее примитивно устройство комиссур у *Proneomenia*, где они располагаются неправильно и несимметрично; отсюда уже вторично происходит строго правильное расположение комиссур, имеющееся у *Neomenia* и *Dondersia*. Наблюдающееся у некоторых *Aplacophora*, а особенно у *Placophora* исчезновение комиссур между pedalными

и плевро-висцеральными стволами следует считать результатом дальнейшей специализации.

Уже с давних пор обращалось внимание (I h e r i n g, 1877, и др.) на сходство нервной системы *Amphineura* с таковою низших червей, особенно *Turbellaria*. На основании этого сходства делались попытки связать тип моллюсков непосредственно с *Platodes*. Однако еще более бросается в глаза совпадение плана строения нервной системы *Amphineura* с тетраневральной нервной системой некоторых *Polychaeta*, где по данным *Storck* (1912) имеется совершенно такая же четверная лестничная система из пары наружных и пары внутренних продольных стволов.

Класс *Gastropoda*

Нервная система *Gastropoda* представляет большой сравнительно-анатомический интерес. Она и более разнообразна, чем у прочих моллюсков, и обнаруживает очень любопытные явления перекрещивания некоторых нервных стволов, происхождение которых выясняется применением сравнительно-анатомического метода.

В основу понимания нервной системы *Gastropoda* берется вполне билатерально-симметричная система гипотетического первичного моллюска (воплощенная более или менее в классе *Lamellibranchia*). Ее предполагают состоящей из пяти пар ганглиев (рис. 50¹): двух церебральных, двух плевральных, двух pedalных, двух париетальных и двух висцеральных. Для соединения их существует система волокнистых перемычек, продольных и поперечных. Перемычки (поперечные) между одноименными ганглиями правой и левой стороны называются комиссурами. Таковых три: церебральная, парietальная и висцеральная. Перемычки (продольные и косые) между разноименными ганглиями одной и той же стороны называются коннективами: церебро-плевральный, церебро-педальный, плевро-педальный и плевро-висцеральный коннектив; последний вставленным на его протяжении париетальным ганглием подразделяется на плевро-париетальный и парието-висцеральный.

Область иннервации отдельных ганглиев в общем такова, что церебральные посылают нервы к голове с ее органами чувств и к отоцистам, pedalные — к мускулатуре ноги, плевральные — главным образом к передней половине мантии (давая так называемый *симметрический* мантийный нерв), париетальные — к жабре и осфрадиям, а также к мантии (*асимметрический* мантийный нерв), наконец висцеральные — к внутренностям.

Некоторые обстоятельства указывают на то, что подобная нервная система произошла из нервной системы, имеющейся у *Amphineura*, а именно из церебрального ганглия с двумя парами идущих от него назад стволов. Церебральный узел системы *Amphineura* сохраняет при этом у *Gastropoda* свое первоначальное значение, тогда как нервные клетки, равномерно разбросанные на протяжении нервных стволов *Amphineura*, собираются у *Gastropoda* в четыре

пары ганглиев. Церебро-педальные коннективы *Gastropoda* отвечают педальным стволам *Amphineura*, тогда как длинные церебро-плевровисцеральные коннективы — плевровисцеральным стволам *Amphineura*. На их протяжении образуется с каждой стороны три ганглия: плевральный, париетальный и висцеральный. У некоторых низших *Gastropoda* и в настоящее время вместо церебро-педальных коннективов с педальными ганглиями на конце имеются длинные педальные стволы, равномерно покрытые нервными клетками.

Известное затруднение для сравнения плевровисцеральных стволов *Amphineura* и *Gastropoda* представляет то обстоятельство, что у *Amphineura* эти стволы соединяются друг с другом позади *над* порошицей, тогда как у *Gastropoda* висцеральные ганглии и комиссуры между ними лежат *под* порошицей. Некоторые для объяснения этого явления высказывают предположение, что первичное сообщение плевровисцеральных стволов утратилось, а комиссура между висцеральными ганглиями образовалась за счет одной из преанальных поперечных комиссур между продольными стволами *Amphineura*. Выше (стр. 86) мы уже указали, что положение комиссуры между плевровисцеральными стволами вероятно не имеет важного филогенетического значения.

В том виде, в котором изображают нервную систему у гипотетического первичного моллюска, последняя нигде у *Gastropoda* не встречается, ибо нервная система этих животных испытывает ряд смещений, делающих ее более или менее асимметричной. У всех наиболее примитивных *Gastropoda*, а именно у отряда *Prosobranchia* и у низших представителей других отрядов, нервная система первичного моллюска испытывает перекрест ее наружных стволов, т. е. плевровисцеральных коннективов, становится *хиастонеральной*. При этом правый париетальный ганглий переходит на левую сторону тела над кишкой, увлекая за собою соответственный плевровисцеральный коннектив, а левый мигрирует на правую сторону под кишкой, проделывая со своим коннективом то же, что и правый. В результате, длинные плевровисцеральные коннективы животного оказываются перекрещенными, первично правый ганглий становится левым и получает название *супраинтестинального*, левый делается правым и обозначается как *субинтестинальный*, а нервная система делается асимметричной.

Супраинтестинальный ганглий лежит, вследствие характера перекреста, несколько выше, т. е. более дорзально, чем субинтестинальный.

У большинства *Pulmonata* и *Opisthobranchia* нервная система *эутиневральна*, т. е. перекрещивание коннективов отсутствует, но все же она обнаруживает асимметрию благодаря различному положению и развитию плевровисцерального коннектива и его ганглиев на обеих сторонах тела.

Вопрос о том, каким образом протекает и чем вызывается процесс перекрещивания, вызвал много споров и подал повод к построению нескольких теорий, из которых две заслуживают нашего внимания.

Одна из них принадлежит В ü t s c h l i (1886) и сводится вкратце к следующему. В эмбриональном состоянии у *Gastropoda* и нервная система и все тело билатерально симметричны, причем зачаток мантийной полости вместе с порошицей лежит на заднем конце живот-

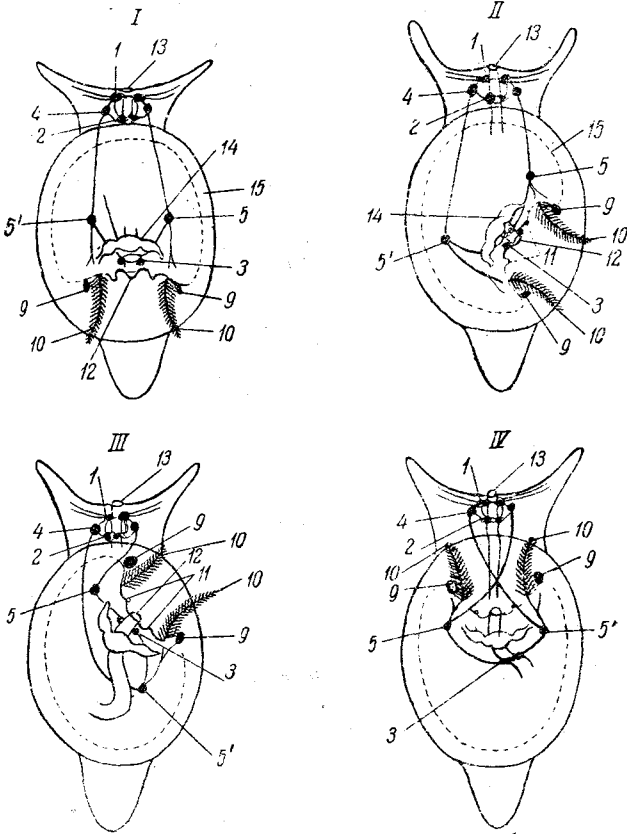


Рис. 50. Схема перемещения мантийного комплекса органов у разных *Gastropoda*. Возникновение хиастоневрии. 1 — перебральный узел; 2 — педальный узел; 3 — висперальный узел; 4 — плебральный узел; 5 — первично правый парietальный узел; 5' — первично левый парietальный узел; 9 — осфрадий; 10 — жабра; 11 — отверстия почек; 12 — анальное отверстие; 13 — рот; 14 — сердце; 15 — мантийная складка (из Л а н г а).

ного (рис. 50, I). На дальнейших стадиях развития начинается смещение анального отверстия и окружающего его паллиального (мантийного) комплекса органов (т. е. двух жабер, двух осфрадиев, сердца и почек) по правой стороне тела кпереди; это перемещение происходит вследствие того, что мантийный желобок растет гораздо быстрее на левой стороне тела, чем на правой. Видимым результатом такой

неравномерности роста будет постепенное смещение всего паллиального комплекса более или менее далеко впереди. При наибольшей неравномерности роста правой и левой стороны (рис. 50, IV) комплекс смещается на 180° и ложится прямо над головой (самые примитивные *Prosobranchia*); при меньшей неравномерности он помещается на правой стороне тела, но ближе к переднему концу тела (*Prosobranchia* и *Pulmonata*, рис. 50, III); при самой слабой степени неравномерности роста комплекс переходит на правую сторону, но остается лежать ближе к заднему концу тела (*Opisthobranchia*, рис. 50, II).

При более или менее сильных степенях смещения первично правые органы мантийного комплекса (жабры и пр.) становятся левыми, и обратно.

Каждая жабра, как сказано, получает нервы от париетального ганглия своей стороны. Естественно поэтому, что, в случае своего перемещения с одной стороны тела на другую, жабра увлекает за собою и соответственный париетальный ганглий, а это, в свою очередь, ведет к смещению и (у *Prosobranchia*) перекрещиванию плевровисцеральных коннективов, на которых нанизаны париетальные ганглии.

Неравномерность роста затрагивает по гипотезе *Bütschli* только мантийную полость с ее паллиальным комплексом органов, а потому находящиеся в голове и ноге церебральные, pedalные, а также плевральные ганглии остаются спокойно на местах, не меняя своего положения.

По другой теории (*Butan* и *Amaudrut*, 1899, *Robert*, *Naef*, 1913), менее умозрительной и более прочно опирающейся на эмбриологические данные (развитие *Actaea*, *Trochus*, а также *Paludina* по *Naef*), исходная форма, а именно личинка *Gastropoda* тоже сначала вполне симметрична. Раковина личинки, еще во время свободно плавающего периода ее жизни, вырастает и загибается книзу по направлению к ноге и смещает порошицу к этой последней (*flexion ano-pédieuse*, или загиб к порошице). Далее вдруг, и притом очень быстро (в 2—3 минуты), личинка испытывает скручивание (*torsion larvaire*), при котором передний отдел тела, состоящий из головы и ноги, поворачивается вокруг продольной оси тела на 180° по отношению к остальному, заднему отделу тела. Порошица, лежавшая раньше под ногой (при вертикальном положении личинки в воде), помещается теперь на спине, позади головы. Причины скручивания заключаются, по предположению авторов, в том, что при первоначальном положении раковины и ноги последние растут друг другу навстречу и тормозят взаимное развитие; оборот на 180° устраняет это неудобство. Как легко можно себе представить, скручивание личинки неминуемо ведет к перекрещиванию плевровисцеральных коннективов, тогда как части нервной системы, залегающие целиком в голове и ноге, не испытывают изменений. У многих *Gastropoda* скручивание происходит не на 180° , а всего на 90° , притом в правую сторону, в результате чего паллиальный комплекс органов, а вместе с ним и париеталь-

ные ганглии оказываются расположенными на правой стороне тела, — получают *Gastropoda* с эутиневральной, но все же асимметричной нервной системой.

Особенно реально рисует себе процесс скручивания (*torsion*) N a e f. Он считает, что предками современных *Gastropoda* были плавающие формы с закрученной наперед (экзогастрически), как у *Nautilus*, симметричной раковиной. Доказательством этого служит именно такое строение раковины у личинки *veliger* *Diotocardia*. Причиной скручивания был переход от плавающего к ползающему образу жизни, при котором нависающая вперед раковина мешала свободному движению.

Раковина давит на голову, мешает движению, свешиваясь сзади вниз, скребет краем устья грунт. При поворачивании под углом в 90° на бок наступало бы уже значительное облегчение. Вероятно сначала раковиной и было принято такое боковое положение. Так как дальнейший поворот внутренностного мешка и раковины представлял известные выгоды, то процесс скручивания продолжался и закончился полным поворотом на 180° . В результате раковина стала эндогастрической, а мантийный комплекс оказался на переднем конце туловища.

При закручивании суживается правая часть мантийной полости, в сторону которой происходит смещение, а левая становится просторнее. Сужению правой половины мантийной полости содействует также и развитие полового протока. С другой стороны, тяжесть раковины ложится главным образом на правую сторону мантийной полости. Все эти обстоятельства оказываются причинами постепенной редукции и, наконец, полной утраты правых мантийных органов.

Такой формы симметричной, закрученной назад (т. е. уже эндогастрической, как у прочих *Gastropoda*) раковиной обладают ископаемые брюхоногие семейства *Bellerophonitidae*. Таким образом по N a e f у винтообразное скручивание испытывает только суженное основание внутренностного мешка и никаких топографических изменений внутри последнего не происходит. Торсионный процесс неизбежно сопровождался скручиванием плевро-висцеральных коннективов. Далее, по N a e f и ряду других авторов, у большинства брюхоногих (кроме очень примитивных *Prosobranchia* *Diotocardia*, у которых сохраняется полный поворот на 180°) происходит процесс регуляторного раскручивания (*détorsion*) в обратном направлении, т. е. по правой стороне тела назад. Результатом этого процесса является упроченное положение раковины на спинной стороне животного. Эта выработка наиболее устойчивого положения раковины сопровождается переходом раковины из симметрично закрученной (планоспирали) в асимметрично закрученную (турбоспираль) коническую спираль, а также раскручиванием перекреста плевро-висцеральных коннективов.

Замечательно, что регуляторная деторсия раковины находит свое отражение в онтогении некоторых *Gastropoda*. Так, по D r u m m o n d эмбриональное скручивание иногда превышает 180° (до 270°), но затем анальное отверстие возвращается в медиальное положение.

Если это раскручивание является не особенно значительным (у всех *Prosobranchia*), то нервная система становится асимметричной, но сохраняет свой перекрещенный характер. При более же сильном раскручивании (*Opisthobranchia* и *Pulmonata*) нервная система, естественно, переходит от хиастоневрии к эутиневрии вследствие того, что коннективы и ганглии до известной степени возвращаются к своему прежнему, имевшемуся до поворота (*torsion*) положению. Впрочем, Н е ф толкует переход *Pulmonata* к эутиневрии иначе (стр. 99).

Тем не менее следы бывшей хиастоневрии сохраняются в том, что правый (т. е. бывший супраинтестинальный) ганглий у многих *Opisthobranchia* лежит несколько выше, дорзальнее левого.

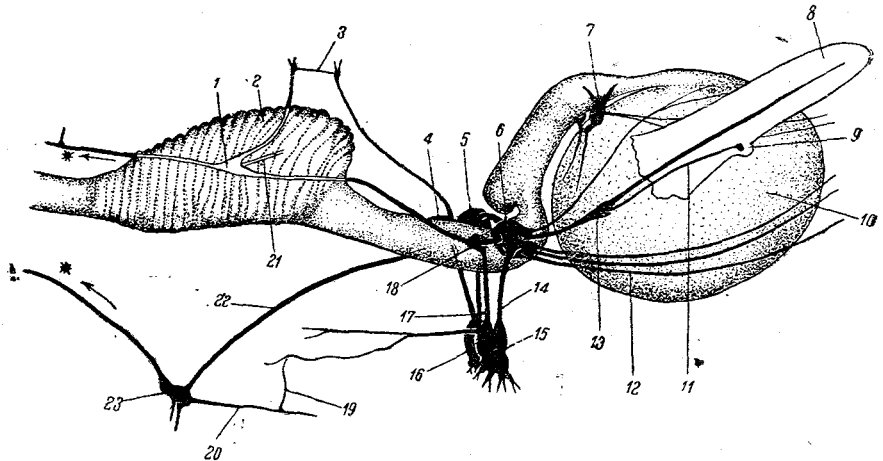


Рис. 51. Нервная система *Littorina rudis*, вид сбоку.

1 — супраинтестинальный ганглий; 2 — железистый отдел пищевода; 3 — левосторонняя зигоневрия (между супраинтестинальным и левым плевропедальными ганглиями); 4 — левый плевропедальный ганглий; 5 и 6 — левый и правый церебральные ганглии; 7 — правый буккальный ганглий; 8 — щупальце; 9 — глаз; 10 — глотка; 11 — глазной нерв; 12 — нервы морды; 13 — правый щупальцевый нерв с вздутием у места отхождения глазного нерва; 14 — правый церебро-педальный коннектив; 15 и 16 — педальные ганглии; 17 — правый плевро-педальный коннектив; 18 — правый плевропедальный ганглий; 19 — правосторонняя зигоневрия; 20 — мантийный нерв; 21 — жаберный нерв, отходящий от супраинтестинального ганглия; 22 — субинтестинальная комиссура; 23 — субинтестинальный ганглий (по А н к е л ю).

Рассмотрим теперь несколько подробнее нервную систему отдельных отрядов брюхоногих.

Нервная система *Prosobranchia* характеризуется полным перекрестом плевро-висцеральных коннективов и вместе с тем, особенно у *Diotocardia* (рис. 52), некоторыми признаками большой примитивности. Церебральные ганглии, расположенные впереди глоточного вздутия у низших *Diotocardia*, могут быть широко расставлены, соединяясь богатой клетками и очень длинной церебральной комиссурой. В таком виде эта часть нервной системы несколько напоминает церебральную дугу *Amphineura*. Это сходство усиливается наличием у *Prosobranchia* подглоточной *лабиальной комиссуры*, соединяющей церебральные ганглии: образуется зам-

кнутое окологлоточное кольцо, вполне отвечающее таковому *Amphineura*. Плевральные ганглии у большинства тесно сближены с pedalными до того, что плевро-педальные коннективы могут сойти почти на-нет. У *Pleurotomaria* (из *Diotocardia*) и некоторых других эти две пары ганглиев даже вполне слиты. Признаком большой примитивности является продолжение pedalных ганглиев в два pedalных ствола (рис. 52), проходящих через всю ногу и содержащих многочисленные ганглиозные клетки. Эти стволы можно с полным правом приравнять pedalным стволам *Amphineura*, тем более, что между ними имеется значительное число поперечных анастомоз.

Уже в пределах *Prosobranchia* pedalные стволы обнаруживают тенденцию к укорачиванию. У *Incisura littletonensis* между ними сохраняется всего две поперечные комиссуры, род *Trivia* (близкий родич *Supraea*) имеет на месте стволлов уже ганглии, но несколько вытянутые в длину. Наконец, все высшие *Prosobranchia* имеют типичные pedalные ганглии с единственной поперечной комиссурой.

Париетальные ганглии у *Monotocardia* имеют обыкновенное положение недалеко от плевральных. У *Diotocardia* (кроме *Docoglossa*) они на обычном месте отсутствуют, а вместо этого мы находим у самого основания каждой жабры довольно крупный бронхиальный ганглий: судя по всему, это — смещенный париетальный.

Из нервов тела следует отметить сильное развитие так называемого *симметрического мантийного нерва* (рис. 52). Он берет начало от плеврального ганглия каждой стороны, огибает по краю все тело и позади порошницы часто переходит в нерв противоположной стороны. У *Astaea* симметрические нервы даже содержат в себе ганглиозные клетки. Такой ход и гистологическое строение этих нервов дают повод Thiele (1895) гомологизировать их с плевро-висцеральным стволом *Amphineura*. Плевро-висцеральные коннективы Thiele

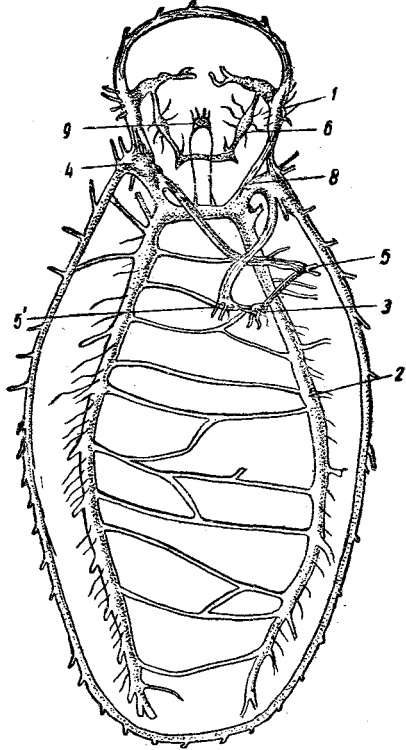


Рис. 52. Нервная система *Diotocardia Docoglossa (Lottia viridula)*.

1 — церебральный узел; 2 — pedalный ствол; 3 — висцеральный узел; 4 — плевральный узел; 5 и 5' — правый (т. е. первично левый) и левый (т. е. первично правый) париетальные узлы; 6 — буккальный ганглий; 8 — статокит; 9 — субрадулярный ганглий. Из двух пар нервных стволлов внутренняя пара представляет собой pedalные стволы (2), а наружная пара — краевой, или симметрический мантийный нерв (из Л и а г а).

считает за новообразование, возникающее у моллюсков, начиная с класса *Gastropoda*. Однако большинство авторов не придает симметрическим мантийным нервам такого важного значения и гомологами плевро-висцеральных стволов *Amphineura* считает соответственные коннективы *Gastropoda*. Последнее мнение кажется и нам более вероятным. Единственным серьезным возражением против гомологизации плевро-висцеральных стволов *Amphineura* и плевро-висцеральных коннективов *Gastropoda* является положение задней (висцеральной) комиссуры между стволами. У *Amphineura* она залегает позади порошницы, тогда как у *Gastropoda* висцеральные ганглии с их комиссурой лежат впереди заднепроходного отверстия, под кишкой.

Другими нервами, иннервирующими мантию, являются два *асимметрических мантийных нерва*, которые берут начало от парietальных ганглиев. У части *Diotocardia* (*Docoglossa*) симметрический и асимметрический нервы каждой стороны независимы друг от друга, приходя в связь

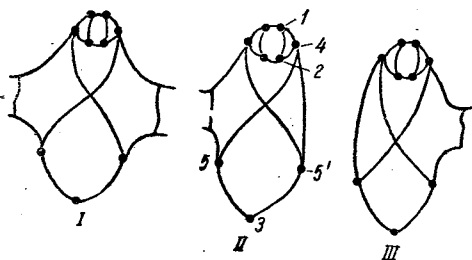


Рис. 53. Схема диалиневральной и зигоневральной нервной системы *Gastropoda*. I — диалиневральная система; II — правосторонняя зигоневрия; III — левосторонняя зигоневрия.

1 — перебральный узел; 2 — педальный узел; 3 — висцеральный узел; 4 — плевральный узел; 5 — левый (первично правый) парietальный узел; 5' — правый (первично левый) парietальный узел (из Ланга).

лишь при помощи своих тонких вторичных веточек. У других *Diotocardia* (*Rhipidoglossa*) одна из этих комиссур приобретает большую мощность, так что устанавливается так называемая *мантийная перемычка* между симметрическим и асимметрическим нервами. Это явление получило название *диалиневрии*, а нервная

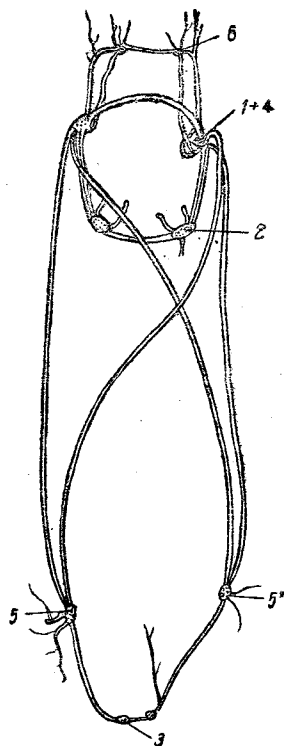


Рис. 54. Нервная система *Janthina* (*Monotocardia Taenioglossa*).

1 + 4 — спаянные перебральный и плевральный узлы; 2 — педальный узел; 3 — висцеральный узел; 5 — левый (первично правый) и 5' — правый (первично левый) парietальные узлы; 6 — буккальные узлы. Помимо перекрещенных плевро-парietальных коннективов снаружки от них имеются с обеих сторон неперекрещенные плевро-парietальные коннективы (двусторонняя зигоневрия) (из Ланга).

система подобного рода — *диаллиневральной* (рис. 53, I). У многих *Monotocardia* анастомоз этот настолько усиливается, что асимметрический нерв является как бы непосредственным продолжением симметрического и в нервной системе получается новый плевро-париетальный коннектив. В отличие от основного плевро-париетального коннектива, которым соединяются (при перекрещенной нервной системе) плевральные ганглии одной стороны с париетальными другой, новый или, как его можно называть, *дополнительный плевро-париетальный коннектив* соединяет друг с другом плевральные и париетальные ганглии одной и той же стороны. Нервная система подобного рода определяется термином *зигоневральной*. Чаще всего зигоневрия наблюдается только на одной стороне тела, а именно правой (все *Stenoglossa* и мн. др., рис. 53, II), реже на левой (некоторые *Strepidulidae* и др., рис. 53, III). Наконец, в известных случаях зигоневрия обоесторонняя (*Janthina* и др.); В ü t s c h l i применяет к таким случаям специальный термин *ортоневрии* (рис. 51 и 54). Значит, ортоневрией называется двусторонняя зигоневрия. Ортоневральная нервная система приобретает бросающийся в глаза билатерально-симметрический характер, который может отчасти замаскировать имеющуюся тем не менее налицо хиастоневрию.

У части *Monotocardia* париетальные ганглии могут на столько подтягиваться вперед по соответственным коннективам к плевральным ганглиям, что они как бы возвращаются на ту сторону тела, из которой ушли при процессе скручивания (*torsion*) животного, и перекрест нервной системы становится до известной степени замаскированным. Вообще следует отметить, что у многих *Monotocardia* проявляется тенденция к концентрации нервной системы. Коннективы между отдельными узлами укорачиваются, так что в конце концов получается вокруг глотки группа ганглиев, тесно сбитых вместе; только висцеральные ганглии остаются поодаль от прочих, во внутреннем мешке.

Максимальной степени достигает концентрация у *Oliva* (*Stenoglossa*), где не только плевральные, но и париетальные ганглии слились с церебральными в общую массу.

Наиболее измененной нервной системой обладают среди *Monotocardia* свободно плавающие *Heteropoda*, на которых можно проследить ряд ступеней усиливающегося изменения, соответственно с все большим приспособлением к плавающему образу жизни. Этот ряд ступеней проходит через следующие формы: *Atlanta*, *Oxygyrus*, *Carinaria*, *Pterotrachea*, *Firoloida*. У *Atlanta* и *Oxygyrus* (по Т е s c h., 1914) нервная система носит еще обычный характер, только оба церебральных ганглия частично сливаются с плевральными в одно целое. То же происходит и с плевро-педальными и церебро-педальными коннективами, хотя у *Atlanta* они еще начинаются раздвоенным основанием. Плевро-висцеральные коннективы длинные и перекрещенные и несут на себе париетальные ганглии. У *Carinaria* церебро-педальные и плевро-педальные коннективы остаются самостоятельными (В г ü e l, 1915, 1921, 1924). Помимо того у *Carinaria* и *Ptero-*

trachea развиваются своеобразные соединения между педальными и париетальными ганглиями — «вторичные педо-висцеральные анастомозы», которые отсутствуют у других моллюсков (рис. 55). У *Pterotrachea* наступает сильное изменение в том смысле, что остается только правый (супраинтестинальный) плевро-висцеральный коннектив, который притом в передней своей части всецело сливается с правым церебро-педалным коннективом; даже за педалным ганглием плевро-висцеральный коннектив продолжает идти, тесно спаявшись с правым педо-висцеральным коннективом, и только далее кзади переходит над кишкой на левую сторону тела. Наконец, у *Firoloida* наступает дальнейшее слияние продольных коннективов, ибо оба педо-висцеральных коннектива в средней своей части сливаются.

Кроме того, у *Firoloida* и *Pterotrachea* правый париетальный (субинтестинальный) и висцеральный ганглии сливаются воедино.

Нервная система *Opisthobranchia*. Некоторые наиболее примитивные *Opisthobranchia* обладают еще хиастоневральной нервной системой, устроенной по предыдущему типу; так, по работе P e l s e n e e r (1892), род *Actaeon* и др. У всех прочих *Opisthobranchia* происходит, однако, процесс *раскручивания* нервной системы

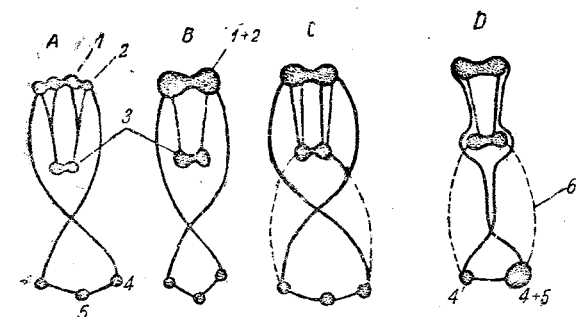


Рис. 55. Нервная система различных Heteropoda (Monotocardia). A — *Oxygyrus*; B — *Atlanta*; C — *Carinaria*; D — *Pterotrachea*.

1 — церебральные ганглии; 2 — плевральные ганглии; 1+2 — слившиеся церебро-плевральные ганглии; 3 — педалные ганглии; 4 — субинтестинальный ганглий; 4¹ — супраинтестинальный ганглий; 5 — висцеральный ганглий; 4+5 — висцеро-субинтестинальный ганглий; 6 — дополнительный коннектив (по П л а т е).

системы (*détorsion*). При этом левый (первично правый) париетальный ганглий вновь возвращается на правую, правый (первично левый) — на левую сторону, а с этим вместе идет и выпрямление нервной системы. Животные, как принято говорить, из хиастоневральных становятся *эутиневральными*. Происхождение подобных *Opisthobranchia* от хиастоневральных предков доказывается еще высоким (т. е. близким к спине) расположением правого париетального ганглия и более низким (брюшным) положением левого. Это расположение становится понятным, если мы припомним, что при процессе скручивания правый париетальный ганглий переходит на левую сторону *над*, а левый на правую *под* кишкой.

Церебральные ганглии *Opisthobranchia* постепенно смещаются несколько кзади и ложатся у большинства их позади глоточного вздутия кишечника, хотя у *Actaeon*, *Scaphander*, *Bulla*, *Philine* они лежат еще впереди последнего. Вместе с тем, церебральная комис-

сура часто сильно укорачивается, вследствие чего оба церебральных ганглия сближаются друг с другом. У *Tectibranchia* они связываются друг с другом под пищеводом еще особой тонкой субцеребральной комиссурой, которая у *Nudibranchia*, по исследованиям Dreyer (1910), отсутствует. Между pedalными ганглиями тоже почти всегда возникает дополнительная «парапедальная» комиссура, более длинная и тонкая, чем pedalная. Таким образом, у *Opisthobranchia* замечается склонность к увеличению числа поперечных комиссур. Плевральные ганглии во многих случаях сильно приближаются к церебральным (многие виды *Bulla*, рис. 56) или даже сливаются с ними (*Bulla striata*, *Actaeon* и др.). Такая концентрация нервной системы вокруг глотки распространяется и на другие ганглии. Правый париетальный ганглий перемещается к своему плевральному (*Philine*, *Gastroptron*), левый проделывает то же самое или исчезает.

Интересные отношения наблюдаются в расположении ганглиев на плевро-висцеральных коннективах у некоторых более примитивных *Opisthobranchia*, в том числе у *Actaeon*. У этих форм между плевральными и париетальными ганглиями на коннективах имеется еще пара ганглиев, очевидно, вторичного происхождения. Они иннервируют часть мантии, и потому по предложению Guiard (1899) можно бы называть их *паллиальными*. Hoffman, сохраняя за настоящими париетальными ганглиями название *супра-* и *суб-интестинального*, называет эти вторичные паллиальные узлы париетальными. Однако непрактичность такого наименования очевидна, ибо в таком случае придется различать две категории париетальных ганглиев: настоящие и вторичные (у *Opisthobranchia*).

У прочих *Opisthobranchia* паллиальные ганглии сдвигаются вперед и сливаются с плевральными, что делает и правый париетальный. Левый париетальный, напротив, сливается с висцеральным узлом, сдвигаясь назад.

У *Tectibranchia Cephalaspidea* плевральные ганглии часто сливаются с церебральными, а у *Tectibranchia Anaspidea* (например *Aplysia*) происходит сильное сближение их с pedalными ганглиями. У *Notaspidea* же Distaso (1904) находит даже, что у *Pleurobran-*

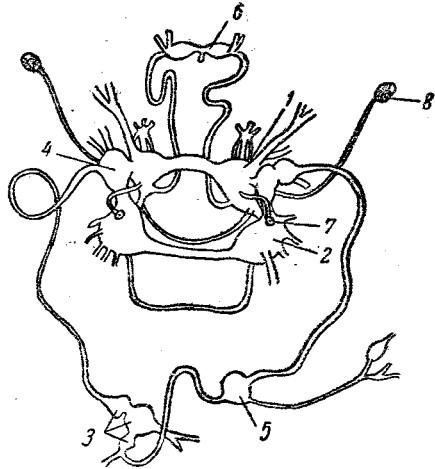


Рис. 56. Нервная система *Bulla hydatidis* (*Opisthobranchia*).

1 — церебральный узел; 2 — pedalный узел; 3 — висцеральный узел; 4 — плевральный узел; 5 — правый париетальный узел; 6 — бужкальный узел; 7 — стагоцист; 8 — глаз (из Ланга).

chaea и *Oscanius* плевральные ганглии совсем сливаются с педальными, так что церебро-педальные и церебро-плевральные коннективы лежат совсем рядом.

Плевро-висцеральные коннективы имеют у *Opisthobranchia* самую разнообразную длину: то они длинные и нитевидны (*Aplysia*, *Bulla*), то чрезвычайно укорачиваются, так что сидящие на них ганглии входят в состав окологлоточной нервной массы (*Aplysiella*, *Pleurobranchus*). Из ганглиев, расположенных на них, наиболее постоянны правый париетальный и висцеральный, который может распадаться на два или три; левый париетальный, как сказано, нередко отсутствует. Висцеральные ганглии вообще очень часто отступают от установленной нами для *Gastropoda* схемы. Лишь в редких случаях они имеют вид симметричной пары узлов, связанных короткой комиссурой. Гораздо чаще имеется лишь один ганглий или два ганглия, но разных размеров или, наконец, целых три висцеральных узла.

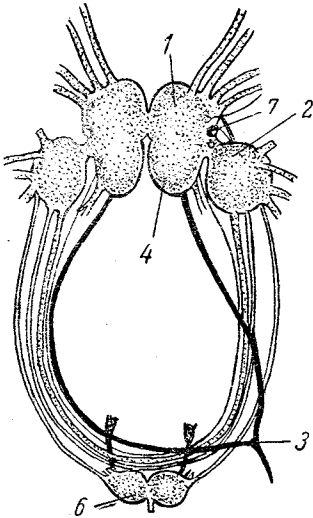


Рис. 57. Нервная система *Tritonia* (*Opisthobranchia*). 1 — церебральный узел; 2 — педальный узел; 3 — висцеральный узел; 4 — плевральный узел; 5 — бужкальный узел; 6 — бужкальный узел; 7 — статоцист. Из четырех комиссур видны по направлению снаружи внутрь: бужкальная, парапедальная, педальная и (самая тонкая, нитевидная) субцеребральная (по Б ю ч л и в).

Среди *Opisthobranchia* группа *Nudibranchia* во многих отношениях представляет особенности. Так, наряду с сильной концентрацией типичных для *Gastropoda* ганглиев, у них замечается возникновение многих дополнительных ганглиев, у основания щупалец и ринофоров, по ходу полового нерва. Быть может, именно сильная концентрация главных ганглиев и вызывает развитие мелких местных узелков, расположенных вблизи окончательных пунктов иннервации. Главным центром притяжения в нервной системе *Nudibranchia* являются церебральные ганглии (рис. 57). Не только плевральные сливаются с ними, но и педальные передвигаются кверху, подтягиваясь к церебральным, и ложатся по бокам глотки, а обе их комиссуры (педальная и парапедальная) огибают глотку снизу в виде длинных, дугообразных перемычек. Дальше всего концентрация идет у *Tethys*, где с каждой стороны получается один крупный церебро-плевро-педальный ганглий, а оба этих ганглия сливаются над глоткой в общую надглоточную массу, заключенную в одну соединительно-тканую оболочку.

Плевро-висцеральные коннективы *Nudibranchia* тонки, нежны и отступают на второй план, причем на всем протяжении их имеется только один небольшой висцеральный ганглий, который может низводиться до степени небольшой группы клеток (*D r e u e r*) или даже

вовсе исчезает (у *Janus* по P e l s e n e e r). В таком случае вся совокупность обоих плевро-висцеральных коннективов может быть низведена до степени небольшой, тонкой дужки, которая начинается от надглоточной нервной массы и лежит несколько выше pedalной комиссуры.

Нервная система Pulmonata (рис. 58 и 59). Громадное большинство Pulmonata эутиневральны. Такое устройство нервной системы считается для них приобретенным вторично, посредством процесса раскручивания (*détorsion*) из первично хиастоневральных форм. В этом отношении *Chilina* (по P l a t e, 1895) играет среди

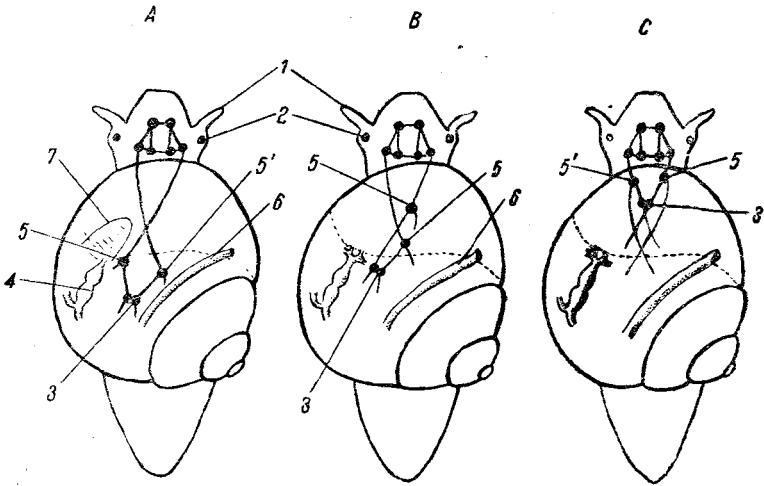


Рис. 58. Происхождение ортонеурии у Pulmonata по N a e f. А — гипотетическая хиастоневральная исходная форма; В — *Chilina*; С — прочие Pulmonata.

1 — щупальца; 2 — глаза; 3 — висцеральный узел; 4 — сердце; 5 — левый (первично правый) и 5' — правый (первично левый) париектальные узлы; 6 — задняя кишка; 7 — жабра. Церебральные, pedalные и плевральные узлы изображены, но не зашумерованы (по Неффу).

Pulmonata такую же роль важного сравнительно анатомического документа, какую играет *Actaeon* среди Opisthobranchia. Нервная система этого примитивного легочного моллюска еще сохранила свою хиастоневрию. У *Chilina* хиастоневрия уже неполная, ибо смещенным на противоположную сторону оказывается только первично левый париектальный ганглий, тогда как первично правый уже вернулся на правую сторону. У *Chilina* оба париектальных ганглия лежат в области правой стороны. Плевро-висцеральные коннективы *Chilina* обнаруживают еще явственный перекрест.

Следует заметить, что N a e f (1913) несколько иначе толкует происхождение эутиневрии у Pulmonata. Он полагает, что возвращение к эутиневрии есть результат прогрессирующей концентрации ганглиев у легочных моллюсков. Париектальные и висцеральные

ганглии *Pulmonata* скользят по плевро-висцеральным коннективам вперед до тех пор, пока не минуют места перекреста этих коннективов между собой (рис. 58). Вследствие этого каждый париетальный ганглий перемещается на свою первичную сторону тела (супраинтестинальный на правую, субинтестинальный — на левую), и происходит видимое исчезновение хиастоневрии. Окончательная ликвидация хиастоневрии осуществляется благодаря тому, что облизженные друг с другом висцеральные и субинтестинальный ганглии поворачиваются на 180° в направлении часовой стрелки, так что ганглий, лежавший первоначально слева, оказывается на правой стороне, и наоборот. В таком случае отходящие от висцеральных и париетальных ганглиев назад нервы должны были все же перекрещиваться,

иннервируя внутренности, что и имеет место у целого ряда форм (*Planorbis*, *Limnaea* и др.).

Chilina, *Auricula* и некоторые другие обнаруживают известные признаки более примитивного строения, в виде значительной длины плевро-висцеральных коннективов и малой концентрации ганглиев. У прочих *Pulmonata* нервная система образует тотчас позади глотки кольцевую массу (рис. 59), верхнюю половину которой образуют церебральные ганглии. Все прочие ганглии лежат в подкишечной части этого кольца, чем нервная система *Pulmonata* резко отличается от таковой у *Nudibranchia*. Вследствие этого церебре-педальные и церебро-плевральные коннективы относительно более длинны и хорошо заметны, все прочие же чрезвычайно укорочены. Все ганглии вплоть до висцеральных тесно облизжены, а иногда и слиты в общую массу. Висцеральный ганглий всегда хорошо развит и велик, а из париетальных тоже следует сказать о правом. Левый париетальный редуцируется или отсутствует, причем по взгляду некоторых авторов он вошел в состав висцерального.

Рис. 59. Нервная система *Limnaea stagnalis*, вид сверху.

1 — церебральный узел; 2 — педальный узел; 3 — висцеральный узел; 4 — плевральный узел; 5 — супраинтестинальный узел; 6 — буккальный узел; 7 — левый париетальный узел (по Б ю ч л и.)

Нельзя не отметить, что у этих высших из *Gastropoda* церебральные ганглии нередко обнаруживают дифференцировку на отдельные лопасти и участки, от которых отходят определенные группы нервов. Так, например, у *Helix*, помимо сильно выдающихся вперед глазных лопастей, главная масса церебрального ганглия каждой стороны может быть разделена на наружную, срединную и внутреннюю лопасти.

Буккальные ганглии с отходящими от них нервами образуют симпатическую нервную систему брюхоногих. Эти нервы образуют сложное сплетение в области пищевода, желудка и печени. Нередко

симпатическая система достигает большой сложности, образуя многочисленные мелкие ганглии.

Гистология нервной системы *Gastropoda*. Ганглии брюхоногих состоят почти исключительно из униполярных клеток, отличающихся необычайно крупными размерами. Различные авторы указывают, что многие из ганглиозных клеток достигают 260 (Kupze, 1921) и даже 400 (Böhlig, 1883, у *Helix pomatia*) микронов в диаметре. Кроме этих гигантских клеток, в состав ганглиев, особенно церебральных узлов, входят и скопления обыкновенных мелких ганглиозных клеток. Клеточные скопления, которые можно было бы гомологизировать грибовидным телам и другим участкам мозга *Arthropoda*, у *Gastropoda* и вообще у моллюсков отсутствуют.

Классы *Lamellibranchia* и *Scaphopoda*

Нервная система пластинчатожаберных и лопатоногих вполне билатерально симметрична. Чаще всего у них имеются три пары далеко расставленных и соединенных длинными коннективами ганглиев. Передняя пара лежит по бокам рта, соединена над ним церебральной комиссурой и представляет собою продукт слияния церебральных и плевральных ганглиев.

Иногда (*Lima*) церебральные ганглии сдвигаются по плевровисцеральным коннективам далеко назад, почти входя в соприкосновение с висцеральными узлами (рис. 60). Прimitивной чертой, кроме переднего положения церебральных ганглиев, является малая длина и толщина соединяющей их поперечной комиссуры. Однако у большинства *Lamellibranchia* эти ганглии отодвигаются друг от друга, и соединяющая их комиссура удлиняется.

Только у *Scaphopoda* и у некоторых примитивных *Protobranchia* (*Nucula*) плевральные ганглии еще обособлены и лежат сейчас же за церебральными (рис. 61). У *Leda* и *Solemya* (из тех же *Protobranchia*) граница между церебральным и плевральным ганглием намечена лишь в виде легкой бороздки, а у *Yoldia* ганглии уже вполне слились. То же происходит и с плевро-педальными коннективами. У *Scaphopoda*, *Nucula* и *Leda* они еще в своей начальной части самостоятельны, и лишь далее кзади сливаются с церебро-педальными. У всех прочих *Lamellibranchia* церебро-педальные и плевро-педальные коннективы слиты на всем своем протяжении. Педальные ганглии лежат в основании ноги; длина церебро-педальных коннективов зависит от расстояния между ногой и ртом: у *Mya* и *Modiola* они очень длинные, у *Pecten* обнаруживают противоположную крайность. В случаях, когда нога рудиментарна, педальные ганглии сильно уменьшаются в размерах и могут даже совсем исчезнуть (*Teredo*, рис. 62, *Ostrea*). Третья пара крупных ганглиев, висцеральные, лежит у *Scaphopoda* над, у *Lamellibranchia* под задней кишкой.

Собственно говоря, эти ганглии *Lamellibranchia* отвечают совокупности париетальных и висцеральных узлов *Gastropoda*, ибо они

иннервируют, кроме внутренностей, еще жабры, осфрадии и заднюю часть мантии.

Висцеральные ганглии соединены с церебральными при посредстве очень длинных церебро-висцеральных коннективов, а между ними самими имеется короткая висцеральная комиссура (рис. 63).

У *Dreissensia* (рис. 63) приблизительно по середине церебро-висцеральных коннективов лежит по ганглиозному вздутию, иннервирующему отчасти и жабры. Эти вздутия можно было принять за сохра-

нившие свою самостоятельность париетальные ганглии, хотя у многих других форм (*Mya*, *Cardium*) находящиеся на сходном месте узелки посылают нервы к половым железам и, следовательно, не могут быть приравнены к париетальным.

Нередко (*Pholas*, *Teredo*, *Chamidae*) оба церебро-висцеральных коннектива соединяются поперечной комиссурой. Сильно развитая мантия *Lamellibranchia* получает нервы и от церебральных и от висцеральных узлов. Получающиеся таким образом передний и задний мантий-

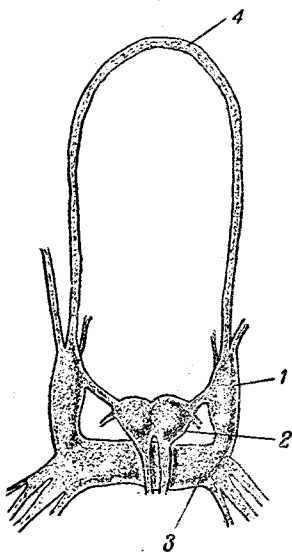


Рис. 60. Нервная система *Lima excavata*.

1 — отодвинутые далеко назад церебральные узлы; 2 — pedalные узлы; 3 — висцеральные узлы; 4 — крайне растянутая церебральная комиссура (по Дельзенеру).

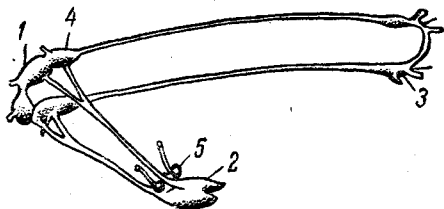


Рис. 61. Нервная система *Nucula nucleus*.

1 — церебральный узел; 2 — pedalный узел; 3 — висцеро-париетальный узел; 4 — плевральный узел; 5 — статокст с подходящим к нему от поверхности ноги каналом (по Рэй Ланкестеру).

ные нервы сливаются с каждой стороны в общий *краевой мантийный нерв* (обнаруженный Duvernois в 1854), играющий как бы роль дополнительного коннектива между указанными ганглиями. Нередко этот нерв является двойным, вследствие того, что и передний и задний нервы дихотомизируют и затем их соответственные ветви вступают друг с другом в связь. Это хорошо видно у *Pholas* (по Förster, 1914), а также и у других. В некоторых случаях на протяжении церебро-висцеральных коннективов возникают дополнительные ганглии. Так, у *Pholas* как раз перед висцеральными ганглиями между церебро-висцеральными коннективами устанавливается поперечная комиссура, так называемая *превисцеральная*, на которой скопляется значительное количество ганглиозных клеток — *превисцеральный узел*. Относительно значения подобных непарных ганглиев

Stempell (1912) предполагает, что это половые ганглии. К ним же он относит и все вообще ганглии, появляющиеся на протяжении церебро-висцеральных коннективов, как, например, у *Dreissensia*, *Mya* и др.

Подробное изучение даже наиболее известных объектов, какова *Anodonta*, может внести в картину нервной системы новые штрихи. Так, Splittstösser (1913) описывает у *Anodonta* присутствие двух коннективов между pedalными и висцеральными ганглиями, которые до тех пор были неизвестны (сравни Heteropoda). Происхождение этих коннективов таково, что один из pedal-

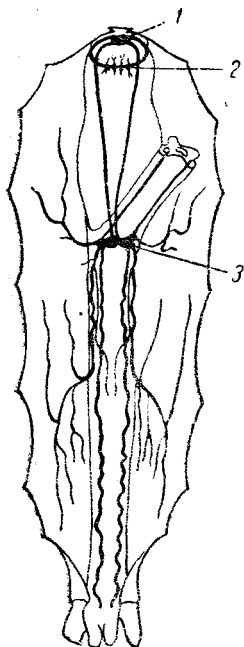


Рис. 62. Нервная система *Teredo*.

1 — церебральный узел; 2 — следы pedalного узла; 3 — висцеральный узел; назад от последнего идут мощные нервы к сифону. Вперед от висцерального ганглия отходят, отвороченные направо, нервы к жабрам (из Бючли).

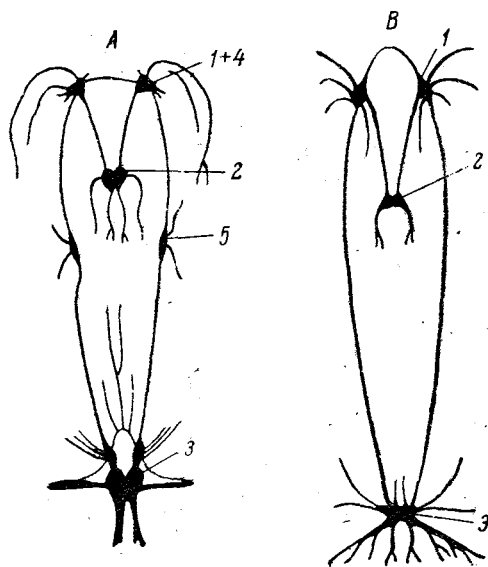


Рис. 63. А — нервная система *Dreissensia*; В — нервная система *Anodonta*.

1 — церебральный узел; 1+4 — церебро-плевральный узел; 2 — pedalный узел; 3 — висцеральный узел; 5 — париетальный узел (?). (А — из Ланга, В — из Рэй-Ланкестера).

ных нервов соединяется с одним из висцеральных, что и ведет к образованию коннективов. Следует отметить наклонность моллюсков к образованию между ганглиями перемычек именно описанным способом: так возникает диалиневрия и зигоневрия у *Gastropoda*, так получается краевой мантийный нерв у *Lamellibranchia*, так возникают, наконец, педо-висцеральные коннективы у *Heteropoda* и *Anodonta*.

В общем, можно отметить для *Lamellibranchia* слабое развитие церебро-плевральных ганглиев, находящееся в прямой связи с редук-

цией головного отдела тела. Этой же причиной вызывается и частое отсутствие буккальных ганглиев, которые у других Mollusca залегают в голове.

Интересно, что у более примитивных Protobranchia буккальные ганглии влиты в церебральные. Они обособляются у таких высоко дифференцированных форм, как *Chama*, *Mastra*, *Lutraria* и др. Здесь имеется даже между ними брюшная комиссура, а у *Margaritifera* возникает даже целая система из трех поперечных комиссур. От брюшной буккальной комиссуры у некоторых видов (*Mytilus* по St e m p e l l, 1912) отходит назад тонкий непарный стоматогастрический нерв.

Класс Cephalopoda

Как и следовало ожидать, наиболее примитивная форма нервной системы Cephalopoda свойственна Tetrabranchiata, а именно перешитку палеозойской эры *Nautilus*.

Вместо обособленных ганглиев, у *Nautilus* (рис. 64) имеются три дуговидных, сходящихся вместе нервных тяжа, равномерно усеянных ганглиозными клетками. Один из этих тяжей, равноценный церебральным ганглиям, огибает в виде довольно широкой ленты начало пищевода сверху и нижними концами получающейся таким образом подковы переходит в две другие дуги, из которых одна направлена косо вперед, другая наклонена назад. Передняя из дуг, более тонкая и нежная, дает нервы к многочисленным щупальцам и воронке *Nautilus*, представляя собой *педальный тяж*. Задняя дуга, более массивная, есть *плевро-висцеральный тяж*, от которого отхо-

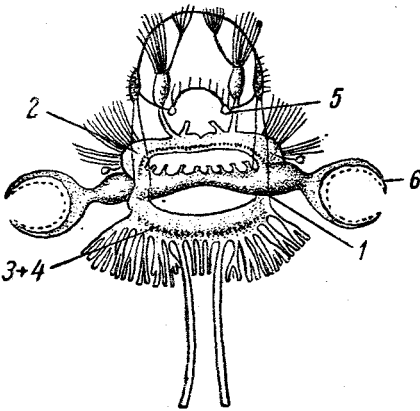


Рис. 64. Нервная система *Nautilus*.

1 — церебральная комиссура; 2 — педальная комиссура; 3+4 — висцеральная комиссура; 5 — буккальные ганглии; 6 — глаза (из Б ю ч л и).

дят нервы к внутренностям и к мантии.

У всех Dibranchiata нервные клетки собраны в ганглии, хотя комиссуры между отдельными узлами всегда укорочены, вплоть до частичного слияния ганглиев воедино. Вследствие укорачивания коннективов все ганглии собираются в общую околопищеводную массу, одетую хрящевой капсулой (рис. 65).

Верхнюю часть этой массы образуют два церебральных ганглия с слуховыми, обонятельными и зрительными нервами; последние из них вздуваются при своем основании в громадные оптические ганглии, размерами нередко превосходящие сами церебральные узлы.

Позади основания оптических нервов, а иногда на них самих, рядом с оптическими ганглиями большею частью лежат два маленьких узелка; их рассматривают либо как обонятельные центры, либо как центры, заведующие изменением окраски животного, т. е. регулирующие при раздражении расширение хроматофоров в коже.

Бока околопищеводной массы заняты плевральными ганглиями, посылающими к мантии два мощных мантийных нерва. Достигнув внутренней стенки мантии, последние дихотомизируют, причем одна из ветвей тотчас же образует крупный *звездчатый ганглий* (*g. stellare*), излучающий из себя веерообразно нервы к мышцам мантии (рис. 66). Другая ветвь (*perivus pinnae*) мантийного нерва продолжается кзади и может быть прослежена до плавника. Оба звездчатых ганглия нередко (многие *Decapoda Oigopsida*) соединяются при помощи поперечной комиссуры, огибающей кишечник сверху. Руководительствуясь ее положением, данную комиссуру гомологизируют заднему соединению обоих симметрических мантийных нервов у низших *Gastropoda*.

Нижняя половина околопищеводной нервной массы в передней своей части состоит из педальных, в задней — из висцеральных ганглиев, которые, однако, почти не сохранили признаков своего парного характера. Педальный ганглий, у *Argonauta* снаружи цельный, у прочих более или менее дифференцируется на передний *брахиальный ганглий*, посылающий нервы к щупальцам, и на задний *инфундибулярный ганглий*, или узел воронки. Обособление этих двух ганглиев может быть шаг за шагом прослежено от *Argonauta* к *Octopus*, потом к *Sepia*, далее к *Loligo*, пока, наконец, у *Sepiolo* и особенно у *Ommastrephes* не получатся два ясных отдельных ганглия, соединенных более тонкой перемычкой. Соответственно с этим и церебро-педальный коннектив расщепляется на два, из которых церебро-брахиальный очень тонок. Происхождение обоих ганглиев на счет одного педального доказывается между прочим и тем, что у *Eledone* часть волокон брахиальных, т. е. щупальцевых нервов пронизывает, не останавливаясь, брахиальный ганглий и берет начало в инфундибулярном.

Дифференцировка брахиального ганглия находится в несомненной причинной связи с перемещением части компонентов ноги, а именно — щупалец, или рук, вперед, где они образуют околоротовой венчик.

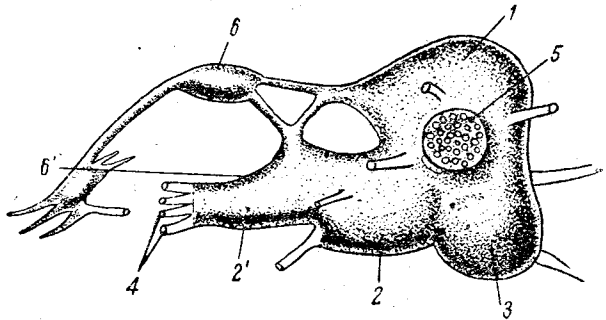


Рис. 65. Центральная нервная система *Sepia*, вид сбоку.

1 — церебральный узел; 2 — инфундибулярный ганглий; 2' — брахиальный ганглий; 3 — висцеральный ганглий; 4 — нервы рук; 5 — глазной нерв; 6 — верхний бужкальный ганглий; 6' — нижний бужкальный ганглий (из Бючли).

Интересно, что то же явление наблюдается у некоторых *Gastropoda* (*Natica*), причем получается с каждой стороны по особому пропедальному ганглию.

Отходящие от брахиального ганглия нервы щупалец соединяются у основания последних комиссурами в нервное кольцо. Висцеральный ганглий посылает от себя два крупных висцеральных нерва, которые, помимо внутренностей, иннервируют еще и жабры. Послед-

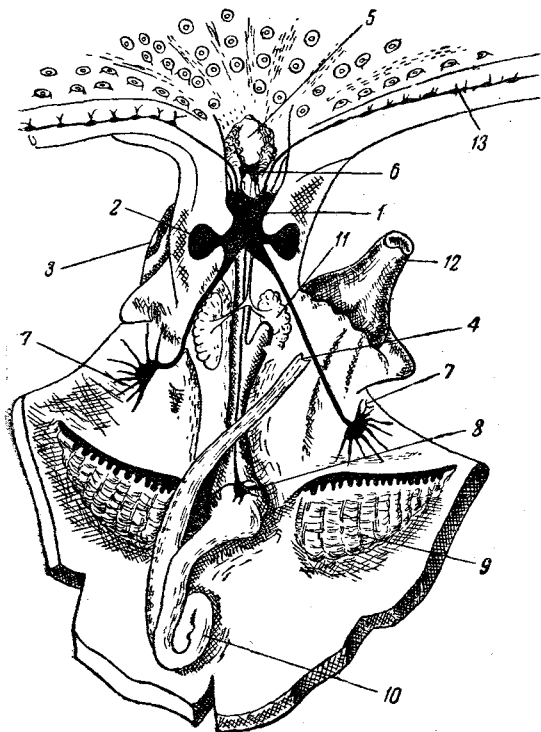


Рис. 66. Нервная система *Ostropus*.

1 — церебральный ганглий; 2 — оптические ганглии; 3 — глаз; 4 — порошица; 5 — глотка; 6 — буккальный ганглий; 7 — ganglion stellare; 8 — желудочный ганглий; 9 — жабра; 10 — кишечник; 11 — слюнные железы; 12 — воронка; 13 — нервы рук.

нее обстоятельство показывает, что висцеральный ганглий содержит в себе и компоненты париетального ганглия *Gastropoda*. Висцеральные нервы могут иногда переходить один в другой под кишечником и обнаруживают на своем пути мелкие ганглии, например у основания жабер.

Помимо уже указанных частей нервной системы, *Cephalopoda* обладают хорошо развитыми буккальными ганглиями. У *Ostropoda* пара надглоточных буккальных ганглиев составляет непосредственные выросты церебральных узлов; у *Decapoda* они уже вполне отщепляются от церебральных и лежат впереди последних над глоткой, соединяясь с церебральными лишь при помощи волокнистых коннективов. Эти *верхние буккальные ганглии* (рис. 65) нередко сливаются в

один непарный узел. От верхних буккальных ганглиев идут два коннектива вперед и книзу; охватывая пищевод тотчас позади глотки, они образуют под последней два *нижних буккальных узла*. Главным ареалом иннервации буккальных ганглиев являются края рта и стенки глотки. Однако от нижних буккальных ганглиев направляются два длинных нерва назад, которые соединяются на стенке желудка в крупный *желудочный узел* (*g. gastricum*). Таким образом

буккальная нервная система представляет собою довольно сложный аппарат, распространяющий свои ветви вдоль всего кишечного канала и приравняемый многими симпатической нервной системе позвоночных. Буккальные ганглии и симпатический отдел нервной системы представлены в более простой форме и у других моллюсков.

ТИП ИГЛОКОЖИХ (ECHINODERMATA)

Нервная система всех иглокожих обнаруживает очень большое однообразие строения, отражая в себе пятилучевую симметрию этих животных. Во всех классах современных Echinodermata она обычно образуется *тремя нервными кольцами*, залегающими в самом теле животного, и тремя пятилучевыми венчиками отходящих от этих колец нервов, или нервных тяжей. Это *радиальные нервы*, принадлежащие пяти лучам тела иглокожих животных.

По своему положению три указанные компонента нервной системы разделяются на *два оральных кольца*, окружающих начало пищеварительного канала, и *одно аборальное*, огибающее аборальный полюс; если аборальный полюс занят порошицей, то аборальное кольцо окружает заднюю кишку. Следует отметить различное отношение колец к ротовому и анальному отверстию. Оба оральных кольца тесно связаны в своем положении с ротовым отверстием, следуя за ним при его смещениях. Аборальное кольцо связано с самым аборальным полюсом, оставаясь на нем даже в тех случаях, когда анальное отверстие выходит за пределы этого полюса. В этом следует усматривать первоначальную связь аборального кольца с прикрепительным аппаратом, или стебельком, который приурочен у Echinodermata к аборальному полюсу. Аборальное кольцо представляет собою, вероятно, *ab origine* нервный аппарат стебелька.

Некоторые авторы (например Б е к л е м и ш е в) считают, что аборальная нервная система, обнаруживая известную связь с теменной пластинкой личинки иглокожих, должна быть гомологична теменной пластинке трохофорных личинок. Нам не кажется рациональным проводить столь далеко заходящие гомологии, тем более, что некоторые источники указывают на связь Deuterostomia непосредственно с Coelenterata, минуя колеццов и других трохофорных червей.

Одно из двух оральных колец лежит ближе к поверхности тела и более сильно развито, другое, более слабое, залегает глубже, над первым.

Все эти части нервной системы получали от разных авторов различные наименования. Мы принимаем в дальнейшем терминологию известного знатока иглокожих Л ю д в и г а. Последний называет поверхностную оральную систему *эктоневральной*, более глубоко лежащую — *гипоневральной*, а аборальную — *энтоневральной*.

Все три системы характеризуются значительной степенью примитивности, которая выражается в тесной связи их с прилежащим к ним слоем эпителия. Эктоневральная система есть непосредственный дериват кожного эпителия, гипоневральная — эпителия псевдо-

гемальных каналов, а эктоневральная — перитонеального эпителия. Почти нигде нервы не обособляются в нечто самостоятельное, а залегают в самом эпителии.

Если подтвердится происхождение эктоневральной нервной системы из перитонеального эпителия, то здесь будет налицо исключительный случай образования нервной системы за счет мезодермы. То же приходится сказать и о гипоневральной нервной системе, ибо псевдогемальные каналы, как это думают многие авторы, происходят путем отщипуровывания частей целома.

Главные наблюдаемые у отдельных групп изменения общей изображенной схемы сводятся либо к частичной редукции одной из нервных систем, либо к более или менее глубокому уходу под кожу эктоневральной нервной системы. Последний процесс представляет собой вторичное явление. Наиболее примитивное устройство встречается у Crinoidea и Asteroidea, где эктоневральная система имеет поверхностное положение.

Эктоневральная нервная система. У Crinoidea (рис. 67) и Asteroidea (рис. 68) она образует в самом эпителии состоящий главным образом из биполярных клеток околотротовой тяжи, от которого идут плоские, лентовидные нервы в лучи, или руки.

Впрочем, часть авторов отрицает присутствие у Crinoidea околотротового нервного кольца и Plate считает даже такие отношения примитивными. Нервы лучей лежат на дне амбулакральной бороздки, опять-

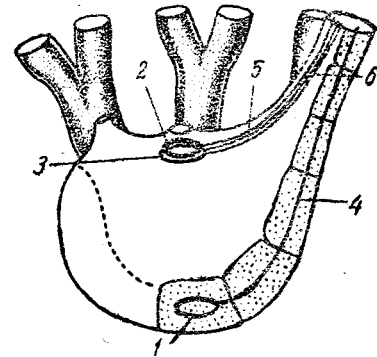


Рис. 67. Нервная система морских лилий (Crinoidea).

1 — аборальное кольцо эктоневральной системы; 2 — эктоневральное околотротовое кольцо; 3 — гипоневральное нервное кольцо; 4 — радиальный аборальный эктоневральный нерв; 5 — радиальный эктоневральный нерв оральной стороны; 6 — парный радиальный гипоневральный нерв. Животное изображено в оптическом разрезе, ротовым полюсом вверху; лучи обрезаны недалеко от основания. (Оригинал.)

таки в самом эпителии, и подстилаются изнутри псевдогемальными каналами. Как у Crinoidea, так и у Asteroidea особые скопления нервных клеток в виде ганглиев отсутствуют, и ганглиозные клетки рассеяны на протяжении радиальных, или лучевых, нервов. У морских звезд каждый радиальный нерв заканчивается в конце луча, у основания терминального щупальца, которое им иннервируется. У всех прочих Echinodermata эктоневральная нервная система погружается под покровы, причем процесс этот шел, повидимому, следующим образом. Амбулакральный желобок, на дне которого залегают в эпителии эктоневральные тяжи, становится все глубже, уходит внутрь луча, отщипуровывается совершенно от покровов и превращается в замкнутый канал, называемый *эпинеуральным*. Такое же углубление и отщипуровывание от покровов происходит и с околотротовым нервным кольцом. В результате радиальные нервы лежат

теперь не на оральной поверхности лучей, а в глубине их, в эпителии дна наглухо замкнутых эпиневральных каналов. У *Orphiuridea* это впячивание амбулакральных желобков повело к уходу амбулакральных пластинок в глубь лучей, где эти пластинки образовали осевой скелет луча. В получившейся между эпиневральным каналом и оральной поверхностью луча соединительно-тканой прослойке у *Orphiuridea* отлагаются брюшные пластинки скелета их лучей.

У *Orphiuridea* (рис. 69) эктоневральная нервная система на всем своем протяжении помещается между двумя системами каналов: эпиневральных снаружи и псевдогемальных внутри.

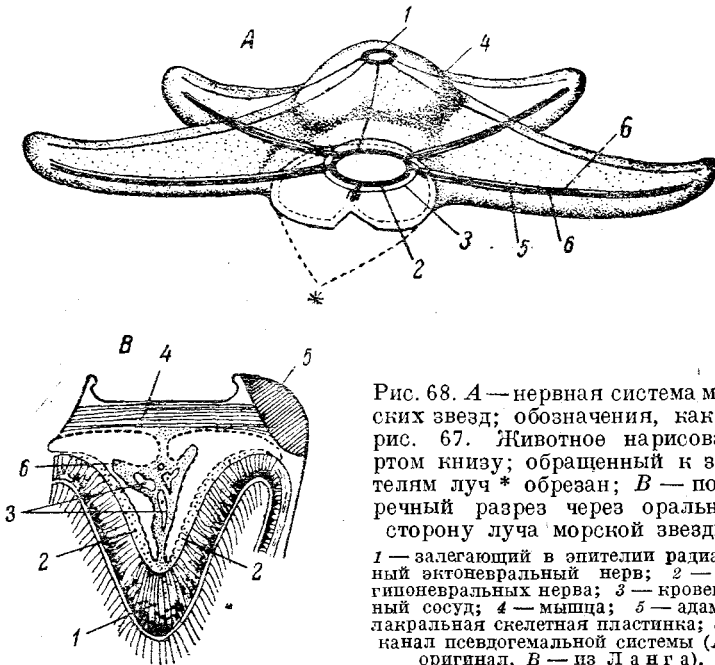


Рис. 68. А — нервная система морских звезд; обозначения, как на рис. 67. Животное нарисовано ртом книзу; обращенный к зрителям луч * обрезан; В — поперечный разрез через оральную сторону луча морской звезды.

1 — залегающий в эпителии радиальный эктоневральный нерв; 2 — два гипоневральных нерва; 3 — кровеносный сосуд; 4 — мышца; 5 — амбулакральная скелетная пластинка; 6 — канал псевдогемальной системы (А — оригинал, В — из Ланга).

Аналогичное углубление нервной системы характеризует собою морских ежей и голотурий. У этих форм окологоротовое нервное кольцо уходит (вследствие впячивания окологоротового диска) гораздо глубже внутрь тела, чем радиальные нервы. Поэтому посылаемые кольцом нервы сначала направляются к оральному полюсу и уже затем загибаются на стенки тела и пробегают по его меридианам к аборальному полюсу животного.

Радиальные эктоневральные нервы имеют форму более или менее сплюсненной ленты; в тех случаях, когда луч ветвится (*Crinioidea*, *Euryalae* из *Orphiuridea*), нервный тяж повторяет это ветвление. У громадного большинства *Echinodermata* эти нервы доходят вплоть до аборального полюса, однако у некоторых голотурий, например

Rhabdomolgus novae-zelandiae, они настолько редуцированы, что простираются лишь на самый передний конец тела (по В е с h e r, 1910).

Нервные клетки обыкновенно равномерно покрывают собой нервные стволы. Лишь у *Ophiuridea*, в связи с сильным расчленением их лучей на поперечные участки, похожие на сегменты *Annelides*, радиальные нервы тоже принимают метамерное строение, а именно: против середины каждого лучевого позвонка приходится утолщение нерва, в котором ганглиозные клетки лежат в несколько слоев, тогда

как между позвонками их всего один слой. Метамерность строения сказывается и в том, что соответственно каждому членику луча от нервного тяжа отходят (повидимому, между указанными ганглиозными вздутиями) парные нервы к коже, мускулатуре и ножкам членика (рис. 70).

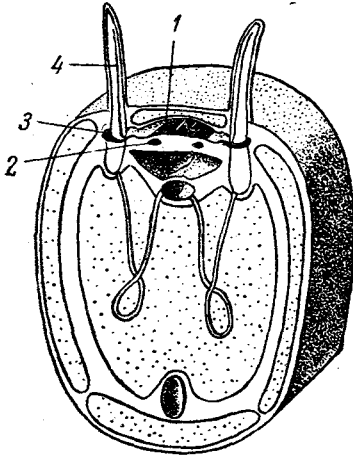


Рис. 69. Поперечный разрез через луч офиуры, изображенный ротовой стороной вверх.

1 — актонервальный радиальный нерв; 2 — пара гипоневральных нервов; 3 — ганглий у основания амбулакральной ножки; 4 — нерв ножки. По периферии под кожей видны четыре скелетных пластинки, а ось луча занята массивным позвоноком, который пронизан пазвитыми веточками амбулакрального канала (из Д е л я ж а).

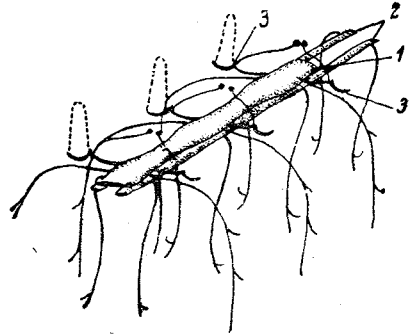


Рис. 70. Участок нервной системы луча офиуры, изображенный оральной стороной вверх.

1 — актонервальный радиальный нерв; 2 — пара гипоневральных нервов; 3 — нервные ганглии в основании амбулакральных ножек, которые помечены пунктиром (из Д е л я ж а).

Нельзя не заметить, что нервная система *Holothurioidea*, с ее околопищеводным кольцом и пятью длинными, тянущимися вдоль колбасовидного тела нервами, очень напоминает таковую низших червей (отличаясь лишь тем, что число нервов равно пяти). Однако есть и отличие, показывающее, что мы имеем здесь дело с образованиями не гомологичными, а лишь конвергентными. У *Vermes*, а также у *Mollusca*, обладающих подобным типом нервной системы (*Platodes*, *Nematodes*, *Amphineura*), почти всегда между продольными стволами имеется сложная система поперечных комиссур. У *Holothurioidea* присутствие таковых отрицается всеми авторами, и этот факт имеет свое значение. По нашему мнению, данное обстоятельство указывает на происхождение голотурий от форм с более или менее сильно обособленными диском и лучами, при каковом плане строения каждый

нерв, естественно, был вполне самостоятельным. В дальнейшем все лучи спаялись в общее цилиндрическое тело, но независимость лучевых нервов еще сохранилась. Там же (*Vermes*), где цилиндрическое тело с самого начала было цельным, между нервными стволами всегда устанавливаются перемычки.

Гипоневральная нервная система лежит на оральной стенке псевдогемальных каналов. Вследствие тесного соседства последних с эктоневральной нервной системой и данная система прилегает почти вплотную к эктоневральной, отделяясь от последней лишь тонкой прослойкой соединительной ткани. Стволы ее гораздо тоньше и нежнее эктоневральных. Гипоневральная система развита наиболее сильно у *Ophiuridea*, где под каждым позвонком радиальный гипоневральный нерв образует даже небольшой ганглий (рис. 70). Последний посылает от себя толстые нервы к сильно развитым у змеевосток межпозвоночным мышцам.

У *Crinoidea*, *Ophiuridea* и отчасти у *Asteroidea* гипоневральная система характеризуется присутствием в каждом луче не одного, а двух радиальных нервов, которые следуют по бокам амбулакрального желобка луча.

У *Holothurioidea* прослойка, разделяющая гипоневральную систему от эктоневральной, так тонка, что долгое время обе эти системы считались за одно целое, пока Н é r o u a r d не показал, что нервный тяж голотурий состоит из двух несколько различных друг от друга в морфологическом отношении слоев. Более глубокий слой отвечает несомненно гипоневральная системе прочих иллокожих.

Эктоневральная нервная система. Она совершенно отсутствует у *Holothurioidea*, у *Crinoidea* же развита настолько сильно, что превалирует над эктоневральной, у прочих классов имеется, но развита в более слабой степени. У *Asteroidea*, *Ophiuridea* и *Echinoidea* эктоневральная система образует либо более или менее правильное кольцо, либо пятиугольник. Эктоневральное кольцо морских звезд посылает от себя пять радиальных нервов вдоль аборальной стенки целома лучей. У *Echinoidea*, а также, повидному, и у *Ophiuridea*, нервы, берущие начало от кольца, имеют интеррадиальное направление. Повидному, эти нервы снабжают своими веточками половые железы.

Эктоневральная нервная система *Crinoidea* имеет несравненно более сложное строение. Каждый луч морской лилии содержит свой эктоневральный нерв (слитый из двух половин), который в наиболее первичных случаях проходит по оральной стороне позвонков (*brachialia*) луча, тесно к ним прилегая. Обыкновенно брахиальные пластинки при своем дальнейшем росте охватывают собой нерв со всех сторон. Получается впечатление, что нерв пронизывает собой осевой скелет лучей. Иногда, например у *Gissocrinus gonyodactylus*, разные стадии этого процесса хорошо могут быть замечены на экземплярах разного возраста. Достигая чашечки, эктоневральный нерв пронизывает ее пластинки, проделывая при этом очень сложный путь, а именно: каждый нерв внутри радиальных пластинок чашечки

(radialia) дивергирует на две ветви, проходящие в смежные базальные пластинки (basalia); в центре последних ветви, происходящие от двух разных лучевых нервов, соединяются. Если лилия обладает моноциклическим основанием, то соединившиеся нервные ветви прямо продолжают в виде пяти нервных стволиков внутрь стебелька. Если же основание чашечки дициклическое, то соединившиеся ветви вновь дивергируют в смежные инфрабазальные пластинки (infra-basalia), где они окончательно сливаются попарно и идут в стебелек. Таким образом, моноциклические и дициклические формы различимы уже по ходу их энтоневральных нервных стволов. Кроме того, дициклические лилии обладают в стенках чашечки двойной, моноциклические же — простой кольцевой комиссурой. Эти комиссуры, образуя аборальное кольцо, обеспечивают координацию действия мышц, иннервируемых энтоневральной нервной системой. При помощи особых интеррадиальных нервов последняя, повидимому, стоит в связи с нервной системой орального полюса.

Энтоневральные нервные системы Crinoidea и Asteroidea бесспорно гомологичны. Относительно Echinoidea и Ophiuridea такая гомологичность остается еще под некоторым сомнением, особенно в виду того, что нервы энтоневральной системы морских ежей и змеехвосток залегают интеррадиально, а не вдоль лучей.

К сожалению, в настоящее время более или менее хорошо изучена лишь нервная система взрослых Echinodermata. Относительно их билатеральных личинок имеются лишь самые скудные сведения. Между тем знакомство с нервной системой личинок в данном случае весьма важно. С одной стороны, остается невыясненным вопрос о способе перехода от личиночной нервной системы к типичной пятилучевой системе взрослых животных. С другой стороны, было бы весьма интересно сравнить нервную систему личинок Echinodermata с таковой трохофоры, с которой у них имеются известные черты сходства. У личинок Asteroidea, Echinoidea и Crinoidea на переднем полюсе личинки имеется утолщение эктодермы, напоминающее теменную пластинку трохофоры; у Crinoidea оно несет даже теменной султан ресниц. Положение отходящих от пластинки нервов выяснено, однако, недостаточно хорошо. У личинок Crinoidea, повидимому, имеются два брюшных продольных стволика. По некоторым данным нервная система взрослой лилии развивается вне всякой связи с таковой личинки. Нервная система личинки гибнет во время метаморфоза. В таком случае между нервной системой взрослого животного и личинки нельзя проводить никаких гомологий. По другим данным у голотурий между обеими этими нервными системами имеется известная генетическая связь. Все эти столь интересные вопросы требуют для своего разрешения основательных дальнейших исследований.

Относительно связей между тремя нервными системами иглокожих имеется очень мало данных. Гистологическая связь между эктоневральной и энтоневральной системами может считаться доказанной. Связь гипоневральной системы с эктоневральной весьма вероятна,

как можно судить по сближенности этих систем. Элементы дифференцированной симпатической системы, повидимому, отсутствуют.

Н a n s t r ö m (1928) правильно расценивает эктоневральную систему, хорошо развитую лишь у сидячих Echinodermata, как отличающую своей век. Напротив, эктоневральная система обнаруживает среди иглокожих постепенную прогрессивную дифференцировку, в особенности, если мы будем считать, что у морских лилий еще нет окологортового нервного кольца.

В нервной системе Echinodermata прежде всего следует отметить ее примитивность, которая выражается в нескольких признаках. Таковы: поверхностное, чисто эпителиальное положение эктоневальной нервной системы у многих иглокожих, отсутствие ганглионизации, разнохарактерность способа происхождения нервной системы. В самом деле, способность формировать известные части нервной системы за счет мезодермы (энто- и гипо-невральная система) среди всех трехслойных животных свойственна лишь Echinodermata. Можно думать, что такое расширение способности среднего зародышевого листка есть показатель более низкой организации. Эта способность несколько напоминает нам Coelenterata, у которых в образовании нервной системы принимает участие не только эктодерма, но и энтодерма.

Весьма многозначительной особенностью нервной системы иглокожих является погружение под кожу эктоневальной системы у Ophiuridea, Echinoidea и Holothuriodea, о чем подробнее будет сказано далее при рассмотрении Chordata.

ТИП ХОРДОВЫХ (CHORDATA)

По сравнению с прочими типами животного царства, нервная система Chordata выделяется прежде всего тем, что вся центральная нервная система их целиком занимает спинное положение. Брюшной отдел нервной системы, имеющийся у некоторых наиболее низко организованных хордовых (Enteropneusta), у всех прочих отсутствует. Другая, характеризующая нервную систему хордовых, общая черта касается ее эмбрионального развития. А именно: у всех хордовых по крайней мере главная часть нервной системы образуется посредством инвагинации спинного участка эктодермы, образующего под кожей нервную трубку. Вследствие этого нервный ствол, по крайней мере на ранних стадиях образования, а обыкновенно и во вполне сформированном виде является полым, содержа в себе мозговой канал. В туловищном отделе тела канал узок, в головном же более или менее расширяется. Эти расширения приводят у высших представителей хордовых, а именно у позвоночных, к образованию мозговых желудочков.

У всех других типов животных инвагинационный способ образования нервной системы относится к чрезвычайно редким исключениям (Vruozoa); столь же редким является у них и ограничение центральной нервной системы лишь одной спинной, надкишечной стороной

тела (Bryozoa, Rotatoria). Известное сходство с беспозвоночными наблюдается у низших хордовых (Tunicata) в относительном расположении в ганглиях нервных клеток и волокон, а именно: у Tunicata, в противоположность тому, что мы имеем у позвоночных, ганглиозные клетки занимают поверхностную часть мозгового ганглия, тогда как середина его представляет собой густое сплетение нервных волокон.

Больше всего сходства с беспозвоночными обнаруживает нервная система нижней группы Chordata, т. е. Enteropneusta (рис. 71).

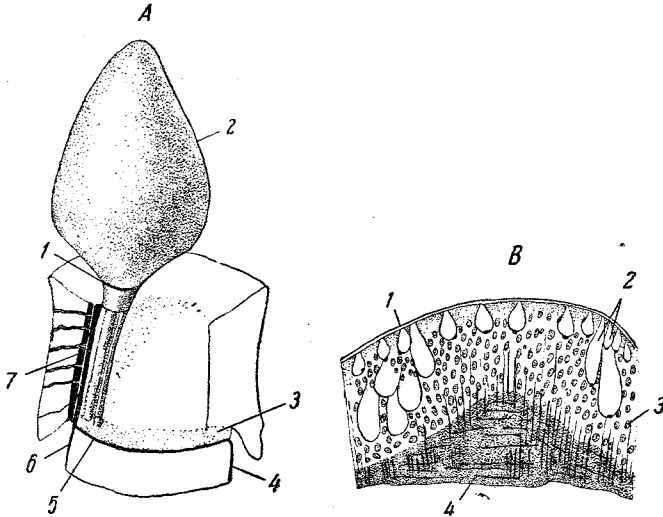


Рис. 71. А — схема нервной системы Enteropneusta.

1 — нервное кольцо ножки хоботка; 2 — хоботок; 3 — септа между воротничком и туловищем; 4 — брюшной нерв; 5 — воротничковое нервное кольцо; 6 — спинной нерв; 7 — нервная трубка воротничка.

В — поперечный разрез спинной стенки тела Enteropneusta.

1 — кутикула; 2 — ножные железы; 3 — эпителий; 4 — спинной нервный ствол (по Делажу).

Тело Enteropneusta состоит, как известно, из трех отделов: хоботка, воротничка и туловища, но центральная нервная система ограничивается лишь двумя последними. Воротничковый участок ее тянется во всю длину воротничка и занимает медианное спинное положение. Он закладывается в виде спинного желобка, который погружается под кожу и превращается в нервную трубку, сообщаемую на переднем и заднем конце воротничка с наружной средой. Впоследствии как мозговой канал, так и его сообщения с внешним миром на большей части своего протяжения облитерируются. Таким образом, нервная система воротничка и по строению и по способу образования вполне походит на нервную систему прочих Chordata. Нервная система туловища состоит у Enteropneusta из двух нежных продольных тяжей, спинного и брюшного, залегающих в самом наружном эпите-

лии, т. е. имеющих весьма примитивное устройство. На границе воротничка и туловища оба ствола соединены кольцевой комиссурой, тоже лежащей в наружном эпителии. Брюшной нервный тяж *Enteropneusta* невольно напоминает брюшной нервный ствол, широко распространенный у *Vermes* и *Arthropoda*. Кольцевая комиссура этих животных может найти гомолога в окологлоточных комиссурах *Evertebrata*, а воротничковый отдел системы в надглоточном ганглии последних.

Кроме описанных более или менее резко дифференцированных стволов, *Enteropneusta* имеют сплошное субэпителиальное сплетение. Сплетение хоботка носит билатеральный характер и сообщается со спинномозговой трубкой воротничка. Нервная система *Enteropneusta*, очень примитивного устройства, обнаруживает несомненно черты, свойственные *Chordata*, а также в некоторых отношениях напоминает нервную систему червей.

Нервная система *Pterobranchia*, ближайших родичей *Enteropneusta*, обнаруживает упрощения, вызванные, вероятно, их сидячим образом жизни. Вся их центральная нервная система сводится к воротничковому надглоточному ганглию, от которого отходит до известной степени радиально группа периферических нервов: передний и задний спинные нервы, задний брюшной нерв и два боковых нерва. Кроме того, от ганглия идут две пары нервов к обеим ветвям несущего щупальца лоффора. Влияние сидячего образа жизни сказывается в некоторой редукции продольных стволов и в лучистом расположении периферических нервов.

У другой группы низших хордовых, *Tunicata*, брюшной отдел нервной системы вовсе отсутствует, вследствие чего нервная система приобретает уже вполне типичный для *Chordata* характер. Большинство *Tunicata* либо переходит во взрослом состоянии к сидячему образу жизни (*Ascidiae*, кроме *Pyrosoma*), либо происходит от сидячих предков (*Desmomyaria*, *Cyclomyaria*, *Pyrosoma*). Поэтому нервная система встречается в наиболее развитом своем виде лишь у свободно подвижной группы аппендикулярий (*Appendiculariae*, или *Copelatae*), или же у свободноплавающих личиночных стадий сидячих оболочников (например *Ascidiae*). Как взрослые аппендикулярии, так и личинки асцидий состоят из более или менее овального туловища и длинного, сплюснутого с боков хвоста. В эмбриональном состоянии нервная система закладывается в виде продольного спинного желобка, тянущегося через весь зародыш. Позднее желобок погружается под кожу, превращается в нервную трубку и дифференцируется более или менее ясно на два участка. Передний участок, более толстый, лежит над началом пищеварительного канала и может быть назван мозговым ганглием. Он полый, и на переднем конце полость мозга приходит в личиночном состоянии в непосредственное сообщение с передней кишкой при помощи особого отверстия, мерцательного канала (личинки *Ascidiae*). Последний образуется на месте бывшего здесь первоначально отверстия, невропора, сообщавшего мозговую трубку с внешней средой, но замыкающегося еще в зар-

дышевом состоянии. В самой тесной связи с мозговым ганглием стоят органы чувств: мерцательная ямка,статоцист и глаз (у личинок асцидий), или только два первых органа (Appendiculariae). Эти органы чувств образуются за счет вещества самого мозга, а полостьстатоциста за счет отшнуровывания части мозговой полости.

Мозговой ганглий посылает от себя у Appendiculariae следующие нервы. От переднего конца мозга берет начало мощный нерв, который сразу раздваивается, огибает пищевод и заканчивается в медио-вентральном чувствительном сосочке, образуя род окологлоточного кольца. По некоторым данным (Fol) этот нерв дает веточки и к глотке.

Кроме того, от переднего конца мозга отходят два нерва к органам чувств верхней губы.

Задний конец мозгового ганглия (рис. 72) переходит в спинной нервный тяж, значительно более тонкий, чем мозг. У личинок асцидий он идет симметрично над кишечником, у Appendiculariae же смещается на правую сторону пищевода. Этот тяж продолжается в хвостовой отдел тела, где он обнаруживает у Appendiculariae несколько (иногда несколько десятков) мелких ганглиозных вздутий. Первое из них, лежащее при основании хвоста, крупнее прочих. Вследствие того, что у Appendiculariae хвостовой отдел, как известно, меняет свое первоначальное, свойственное зародышевому состоянию положение и поворачивается на 90° , так что его спинной край становится левым, нервный тяж тоже принимает кажущееся левое положение. У Appendiculariae спинной нервный тяж остается хорошо развитым в течение всей жизни.

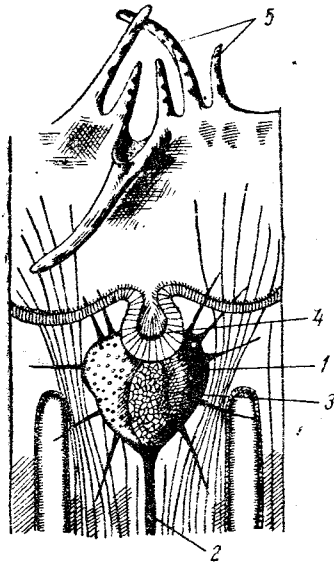


Рис. 72. Нервная система асцидии (*Leptoclinum gelatinosum*).

1 — нервный узел; 2 — спинной нерв; 3 — просвечивающая под ганглием гипоневральная железа; 4 — мерцательная ямка; 5 — окологлоточные щупальца (из Бронна).

У асцидий после оседания личинки на субстрат и ее превращения этот отдел нервной системы редуцируется точно так же, как и весь хвостовой отдел тела. Поэтому взрослые Ascidae сохраняют только мозговой ганглий, да и то в сильно измененном и упрощенном виде. Органы чувств, а именно глаз и отоцист, исчезают, а из спинной или, реже, брюшной стенки мозгового пузыря утолщением последней образуется окончательный ганглий взрослого животного. Он имеет уже не полый, а плотный характер. Сильному изменению подвергается и мерцательный канал. Ближайшая к мозгу, проксимальная часть его принимает железистое строение и превращается в так называемую *субневральную железу*. Последняя, судя по всему, гомологична *hypophysis cerebri* позвоночных. Дистальная

часть мерцательного канала отщипывается от мозга и образует так называемую мерцательную ямку, открывающуюся со спинной стороны в передний конец кишечника.

Назад от головного мозга отходит спинной нервный тяж, усеянный многочисленными ганглиозными клетками и дающий от себя нервы к пищеварительному каналу. Свободно плавающие *Pyrosoma* и *Thaliacea* (*Desmomyaria* и *Cyclomyaria*) обладают таким же приблизительно мозговым ганглием, как и асцидии, отличаясь от последних отсутствием заднего нервного тяжа (рис. 73). Это обстоятельство,

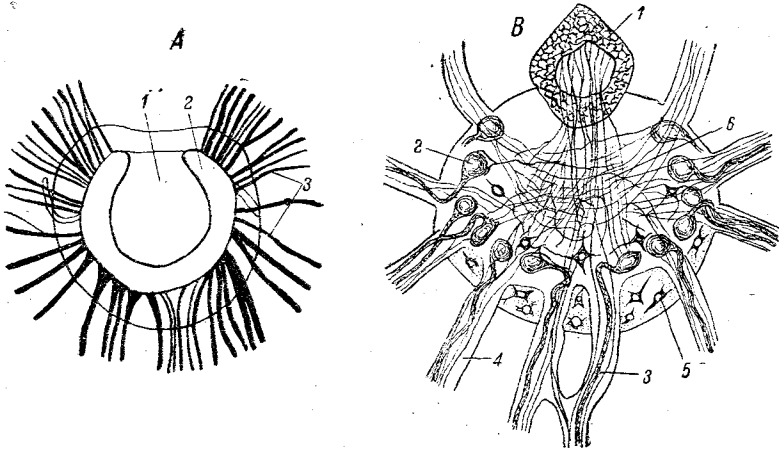


Рис. 73. А — *Salpa fusiformis solitaria*, мозг с отходящими периферическими нервами.

1 — мозг; 2 — подовоидный глаз; 3 — нервы.

В — схема строения мозга салпы.

1 — глаз; 2 — двигательная ганглиозная клетка; 3 — двигательное волокно в периферическом нерве; 4 — центрипетальные волокна в периферическом нерве; 5 — мелкие ганглиозные клетки; 6 — центральное сплетение волокон. (А — по Доберу, В — по Феделе).

вероятно, может быть поставлено в связь с отсутствием у данных групп стадии свободно плавающей хвостатой личинки (лишь у *Cyclomyaria* имеется весьма скоропреходящая хвостатая стадия со слабо обособленным хвостом). Со спинной стенкой ганглия салпы (*Desmomyaria*) тесно связаны 1—3 глазка. Единственный статоцист боконогощников (*Cyclomyaria*) совершенно отделен от ганглия и лежит на левом боку тела, соединяясь с мозгом лишь при помощи длинного нерва.

Периферическая нервная система повсюду обнаруживает присутствие двух пар особенно сильно развитых нервов: передняя пара и задняя пара. Однако, наряду с ними, от мозга, особенно у салпы (*Desmomyaria*) и боконогощников (*Cyclomyaria*), расходятся и многие другие нервы как парные, так и непарные. Вследствие этого распределение периферических нервов принимает более или менее лучистый характер.

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ О НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ ИГЛОКОЖИХ И ХОРДОВЫХ

Несмотря на совершенно иное расположение главных частей центральной нервной системы у Chordata и у Echinodermata, нервная система обоих этих типов обнаруживает некоторые интересные пункты сходства.

Во-первых, у низших представителей обоих типов нервная система сохраняет чисто эпителиальное положение — признак весьма примитивного строения. Таковы Enteropneusta из хордовых и Crinoidea, а также Asteroidea из иглокожих. У более сложно организованных групп в обоих типах происходит погружение нервной системы под кожу, сопровождаемое образованием эпителиальных впячиваний, или желобков, превращающихся затем в замкнутые трубки. Припомним Echinoidea, Ophiuroidea и Holothurioidea из иглокожих, Tunicata и позвоночных из Chordata. У хордовых обыкновенно вся выстилка таких трубок уходит на образование нервной системы, а полость трубки дает мозговой канал. У Echinodermata только одна стенка трубки (а именно сторона, обращенная от поверхности тела) превращается в нервный ствол, прочая же выстилка трубки не испытывает преобразования в нервную ткань, а самый просвет трубки дает так называемый эпинеуральный канал. Однако из способа образования тех и других у обеих групп ясно видно, что мозговая трубка хордовых и эпинеуральный канал с прилежащим к нему нервным тяжем представляют собой органы равнозначные. Это тем более вероятно, что, как мы видели, у Ascidiaceae главная масса мозгового ганглия взрослого животного образуется лишь за счет одной (чаще спинной) из стенок мозгового канала.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Подобно центральной нервной системе, органы чувств всегда, по крайней мере в чувствительной своей части, происходят за счет эктодермы и сохраняют даже более тесную связь с нею, чем ганглии центральной нервной системы.

Первоисточником всех органов чувств следует считать рассеянные в коже одиночные чувствительные клетки, которые в свою очередь ведут начало от обыкновенных клеток наружного эпителия. Путем концентрации, группировки и дальнейшего дифференцирования подобных чувствительных элементов возникают постепенно все более сложно устроенные органы чувств.

Чувствительные клетки бывают следующих трех типов: 1) в первом случае (*первичные чувствительные клетки*) клетка лежит в самом эпителии, продолжаясь в идущее к центральной нервной системе нервное волокно, с которым она образует одно целое, один нейрон; 2) во втором случае клетка погружается в глубь тела, сохраняя связь с поверхностью последнего при помощи разветвленного или неразветвленного периферического отростка; последний можно считать как бы вытянувшейся в волокно частью клетки, это так называемые *свободные нервные окончания*; 3) или, наконец, подобные нервные окончания могут вторично прийти в связь с эпителиальными клетками, лишенными собственного нервного отростка, — *вторичные чувствительные клетки*.

Органы каждого чувства сплюсн и рядом могут быть возбуждаемы разнородными стимулами, но ответ, возникающий на эти стимулы, в виде того или иного ощущения, всегда носит вполне определенный и специфичный характер, т. е. глаз всякое раздражение, будь оно слуховое, механическое или иное, претворяет в зрительное ощущение, ухо — в слуховое и т. д. Поэтому устанавливается вполне естественное деление органов чувств по их функции на: органы осязания, обоняния и химического чувства, вкуса, слуха и чувства равновесия, зрения.

На низших ступенях своего развития или у низкоорганизованных животных (*Coelenterata*, низшие черви) органы различных чувств могут быть морфологически слабо дифференцированы, да и самые функции таких органов не вполне резко обособлены. Поэтому и при классификации таких органов иногда наблюдается известная

искусственность. У низших беспозвоночных нередко трудно бывает морфологически отделить осязательные чувствительные клетки от обонятельных или вкусовых и т. п.

Несомненно, что и в выработке функции органов чувств имела место та же постепенная эволюция, как и в дифференцировке их морфологического строения. А именно сначала имелись не резко дифференцированные чувствительные клетки, и теоретически признается, что первичные органы чувств могли быть *плюримодальными*. Они обладали общей, присущей всей живой плазме чувствительностью, но в повышенной степени. При этом чувствительность их не была специфично настроена, так что на разные раздражители они отзывались по разному, в соответствии с характером раздражителя. Таких клеток в настоящее время, повидимому, нет. Далее шла специализация чувствительных клеток или их скоплений в определенном направлении, причем они настраивались, если можно так выразиться, на один какой-нибудь определенный тип раздражителя, становясь *униmodalными*. Для каждого униmodalного органа чувств имеется обычно только один адекватный тип раздражителя. Параллельно с физиологической шла и морфологическая дифференцировка органов в разных направлениях.

Все разнообразие органов чувств можно сгруппировать прежде всего по характеру их адекватных раздражителей, а затем по степени сложности их морфологической дифференцировки.

Так, известная часть органов чувств отвечает на химические раздражители. В одних случаях при этом говорят просто об органах *химического чувства*, в других, при более явственной специализации — об *органах обоняния*. Наконец, если органы химического чувства принимают на себя специально задачу химического определения характера принимаемой организмом пищи, о них говорят как об органах вкуса. Все эти органы образуют одну группу, а по сложности строения стоят сравнительно невысоко.

Следующая группа органов отвечает на механические раздражители. Это прежде всего *органы осязания*, которые можно считать самыми примитивными членами данной группы. Другая категория органов этой группы служит для ориентировки животного в пространстве — *органы чувства равновесия*, или *статического чувства*. Наконец, на базе органов статического чувства у высших представителей животного царства развиваются органы, отвечающие на колебания звуковых волн, т. е. *органы слуха*.

Третья категория органов реагирует на световые раздражения — *органы зрения*. Под этим общим названием понимаются органы весьма различно физиологически дифференцированные. Низшей ступенью органов данной группы являются светочувствительные аппараты, ограничивающиеся различением света от тьмы, или быть может различающие также предметы, движущиеся в поле зрения. Это так называемые фотоскопические органы зрения. Гораздо большего совершенства достигают эйдоскопические глаза, воспринимающие на своей сетчатке изображения окружающих предметов — это глаза

в полном смысле слова. Такие глаза вместе с органами слуха называются иногда органами высших чувств.

Имеются еще две категории, повидимому, очень простых чувствительных аппаратов, это *органы термического чувства*, отвечающие на изменения температуры, и *органы болевого чувства*. Их морфологический субстрат, т. е. строение и даже расположение у беспозвоночных так недостаточно изучены, что в дальнейшем нам о них говорить не придется.

Наиболее основными и широко распространенными органами чувств являются таковые чувства осязания. Это, вероятно, те более индифферентного характера чувствительные аппараты, из которых развились все прочие органы чувств. По степени сложности строения органы чувств беспозвоночных можно разделить на две категории, к высшей из которых безусловно принадлежат органы зрения и органы слуха и чувства равновесия. В известных случаях весьма наглядно наблюдается превращение органов чувств низшего порядка в таковые высшего. Я позволяю себе говорить в таких случаях о том, что тот или иной орган повышается в ранге. Так, например, у пиявок некоторые из бокаловидных органов превращаются в глаза; у *Amphineura*, а именно у некоторых хитонов, часть эстетов, имеющих осязательное значение, тоже дифференцируется в органы зрения.

С филогенетической точки зрения органы чувств характеризуются большой лабильностью, непостоянством. Органы эти легко исчезают, редуцируются и легко возникают вновь в несколько ином виде. У одной и той же группы животных одинаковые по функции органы (например глаза) могут быть построены по нескольким разным типам и возникают неоднократно. С другой стороны, у далеко стоящих друг от друга животных могут быть органы, крайне сходно построенные. Поэтому в изучении органов чувств наибольшее значение получает явление аналогии, тогда как гомологизирование органов чувств представляет лишь более второстепенный интерес. Соответственно с этим нами расположен и материал, относящийся к данному отделу нашего руководства.

ОРГАНЫ ОСЯЗАНИЯ

Это одно из наиболее примитивных и основных чувств в самых простых случаях разлито, так сказать, по всей поверхности тела животного, свойственно всем его эпителиальным клеткам. В самом деле, весьма вероятно, что все поверхностные клетки свободно плавающих личиночных стадий, бластулы и гастрюлы, являются чувствительными, а именно воспринимают ощущения прежде всего осязательного характера. Та же повсеместная осязательная чувствительность присутствует, вероятно, в слабой степени и у губок (*Spongia*), где не только никаких специальных осязательных органов, но и отдельных осязательных клеток не обнаружено.

Начиная с кишечнополостных (*Coelenterata*), в кожном эпителии *Metazoa* дифференцируются обычно специальные осязательные клетки.

Последние могут быть разбросаны во всем эпителии, но, кроме того, они собираются в особенно большом числе в определенных местах тела, которые вследствие этого становятся специфическими *органами осязания*.

Говоря об органах осязания, надо все время иметь в виду, что сплошь и рядом эти приспособления несут двойную функцию, а именно — помимо осязательной и обонятельную. Данные два чувства крайне тесно слиты в смысле своего морфологического субстрата. Очень часто бывает совершенно невозможно выделить обонятельный отдел известного органа чувств от его осязательного отдела. В других случаях некоторым приспособлениям беспозвоночных придается чисто обонятельная функция; тогда они найдут себе место в специальной главе.

Классификация органов чувства осязания может быть намечена в следующих общих чертах.

ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ ОСЯЗАТЕЛЬНЫЕ АППАРАТЫ

Диффузное, или разлитое, расположение осязательных клеток

Этот наиболее простой тип осязательных приспособлений заключается в более или менее равномерно разбросанных по телу отдельных осязательных клетках. Лишь в редких случаях такие разбросанные клетки являются единственным осязательным приспособлением животного. Обычно они служат дополнением более мощных и локализованных органов осязания.

Среди свободно живущих форм к данной категории относятся прежде всего многие ресничные черви (*Turbellaria*). Среди обыкновенных мерцательных эпителиальных клеток в коже этих червей разбросаны узкие цилиндрические осязательные клеточки с одним или несколькими неподвижными волосками на свободном конце.

Однако в большинстве случаев чувствительные клетки преобладают на переднем конце тела *Turbellaria* (рис. 74, С).

Иногда даже у низших представителей беспозвоночных осязательные, разбросанные в теле клетки обладают большим разнообразием строения. Gelei (1930) описывает два разных типа клеток у турбеллярии *Mesostoma lingua*, кроме того особую категорию глубоко погруженных в паренхиму эктодермальных клеток, которые он считает рецепторами химических раздражений.

Такие же клетки известны из эпителия *Nemertini*. У некоторых низших *Mollusca*, а именно у части *Aplousophora*, тоже единственными осязательными приспособлениями являются одиночные эпителиальные клетки с чувствительной щетинкой на свободном конце. Наконец, вероятно, таков же характер осязательного аппарата у *Enteropneusta*, где, однако, точные данные по этому поводу отсутствуют.

Несколько измененной осязательной системой подобного типа обладают паразитические *Trematodes* и *Cestodes*. Гиподермальные

клетки этих животных, как известно, погружены глубоко под кутикулу. Отдельные из этих клеток, осязательные, посылают к поверхности тела тонкое нервное волокно, которое проникает в кутикулу и заканчивается в ней довольно плотной knobочкой. Таким образом осязательный аппарат этих животных приближается к типу свободных нервных окончаний.

У Trematodes, Cestodes и Nemertini намечается уже известная локализация осязательных клеток, которые в особенно большом числе встречаются на присосках, а у Nemertini — на переднем и заднем полюсах тела.

У многих групп животных разбросанные клетки являются дополнением более локализованных органов осязания.

В таком состоянии разбросанные осязательные клетки описаны у очень многих групп животных. При этом мы можем разделить их на две категории:

1) Обыкновенные эпителиальные осязательные клетки. Это вытянутые в длину, цилиндрические или веретеновидные клетки, несущие на конце чувствительный неподвижный волосок, щетинку или пучок таковых. В некоторых случаях, например у Coelenterata, и некоторые снабженные подвижным волоском, или жгутиком, клетки принимаются так же за осязательные.

Обыкновенные осязательные клетки рассеяны в большом количестве на теле всех Coelenterata. Например у гидры они имеются как на самом теле, так и на подошве, а также и на ротовом конусе. То же самое имеется и у актиний, причем как у *Hydra*, так и у актиний распространение осязательных клеток не ограничивается одной эктодермой, но простирается и на энтодермальную выстилку гастральной полости. Этот факт стоит особняком в животном царстве.

Такие же клетки описаны и у тех Turbellaria, которые обладают, помимо них, более локализованными органами осязания.

Почти у всех Mollusca в эпителии обнаженных частей тела разбросаны тонкие осязательные клеточки, перемешанные с обыкновенными мерцательными эпителиальными клетками.

Asteroidea из иглокожих обнаруживают, наряду с рассеянными осязательными клетками, еще особые терминальные щупальца, а Crinoidea, кроме них, обладают многочисленными сенсиллами. Наконец, у Tunicata имеется довольно много рассеянных в эпителии чувствительных клеток:

2) Осязательные клетки с хитинизированным концевым аппаратом составляют характерную особенность типа Arthropoda. Их можно рассматривать как результат видоизменения обыкновенных осязательных клеток, вызванный сильным ороговением покровов Arthropoda и редукцией у них ресничек в наружном эпителии. Осязательные аппараты Arthropoda имеют вид полых хитиновых волосков, которые обычно подвижно сочленены с телом. Волосок заполнен несколькими гиподермаль-

ными клетками, а у основания его помещается нервная биполярная клетка. Наружный конец ее продолжается в чувствительное волокно, проникающее почти до вершины волоска. Глубокий конец нервной клетки при помощи центростремительного волокна вступает в связь с центральной нервной системой. Следует заметить, что очень часто в основании волоска группируется целая кучка чувствительных клеток. Такие волоски относятся к одной из следующих категорий чувствительных аппаратов.

Помимо нахождения на различных более локализованных органах осязания, как-то: щупальцах, щупиках и т. д., чувствительные волоски могут быть разбросаны по всему телу *Arthropoda*, встречаясь у насекомых в значительном числе и на крыльях (рис. 152, В). Многие из осязательных волосков несут, повидимому, кроме того и обонятельную функцию.

Одиночные, но строго локализованные осязательные клетки

У очень многих *Rotatoria* имеется 3—4 миниатюрных щупика, образованных каждый обычно одной осязательной клеткой. Один или два из этих щупиков занимают спинное положение, а два остальных составляют пару боковых щупиков. Основным числом этих щупиков являются, повидимому, две пары, но у большинства форм на спине оба щупика сливаются в один (однако с парным нервом), у некоторых же (*Conochilus*) спинные щупики даже вовсе отсутствуют. Осязательная клетка щупика несет на свободном конце пучок чувствительных волосков (рис. 74, В).

Одноклеточные чувствительные волоски *Arthropoda* тоже нередко имеют строго определенное положение. Таковы вильчатые чувствительные волоски личинок *Pantopoda*. У личинок *Nymphon strömii* я всегда наблюдал одну пару волосков на заднем конце тела, одну пару на основании хелицера, по одной паре при основании 2-й и 3-й пар конечностей и т. д.

Правильное расположение отдельных осязательных клеток наблюдается и у некоторых насекомых, например на крыльях, где чувствительные клетки образуют на поверхности крыла, так сказать, определенный узор.

Между прочим, отдельные чувствительные волоски рассеяны у *Arthropoda* и на тонких сочленовных перепонках между сегментами тела или члениками лапок. Эти волоски служат, повидимому, не столько собственно для осязания, т. е. для восприятия раздражений из внешней среды, сколько для определения положения одних участков тела животного по отношению к другим: согнута ли нога или выпрямлена и т. п.

К данной категории могут быть отнесены и так называемые чувствительные сосочки *Acanthocephala* и *Nematodes*, а также чувствительные щетинки этих последних. У *Acanthocephala* (по крайней мере у самок) имеется большей частью всего одна пара таких сосочков, расположенных на спинной стороне, на шейном отделе хо-

ботка. Они представляют собой овально-округлое образование, состоящее из приподнятой слегка в виде купола кутикулы и лежащей под куполом полости. Полость, по наблюдениям K a i s e r (1892), занята клубком чувствительных нервных волокон. По неопубликованным данным В. Д о г е л я, к каждому сосочку относится единственная чувствительная клетка, обладающая несколькими отростками, причем один из последних может быть прослежен до ганглия центральной нервной системы. У самцов *Acanthocephala* присутствуют еще сосочки на стенках совокупительной сумки.

У *Nematodes* концевыми осязательными аппаратами служат либо небольшие кутикулярные сосочки, либо полые кутикулярные же щетинки. Вследствие этого отношения у круглых червей до-нельзя напоминают нам осязательные клетки с хитинизированным концевым аппаратом, столь широко распространенные у *Arthropoda*.

Особенно правильно расположенные органы подобного рода имеются на переднем конце тела *Nematodes*. Здесь вокруг ротового отверстия находится венчик из разного числа (иногда больше десяти) щетинок или сосочков. Под каждым сосочком в глубоких, внутренних слоях кутикулы имеется воронкообразная выемка, а в ней помещается концевой отдел чувствительного аппарата. Последний большей частью состоит из единственной чувствительной клетки, посылающей в основание щетинки или внутрь сосочка нервное волокно. В некоторых из сосочков последнее, повидимому, даже прободает кутикулу и заканчивается свободно на поверхности тела. Сами чувствительные клетки погружены далеко в глубь тела.

Чувствительные сосочки *Nematodes* можно, повидимому, рассматривать как дериват чувствительных щетинок. По крайней мере нередко окологротовые щетинки становятся крайне малы и сидят на сосочкообразных возвышениях кутикулы. Дальнейшая редукция щетинок легко может привести к образованию типичных чувствительных сосочков.

В некоторых случаях сосочки получают более сильное развитие и содержат в себе концевые волокна нескольких чувствительных клеток. Так, у *Ascaris megaloccephala* каждая из трех окологротовых губ несет по две пары сосочков. Обе пары сосочков спинной губы и одна пара сосочков каждой из вентро-латеральных губ одноклеточны. Из двух остальных сосочков каждой вентро-латеральной губы один принимает в себя волокна от двух, а другой от двенадцати чувствительных клеток. Судя по аналогии с *Rotatoria*, вероятно, что такие сложные сосочки получились слиянием из нескольких одноклеточных.

Кроме головных сосочков, самцы *Nematodes* обладают многочисленными и притом правильно расположенными сосочками и щетинками (иногда два боковых ряда) на заднем конце тела. Сильное развитие здесь чувствительных аппаратов так же, как и у самцов *Acanthocephala*, находится в связи с половой функцией животного.

МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ОСЯЗАТЕЛЬНЫЕ АППАРАТЫ

В результате сближения отдельных эпителиальных чувствительных клеток на поверхности тела самых различных беспозвоночных получаются более или менее резко отграниченные от соседнего эпителия группы нервных элементов, которым давались разные наименования. Смотря по форме и рельефу, их называли осязательными бугорками, сосочками, чувствительными пятнами и, наконец, *сенсиллами*. Последнее название, как наиболее индифферентное, в настоящее время все более завоевывает права гражданства. Очень часто сенсиллы устроены вполне по тому же образцу, как и одноклеточные чувствительные аппараты, отличаясь от последних только количеством нервных клеток. В других случаях сенсиллы обнаруживают устройство значительно более сложное, чем одноклеточные аппараты, дифференцируясь на отделы разного значения, и т. п. Сенсиллы представляют собой, по сравнению с раньше описанными осязательными аппаратами, образования более высокого порядка. По своему распределению на теле животного сенсиллы распадаются на такие же категории, какие были нами установлены для отдельных осязательных клеток.

Диффузное, или разлитое, расположение сенсилл

Этот наиболее простой тип расположения сенсилл встречается в двух разных вариациях, наблюдающихся в наиболее типичном виде у червей.

1. Разбросанные сенсиллы как единственное осязательное приспособление. К данной категории относится вся группа *Oligochaeta* с дождевым червем (*Lumbricus*) во главе. Какие-нибудь более резко дифференцированные органы осязания здесь отсутствуют, и по всей поверхности тела рассеяны чрезвычайно многочисленные сенсиллы (у *Lumbricus* до тысячи на один сегмент), особенно густо сидящие на головном и на заднем конце тела. Каждая сенсилла состоит из группы тесно сближенных веретеновидных чувствительных клеток, обычно с волоском на своем свободном конце (рис. 74, А).

У крупного дождевого червя в 19 см длиной насчитывается до 150 000 сенсилл на всей поверхности тела, причем на первом сегменте находятся 1900, на 56-м — 700 сенсилл. Такие же сенсиллы есть и у *Polychaeta*. Так, Langdon (1900) у *Nereis* нашел на протомииуме 3600 сенсилл.

Такой же характер носят осязательные органы Chaetognatha. По всей поверхности тела и плавников разбросаны округлые сенсиллы, состоящие из группы чувствительных клеток, окруженной опорными клетками. Чувствительные клетки сенсиллы несут длинные осязательные волоски, поднимающиеся в виде султана над поверхностью сенсиллы.

У группы Priapulida осязательными органами являются хитинизированные на поверхности сосочки, в особенно большом количестве имеющиеся на передней части тела, которая при раздражении животного вворачивается в заднюю.

Среди моллюсков имеется целый класс боконервных (Amphineura), у которых единственными органами осязания служат особого типа сенсиллы, так называемые *эстеты* (рис. 75). Эстеты расположены в большом количестве на спинной стороне Amphineura Placophora, залегая внутри особых полостей наружного слоя раковины, или *tegmen- tum*. Эстеты делятся по размерам на крупные — *мегалэстеты* и мелкие — *микрэстеты*. Мегалэстет имеет приблизительно булавовидную

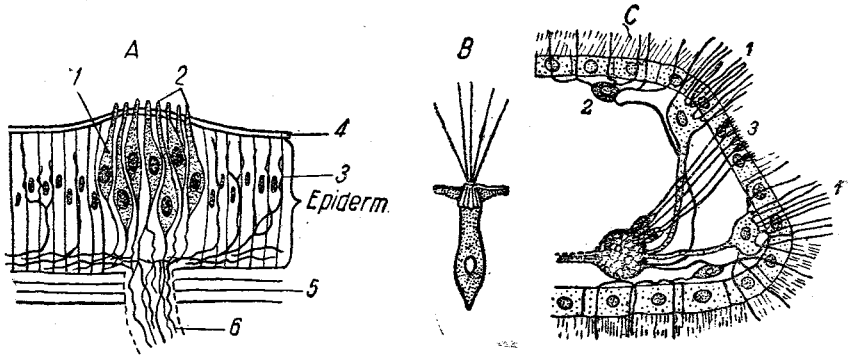


Рис. 74. А — поперечный разрез через кожу дождевого червя (*Lumbricus*) с сенсиллой.

1 — чувствительные клетки; 2 — чувствительные волоски; 3 — свободные нервные окончания в коже; 4 — кутикула; 5 — кольцевые мышцы; 6 — нерв сенсиллы.

В — боковой одноклеточный щупик коловратки.

С — схема поперечного разреза через *Mesostoma lingua* с двумя типами осязательных клеток (1 и 2) и с клетками химического чувства (3) (А — из Бючли, В — по Ремане, С — по Гелле).

форму и состоит из пакета крупных, длинных клеток, продолжающихся вглубь в пучок нервных волокон. Этот пучок соединяется с пучками волокон других эстетов; получающиеся нервные тяжи пронизывают глубокий слой раковинных пластинок (*articulamentum*) и, по видимому, входят в состав плевро-висцеральных стволов нервной системы. Над каждым эстетом находится тесно прикрывающее его утолщение поверхностной роговой пленки раковины (*periostracum*), образующее над эстетом род колпачка. Вокруг мегалэстета имеется обычно венчик как бы ответвляющихся от него микрэстетов, каждый из которых образован единственной чувствительной клеткой с хитиновой шапочкой. Такая тесная связь мегалэстетов с микрэстетами как нельзя лучше показывает отсутствие принципиального различия между одно- и многоклеточными осязательными аппаратами.

Наличие хитиновых колпачков над эстетами заставляет многих авторов (Blumrich, 1891, Lang-Hescheler, 1900)

гомологизировать эстеты клеткам-образовательницам игол, которые так часто присутствуют в покровах Amphineura. Колпачок в таком случае отвечает самой игле.

Чувствительный характер эстетов прекрасно доказывается превращением их у некоторых южных Placophora в глаза (см. дальше).

Среди Tunicata у сальп (Desmomyaria) и боконочников (Cuscomyaria) нет никаких более высоко дифференцированных органов осязания, чем сенсиллы. Таковые имеются у боконочников в вырезках между околотротовыми и околоклоакальными фестонами, а также на верхней стенке клоакальной полости и у основания спинного столона кормилок.

2. Разбросанные сенсиллы как дополнение более высоко дифференцированных органов осязания. Этот способ распределения сенсилл особенно распространен у высших групп беспозвоночных (высшие Vermes, Mollusca, Arthropoda), обладающих хорошо выраженными щупальцами или органами одинакового со щупальцами значения. В таких случаях, помимо сенсилл, богато покрывающих щупальца, имеются большей частью гораздо более редкие сенсиллы и на других местах или придатках тела.

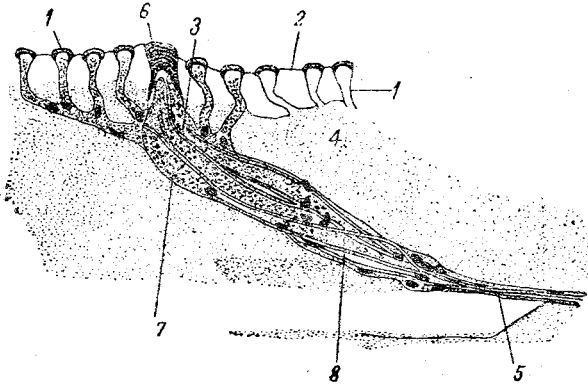


Рис. 75. Разрез через tegmentum раковины *Chiton* в области одного из эстетов.

1 — микростеты; 2 — periostracum; 3 — главный эстет (мегал-эстет); 4 — tegmentum; 5 — пучок нервных волокон; 6 — хитиновый колпачок мегалэстета; 7 — железистая (?) клетка; 8 — нервное волокно (из Ланга).

Нехитинизированные сенсиллы встречаются прежде всего у многих Chaetopoda Polychaeta и у некоторых Gephyrea. У Polychaeta они могут находиться на разных местах тела, у Gephyrea же на передней, вворачиваемой животным при раздражении, трети тела.

У группы Prosobranchia среди моллюсков сенсиллы развиваются то у основания эпиподияльных щупалец, то на голове или по всей поверхности ноги. У некоторых пелагических форм (*Pterotrachea*) по всему телу рассеяны круглые бляшки, похожие на сенсиллы Chaetognatha.

Многочлеточные сенсиллы найдены у всех почти Echinodermata, где они имеют важную осязательную функцию. Так, у Crinoidea на аборальной поверхности тела и лучей находятся многочисленные чувствительные бугорки, иннервируемые от аборальной нервной системы. Амбулакральные ножки Asteroidea, Echinoidea и Holothu-

gioidea несут на своем концевом диске округлую сенсиллу из многочисленных чувствительных клеток. У Echinoidea имеются, кроме того, сенсиллы на их педицелляриях. Особенно хорошо развиты сенсиллы на ядовитых педицелляриях, где каждая из трех ветвей педицеллярии имеет два или даже три осязательных бугорка. Чувствительные клетки этих бугорков нередко снабжены неподвижными осязательными волосками.

Сенсиллы с хитинизированным концевым аппаратом, встречаясь у Arthropoda, представляют всевозможные переходы от типичных волосков, вполне похожих на волоски с одноклеточным нервным аппаратом, к разного рода осязательным штифтикам, палочкам, бугоркам и т. д. Такого рода осязательные сенсиллы расположены как на органах осязания высшего порядка (т. е. щупальцах, щупиках), так и на различных других придатках тела (например: ходных конечностях, измененных брюшных ножках Insecta) или прямо на поверхности туловищных сегментов. Относительно чувствительных волосков, сидящих на щупальцах и околоротовых частях, особенно трудно решить, служат ли они для осязания, обоняния или вкуса.

Помимо других признаков в пользу чувствительного характера таких образований говорит и то обстоятельство, что многие из Arthropoda, живущих в темноте и обладающих редуцированными глазами, гораздо богаче снабжены чувствительными волосками, чем формы с нормальными глазами.

Самый распространенный вид осязательных сенсилл, это — чувствительные волоски. Волоски могут быть весьма различной длины, то в виде узкого конуса, то вытянуты в длинную нить. У своего основания волосок подвижно сочленен с телом, и здесь хитин его стенок обнаруживает кольцевидное утолщение. Волосок представляет собой продукт выделения нескольких гиподермальных клеток. У основания волоска располагается веретеновидная группа нервных клеток, дистальные отростки которых входят в волосок. Простые волоски встречаются у всех групп типа Arthropoda.

В некоторых случаях (Crustacea, некоторые Insecta) строение волосков усложняется тем, что они снабжены побочными веточками. Последние могут располагаться на волоске совершенно неправильно или же сидят на нем в один, два ряда. У раков перистые волоски особенно часто попадают на стенках статоцистов и, следовательно, имеют отношение к чувству равновесия.

Сильное укорачивание волосков ведет к превращению их в чувствительные сосочки. Так, на двух так называемых гребешках абдомена скорпионов, наряду с обыкновенными чувствительными волосками, имеются многочисленные короткие хитиновые выросты, а каждый вырост иннервируется веретеновидной группой нервных клеток.

Осязательное значение признается и за *sensillae basiconicae* (Schenk, 1903), находящимися на антеннах бабочек, ос и др. (рис. 91, А). Это толстостенные, короткие и закругленные на конце хитиновые сосочки, подвижно сочлененные с поверхностью сязка.

Vom Rath (1888) и Nagel (1894) описывают на сяжках и ротовых частях жуков (*Carabus* и др.) не только волоски, но и тупые конусы, которые они считают за осязательные. Наконец, на так называемых «молоточках» (*malleoli*) Solpugidea имеются осязательные аппараты совершенно плоские. Молоточками называется несколько грибовидных маленьких выростов на последней паре ног у *Galeodes* и его родичей. На переднем крае шляпки гриба имеется чувствительная бороздка с группой многоклеточных сенсилл, в виде мелких чувствительных ямок. Чувствительные волокна клеток каждой сенсиллы

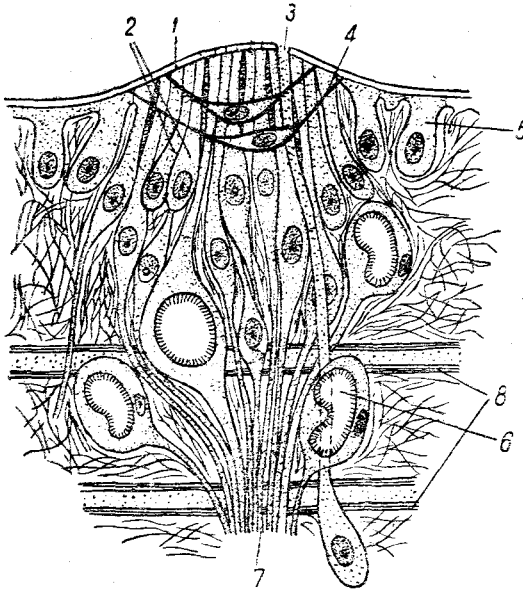


Рис. 76. Сенсилла *Hirudo medicinalis*.

1 — кутикула; 2 — чувствительные клетки; 3 — железистая клетка; 4 — мышечная клетка; 5 — эпителиальная клетка; 6 — зрительная клетка; 7 — нерв сенсиллы; 8 — кольцевые мышцы (из Бючли).

подходят прямо к кутикуле и даже проникают в последнюю. Молоточки обыкновенно считают органами осязания.

Итак, осязательными аппаратами Arthropoda в громадном большинстве служат волоски, выдающиеся над поверхностью тела. Иногда волоски укорачиваются и превращаются в короткие конусы или даже осязательными становятся известные участки общей кутикулы (см. молоточки Solpugidea). Такое укорачивание волосков, редкое для органов осязания, становится преобладающим для органов обоняния и вкуса Arthropoda.

Одиночные, но строго локализованные сенсиллы

Лучшим примером подобного рода сенсилл служат таковые пиявок (*Hirudinea*, рис. 76). Будучи, подобно тому как у *Oligochaeta*, распространены по всему телу, они тем не менее гораздо более строго локализованы, чем сенсиллы малощетинковых червей. Эти сенсиллы, часто называемые бокаловидными органами, имеют весьма различную величину и располагаются на теле правильными поперечными и продольными рядами. Поперечные ряды, или, правильнее, кольца сенсилл распределяются соответственно настоящим сегментам пиявки, число же продольных рядов может варьировать (например у *Hirudo* и других *Arhynchobdellida*, равняясь 14). Наиболее недавнее описание сенсилл дает Н а с h l о в (1910). Сенсилла представляет собой группу клеток, глубоко погруженных своими внутренними концами

в субэпителиальную соединительную ткань (рис. 76). В состав сенсиллы, помимо чисто осязательных клеток с чувствительным волоском на свободном конце, входят и другие элементы. Так, на поверхности сенсиллы могут открываться протоки кожных желез. К клеткам крупных сенсилл подмешиваются так называемые зрительные клетки (см. далее) со светлой крупной вакуолью внутри. Сенсиллы образуют на поверхности тела легкие бугорки, степень выпуклости которых меняется, в зависимости от сокращения особых крупных мускульных клеток, залегающих в основании сенсилл.

Строго локализованные сенсиллы имеются и у других червей, например у *Polychaeta*, в виде так называемых боковых органов, которые лежат метамерно (иногда почти во всех сегментах) по бокам тела. Можно было бы, при желании, найти примеры локализованных сенсилл и у других групп животных.

Интересно, что у некоторых гидроидных медуз (*Cladonemidae*) их двуветвистые щупальца испытывают частичную смену функций. А именно каждое щупальце состоит из наружной и внутренней (т. е. обращенной ко рту животного) ветви, которые вздуты на концах. Наружные ветви имеют обычное значение щупалец. Внутренние же снабжены на конце прикрепительной подушечкой и употребляются животным как своеобразный ползательный аппарат для хождения по дну. У глубоководной медузы *Eleutheria* дело доходит до того, что зонтик уплощается, редуцируется, и животное утрачивает способность плавать, целиком переходя к ползающему образу жизни. Таким образом здесь органы осязания превращаются в органы движения.

Осязательные органы высшего порядка (щупальца и т. д.)

Мы видели, как концентрацией одиночных, разбросанных в эпителии, осязательных клеток получают многоклеточные сенсиллы. Эти сенсиллы в наиболее простых случаях разбросаны опять-таки по всему телу. Однако путем такой же концентрации сенсилл или одиночных осязательных клеток последние могут собираться в определенных местах тела в особенно большом количестве, причем такие места превращаются в органы осязания высшего порядка. Иногда такие скопления сенсилл появляются прямо на поверхности тела. Гораздо чаще для осязательных сенсилл характерно размещение их на различных выростах тела. При этом такие выросты могут в одних случаях возникать специально для обслуживания осязательных функций; в других случаях сенсиллы скопляются уже на предшествовавших выростах тела, имевших сначала какую-нибудь другую функцию. Эта первичная функция может постепенно вытесняться осязательной. Точно так же возможно, однако, и изменение первоначально чисто осязательной функции выступа какой-нибудь иной, причем эта замена бывает или полной или частичной. Иногда направление хода изменения бывает довольно трудно установить.

Лучше всего намечен ряд стадий выработки осязательных выростов у Turbellaria. Наряду с формами, у которых чувствительные клетки рассеяны по всему эпителию, среди Turbellaria имеются такие (Acoela, особенно же наземные Triclada), где по бокам тела проходит так называемый боковой чувствительный кант, особенно обильно усаженный чувствительными клетками. У некоторых наземных Triclada на переднем крае тела в этом канте появляется ряд легких бугорков — чувствительных сосочков. У пресноводной *Dendrocoelum*

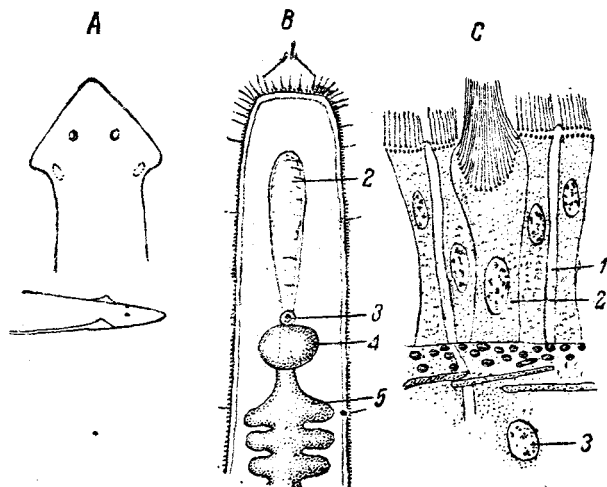


Рис. 77. А — передний конец *Planaria gonosephala* сверху и сбоку (видны глаза, уши и аурикулярные органы чувств); В — передний конец *Coelogonopora biarmata*.

1 — осязательные щетинки; 2 — передний дивертикул кишки; 3 — статоцист; 4 — мозг; 5 — кишка.

С — *Cryptocoeloides lovei*, эпителий тела.

1 — проток погруженной слизистой железы; 2 — чувствительная клетка; 3 — ганглиозная клетка (из Кюкенталя).

lacteum и других на переднем конце тела обособляются уже два коротких, тупых треугольных выроста тела, гораздо более крупных, чем сосочки; это так называемые уши (рис. 77, А). У некоторых Triclada и довольно многих Polyclada на переднем конце обособляются два столь ясных осязательных выроста, что им можно дать название щупалец.

Сравнительно-анатомическая классификация осязательных органов высшего порядка еще очень слабо разработана. Предлагаемое нами деление представляет одну из первых попыток такого рода и потому далеко не совершенно.

Прежде всего следует, по нашему, различать органы осязания, которые являются простыми выростами тела, от таких, в которых занимаемые ими выросты представляют собой видоизмененные органы движения.

ОРГАНЫ ОСЯЗАНИЯ, ПРЕДСТАВЛЯЮЩИЕ СОБОЙ
ПРОСТЫЕ ВЫРОСТЫ ТЕЛА

На различных точках тела, а особенно часто на переднем конце его или на конце, несущем ротовое отверстие, могут образовываться на теле мелкие или крупные выросты, либо плотные, чаще полые, которые принимают на себя осязательную функцию. Чаще всего эти выросты имеют вид простых, неветвистых бугров или отростков. Им можно дать общее наименование щупалец. Гораздо реже щупалец ветвисты или перисты, причем иногда такое разветвление щупалец сопровождается постепенной утратой ими осязательной функции.

В эпителии щупалец имеются либо многочисленные одиночные чувствительные клетки, либо многоклеточные сенсиллы одного из ранее описанных типов.

Для деления щупалец на категории, пожалуй, удобнее всего взять топографический критерий, т. е. характер их расположения на теле. Мы разделяем щупальца на *туловищные*, *околоротовые* и *мозговые*. Околоротовыми являются щупальца, связанные непосредственно с краями рта, но не имеющие непрямой связи с мозгом. Таким образом, у животных, снабженных хорошо выраженным головным отделом, они находятся непременно на голове, у животных не дифференцированных на голову и туловище, они лежат на ротовом конце тела (Coelenterata, Echinodermata). Туловищными щупальцами должны называться такие, которые у животных, не имеющих головы, располагаются на всем теле, кроме краев рта, а у животных, имеющих голову, лежат позади последней. Наконец, мы условимся называть мозговыми щупальцами такие, которые лежат обыкновенно на верхней стороне головы, в более или менее тесной связи с мозгом. Эти щупальца служат большей частью исключительно в качестве органов чувств; околоротовые же выросты могут получать нервы и не непосредственно от головного мозга и служат не только органами осязания, но и для захвата пищи.

Теоретически наиболее примитивным положением щупалец можно считать такое, когда они в значительном числе, без особенного порядка разбросаны по всей поверхности тела. Такая множественная и неупорядоченная закладка щупалец встречается очень редко. Обычно же на теле имеются определенные точки, на или вокруг которых особенно часто возникают щупальца. Этими точками являются чаще всего рот или самый передний конец тела, наиболее часто приходящий в соприкосновение с внешним миром и посторонними предметами при поступательном движении. Вот почему головной отдел особенно постоянно обнаруживает присутствие щупалец.

Мозговые щупальца

Мозговые щупальца встречаются преимущественно у высших групп беспозвоночных, впервые появляясь, однако, уже у плоских червей. Так, у многих Turbellaria Polyclada, а именно у Planoceriidae, имеется непосредственно по бокам от мозга у переднего конца

пара плотных мускулистых выростов в виде острых рожков. Это и есть мозговые щупальца.

Эти два щупальца *Polyclada* представляют особый интерес в связи с возможностью (Л а н г) произведения их от пары длинных и ветвистых щупалец *Stenophora*. У свободно плавающих *Stenophora* щупальца лежат ближе к аборальному концу и морфологически являются туловищными, хотя физиологически и служат не только для осязания, но и для захвата добычи и подведения ее ко рту.

При переходе ктенофоробразных предков *Polyclada* к ползающему образу жизни щупальца получили спинное положение, а потом, по мере перемещения мозга *Polyclada* к переднему концу тела, и щупальца заняли переднее положение.

Характерной чертой мозговых щупалец является, между прочим, и число их. В большинстве случаев их одна пара. Они могут сильно укорачиваться и вытягиваться. Тесная связь их с мозгом и отсутствие каких бы то ни было отношений ко рту прекрасно доказывается такими формами, как *Stylochoplana*. Рот у *Stylochoplana* занимает середину брюшной поверхности тела, тогда как мозг, а с ним и мозговые щупальца передвинуты к переднему концу тела.

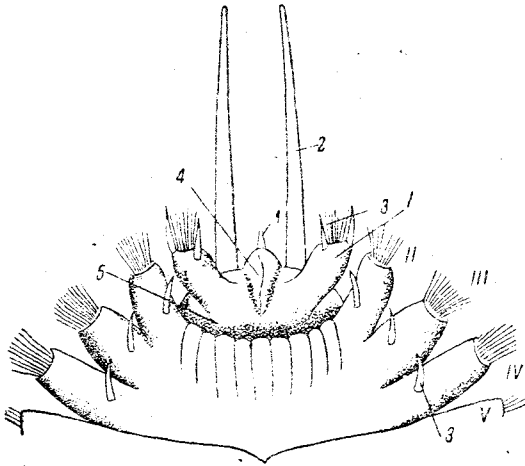


Рис. 78. Головной конец *Aphrodite*.

1 — антенна; 2 — пальпы; 3 — усики паралапдий; 4 — ротовая щель; 5 — ротовой конус. I—V — паралапдии передних туловищных сегментов.

У одной и той же группы животных могут быть мозговые щупальца разного происхождения. Так, в пределах класса *Turbellaria*, вместо вышеуказанных гомологов щупалец *Stenophora*, могут развиваться на переднем конце щупальца, возникающие из складок или отростков переднего края тела.

Пара щупалец имеется и у многих *Polyclada* *Cotylea* (*Thyganozoon* и др.), но здесь они находятся на самом переднем краю тела, полы и содержат в себе нередко выросты кишки. Пара щупалец, имеющих у некоторых *Triclada*, находясь на самом переднем конце тела, отвечает скорее щупальцам *Polyclada* *Cotylea*. Такие щупальца имеются у некоторых видов *Gunda*.

Значительное разнообразие в числе мозговых щупалец обнаруживают кольчатые черви из группы *Polychaeta* (рис. 79). Головной отдел этих червей состоит из предротовой лопасти, или *prostomium*, и послеротового отдела. *Простомииум* несет на себе двойного рода чувствительные выросты: щупальца, или антенны и щупики, или

пальпы. Щупальца, или антенны, помещаются на спинной стороне prostomium. Основное число их и здесь, вероятно, равно двум. Таково оно, по крайней мере, у Archiannelides (*Polygordius*, *Protodrilus*), которых многие авторы считают за наиболее примитивные формы кольцецов. Впрочем, многие авторы принимают за основное число щупалец не два, а пять, а некоторые (H a n s t r ö m, 1926) — три щупальца.

Среди типичных Polychaeta тоже есть ряд форм, обладающих двумя антеннами: *Nereis*, *Sabellaria* и некоторые другие. Однако

часто число это может меняться. Так, иногда число щупалец удваивается, причем получают два более медианных и два латеральных щупальца (*Nephtys*, рис. 79, C, *Phyllodoce*, рис. 79, E, *Glycera*). У других форм медианная пара сливается воедино, и получается животное с тремя щупальцами (*Polynoidea*, *Syllidae*, рис. 79, A, B, и некоторые *Eunicidae*). Если при этом оба латеральных щупальца исчезают, то возникают формы с одной антенной (*Aphrodite*, рис. 78, *Amphinomidae*); если же, вместо этого, число латеральных щупалец удваивается, то мы имеем

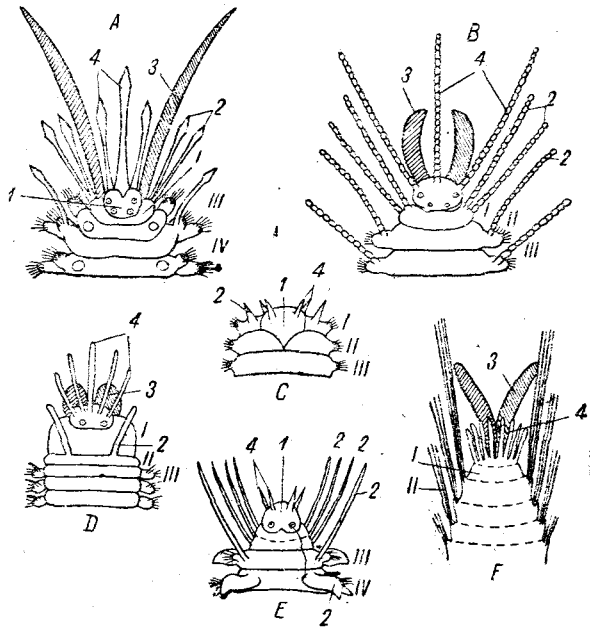


Рис. 79. Головные концы тела различных Polychaeta. A — *Polynoidea*; B — *Syllidae*; C — *Nephtys*; D — *Eunice*; E — *Phyllodoce*; F — *Trophonia*. 1 — простомий; 2 — параподиальные усики; 3 — пальпы; 4 — щупальца; I—IV — передние сегменты (по Б е н г а м у).

перед собой виды с пятью антеннами (*Eunice*, рис. 79, D). Изредка число щупалец еще увеличивается, доходя до 10 (*Chlorhaemidae*) и более (*Terebellidae*). У *Terebellidae* (рис. 80) на простомии сидит множество длинных и сильно извивающихся нитей, которые отвечают мозговым антеннам других Polychaeta. У многих сидячих Polychaeta простомияльные спинные щупальца, или антенны, совершенно атрофируются.

Пальпы более постоянны в числе — их одна пара. Нередко пальпы и по внешнему виду легко отличимы от нитевидных антенн. Они более коротки и массивны и расчленяются на два участка. Более толстый основной участок называется пальпофором, конце-

вой — *пальпостилем*. В других случаях пальпы морфологически трудно отличимы от антенн. Пальпы типично развиты у *Ergantia*. У *Sedentaria* они либо сильно видоизменяются, либо даже вовсе исчезают, вид настоящих пальп они сохраняют среди *Sedentaria*

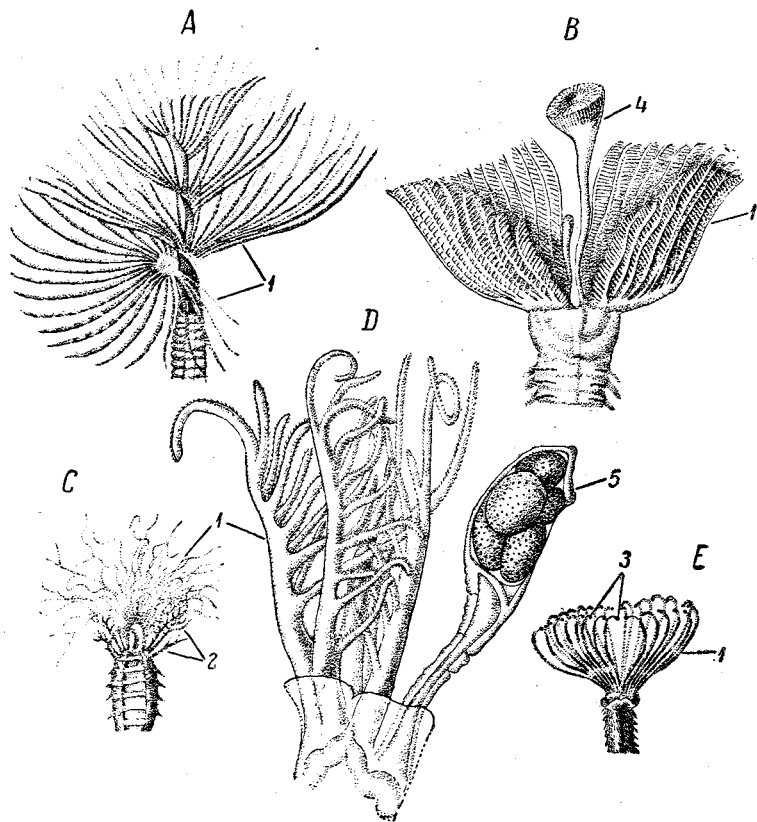


Рис. 80. Головные концы различных *Polychaeta sedentaria*. А — *Spirographis* (Sabellidae); В — *Serpula* (Serpulidae); С — *Lanice* (Terebellidae); D — *Spirorbis* (Serpulidae); E — *Branchioma* (Sabellidae).

1 — разнообразно устроенный венчик щупалец; 2 — жабры; 3 — глазки на щупальцах *Branchioma*; 4 — крышечка; 5 — выводковая камера *Spirorbis* (из К ю к о в т а л я).

у *Spionidae*. У всех *Sabelliformia* пальпы испытывают сильное морфологическое и физиологическое изменение. Они становятся ветвистыми и так разрастаются вокруг простомиума своими основаниями, что почти встречаются друг с другом на спинной и брюшной стороне. Каждый palpus состоит из более или менее значительного числа тонких нитей, берущих начало от общего основания. Нити покрыты мерцательным эпителием. Функции таких пальп *Sabelli-*

forma крайне многообразны. Это органы осязания, захвата добычи, а отчасти и дыхания. Кроме того, у некоторых родов (*Branchioma*, *Dasychone* и др.) они несут на себе глазки, а у *Serpulidae* (рис. 80, B) одна из нитей пальп сильно разрастается и функционирует как крышечка (operculum), замыкающая вход в жилую трубку червя при его втягивании в последнюю. У *Spirorbis* (рис. 80, D) эта крышечка развивает в себе глубокое впячивание, в которое откладываются яйца, и превращается в выводковую камеру. У *Opheliidae*, *Malda-nidae*, *Arenicolidae*, *Terebellidae* пальпы совершенно отсутствуют.

В развитии головных щупальцевых аппаратов кольцецов наблюдается ряд отдельных, очень интересных в сравнительно-анатомическом отношении случаев. Так, у *Praegeria* (из *Errantia*, сем. *Pisionidae*) простомиум сильно редуцирован и лишен свойственных ему придатков. Но зато две пары параподиальных усиков (*cirri*) первого туловищного сегмента направлены вперед, выдаются за пределы простомиума и принимают вид, одна — небольших антенн, другая — мощных пальп, т. е. мы видим, что при редукции антенн и пальп передние параподиальные усики могут играть по отношению к ним викарирующую роль.

Другой любопытный пример дает полихета *Lepidonotus* из сем. *Aphroditidae*. Она снабжена на переднем конце тела 9 щупальцевидными придатками: 3 антенны, 2 пальпы и 2 пары параподиальных усиков. При этом несмотря на различное происхождение (антенны и пальпы из простомиума, усики — от параподий) и характер иннервации (антенны и пальпы от дейтоцеребрума и протоцеребрума, усики — от брюшной цепочки) все эти придатки обнаруживают большое сходство в конфигурации. Они имеют утолщенное основание, тонкий и длинный стебелек, продолжающийся во вздутую луковицу и заканчивающийся терминальной нитью. Таким образом у *Lepidonotus* получается, как нам думается, вторичное уподобление друг другу органов разного происхождения, но одинакового значения. При этом ведущую роль играют в данном случае простомиальные придатки, а параподиальные усики переднего туловищного сегмента им уподобляются.

Многие *Mollusca* обладают типичными мозговыми щупальцами. Мы находим их у класса *Gastropoda*. При этом наиболее примитивный отряд класса *Gastropoda*, а именно переднежаберники (*Prosobranchia*), имеют на верхней стороне головы, часто далеко позади рта, одну пару мозговых щупалец. У основания щупалец располагается пара глаз, образующих иногда небольшие бугорки (*Cassis* и др.). Щупальца в громадном большинстве случаев имеют

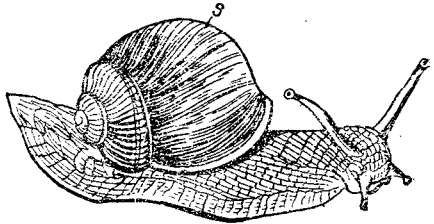


Рис. 81. Садовая улитка (*Helix pomatia*). На голове видны две пары щупалец, задние с глазами на вершине; S — раковина (из Ланга).

вид простых, чрезвычайно растяжимых выростов головы, но изредка (*Rostellaria rectirostris* и др.) раздвоены на конце. У части Opisthobranchia (Thecosomata, *Phyllirhoë*, Elysiidae и др.) и у части Pulmonata (все Basommatophora) тоже имеется всего одна пара головных щупалец. У большинства Opisthobranchia и у Pulmonata Stylommatophora присутствуют две пары щупалец, передняя и задняя (рис. 81 и 82). Из этих двух пар головных щупалец чувство осязания обслуживается преимущественно передней парой, тогда как задняя пара является либо глазами (Pulmonata Stylommatophora) и несет



Рис. 82. А — *Aeolidia pellucida* (Opisthobranchia); В — голова *Euglandina rosea* (Pulmonata).

1 и 2 — две пары головных щупалец; 3 — пара ротовых лопастей. У *Aeolidia* на спине видны многочисленные выросты (cerata), в которые входят выросты печени (из Кюкентала).

на своей вершине глаза, либо обонятельными («ринофоры» Opisthobranchia). Уже у переднежаберников глаза, как мы видели, сидят у основания щупалец, на маленьких бугорках; иногда эти бугорки даже сильнее развиты, чем сами щупальца (Strombidae из Prosobranchia). У Pulmonata Stylommatophora вырастание оснований глаз в более или менее длинные стебельки входит в правило, и получаются глазные щупальца. Не особенно редко мозговые щупальца Gastropoda подвергаются редукции (*Pterotrachea*, *Limapontia*, *Olivella*, некоторые виды *Terebra* и др.).

Вопрос о гомологии мозговых щупалец у разных отрядов Gastropoda разрешается Hansström (1929) в том смысле, что безусловно гомологичны между собой единственная пара щупалец Prosobranchia и задние щупальца

Pulmonata и Opisthobranchia. Все они иннервируются от церебральных ганглиев при посредстве особых тентакулярных, или обонятельных, нервов. Что касается до передней пары щупалец Pulmonata и Opisthobranchia, которые иногда называют ротовыми, то они развились, повидимому, из одного и того же субстрата, но независимо у обоих отрядов. Их нервы, также берущие начало в церебральных узлах, снабжают своими веточками не только щупальца, но и края рта.

Толкование мозговых щупалец Gastropoda переплетается с вопросом об эпиподальных щупальцах (стр. 150) Prosobranchia. Многие авторы считают головные щупальца самыми передними из щупалец, окаймлявших в виде двух рядов у наиболее примитивных

Prosobranchia все основание ноги. Мысль эта весьма интересна, но ей противоречит иннервация головных щупалец от церебральных ганглиев. В случае их гомологичности эпиподiallyм (т. е. ножным) щупальцам, следовало бы ожидать их иннервации от педальных ганглиев. Гомология мозговых щупалец моллюсков таковым Polyschaeta (антеннам или пальпам) не установлена.

У некоторых Prosobranchia Diotocardia между парой мозговых щупалец имеются плоские выросты, так называемые *головные лопасти*, неизвестного значения. Быть может, они имеют и осязательную функцию. По крайней мере у класса лопатоногих моллюсков (Scaphopoda), лишенных настоящих мозговых щупалец, по бокам головы имеются две широких лопасти, приравниваемых головным лопастям Diotocardia. От свободного края этих лопастей у Scaphopoda торчат вперед два пучка многочисленных тонких щупалец (captacula), служащих не только для захвата пищи, но и для осязания.

У Lamellibranchiata, в связи с редукцией головного отдела, мозговые щупальца отсутствуют. То же следует сказать и об Amphineura, хотя голова здесь и не так сильно атрофирована.

У Cephalopoda поверхность головы занята переместившимися на нее и превратившимися в так называемые «руки» частями ноги. Поэтому мозговых щупалец и здесь нет. Правда, у наиболее примитивного представителя головоногих, а именно *Nautilus*, имеется впереди и позади каждого глаза по небольшому мерцательному щупальцу, но морфологическое значение этих выростов не установлено.

У Arthropoda настоящие мозговые щупальца отсутствуют. Действительно, даже антенны первые раков и единственные антенны Tracheata во время эмбрионального развития закладываются посторально и лишь позднее перемещаются на верхнюю сторону головы.

Такое же отсутствие мозговых щупалец характеризует собой типы Echinodermata и Chordata.

Околоротовые щупальца

Эти щупальца и по функции и по другим признакам отличаются от мозговых. Помимо осязания, одной из главных задач околоротовых щупалец является захват пищи. Форма и строение околоротовых щупалец часто совпадает с формой и строением мозговых, но число их иное. Мы видели, что для мозговых щупалец, а также для щупалец, происходящих за счет видоизмененных конечностей, наиболее характерно число два, редко кратное двух. Число околоротовых щупалец варьирует гораздо сильнее. Щупалец может быть очень много, причем они образуют околоротовой венчик. Причиной этому обстоятельству в некоторых случаях является лучистость строения обладающих ими форм (Coelenterata, Holothuriodea). В других случаях большое число и расположение щупалец объясняются самой формой рта (округлой), делающей необходимым для

удобного захвата пищи присутствие щупалец по всей периферии ротового отверстия. Широкое распространение находят себе околоротовые щупальца и их дериваты у *Coelenterata*.

В громадном большинстве случаев щупальца образуют простой или многорядный венчик на некотором расстоянии вокруг рта и отсутствуют на всем остальном теле. Иногда, однако, помимо околоротовых, на теле имеются еще туловищные щупальца (стр. 143).

Лучше всего правильное расположение видно у гидры (*Hydra*) и многих других гидроидных полипов. Вокруг небольшого ротового конуса, на вершине которого лежит рот, расположен венчик из разного числа щупалец, очень сократимых и усаженных чувствительными и стрекательными клетками. У части сцифополипов, а именно у актиний, щупальца уже отодвигаются от рта к самому краю верхней поверхности тела.

У всех медуз (как из *Hydrozoa*, так и из *Scyphozoa*) венчик щупалец тоже утрачивает первичное околоротовое положение, будучи отделен от рта всей поверхностью нижней стороны зонтика.

Интересно отметить, что осязательные аппараты личинок *Coelenterata*, *Vermes*, *Mollusca* и *Echinodermata* никогда не поднимаются выше ступени одиночных сенсилл, т. е. не принимают характера щупалец. Таковы различные модификации теменной мерцательной пластинки у различных планктонных личинок, 8 пучков осязательных волосков на внутренней поверхности мантии у глохидиев *Unionidae*, венчики чувствительных клеток на переднем конце мирацидиев у *Trematodes* и т. д. У большинства *Coelenterata* число щупалец велико, но есть формы, где оно низводится вплоть до одного (*Monobrachium parasiticum*, *Siphonophora* и некоторые другие). Точно так же иногда остаются всего два щупальца, расположенные по бокам одной общей плоскости симметрии: *Lar sabellarum* из гидрополипов, *Dissonema* и некоторые другие из гидромедуз.

Имеется предположение, что мозговые щупальца произошли из околоротовых. Само по себе такое происхождение мозговых щупалец вполне возможно, ибо в основе билатеральных беспозвоночных стоят формы, еще лишенные мозгового ганглия, но обладающие щупальцами. Щупальца *Coelenterata* большей частью простые. Однако есть целый ряд форм, у которых щупальца несут короткие (*Anthozoa Octocorallia*) или длинные (арканчики *Siphonophora*, щупальца *Stenophora*) боковые веточки. Наклонность к образованию побочных ветвей, весьма редкая у мозговых щупалец, часто обнаруживается околоротовыми щупальцами.

Значительной сложности строения достигают щупальца у *Stenophora*. Они расположены в числе двух по бокам тела и не имеют непосредственного отношения к ротовому отверстию. Каждое щупальце втягивается в особое влагалитце. Щупальца являются плотными и содержат мощную мускулатуру. Так, мы видели (т. I, стр. 49), что у *Coeloplana* под эпителием располагаются последовательно: наружный слой кольцевых мышц, 4 продольных мышечных тяжа, внутренний слой кольцевых мышц и осевой пучок продольных мышц. На-

конец, щупальца *Stenophora* обычно (кроме *Haeckelia* и *Tjaljiella*) не простые, а ветвистые.

Судя по сделанному описанию щупалец и принимая происхождение *Polyclada* от *Stenophora*, мы должны думать, что полный переход ктенофорообразных предков *Turbellaria* к донной, ползающей жизни сопровождался сильной редукцией щупалец, которые либо сохранились в виде пары небольших, простых мозговых щупалец *Planoceridae* и др., либо вовсе исчезли. Такой же признак, а именно отсутствие развитых щупалец, сохраняют и все низшие черви. Дифференцировка хорошо развитых щупалец на переднем конце тела начинается лишь у высших целомических червей, а именно у *Gephyrea*, *Bryozoa* и *Brachiopoda*, которые обладают замкнутым венчиком околоротовых щупалец, покрытых мерцательным эпителием и служащих, помимо осязания, и для дыхания. У *Gephyrea*, *Kamptozoa* и *Bryozoa Gymnolaemata* венчик щупалец имеет вид правильного кольца, охватывающего передний конец тела, а вместе с тем и ротовое отверстие. У *Bryozoa Phylactolaemata* и *Brachiopoda* он имеет более сложное устройство. У пресноводных мшанок (*Phylactolaemata*) головной конец тела принимает форму подковы и получает название щупальценосца, или лофофора. Венчик щупалец следует контурам лофофора и тоже становится подкововидным. Выпуклость подковы обращена к брюшной, вогнутость — к спинной стороне.

У *Brachiopoda* устройство щупальцевого аппарата еще сложнее, чем у *Phylactolaemata*. Дорзально и по бокам от щелевидного ротового отверстия над верхней поверхностью их тела поднимаются два очень длинных спирально закрученных выроста, *руки*. В руки заходят продолжения вторичной полости тела, а на брюшной стороне каждой руки имеется продольный мерцательный желобок. Венчик околоротовых щупалец *Brachiopoda* состоит из множества мелких мерцательных *усиков* (*cirri*). Лишь небольшая часть этих усиков сидит вентрально и дорзально от рта прямо на поверхности тела, громадное же большинство их переходит на руки, желобок которых окаймлен двойным рядом усиков. Таким образом руки *Brachiopoda* представляют собой нечто в роде еще более сильно развитого щупальценосца пресноводных мшанок. Подобное сравнение оправдывается и историей развития рук. Они закладываются в виде пары простых бугров, затем проходят стадию подкововидного лофофора, и наконец обе ветви подковы многократно закручиваются в спираль — получаются две руки. Из сделанного описания ясно, что лофофор *Phylactolaemata* и руки *Brachiopoda* отнюдь нельзя приравнивать щупальцам *Gephyrea* или пальпам *Polychaeta* и т. п. Щупальцам *Gephyrea* отвечает каждый отдельный усик *Brachiopoda*. Руки же последних представляют собой вторичного происхождения осязательный орган высшего порядка, несущий на себе много щупалец. Последовательный ход дифференцировки рук или лофофора можно было бы схематично наметить так. Отдельные чувствительные клетки эпителия концентрируются на особых околоротовых

выростах тела, или щупальцах, — последние концентрируются на двух особых околоротовых выступах, руках. Руки Brachiopoda служат не только для осязания, но и для дыхания и захвата пищи.

Среди моллюсков парой особых околоротовых губных пальцев обладают некоторые Gastropoda, у которых они лежат как раз по бокам рта. Таковые есть у *Trochus infundibulum*, *Ampullaria*, *Choristes* из переднежаберников, у *Glandina* (рис. 82, В) и *Limnaea* из легочных. У *Limnaea* они спаиваются вместе в одно целое.

Особенно распространены околоротовые щупальца у Lamellibranchia, где они отсутствуют или чрезвычайно редуцированы только у некоторых Lucinidae (*Axinus*, *Corbis*), а также у некоторых

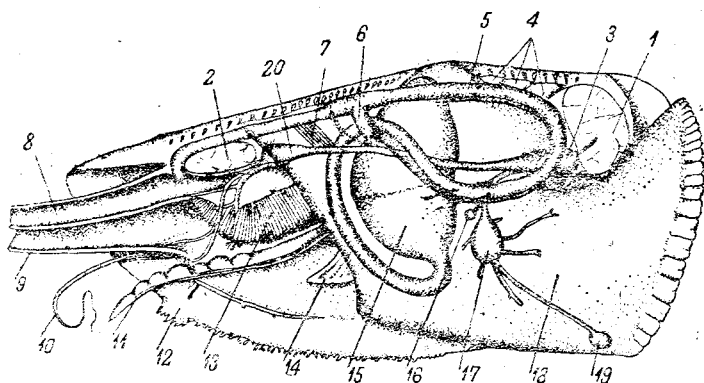


Рис. 83. Анатомия *Yoldia limatula* (Protobranchia).

1 и 2 — передняя и задняя замыкательные мышцы; 3 — церебральный ганглий; 4 — передние ножные мышцы; 5 — кишечник; 6 — сердце; 7 — задний ножной мускул; 8 и 9 — выводной и вводной сифоны; 10 — сифональное щупальце; 11 — щупальцевидный отросток ротовых лопастей; 12 — заднее расширение края мантии; 13 — жабра; 14 — ротовая лопасть; 15 — желудок; 16 — статоцист; 17 — педалный ганглий; 18 — нога; 19 — биссусовая железа; 20 — висцеральный ганглий (по Дрю).

видов *Cuspidaria*. Рот пластинчатожаберных имеет вид поперечной щели, ограниченной мясистой губами. По углам рта губы переходят в две пары ротовых щупалец, большей частью треугольной формы. Внутренние поверхности их складчаты и покрыты ресничным эпителием, биение ресничек которого подгоняет ко рту легкие пищевые частицы. У более примитивных Lamellibranchia, а именно Nuculidae и Ledidae, задний угол каждого треугольника вытягивается в длинный лентовидный вырост, который может далеко высовываться из отверстия раковины (рис. 83). Как видно из описания, ротовые щупальцы Lamellibranchia представляют собой как бы сильные крайевые разрастания ротовых губ. Интересно, что у *Pecten* и его родичей, помимо этих щупалец, обе губы на всем своем протяжении образуют ветвистые выпячивания — намек на начало дифференцировки венчика околоротовых щупалец.

У *Ascidiae* скелетотрофовые щупальца занимают скорее внутриротное, чем околотрофовое положение, образуя венчик на месте перехода эктодермального ротного впячивания в эндодермальное жаберное отделение животного. Венчик состоит из разного числа, чаще всего из 8—16 щупалец; нередко число щупалец поднимается до 50, а в единичных случаях достигает свыше 100 (*Chelyosoma*, *Eugyra kerguelensis* и др.) или, наоборот, спускается до двух (*Polycyclus cyaneus*). Форма щупалец обычно простая, пальцевидная, но иногда они более или менее сильно ветвятся (*Cynthia papillosa*, *Eugyra* и др.). Обычно щупальца расположены в один ряд, но при большом числе их они могут образовать два или даже три ряда. Большинство щупалец мотоморфны, но иногда (*Eugyra*) по размерам и степени разветвленности можно различать щупальца 1-го, 2-го и 3-го порядка. Щупальцам асцидий приписывают многообразную функцию: дыхание, процеживание воды, поступающей в глотку, и захват пищи.

У *Echinodermata* и *Arthropoda* околотрофовых щупалец, представляющих собой простые выпячивания стенок тела, нет.

Туловищные органы осязания

Придатки и выросты туловищного отдела тела, которым придается осязательное значение, столь широко распространены и столь разнообразны как по своему положению, так и по виду, что мы ограничимся лишь самыми краткими данными. К тому же эти выросты, как простые кожные выпячивания, лишь в редких случаях имеют известное сравнительно-анатомическое значение.

Наиболее примитивное расположение щупалец наблюдается у многих гидроидных полипов (*Clava*, *Myriothela* и некоторых других), где щупальца рассеяны по всему телу и не обнаруживают концентрации вокруг рта, т. е. нет дифференцировки особых околотрофовых щупалец. У других полипов намечается упорядочение положения щупалец, которые у *Cladoneta* собираются в два венчика, один у основания гидранта (туловищные), другой вокруг рта (околотрофовые). Таково же расположение щупалец у *Tubularia*, *Corymorpha* и др. Наконец, очень часто происходит у гидроидов редукция всех щупалец, кроме околотрофовых (стр. 140).

У некоторых гидроидных медуз (*Narsomedusae*), кроме венчика околотрофовых щупалец, имеются щупальца на экзумбрелле. Два туловищных щупальца *Stenophora* представляют во многих отношениях интерес. Они лежат по бокам тела, в трансверсальной плоскости, далеко отодвинуты от рта и обладают при основании особыми карманами, в которые могут целиком втягиваться. Основываясь на положении главных осей тела, L a n g (1881) производит мозговые щупальца *Turbellaria Polyclada* от щупалец *Stenophora*. Если это так, то мозговые щупальца высших форм беспозвоночных представляют собой дериват околотрофовых щупалец *Coelenterata*.

У некоторых *Turbellaria Polyclada* спинная поверхность всего тела покрыта щупальцеобразными сосочками (*Planocera villosa*,

Thysanozoon brochii). Осязательное значение этих сосочков проблематично.

У самцов некоторых пелагических Nemertini (*Nectonemertes*, *Pelagonemertes*) по бокам передней трети тела имеется два довольно длинных щупальцеобразных выроста. Значение их не выяснено, но предполагается, что они служат для обхватывания самки при копуляции.

У кольчатых червей (Annelides) роль органов осязания выполняется обычно известными частями параподий, однако изредка (*Trophonia* и некоторые другие Chlorhaemidae) все тело покрыто длинными сосочками, которые, повидимому, имеют чувствительное значение.

Среди Brachiopoda некоторые формы обладают многочисленными щупальцевидными придатками, сидящими по свободному краю обеих мантийных складок.

В особенно большом разнообразии представлены туловищные щупальца у разных классов Mollusca. Большей частью местом образования щупалец служит свободный край мантии, но возможна дифференцировка их и на других местах тела. Некоторые из Amphineura Placophora несут вокруг всего тела по свободному краю мантии многочисленные и длинные щупальца. Такие же отростки свободного края мантии встречаются и у некоторых Gastropoda, а особенно у Lamellibranchia (рис. 83). Из Gastropoda можно, например, указать на *Haliotis*, через ряд раковинных отверстий которой выступают мантийные щупальца. Среди Lamellibranchia краевыми мантийными щупальцами обладает множество форм (*Pecten*, рис. 84, *Tellina*, *Yoldia*, *Avicula* и много др.). Особенно хорошего развития достигают эти щупальца вокруг отверстий вводного и выводного сифона, где они образуют правильные венчики (*Cardium* и многие другие). У голожаберных моллюсков (Opisthobranchia Nudibranchia) вся верхняя поверхность тела бывает покрыта длинными, иногда ветвистыми выростами, имеющими, повидимому, весьма разнообразное значение. Возможно, что некоторые из них, помимо других функций, играют и роль органов осязания.

У Arthropoda органы осязания строго связаны с конечностями, а потому будут рассмотрены в другом параграфе. Только у личинок известного количества насекомых могут присутствовать на теле длинные выросты, представляющие собой полые выпячивания тела, функция которых большей частью не вполне выяснена. Таковы личинки некоторых жуков, бабочек и др. Быть может, одной из побочных функций этих органов является осязание.

У иглокожих осязательная функция приписывается амбулаторным щупальцам, которые можно рассматривать как выросты тела. Наряду с осязательным значением эти щупальца с самого начала имели, вероятно, и дыхательное значение. В своем первоначальном виде эти щупальца сохранились у класса Crinoidea, где они имеют вид тонких, полых, постепенно заостряющихся к свободному концу выростов оральной стороны лучей и пиннул. У мор-

ских звезд и морских ежей амбулакральные щупальца развивают на своем конце присоску, превращаются в амбулакральные ножки и приобретают преимущественно двигательную функцию. Только на конце лучей *Asteroidea* имеется по терминальному типичному щупальцу, которое быть может можно генетически связать с амбулакральными щупальцами сидячих предков морских звезд.

У офиур происходит вторичная утрата амбулакральными ножками присосок, вследствие чего они лишаются двигательной функции и становятся щупальцами. Таким образом щупальца *Ophiuridea* имеют в прошлом целый ряд последовательных изменений формы и функции. Они были сначала (у сидячих предков офиур) щупаль-

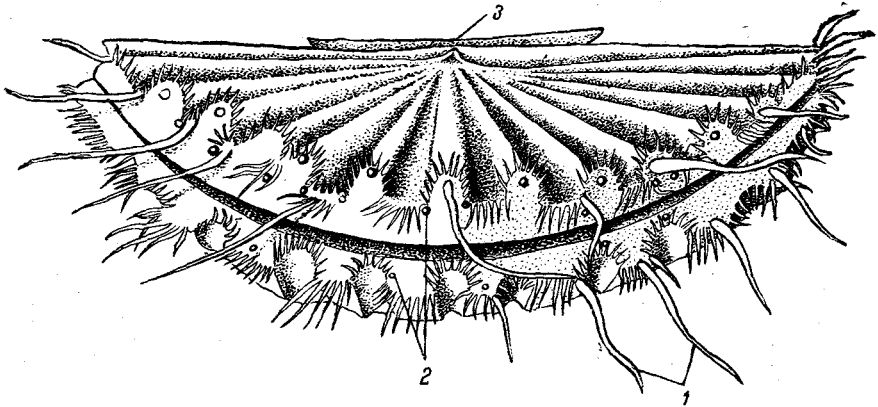


Рис. 84. Гребешок (*Pecten*), обращенный к зрителю брюшным краем слегка раскрытой раковины.

1 — щупальца краев мантии; 2 — мантийные глаза; 3 — сифонный край раковины.

цами, в дальнейшем превратились в амбулакральные ножки, чтобы затем вновь вернуться к состоянию щупалец (у современных офиур).

У голотурий произошло превращение амбулакральных щупалец в ножки, но часть последних секундарно превращается в щупальца.

В типе иглокожих (*Echinodermata*) обыкновенно нет возможности говорить о головном и туловищном отделах тела. Однако у голотурий (*Holothurioidea*), вернувшихся в значительной мере к билатеральной симметрии и принявших червеобразную форму тела, наблюдается известная склонность к кефализации переднего (околоротового) участка тела. У некоторых форм, например *Psolus* и др., он более или менее явно обособляется от остального тела. Кроме того, у всех голотурий самые передние амбулакральные ножки всех пяти радиусов утрачивают присоски и превращаются в околоротовые щупальца. Основываясь на этом, мы и отнесем щупальца голотурий к категории измененных головных органов движения. Превращение ножек в щупальца у *Holothurioidea* обозначается следующими признаками. Ножки, как сказано, утрачивают концевые

присоски. Вместо этого щупальце заканчивается бляшкой (*Aspidochirota*), или слегка ветвится (*Apoda*), или, наконец, превращается в мощные, древовидно-разветвленные отростки, во много раз превышающие длину обыкновенных ножек (*Dendrochirota*). Число околоротовых щупалец сильно варьирует (10—30 и более), но обыкновенно является кратным пяти, что указывает на принадлежность их пяти радиусам животного. Нередко строгое пятилучевое расположение щупалец утрачивается, и они, как это характерно для околоротовых щупалец, образуют вокруг рта правильный кольцевой венчик. У *Apoda* щупальца сохраняют и двигательную функцию, отчасти заменяя исчезнувшие у этих животных ножки; у прочих голотурий главной задачей щупалец следует считать захват пищи и осязание.

ОРГАНЫ ОСЯЗАНИЯ, ПРЕДСТАВЛЯЮЩИЕ РЕЗУЛЬТАТ ИЗМЕНЕНИЯ ОРГАНОВ ДВИЖЕНИЯ ИЛИ ИХ ЧАСТЕЙ

Перемена органом его первоначальной функции — явление, очень часто встречающееся в животном царстве. Такие перемены сплошь и рядом наблюдаются и по отношению к органам движения. Наиболее часто двигательные органы изменяются в приспособления, служащие для захвата пищи или для дыхания, или для осязания. Бывают случаи, когда две из этих функций, а иногда и все три выполняются одним и тем же органом, сохраняющим притом еще и свою первоначальную двигательную функцию. Большей частью при такой разносторонности функций не весь двигательный орган принимает на себя роль осязательного, но лишь известный его отдел, тогда как другие отделы исполняют иные обязанности. Органы осязания описываемого типа естественно встречаются лишь у тех групп животных, у которых имеются резко обособленные от тела органы движения, т. е. у *Annelides*, *Mollusca*, *Arthropoda*.

Органы осязания, получающиеся изменением головных конечностей

У довольно многих *Polychaeta* передние туловищные сегменты проделяют процесс «кефализации», более или менее полно входя в состав головного отдела тела. Эти сегменты тесно сливаются друг с другом, располагаясь частью по бокам, частью непосредственно позади рта. Параподии этих сегментов обыкновенно подвергаются редукции, но спинные и брюшные усики (*cirri*) этих параподий (см. следующий параграф) остаются и становятся, наряду с пальцами и антеннами, главными органами осязания.

«Перистомиальные усики», как их часто называют, встречаются главным образом у *Nereidiformia* (*Nereis*, *Polynoë*, *Phyllodoce* и мн. др.), а также у *Spioniformia*. Число их варьирует от одной пары и до 3-4 пар и более. Это тонкие, нежные выросты, иногда более длинные, чем пальцы и антенны (рис. 79). Как видно из описания, усики представляют собой обособившиеся участки параподий, т. е. органов движения передних туловищных сегментов.

Кефализация послеротовых туловищных сегментов еще более распространена у всех *Arthropoda*, где некоторые из этих члеников перемещаются даже столь далеко вперед, что занимают у взрослого животного преоральное положение. Конечности этих сегментов, ставших головными, очень часто либо целиком, либо одним из своих отделов превращаются в органы кожного чувства, обслуживая одновременно и чувство осязания и чувство обоняния. В том случае, если конечность целиком превращается в орган осязания, таковой называют *щупальцем*, *антенной*, или *саяжком*. Отделам двигательных конечностей, превратившимся в органы чувств, дают наименование *щупиков*.

Самую переднюю пару головных конечностей *Arthropoda*, расположенную всегда преорально, на спинной стороне головы, образуют имеющиеся у большинства *Arthropoda* *антенны*, или *саяжки*. У *Protracheata*, *Mylriapoda* и *Insecta* это единственная пара конечностей головы, превращающаяся в щупальца. Поэтому здесь они именуются просто антеннами. У раков такое превращение испытывают и другие головные конечности, почему указанным щупальцам дают особое название антенн первых, или антеннул. Проще всего устроены антенны, или саяжки, *Protracheata*. Это довольно длинные, но простые выросты головы, лишенные членистости. Правда, из-за присутствия кольцевых поверхностных бороздок они кажутся расчлененными, но настоящего деления на соединенные друг с другом подвижно членики нет.

У всех *Mylriapoda* и *Insecta* антенны уже по-настоящему членистые, состоя из разного числа соединенных суставами участков. Число члеников, форма их, а также длина и степень развития самих антенн бывают чрезвычайно различными. В одних случаях (личинки многих *Insecta*) это едва заметные бугорки, в других (многие жуки и другие взрослые *Insecta*) они в несколько раз превышают длиной длину тела. Следует отметить полное отсутствие антенн у одной группы низших насекомых, а именно у *Protura*. Антенны *Mylriapoda* и *Insecta* несут на себе как осязательные волоски, так и обонятельные сенсиллы, представляя собой очень важные органы чувств.

Интересно отметить наличие полового диморфизма антенн у многих насекомых. Антенна самца сильнее развита и содержит большее количество сенсилл, помогающих самцу при отыскивании самки.

Отвечающие саяжкам *Tracheata* *антенны первые* раков имеются у всех *Crustacea*. У всех низших раков (*Entomostraca*) они состоят (как и у *Tracheata*) из одного только ряда члеников. Некоторые из *Malacostraca* имеют антеннулы, состоящие из общего основания (образованного рядом члеников) и двух, а иногда (*Stomatopoda* и некоторые *Decapoda natantia*) даже трех многочленистых конечных ветвей, одна из которых главная, прочие же придаточные. На антеннулах сидят в большом количестве осязательные и обонятельные волоски.

У всех *Xiphosura* и *Arachnoidea* конечности, отвечающие антеннам *Tracheata* и антеннам первым раков, отсутствуют.

У раков, кроме антеннул, еще одна пара головных конечностей очень часто принимает на себя чувствительную функцию и получает название *второй пары антенн*, или просто *антенн*. Это несомненные послеротовые конечности, которые во взрослом состоянии перемещаются на верхнюю сторону головы и занимают предротовое положение. В личиночном состоянии, у науплиуса, антенны вторые помещаются еще на нижней стороне головы по бокам рта и обладают даже на основном своем членике жевательной лопастью, принимая участие в размельчении пищи.

Происхождение антенн вторых у раков от ходных конечностей с несомненностью доказывается не только послеротовой закладкой, но и строением их, а именно: во многих случаях антенны имеют вид типичной двуветвистой конечности ракообразных. Они слагаются при этом из двучленистого протоподита, или основания, и двух ветвей, наружной (экзоподит) и внутренней (эндоподит). Каждая из ветвей может быть в разной степени хорошо развита и состоит из разного числа члеников. В редких случаях (у сидячих *Cirripedia*) антенны могут подвергаться полной редукции. Функции антенн бывают весьма различны. У некоторых групп (*Cladocera*) они вполне удерживают свою исконную двигательную роль. У личинок, как сказано, в течение известного периода они играют роль ротовых органов. Наконец у высших раков (*Malacostraca*) главное их назначение — служить в качестве органа чувств. Эндоподит антенн *Malacostraca* образует длинный (чувствительный) бичик, тогда как экзоподит укорачивается и превращается в плоскую «чешую». Правда, эта чешуя играет известную роль при плавании животного, но во многих случаях она исчезает совершенно, и тогда данная конечность приобретает уже чисто чувствительный характер.

Из сказанного видно, что название антенн, или щупалец, носится описанными органами часто далеко не с полным правом. По крайней мере, по отношению к высшим ракам (*Malacostraca*) можно себе нарисовать следующую картину постепенного филогенетического изменения функций антенн вторых:

- 1) антенны лежат посторально и служат лишь для движения;
- 2) антенны передвигаются вперед, ложатся по бокам рта и, кроме движения, заведуют размельчением пищи;
- 3) антенны перемещаются в преоральное положение, причем они утрачивают жевательную функцию, удерживают двигательную («чешуя») и приобретают чувствительную;
- 4) став преоральными, антенны утрачивают и двигательную функцию (потеря «чешуи»), удерживая только новоприобретенную чувствительную.

У *Xiphosura* и *Arachnoidea* соответственная пара конечностей (хелицеры), хотя и лежит преорально, но никогда не превращается в орган чувств, служа для захвата и размельчения пищи.

Что касается *Mylriapoda* и *Insecta*, то у них конечности соответственного сегмента вообще не развиты.

Прочие головные конечности всех *Arthropoda* являются уже настоящими ротовыми органами, и главная функция их — захват

и пережевывание пищи. Однако определенные участки этих конечностей могут принимать на себя и иные обязанности. Между прочим, иногда они превращаются и в органы осязания, которые в таких случаях могут быть названы *щупиками* (palpi).

Таковы щупики мандибул, первой и второй пары максилл у раков. Основной отдел этих конечностей образует жевательные лопасти, а ветви (экзоподит и эндоподит) сравнительно слабо развиты. Эндоподит при этом очень часто превращается в небольшой щупик, слагающийся, однако, из нескольких члеников; экзоподит или редуцируется или несет иную функцию. В других случаях (например мандибулы некоторых Entomostraca) и эндоподит исчезает.

Мандибулы всех Tracheata (Myriapoda, Insecta) тоже лишены щупика, но зато первая пара максилл и нижняя губа (т. е. слившаяся вторая пара максилл) обычно несут на себе осязательные придатки в виде членистых челюстных щупиков (palpus maxillaris) или нижнегубных щупиков (palpus labialis). Степень развития этих щупиков варьирует в очень широких пределах, причем иногда они достигают даже больших размеров, чем антенны. Морфологическое значение щупиков Tracheata толкуется в том смысле, что их можно гомологизировать эндоподитам двуветвистой конечности ракообразных. В таком случае щупики максилл Crustacea гомологичны таковым у Tracheata.

У всех рассмотренных групп в мандибулах явно преобладает жевательная функция, и часть мандибулы, представляющая собой щупик, относительно очень невелика. У Arachnoidea далеко нередко конечности, отвечающие мандибулам, а именно педипальпы, или челюстные щупальца, обнаруживают действительно щупальцевидный характер. Тогда как основной членик педипальпы развивает жевательную лопасть, совокупность прочих члеников образует у Araneina, Solpugidea, Phalangidea и Acarina мощный щупик (palpus). Правда, этот щупик служит не только для осязания и нередко снабжен на конце цепкими коготками (Phalangidea, Acarina), или у самцов пауков является даже копулятивным органом, но все же на нем имеются многочисленные осязательные волоски, придающие ему осязательную роль.

Органы осязания, получающиеся изменением туловищных органов движения

Параподии туловищных сегментов Chaetopoda Polychaeta представляют собой мощный основной бугор, который на своем свободном конце разделяется на две ветви, спинную и брюшную.

У свободноживущих Polychaeta каждая из ветвей параподии снабжена одним щупальцевидным отростком, *усиком* (cirrus), имеющим значение осязательного органа. Спинной усик отходит над основанием спинной ветви параподии, брюшной — под основанием брюшной ветви. Большей частью оба усика имеют вид тонких нитевидных выростов. У большинства Nereidiformia оба усика хорошо развиты; у *Nephtys* спинной усик отсутствует, а у *Glycera* он руди-

ментарен; у некоторых Amphinomidae брюшной усик отсутствует. У многих семейств усиков вовсе нет. Иногда, но редко, наблюдается увеличение числа усиков. Так, у *Euphrosyne*, помимо главного спинного усика, имеется еще дополнительный.

Мы видим, что органы осязания часто возникают путем вторичного изменения предсуществовавшей на их месте конечности или ее части. Точно таким же способом и сами усики могут вторично менять свою функцию и превращаться в органы иного назначения. Особенно часто это наблюдается у спинного усика, который получает обильную сеть кровеносных сосудов и превращается в *жабру*. Это имеет место у очень многих Polychaeta. Изменяя функцию, усик может сохранить свой прежний нитевидный характер (Ariciidae, Spionidae, Cirratulidae, Opheliidae), но может и изменить свою форму, делаясь гребневидным (*Eunice*) или древовидно разветвляясь (*Amphinome*, *Arenicola*). Интересное изменение претерпевают усики в семействе Polynoidae, где они превращаются в плоские, сильно хитинизированные пластинки («элитры»), прикрывающие спинную сторону тела. Помимо осязательной функции элитры служат и для других назначений.

Хотя туловищные конечности Crustacea и несут на себе разбросанные чувствительные волоски, однако до дифференцировки особых органов осязания за счет этих конечностей дело не доходит.

Среди паукообразных первая пара ходных ног вытягивается у *Pedipalpi* (*Telyphonus* и др.) очень сильно в длину, последний членик ее превращается в кольчатый, тонкий и нитевидный жгутик, а сама она служит преимущественно, если не исключительно, для осязания. У Phalangidea ту же осязательную роль играет вторая пара ходных ног. Второй брюшной сегмент Scorpionidea несет пару так называемых *гребешков*, которые представляют собой видоизмененные конечности. На гребешках имеется большое количество осязательных сенсилл, так что возможно, что эти органы (играющие какую-то роль при оплодотворении) имеют чувствительный характер.

Некоторые пары конечностей на заднем конце тела у известных Myriapoda (*Scutigera*) превращаются в органы осязания. У *Scolopendrella* такое изменение претерпевают сильно уменьшенные в размерах конечности 13-го сегмента. Чувствительное значение имеют, вероятно, и различные членистые или нечленистые щупальцевидные выросты заднего конца брюшка, наблюдаемые у многих Insecta. Такова пара *styli* на 9-м брюшном сегменте тараканов и пара *cerci* на заднем конце брюшка (11-й сегмент) у тех же насекомых. *Styli* чувствительного характера имеются, кроме того, и у других Orthoptera (*Locusta*, *Mantis*, термиты), а *cerci* — у термитов, личинок *Dytiscidae* и многих других.

В типе Mollusca у представителей класса Gastropoda известные участки ноги превращаются в щупальцевидные осязательные выросты. У Gastropoda таковыми являются чаще всего *эпиподияльные щупальца* (рис. 85). Эпиподиумом называется продольное краевое ребро, которое идет по обоим сторонам ноги, приблизительно на

середине ее высоты. От поверхности этого ребра и поднимаются более или менее длинные щупальцевидные отростки, расположенные в один ряд по краю ноги. Они особенно часто встречаются у *Prosobranchia Diotocardia* (*Scissurella*, *Trochus* и др.).

У *Cyclostoma*, *Valvata* и некоторых других оба передних угла ноги вытягиваются в пару ножных щупалец, а у *Nassa* и ее родичей пара щупалец образуется задней частью ноги. У *Pterotrachea* и *Symbulia* нога заканчивается длинным нитевидным придатком.

Органами движения *Echinodermata* в большинстве случаев служат снабженные присосками амбулакральные ножки. У некоторых классов ножки утрачивают двигательное значение и принимают вид нежных, постепенно утончающихся к своему свободному концу щупалец, служащих, с одной стороны, для осязания, с другой стороны, вероятно, для дыхания. Такой характер носят все амбулакральные ножки *Crinoidea* и *Orhiuridea*. Терминальные щупальца лучей *Crinoidea* и *Asteroidea* тоже, по мнению некоторых исследователей, происходят за счет измененных ножек. У голотурий (*Holothurioidea*) амбулакральные ножки сохраняются неизменными только на трех нижних радиусах тела, обращенных к субстрату. На обоих спинных радиусах ножки теряют присоски и становятся коническими бугорками, имеющими, по видимому, осязательное значение.

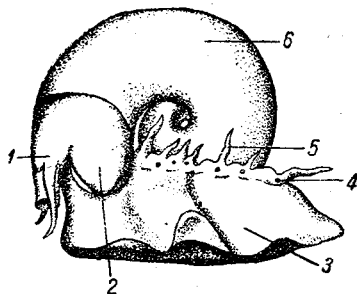


Рис. 85. Общий вид *Margarita groenlandica*.

1 — голова со щупальцами; 2 — передняя эпиподальная лопасть; 3 — нога; 4 — пигментированные бугорки у основания эпиподальных щупалец; 5 — эпиподальные щупальца; 6 — внутрентенный мешок (из Ланга).

ОРГАНЫ ОБОНЯНИЯ

Функция осязательных клеток ограничивается восприятием физических раздражений. Что касается раздражений химических, то таковые воспринимаются клетками обонятельных или вкусовых концевых аппаратов. Провести строгую границу между последними двумя категориями довольно трудно. Можно сказать, что вкусовые органы представляют собой один частный случай органов химического чувства, обонятельные же аппараты — все прочие частные случаи тех же органов. Вкусовые аппараты резко ограничены в своем распространении окрестностями рта и ротовой полостью. Обонятельные аппараты имеют гораздо более разнообразное распространение. Нередко указывают на следующее различие в характере функционирования обеих категорий органов: органы обоняния воспринимают соответственные впечатления на расстоянии, тогда как вкусовые аппараты получают вкусовые впечатления лишь при непосредственном прикосновении к ним пищи. У водных животных, где

посредницей между вызывающим впечатление объектом и органами чувств является одна и та же среда, а именно вода, резкость этого различия сильно сглаживается. У многих представителей беспозвоночных органы химического чувства столь неясно морфологически обособлены, что остаются для нас неизвестными. Там, где они описаны, органы обоняния могут быть подведены под следующие главные категории.

Обонятельные ямки

Обонятельные органы данного типа встречаются главным образом у низших представителей *Evertebrata*, а именно у червей и кишечнополостных; с другой стороны, мы сталкиваемся с ними и у низших форм хордовых животных, а именно у *Tunicata*.

Обонятельные ямки представляют собой или очень неглубокие или иногда, напротив, каналовидные впячивания эпителия, парные или непарные, которые большей частью находятся у переднего конца тела животного. В громадном большинстве случаев эпителий ямок носит мерцательный характер, причем ресничные клетки имеют иногда очень правильное, например рядовое, расположение. Среди этих клеток рассеяны специально чувствительные клеточные элементы. Обонятельные ямки распространены лишь у водных животных, причем мерцание выстилающего их эпителия имеет важное физиологическое значение. Это мерцание вызывает постоянный ток воды, проходящий через орган и приносящий с собой те или иные химические раздражения.

Среди *Coelenterata* ямки, считаемые за обонятельные, имеются у многих *Scyphomedusae*. Они лежат у основания краевых телец, или ропалиев, и выстланы клетками двойного рода. Часть клеток несет многочисленные реснички, другая часть снабжена длинным волоском. Элементы последнего типа признаются за чувствительные.

Самый простой пример образований данного типа представляют, быть может, особые чувствительные клетки *Polyclada* с вогнутой наружной поверхностью; эта поверхность несет пучок длинных ресниц.

Среди червей обонятельные ямки крайне распространены. Наиболее высокого развития достигают они у *Nemertini* в виде так называемых *церебральных органов*. По бокам головного отдела тела у большинства *Nemertini* находятся два продольных щелевидных впячивания, *боковые щели*. Эпителий их, в отличие от остального эпителия тела, лишен пигмента и слизистых клеток. На заднем своем конце щели образуют еще более глубокие каналовидные впячивания — *церебральные органы* (рис. 86). Последние названы так потому, что они обычно лежат по бокам от мозгового ганглия. Своими слепыми концами церебральные органы приходят у *Heteronemertini* в тесную связь с мозгом, срастаясь с задним отделом ганглия.

У наиболее примитивных форм *Nemertini* (например у некоторых видов *Carinella*), а также у *Rhabdocoela*, *Alloecoela* и *Triclada* обонятельные ямки устроены проще. Это или пара простых бокало-

видных вдавлений по бокам головы (*Carinella*, *Rhabdosoela*), либо поперечная брюшная, а иногда даже кольцевая, опоясывающая тело мерцательная борозда (*Allooesoela*). У пресноводных *Triclada* тоже имеется нередко пара продолговатых мерцательных ямок, лежащих по бокам головы (аурикулярные органы).

У *Polychaeta* чувствительные к химическим раздражениям клетки могут быть рассеяны в эпителии всего тела. Так, у *Nereis virens*

вся поверхность тела реагирует на раздражение экстрактом из моллюска *Mytilus*. Более специализированными органами химического чувства *Polychaeta* являются *нухальные*, или *затылочные*, органы (рис. 87). Они лежат на задней границе простомиума и имеют весьма разнообразный вид и распределение; иннервируются нухальные органы от задней части головного мозга.

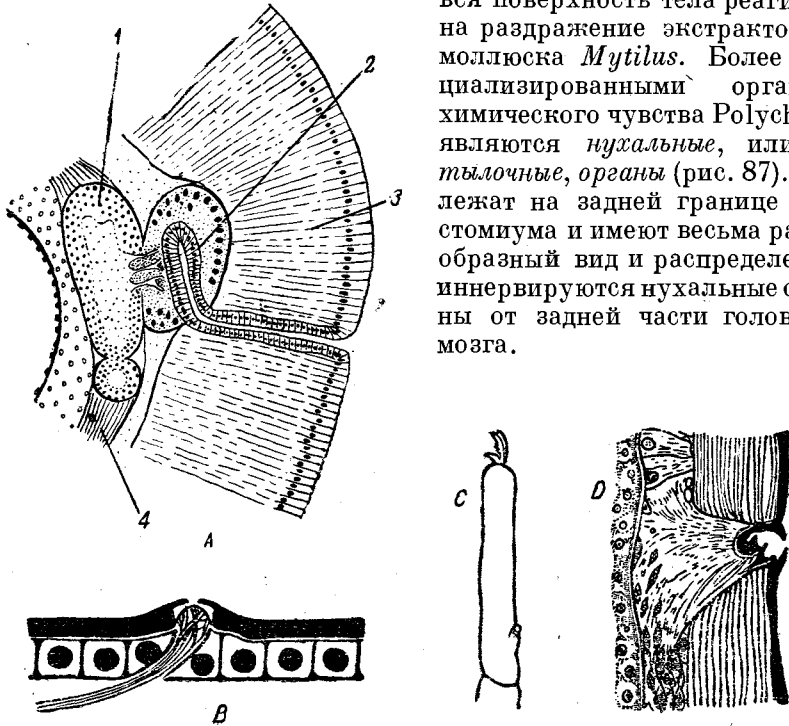


Рис. 86. А — поперечный разрез через головной участок тела немертину *Tubulanus ruber* на уровне мозга (1) и вдающегося в последний церебрального органа (2); 3 — эпителий; 4 — кольцевые мышцы (из Кюкенталя); В — химические нервные окончания из жаберной полости речного рака; С — конечный членок ноги *Araneus diadematus* с тарсальным органом; D — тарсальный орган в разрезе (В — по Тоннеру; D — по Блюменталю).

У *Archannelides* и многих *Sedentaria* это более или менее глубокие, иногда каналовидные впячивания эпителия, лежащие по бокам головного мозга и получающие нервы от задних лопастей последнего. Иногда концы каналов даже срастаются с задней частью мозга.

У некоторых *Polychaeta* (например *Capitellidae*) обонятельные впячивания обладают способностью выпячиваться кольцевидно наружу, для чего служат особые мышцы. От таких органов мы естественно переходим к таковым других *Polychaeta*, где за обонятельные органы

считаются две (или одна) мерцательных площадки, лежащие на затылочной части головы, или шаровидный стебельчатый вырост, или даже несколько щупальцевидных выростов, по которым пробегают две мерцательных бороздки.

Весьма возможно, что все подобные образования могут быть произведены от обонятельных ямок типа *Capitellidae*, у которых, однако, выпяченное состояние из временного и скоропреходящего сделалось постоянным. Там, где обонятельный орган непарен, он произошел вторичным слиянием сначала парного обонятельного аппарата.

Помимо перечисленных червей, в группе *Sipunculidae* встречается позади венчика щупалец парное или непарное глубокое впячивание, заканчивающееся в тесном соседстве с мозгом. Это образование принимается большей частью за орган обоняния, хотя присутствие черного пигмента в его стенках говорит в пользу его зрительной функции.

Затылочная площадка чувствительных мерцательных клеток у *Chaetognatha* тоже рассматривается как обонятельный аппарат и напоминает затылочные органы некоторых *Polychaeta*.

В типе моллюсков к категории обонятельных ямок могут быть отнесены лишь так называемые «боковые органы» *Prosobranchia* *Diotocardia*. У основания эпиподальных щупалец *Fissurella*, *Naliothis* и *Trochidae* имеются участки чувствительного эпителия, которые могут то несколько впячиваться,

то выпячиваться в виде бугорков (сравни *Polychaeta*). Иннервируются они от нервов, идущих к соответственному эпиподальному щупальцу.

Обонятельные ямки *Cephalopoda* будут рассмотрены дальше, ибо они представляют собой, как мы увидим, измененные щупальца.

У всех *Tunicata* на месте первоначального невропора, т. е. отверстия, которое в эмбриональном состоянии сообщает центральный канал мозга с внешней средой, образуется во взрослом состоянии так называемая *мерцательная ямка*. Эту ямку принимают за орган

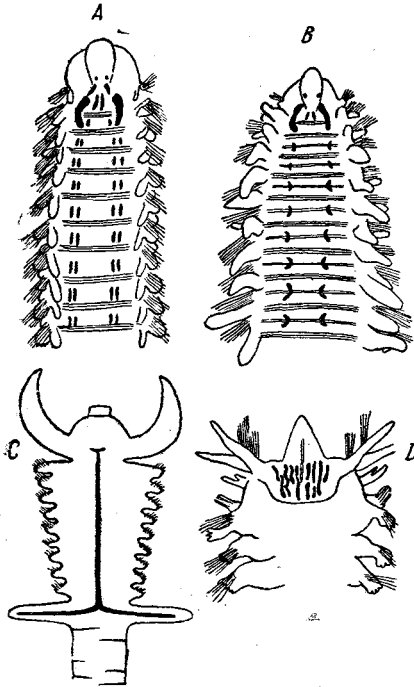


Рис. 87. Расположение нухальных органов у *Polychaeta*. A — *Spio filicornis*; B — *Microspio theeli*; C — *Chaetopterus*; D — *Disoma multisetosum*.

Нухальные органы имеют вид полосок или бороздок (на рисунке черных), выстланных мерцательным эпителием (по Седерстрему).

обоняния. Мерцательная ямка представляет собой у всех *Tunicata* непарный орган, лежащий на спинной стенке передней кишки, несколько впереди мозга. Самое простое устройство она имеет у *Copelata*, где расположение ямки разнится от обычного, ибо она смещена на правую сторону и лежит сбоку от ганглия. Здесь ямка имеет вид простой глубокой воронки, высланной в широкой своей части мерцательными, а в узкой — немерцательными клетками.

У *Ascidiae* строение ямки усложняется (рис. 72). В большинстве случаев (у всех *Monascidae*) она утрачивает простую воронкообразную форму, но сплющивается либо с боков, либо спереди кзади. Вследствие этого ее отверстие, открывающееся в кишечник, принимает вид узкой, иногда очень сложно извитой щели, а иногда даже расщепляется на несколько отверстий. Ямка продолжается всегда в более или менее длинный немерцательный канал. Последний тянется кзади чаще всего под мозгом, но иногда и дорзально от последнего. Задний конец канала нередко приходит в тесное соприкосновение с мозгом или даже просто переходит в массу мозга.

Дальнейшее усложнение мерцательной ямки *Ascidiae* заключается в том, что брюшная стенка вышеупомянутого канала образует более или менее развитое, иногда даже разветвленное железистое выпячивание — *невральную железу*, в образовании которой принимают участие и соединительная ткань и кровеносные лакуны.

У *Desmomyaria* и *Cyclomyaria* мерцательная ямка имеет столь же примитивное устройство, как и у *Copelata*, но лежит по срединной спинной линии значительно впереди мозга.

Сравнивая обонятельный аппарат *Tunicata* с отношениями, наблюдаемыми у позвоночных, многие авторы проводили гомологии между каналом ямки и невральную железой *Tunicata*, с одной стороны, и мешком гипофиза и самим гипофизом *Vertebrata* — с другой. В таком случае промежуточным звеном между этими двумя образованиями должна служить одна из двух обонятельных ямок ланцетника (*Amphioxus*), т. е. Кёлликеровская или Гатчековская. Гатчековская лежит у ланцетника на спинной стенке ротовой полости и этим напоминает собой мерцательную ямку *Tunicata*. Ямка Кёлликера помещается на спинной стороне головы, но зато более походит на ямку *Tunicata* тем, что образуется на месте невропора. Окончательно вопрос об указанных гомологиях еще не решен.

Обонятельные щупальца

Весьма возможно, что головные щупальца многих червей, наряду с осязательной, выполняют и обонятельную функцию, но справедливость этого предположения по отношению к *Vermes* остается недоказанной.

Относительно *Mollusca* господствует уверенность в том, что головные щупальца *Gastropoda* являются органами обоняния. Судя по произведенным экспериментам, у наземных *Pulmonata* эта роль падает главным образом на задние, или глазные, щупальца. Задним

щупальцам *Opisthobranchia* дается даже название *ринофоров*, указывающее на их обонятельное значение. Поверхность этих щупалец нередко сильно увеличивается путем образования кольчатых складок и т. п. Иннервацией ринофоров заведует церебральный ганглий.

Нередко ринофоры могут временно втягиваться в особые ямки, или влагалища. Это обстоятельство позволяет установить гомологию

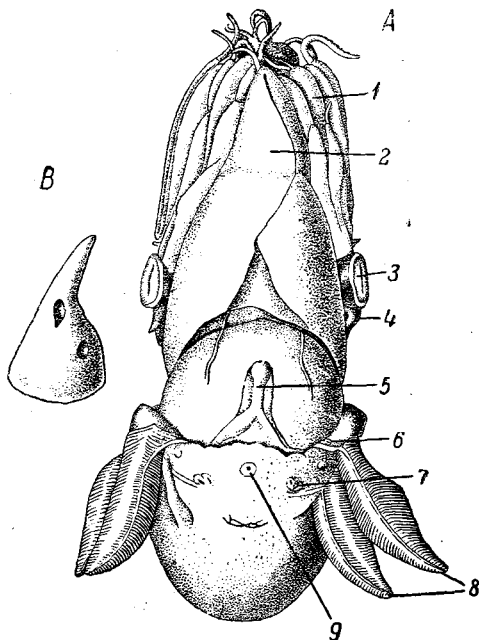


Рис. 88. А — *Nautilus*, вынутый из раковины, с брюшной стороны; В — обонятельное щупальце *Nautilus* с двумя отверстиями, ведущими в обонятельную полость.

1 — основания щупалец; 2 — воронка; 3 — глаз; 4 — постробитальные щупальца; 5 — penis; 6 и 7 — отверстия почек; 8 — жабры; 9 — порошица (А — из Г р и ф ф и а, В — из К ю к е н т а л я).

через 15 секунд чувствует положенную в 1,5 м от него мертвую рыбу.

У многих *Lamellibranchia* имеются на сифонах или по бокам порошицы небольшие чувствительные щупальца или просто сосочки, которым приписывается значение органов химического чувства.

Итак в категории обонятельных щупалец соединяется несколько разнородных образований, общая черта которых заключается в том, что чувствительные клетки располагаются не во впячиваниях, а на выпячиваниях стенки тела. При рассмотрении обеих категорий обонятельных органов выяснилась известная обратимость их развития. В одних случаях обонятельные ямки выпячиваются и превращаются в бугры и щупальца (*Polychaeta*), в других на месте щупалец образуются обонятельные ямки (*Cephalopoda*).

обонятельных органов *Cephalopoda* ставковыми *Gastropoda*. У *Cephalopoda Dibranchiata* на голове лежит пара ямок, высланных мерцательным и чувствительным эпителием. Хотя таким образом эти обонятельные приспособления построены по типу обонятельных ямок, есть основания думать, что они являются измененными задними щупальцами (ринофорами) *Gastropoda*. Так, у *Chiroteuthis*, *Mastigoteuthis* и некоторых других на месте ямки находится щупальцевидный вырост. У *Nautilus*, единственного представителя *Tetrabranchiata*, над входом в ямку находится маленькое обонятельное щупальце (рис. 88).

Оно снабжено двумя отверстиями, ведущими в две глубоких ямки; стенки ямок снабжены продольными складками, которые одеты мерцательным эпителием. Слепленный *Octopus* уже

Обонятельные органы конечностей

У громадного большинства Arthropoda обонятельные клетки или сенсиллы сосредоточены на головных конечностях — у раков почти исключительно на первой паре антенн, у Muriaroda и Insecta — на единственной паре их сляжков. Концевыми аппаратами на антеннах служат более или менее видоизмененные чувствительные волоски, или щетинки, у основания которых помещается одна или несколько чувствительных клеток.

Обонятельные волоски раков, или эстетаски, сидят, как сказано, почти исключительно на антеннах первых (рис. 89). Изредка ими снабжены и антенны вторые (Ostracoda, самцы Leptostraca) и еще реже — ротовые конечности (Copepoda). Особенно сильно они развиты у видов с дегенерировавшими глазами. Форма обонятельных волосков довольно разнообразна, но чаще всего они или нитевидны или булавовидно вздуты. Основание их одето плотной кутикулой, для остальной же части волоска характерна крайняя нежность покровов (способствующая лучшему прониканию раздражителей), вследствие чего волоски являются очень мягкими.

По той же причине при применении некоторых интравитальных красок (например конгорот) эстетаски Entomostraca сильно окрашиваются, тогда как прочие волоски остаются неокрашенными.

Самцы нередко обладают большим числом эстетасков, чем самки: самец *Leptodora* — 70, самка — 9. Особенно сильно они развиты у слепых глубоководных Decapoda. Так, у *Plesionica cottei* на экзоподите антеннул находится до 1500 обонятельных волосков.

Особенно сложное строение имеют обонятельные волоски на антеннах первых краба-разбойника (*Birgus*, рис. 90).

В настоящее время можно думать, что химические рецепторы распространены у раков далеко не только на антеннулах. L u t h e r (1930) описывает у *Carcinus* химические чувствительные окончания на ходных ногах и клешнях, а T o p n e r (1933) при окраске метиленовой синью нашел на внутренней стенке жаберной полости речного рака до 24 нервных окончаний на 1 мм². Обонятельной, или химической функцией этих окончаний объясняется тот факт, что при помещении позади рака кусочка мяса животное быстро на него реаги-

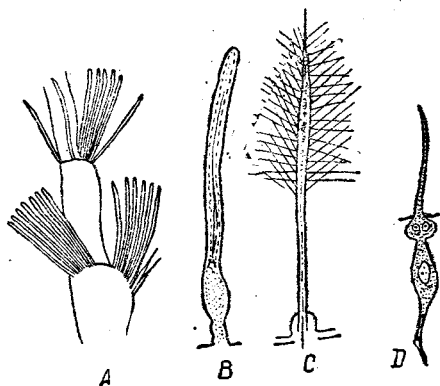


Рис. 89. Чувствительные волоски различных раков. А — *Nebalia*, три членика антенны, первый и второй с эстетасками; В — *Nebalia*, отдельный эстетаск при более сильном увеличении; С — *Aapseudes*, перистый чувствительный волосок; D — *Branchipus*, осязательный волосок (из Ланга).

рует: ток воды поступает в жаберную полость сзади и раздражает ее хеморецепторы.

В наибольшем обилии и разнообразии разворачиваются аппараты обоняния в классе насекомых. Местом их расположения служат сяжки, быть может, в слабой степени и челюстные щупики. Исходной формой обонятельных аппаратов можно считать волосок обыкновенного типа, но с утонченными стенками. Под волоском в гиподерме залегает одна клетка или группа чувствительных клеток, посылающих свои периферические отростки к основанию волоска. Обонятельные волоски обыкновенно бо-

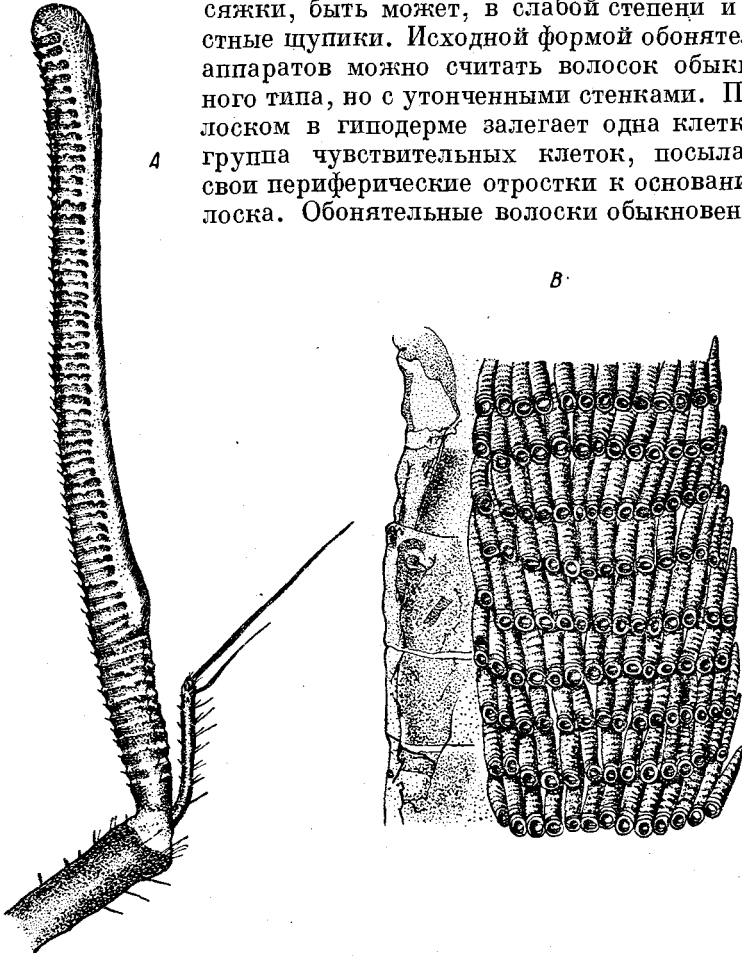


Рис. 90. *Birgus latro*. А — антеннула; большая ветвь обонятельная, малая — осязательная; В — участок антеннулы с многочисленными обонятельными трубочками, которые расположены рядами (по Гармсу).

лее коротки, чем рассеянные вокруг них волоски осязательные, что защищает их от механических повреждений.

Гораздо чаще обонятельные волоски укорачиваются еще более и превращаются в так называемые чувствительные конусы, или колбочки — *базиконические сенсиллы*. Как дальнейшее изменение конусов, можно считать обонятельные ямки с сидящим на дне их кону-

сом — *цёлоконические сенсиллы*. Очевидно, они происходят путем впячивания окружающих конусы участков покровов. У *Hymenoptera* имеются на антеннах органы чувств (вероятно обонятельные), которые по своему рельефу вовсе не выделяются среди остальных покровов антенны. Это так называемые *плакоидные сенсиллы* (рис. 91). Каждая сенсилла представляет собой участок поверхности антенны, иногда обведенный особым хитиновым колечком. Участок имеет продолговатую форму, причем длинная ось его совпадает с продольной осью антенны. На протяжении плакоидной сенсиллы скучены многочисленные группы чувствительных клеток, посылающих к хитиновой кутикуле пучки чувствительных окончаний. Эти пучки проникают в особые поры в кутикуле, затянутые снаружи лишь тонкой мембраной. Один и тот же вид насекомых нередко обладает одновременно несколькими сортами обонятельных аппаратов.

Количество обонятельных аппаратов в значительной мере определяется образом жизни их обладателя. Те *Diptera*, которые посещают навоз или мясо, обладают многочисленными и сложными обонятельными ямками (с сотней и более обонятельных палочек). Растительоядные

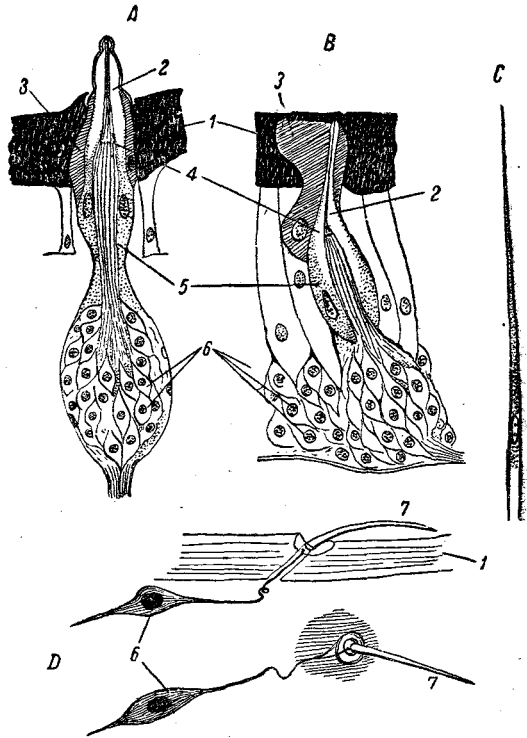


Рис. 91. А — базиконическая сенсилла химического чувства с антенны куколки *Vespa vulgaris*; В — плакоидная сенсилла с антенны пчелы; С — отдельная обонятельная палочка из базиконической сенсиллы *Vespa*; D — осязательные волоски с антенны личинки *Aeschna*.

1 — хитиновая наружная кутикула; 2 — концевая нить; 3 — облегающая клетка; 4 — чувствительный тельца; 5 — трихогенные клетки; 6 — чувствительные клетки; 7 — осязательные волоски (А и С — по Фогелю, В — по Снодграссу, D — по Заварзину).

представители двукрылых (*Tetanocera*, *Trypetina* и др.) имеют всего 2—5 обонятельных ямок на каждой антенне. Особенно велико число простых обонятельных ямок у *Hymenoptera*; так, например, на каждом сязке пчелы насчитывается до 15 000 ямок, и до 200 обонятельных конусов. Очень мало (10—12 на каждый сязок) число обонятельных ямок у стрекоз, что объясняется не-

обычайно сильным развитием у них глаз, служащих для отыскивания добычи.

Как у раков, так и у *Insecta* число обонятельных аппаратов может быть различным у разных полов. В преобладающем большинстве случаев оно больше у самцов, что ставят в связь с функцией отыскивания самок, падающей на долю самца. На антенне самца майского жука насчитывается до 50 000 обонятельных аппаратов, тогда как у самки их всего 8000. В некоторых, специальных, случаях отношения становятся обратными. Так, у самок *Volucella*, которым приходится отыскивать гнезда шмелей для откладки туда яиц, и у самок некоторых наездников (*Ichneumon luctatorius*), откладывающих свои яички в других насекомых, обонятельных конусов значительно больше, чем у самцов.

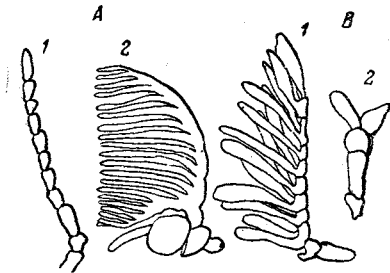


Рис. 92. Усики (1) и максиллярные щупики (2) двух близких видов жуков. А — *Hylecoetus dermestoides*; В — *Hylecoetus flabellicornis* (по Гермеру).

ных сенсилл, рабочая пчела — 5000, а самка от 2000 до 3000. Сяжки насекомых для более удобного размещения на них многочисленных сенсилл, нередко увеличивают свою поверхность, принимая гребенчатую или перистую форму.

Помимо антенн, для обоняния служат до известной степени и челюстные щупики. Анатомически это хорошо показывают два вида жуков из рода *Hylecoetus*. У *H. flabellicornis* сяжки имеют гребенчатую форму, тогда как щупики коротки и обладают простой формой. У *H. dermestoides* сяжки простые, нитевидные, а щупики сильно разрастаются и становятся гребенчатыми (рис. 92), в первом случае обонятельную функцию несут сяжки, во втором — челюстные щупики.

Такие же приблизительно, как у насекомых, обонятельные аппараты, но в меньшем количестве, имеются и на антеннах *Myriapoda*.

Arachnoidea, повидимому, бедно снабжены обонятельными органами. Только у очень немногих форм найдены аппараты, сходные с таковыми *Insecta*. Так, на педипальпах и на первой паре ног у *Solpugidea* имеются обонятельные ямки, очень напоминающие некоторые сенсиллы насекомых. Быть может, обонятельной функцией заведуют и так называемые *лировидные органы*, широко распространен-

Крайне высокие показатели обонятельных способностей дают самцы бабочки *Actias selene*. Мелл (1922) помечал самцов и выпускал их на разных расстояниях от веранды, на которой находились неплодотворенные самки. Среди самцов, выпущенных на волю за 4 км от веранды, вернулось на нее 40%, и даже среди самцов, выпущенных за 11 км от веранды, 26% прилетели к самкам.

У общественных насекомых каждая каста может иметь различное число сенсилл. Трутень пчелы имеет на антеннах 30 000 плакоид-

ные у Arachnoidea (Pedipalpi, Phalangidea, Pseudoscorpionidea, Araneina и Acarina). Они находятся на нижней стороне головогруди, а особенно на конечностях. Это группы щелевидных каналов в хитиновой кутикуле, углубляющихся вплоть до гиподермы. Снаружи отверстие канала затянуто тонкой хитиновой пленкой. Внутри каждого канала имеется периферический отросток лежащей под каналом в гиподерме чувствительной клетки. У Pseudoscorpionidea и Araneina лировидные органы группируются в большие скопления и образуют довольно сложные органы.

У пауков органы химического чувства открыты только в самое последнее время. Blumenthal (1935) показал, что так называемый тарсальный орган, находящийся на спинной стороне последнего членика всех ног, является настоящим хеморецептором (рис. 86, C, D). Тарсальный орган имеет вид ямки в хитине, к которой подходит группа чувствительных клеток со своими окончаниями. При приближении к лапкам паука капли терпентина, гвоздичного масла и др. животное реагирует характерным движением бегства. Чувствительность тарсальных органов уменьшается по направлению от передних ног к задним. Так, самка *Zelotes* реагирует при приближении капли гвоздичного масла к передним тарсальным органам уже через секунду, тогда как при приближении к задним — лишь через 5 секунд.

У клещей сходный с тарсальным органом так называемый Галлеров орган имеется на тибиальном членике передних конечностей; при помощи его клещ *Ixodes* уже на некотором расстоянии избегает пахучих веществ, например ксилола.

Осфрадии

Осфрадии моллюсков могут быть выделены в особую группу органов химического чувства. Судя по тесной связи большинства осфрадиев с жабрами, органы эти служат для определения качества воды, поступающей в мантийную полость, в смысле ее пригодности для дыхания. Осфрадии относятся к числу мантийных чувствительных аппаратов. Чувствительные клетки могут в разных местах внутренней поверхности мантии собираться в группы и образовывать чувствительные сосочки, или бугорки. За счет усиленного развития таких сосочков и возникли, вероятно, осфрадии.

У *Amphineura Placophora* имеется обыкновенно по одному осфрадию по бокам порошницы, рядом с последней парой жабер. У двужаберных *Prosobranchia Diotocardia* и у *Docoglossa* имеется пара осфрадиев, у всех прочих *Gastropoda* сохраняется лишь один левый (первично правый) осфрадий. Осфрадии исчезают совершенно у некоторых наземных *Prosobranchia* (*Helicinidae* и *Cyclophoridae*), у части *Opisthobranchia* (*Pleurobranchidae* и *Nudibranchia*) и у наземных *Pulmonata*. Впрочем, у последних осфрадий присутствует во время эмбрионального развития и даже в первые дни после вылупления. Осфрадии *Gastropoda* получают нервы от париетальных ганглиев.

У Lamellibranchia имеются два осфрадия, расположенных у основания жабер, ближе к заднему концу последних. Осфрадиям отвечают два особых дополнительных ганглия, лежащих в тесном соседстве с висцеральными узлами.

Среди Cephalopoda более или менее несомненные осфрадии сохранились лишь у Tetrabranchiata (*Nautilus*). Между основаниями задней пары жабер у них имеется пара чувствительных бугорков, которые гомологизируют осфрадиям прочих Mollusca. Позади порошицы заметей еще один более крупный бугорок, относительно которого предполагают, что он представляет собой результат слияния двух осфрадиев, отвечающих передней паре жабер *Nautilus*.

Форма и строение осфрадиев весьма разнообразны. Всего примитивнее их устройство у Prosobranchia Diotocardia. У *Fissurella*, например, осфрадиев вообще еще нет. У других форм осфрадии тоже не дифференцировались в особые органы, но представляют собой скопления нервно-эпителиальных клеток, расположенные по ходу жаберного нерва у основания жабры. У некоторых Gastropoda осфрадий представлен явственным бугорком, лежащим у основания ктенидия. В других случаях он принимает форму продолговатого валика, а у *Cassidaria* обе стороны валика приобретают многочисленные вырезки, которыми валик с каждой стороны надрезывается на 125—150 плоских листочков. Такие осфрадии приобретают сильное, хотя и чисто внешнее сходство с жаброй. У *Natica*, *Cerithium* и Strombidae указанные листочки в свою очередь становятся древовидно ветвистыми.

ОРГАНЫ ВКУСА

Вкусовые органы представлены у Evertebrata или отдельными чувствительными клетками, или сенсиллами, расположенными в ближайшем соседстве со ртом, в самой ротовой полости или, наконец, на околоротовых конечностях. Они вполне походят по строению на обонятельные сенсиллы и могут не подвергаться особому рассмотрению. Особенно это сходство видно у таких животных, где вкусовые аппараты развиты наиболее хорошо, а именно — у насекомых. У них на челюстных и нижнегубных щупиках, а также на других частях ротовых придатков имеются многочисленные чувствительные конусы и ямки того же типа, как обонятельные, но принимаемые здесь за органы вкуса.

По своему строению органы вкуса насекомых относятся к целоноконическим сенсиллам. Вкусовые сенсиллы размещаются на челюстных щупиках, а иногда и в ротовой полости (Hemiptera, Lepidoptera), где скопление их образует особый вкусовой орган, иннервируемый от тритоцеребрума. Особенно интересно нахождение вкусовых сенсилл на подошвах лапок у некоторых дневных бабочек (*Pyrameis atalanta* и др.), питающихся соком, вытекающим из деревьев, и у некоторых мух (*Calliphora*, *Lucilia*). Если лапки *Pyrameis atalanta* намочить сахарной водой, то бабочки тотчас же расправляют жоботок, готовясь к приему пищи (по M i n n i c h, 1921). Смачивание

лапок водой не вызывает разворачивания хоботка. Голодные бабочки обнаружили по отношению к раствору сахарозы чувствительность в 256 раз более тонкую, чем язык человека. Вкусовые способности пчел установлены опытами Frisch.

ОРГАНЫ ЗРЕНИЯ И ВОСПРИЯТИЯ СВЕТОВЫХ ОЩУЩЕНИЙ

Кроме губок (Spongia), они распространены во всех типах животного царства, не исключая и Protozoa.

Самой существенной и основной частью всех органов зрения являются, конечно, ретинальные клетки, которые и представляют собой светочувствительный элемент глаза. Эти клетки всегда принадлежат к типу первичных чувствительных клеток.

В ретинальных клетках, в свою очередь, перципирующим элементом служит не вся клетка целиком, а определенный участок ее, палочка, колбочка, или штифтик (Stiftchen), которые имеются в единственном или множественном числе. Почти столь же постоянной частью глаза можно считать пигментную обкладку, защищающую глаз от избыточного количества света. Менее постоянна хрусталик, собирающий на перципирующих частях ретинальных клеток световые лучи. Еще менее обязательно для глаза присутствие отражательных поверхностей (в роде tapetum, argentea), защитных оболочек, глазодвигательных мышц и аппаратов, приспособляющих глаз к зрению вдаль и на близком расстоянии, на свету и во тьме.

В деталях своего строения светочувствительные аппараты Metazoa столь разнообразны, что могут быть разбиты на несколько категорий, характерных теми или иными своими морфологическими особенностями. Эти категории удобнее рассмотреть уже после разбора фактического материала.

Помимо анатомического, к ним применимо и физиологическое разделение, которое впервые пытается установить H a t s c h e s k (1888—1891) в своем богатом идеями учебнике зоологии. Его деление оказалось столь удачным, что удерживается в главных чертах и поныне. Он делит органы зрения на Richtungsaugen (их можно называть *фотоскопическими* глазами), которые отличают только свет от тьмы, и Bildaugen (*зйдоскопические* глаза); последние дают возможность животному различать, помимо света и тьмы, также и форму окружающих его предметов. Такие глаза бывают построены либо по типу камеры-обскуры, либо обладают мозаичным зрением.

В e e r, пытавшийся изменить классификацию глаз, меняет в сущности лишь терминологию. А именно: он дает органам, отличающим свет от тьмы, направление падающих на сетчатку лучей, а также, быть-может, движущиеся в поле зрения объекты, название Photirorgane, тогда как Bildaugen Г а т ч е к а превращаются у Б e e р а в Idirorgane.

H e s s e (1903), обсуждая классификацию органов зрения, придерживается общепринятого деления. Он только устанавливает для

глаз типа камеры-обскуры дальнейшее подразделение на глаза с аккомодацией и на глаза без таковой.

Фотоскопические глаза *Hesse* в настоящее время подразделяет на несколько категорий низшего порядка, смотря по степени их зрительных способностей. В одних случаях глаз отличает лишь свет от тьмы, т. е. различные степени интенсивности света. В других случаях глаз может, кроме того, служить для различения направления, откуда падает свет (*Richtungsaugen*), или же специально приспособлен к различению движущихся предметов. В самых сложных случаях глаз является органом полноценного зрения, различая форму, величину, окраску и расстояние находящихся в поле зрения объектов.

ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ (COELENTERATA)

Среди *Coelenterata* зрительные органы найдены только у свободно-подвижных форм, да и то не у всех, а лишь у медуз, тогда как гребневники (*Stenophora*) лишены их.

Этот низший тип *Metazoa* обнаруживает у разных своих представителей и наиболее просто устроенные органы зрения. Среди гидромедуз далеко не все, а лишь так называемые *Ocellatae* обладают глазами. Среди сцифомедуз глаза отсутствуют лишь у *Tesseridae*.

У всех медуз глаза располагаются по краям зонтика. У гидромедуз они залегают у основания щупалец, у сцифомедуз на особых чувствительных колбах, или *ропалиях*, которые представляют собой видоизмененные краевые щупальца. У гидромедуз глазки обычно расположены поодиночке, у сцифомедуз один ропалий может нести несколько глаз, и притом разной степени сложности строения.

Самый простой тип глаз, это *глазные пятна*, находимые как у многих гидромедуз (*Oceania*, *Syncoryne*, *Turris*, *Bougainvillea*), а также иногда и на ропалиях сцифомедуз (например у *Aurelia* по Ш е в я к о в у). Глаз такого типа (рис. 93, А) лежит целиком на одном уровне с окружающим его эктодермальным эпителием и неясно отграничен от последнего. Собственно глаз отличается от окружающего эпителия только своим составом не из обыкновенных эпителиальных клеток, а из двух сортов элементов. Это, во-первых, длинные веретеновидные *ретикулярные клетки*, которые одним своим заостренным концом направлены кнаружи, другим же продолжаютяся в нервное зрительное волокно. С этими клетками чередуются и их окружают менее длинные клетки с черным, красновато-черным или красным пигментом.

Первое усложнение, наблюдаемое в глазах медуз, состоит в том, что глазное пятно превращается в *глазную ямку*, или *глазной бокал* (рис. 93, В; рис. 94). Глазная ямка есть слегка вмященное глазное пятно, а бокал есть несколько более глубокая глазная ямка. Бокальчатые глаза имеются, например, в числе двух пар на боковых сторонах ропалия *Charybdea* (по Ш е в я к о в у). Это глубокие впячивающая эпителия, выстланные вышеупомянутыми двумя сортами клеток. Полость впячивания занята студенистым или желеобразным веще-

ством, которое Ш е в я к о в называет стекловидным телом и считает за приспособление, защищающее сетчатку от механических раздраже-

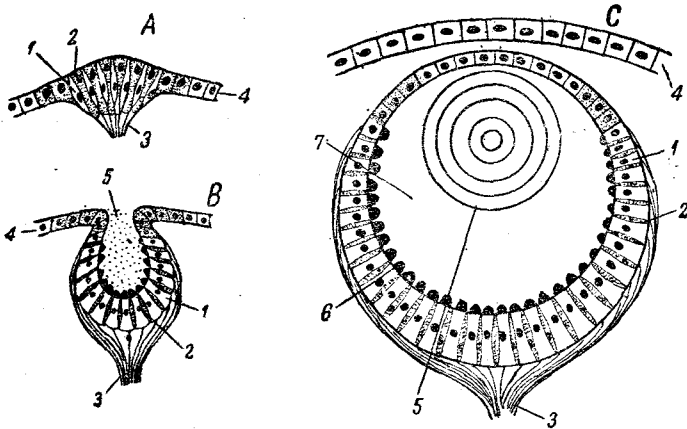


Рис. 93. Схема строения глаз гидромедуз. А — глазное пятно; В — глазная ямка; С — глазной пузырь.

1 — зрительная клетка; 2 — пигментная клетка; 3 — нерв; 4 — эпителий; 5 — хрусталик; 6 — светочувствительные палочки; 7 — стекловидное тело (из Б ю ч л и).

ний. Между прочим, и самый процесс впячивания глазного пятна несомненно играет ту же предохранительную роль.

Интересное видоизменение этого типа глаз дает бокальчатый глаз ропалиев *Aurelia* (Ш е в я к о в). Во-первых, глаз лежит не

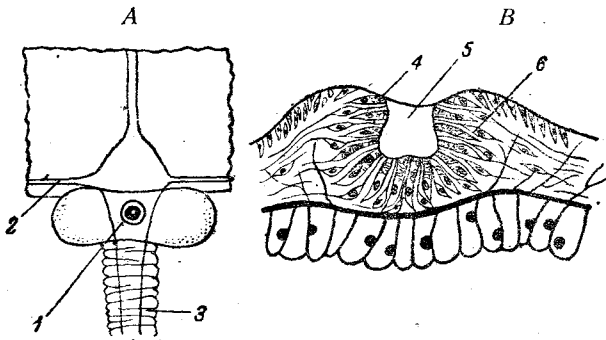


Рис. 94. Строение глаз гидромедуз (*Sarsia*). А — отрезок края зонтика; В — разрез через глазок.

1 — глазок; 2 — кольцевой канал; 3 — щупальце; 4 — пигментная клетка; 5 — стекловидное тело; 6 — зрительная клетка (из Б ю ч л и).

в самом эпителии, а непосредственно под ним. Во-вторых, глазной бокал *Aurelia* не однослойен, а двухслойен. Дело в том, что сетчатка глаза, или его светочувствительный слой, состоит только из одного сорта, а именно ретинальных клеток. Пигментные клетки, имеющиеся в глазу других описанных нами медуз, здесь отсутствуют. Взамен

этого пигмент скопляется в той части выстилки эндодермального радиального канала, продолжающегося внутрь ропалия, которая непосредственно прилегает внутри к ретине глаза. Таким образом ретина такого глаза подостлана вторым слоем клеток пигментных, которые как бы образуют наружную обкладку бокала. Эти клетки несут двоякую функцию. С одной стороны, они входят в состав стенки радиального канала, т. е. одного из ветвлений кишечника, с другой стороны, прилегая своими основаниями к скоплению ретинальных клеток, они образуют изоляционную обкладку глаза. Интересно, что при этом в построении глаза принимают участие оба зародышевых листка — и эктодерма (ретинальные клетки) и эндодерма (пигментные клетки). Глаз *Aurelia* обладает еще одной особенностью. У всех медуз чувствительная палочка каждой ретинальной клетки находится на том конце последней, который обращен наружу, к источнику света, тогда как внутренний, более глубоко лежащий конец ретинальной клетки продолжается в нервное волокно. У *Aurelia* имеется как раз обратное. Ретинальные клетки смотрят своими несущими чувствительную палочку концами внутрь эндодермального пигментного бокала, значит — прочь от поверхности тела и источника света. Зрительные же волокна отходят от концов ретинальных клеток, обращенных к наружному эпителию. Повидимому, во время развития глаза происходит изменение первоначального положения ретинальных клеток, которые заворачиваются своими наружными светочувствительными концами внутрь тела. По тому же типу, как будто, устроены и глаза некоторых гидромедуз (сравни описание *Tiaropsis* по Линко).

Только что описанные два различных типа расположения светочувствительных палочек или их гомологов в ретинальных клетках являются основными типами, которые повторяются, чередуясь, у отдельных групп животного царства. Этим отличием пользуются для установления двух различных категорий зрительных аппаратов. Глаза, построенные по образцу глаз большинства медуз, называют глазами *необращенными*, или *неинвертированными*. Органы зрения, в которых ретинальные клетки обращены своими светочувствительными концами прочь от источника света, носят название *обращенных*, или *инвертированных* глаз. Как мы видим, оба типа глаз встречаются, начиная с низших представителей животного царства. Теоретически рассуждая, мы должны признать глаза неинвертированные более примитивными, чем инвертированные, которые произошли путем изменения первичного положения ретинальных клеток. Это доказывается тем, что чувствительный конец основного типа чувствительных клеток, а именно осязательных, обращен всегда к наружной поверхности кожи. Такое же положение имели, очевидно, и клетки наиболее примитивных органов зрения.

Возвратимся теперь к описанию дальнейшего усложнения неинвертированных глаз у медуз. Глазной бокал совершенствуется появлением светопреломляющего тела. У *Lizzia*, *Cladonema*, *Eleutheria* и других гидромедуз, у *Nausithoë* (по Саггере) из сцифомедуз —

тонкая общая кутикула, одевающая поверхность эпителия, над глазом утолщается и образует двояковыпуклый, почти шаровидный хрусталик. Здесь, следовательно, хрусталик имеет кутикулярное происхождение.

Однако среди сцифомедуз встречаются глаза еще более сложного строения, лучше всего исследованные у *Charybdea* (Шевяков). На каждой из четырех граней высокого зонтика *Charybdea* находится по особой нише, внутри которой сидит на тонкой ножке булавовидный ропалий. Кроме статоциста и двух пар простых бокальчатых глаз, ропалий *Charybdea* несет на себе два расположенных по продольной оси его друг за другом гораздо более крупных глаза (Linsenauge по Шевякову). В этих органах глазной бокал, все более углубляясь, отшнуровывается от покровов и замыкается в *глазной пузырь* приблизительно шаровидной формы (рис. 95). Пузырь лежит непосредственно под эпителием, который над глазом утончается и образует нежную роговицу. Дно и боковые стенки пузыря состоят из уже знакомых нам двух типов клеток, причем ретинальные продолжают в тонкие чувствительные палочки, далеко вдающиеся к центру пузыря.

Наружная стенка пузыря образует шаровидное утолщение, которое получается путем сильного вытягивания ее клеток в направлении их продольной оси. Получается хрусталик, состоящий из периферических колбовидных и центральных вытянутых клеток. В месте перехода хрусталика в остальную стенку пузыря последняя образует поясok пигментных клеток, которому *Claus* дает наименование радужины (*iris*).

Внутренность глазного пузыря *Charybdea* выполнена бесструктурным стекловидным телом, которое по Шевякову является продуктом выделения пигментных клеток ретины, а по *Sopant*

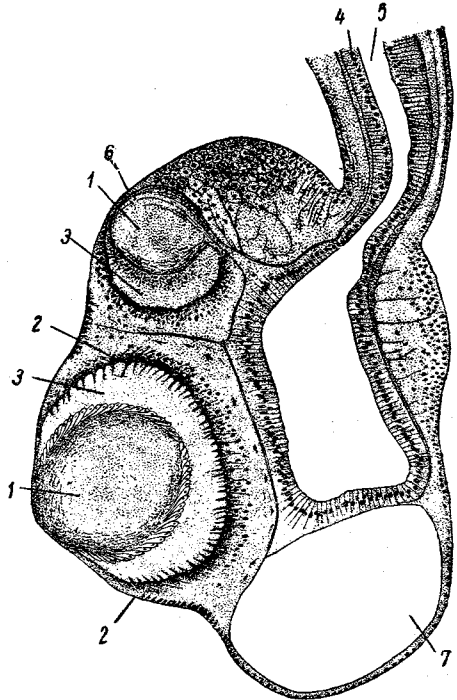


Рис. 95. Продольный разрез через ропалий *Charybdea*. Налево разрез прошел через два главных глаза; пустота внизу ропалия обозначает статоцист, статолит которого растворился при консервировании.

1 — хрусталик; 2 — сетчатка; 3 — стекловидное тело; 4 — эндодермальная выстилка продолжающегося в ропалий радиального канала (5); 6 — эпителий ропалия; 7 — полость статоциста (по Шевякову).

образовано непосредственным продолжением пигментных клеток внутрь глаза. Последнее толкование, впрочем, мало вероятно.

Интересно, что у группы сцифомедуз, вторично приспособившихся к сидячему образу жизни (*Lucernaria*, *Haliclystus* и др.), ропалии становятся рудиментарными, превращаются в своеобразные пуговчатые органы прикрепления, а единственный глаз, сохраняющийся на них, имеет характер простого глазного пятна. Весьма вероятно, что эта простая форма зрительного аппарата является результатом вторичного упрощения, под влиянием сидячего образа жизни.

Вообще, несмотря на простоту организации Coelenterata и относительно несложность их органов чувств, зрительные органы данной группы представляют много интересного в сравнительно-анатомическом отношении.

Во-первых, мы встречаемся здесь с основной исходной формой всех зрительных аппаратов — *глазным пятном*. Во-вторых, эволюция глазного пятна идет среди медуз по двум различным направлениям. Один тип изменения, наиболее распространенный, заключается в простом впячивании покровов при сохранении первичного положения ретинальных клеток светочувствительными концами наружу — *глазные бокалы*. Другой тип, безусловно доказанный покамест лишь для *Aurelia*, определяется погружением клеток ретины под эпителий, причем их наружные, светочувствительные концы обращаются внутрь — получается первый пример инвертированного глаза.

При дальнейшем усложнении глазные бокалы превращаются в глазные пузыри, что большей частью сопровождается дифференцировкой хрусталика. В пределах одной и той же группы, а именно сцифомедуз, наблюдается наличие двух разных типов хрусталика, типов, которые будут нам затем встречаться в разных отделах животного царства: 1) хрусталик неклеточного, кутикулярного, и 2) клеточного состава.

Наконец, уже у кишечнополостных выступает с полной яркостью правило, по которому органы чувств сильнее развиты у свободно-подвижных форм, чем у сидячих. Будучи хорошо развиты у медуз, глаза отсутствуют у сидячих полипов и становятся рудиментарными у медуз, перешедших к прикрепленному образу жизни.

ТИП ЧЕРВЕЙ (VERMES)

Классы Turbellaria и Trematodes

Среди Platodes лентецы вовсе не имеют глаз, среди Trematodes глаза во взрослом состоянии встречаются лишь у Monogenea, зато среди Turbellaria они широко распространены.

Глаза Turbellaria обыкновенно парны, причем число их варьирует от одной пары (многие Triclada, Alloecoela, Rhabdocoela и Acoela) до 100 (*Polycoelis*) или даже до нескольких сот (*Polyclada*). Наибольшим количеством глаз обладают вообще *Polyclada*, где число глаз никогда не спускается ниже 14 (*Aceros inconspicuus*).

В своем положении глаза большей частью связаны с мозгом (большинство Triclada, Rhabdosoela, часть Polyclada), причем у Polyclada (Cotylea) часто отличают глаза мозгового поля от двух собственно мозговых глаз, которые вплотную прилегают к передней стенке мозга. Однако есть случаи, когда, помимо мозговых глаз или взамен их, имеются глаза либо при основании пары спинных щупалец (*Planosera*), либо по всему переднему краю тела, окаймляющие последний (*Anonymus*, *Polycelis*). Где бы они ни находились, глаза лежат глубоко в паренхиме, под базальной перепонкой, отделяющей эпителий от кожно-мускульного мешка. Глаза Turbellaria и вообще Platyodes устроены строго по одному типу, образуя, однако, очень строй-

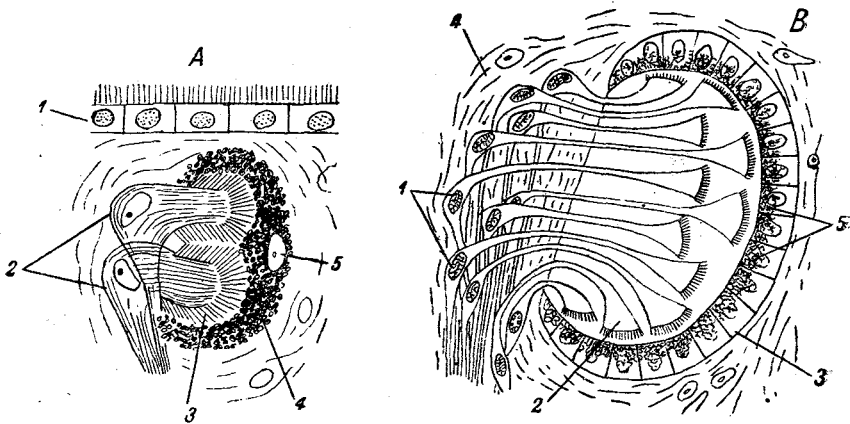


Рис. 96. Глаза Turbellaria Triclada.

А — разрез через глаз *Planaria torva*. 1 — наружный эпителий тела; 2 — зрительные клетки; 3 — их концы, снабженные чувствительными штифтиками; 4 — пигментная клетка; 5 — ядро ее. В — схема глаза *Planaria gotosephala*. 1 — тела зрительных клеток; 2 — вздутые концы их с чувствительными штифтиками; 3 — слой пигментных клеток; 4 — окружающая глаз паренхима; 5 — пигмент (по Гессе).

ный ряд постепенных усложнений и вновь упрощаясь у паразитических Trematodes.

Лучше всего изучены глаза Turbellaria Triclada (рис. 96). Они чаще всего состоят из двух глазных бокалов, которые обращены своими отверстиями не кверху, а в стороны. Нессе (1897) объясняет такое расположение бокалов образом жизни данных червей. Они ползают под листьями и сучками, упавшими в воду, а также под камнями, т. е. в таких условиях, когда свет легче всего попадает к ним именно с боков.

По степени сложности строения Нессе делит глаза Triclada на три категории, в которые можно уместить и глаза всех прочих Turbellaria и Trematodes. Первая категория группируется вокруг *Planaria torva*. Глаз состоит прежде всего из пигментного бокала, образованного единственной пигментной клеткой с черными мелкими зернышками в плазме (рис. 96). Воспринимающая часть зрительного

аппарата состоит из трех вытянутых в длину ретинальных клеток, которые своими свободными концами вдаются глубоко внутрь бокала. На месте своего выхождения из бокала клетки несколько перетягиваются, а затем вновь расширяются и в этом расширении содержат ядро. За ядром ретинальные клетки опять суживаются, переходя в зрительные нервные волокна, которые загибаются наружу и книзу и идут к мозгу. Нервные волокна состоят из тончайших фибрилл, продолжающихся внутрь клетки, где они огибают ядро и идут к направленному внутрь бокала свободному концу клетки. Здесь свободный край ретинальной клетки обнаруживает любопытную правильную исчерченность, которая замечалась многими авторами, но впервые была правильно истолкована Н e s s e. Он изображает как бы частокол тонких палочек, «Stiftchen», которые считает жерципирующими частями клетки и приравнивает их палочкам и колбочкам глаза *Vertebrata*. По представлению Н e s s e, каждая нервная фибрилла, достигая края клетки, превращается там в один из штифтиков. Гомология штифтиков *Turbellaria* палочкам глаз позвоночных теперь общепризнана, переход же фибрилл в штифтики требует еще проверки.

К этой же категории примыкают глаза *Polypoelias*, которые могут быть даже еще проще устроены, ибо часть многочисленных глаз этой турбеллярии содержит всего по 1 или по 2 ретинальных клетки, в остальном же строении сходится с глазами *Planaria torva*. Наконец, тот же план строения наблюдается и в глазах *Trematodes*. Среди *Trematodes* глазами обладают лишь их мерцательные личинки, или мирацидии, и некоторые церкарии, а кроме того глаза сохраняются на всю жизнь у многих *Monogenea*, причем чаще всего глаз две пары, и лежат они поблизости от мозга. Лучше всего исследованы глаза *Tristomum molae* (Lang, 1881, Hesse) и *Polystomum integerrimum* (Zeller, Hesse, André, 1910). Глаз опять-таки состоит из одноклеточного пигментного бокала (буроватого, по A n d r é янтарного цвета) и одноклеточной ретины с великолепно выраженной каймой штифтиков. Нервные волокна обоих глаз вскоре сходятся и идут параллельно, образуя общий зрительный нерв. Интересно, что такие глаза даже у форм, всю свою жизнь проводящих в темноте, внутри животного-хозяина (*Polystomum*), сохраняют все характерные составные части глаза *Turbellaria*. Это особенно любопытно по отношению к пигментному бокалу, который ведь в сущности представляет собой экран для защиты глаза от несуществующих в мочевом пузыре лягушки (где живет *Polystomum*) лучей света. Это тем более странно, что у свободно живущих *Turbellaria* пигмент глаз (по V e r n i n g e r) при содержании животных в темноте довольно скоро исчезает. A n d r é даже ставит вопрос, не имеет ли янтарно-желтый, сильно преломляющий свет пигмент глаза *Polystomum* иного значения, чем черный пигмент глаз *Turbellaria*.

Вторую категорию глаз *Triclada* мы находим, согласно Н e s s e, у *Dendrocoelum lacteum*. При единственной клетке пигментного бокала

глаза *Dendrocoelum* обладают тремя-четырьмя десятками ретиальных клеток. Кроме того, части этих клеток, помещающиеся внутри бокала, дифференцируются в цилиндрические «зрительные колбы» (не смешивать с колбочками глаза позвоночных) с каймой из штифтиков. Того же типа глаза *Dendrocoelum punctatum*, но пигментный бокал образован здесь несколькими клетками.

Та же черта характеризует и третью категорию глаз *Triclada*, представленную глазами *Planaria gonosephala* (рис. 96). Эти глаза, однако, крупнее и содержат 160—200 ретиальных клеток. Кроме того, зрительные колбы *Planaria gonosephala* имеют очень вздутую, воронкообразную форму, с множеством штифтиков на их свободном крае.

Rhabdосоela, исследованные Нессе (род *Derostoma*), приближаются по числу ретиальных клеток (3) к *Planaria torva*, хотя пигментных клеток в них несколько.

Глаза *Polyclada (Leptoplana)*, судя по Ланг (1881) и Нессе, представляют странную смесь прогресса и примитивности. С одной стороны, они обладают единственной пигментной клеткой, с другой стороны — многочисленные клетки их ретины не лежат так беспорядочно, как у *Triclada*, но складываются в правильный эпителий, как в типичном глазе с хорошо развитой сетчаткой.

Строение глаз столь характерно для отдельных форм, что может служить в качестве хорошего систематического признака. Так, Вејдовску сомневался в самостоятельности рода *Dendrocoelum*, однако строение глаз вполне подтверждает его родовую самостоятельность.

Ход развития глаз в пределах класса *Turbellaria* толковался различно. Саггье производит более сложные глаза слиянием нескольких простых. Однако Нессе справедливо возражает, что этому противоречит единственная пигментная клетка глаза *Dendrocoelum lacteum*. В представлении Нессе процесс усложнения глаза шел так. Исходная форма — глаз, состоящий из 1 пигментной и 1 ретиальной клетки. Далее наступает умножение числа ретиальных клеток. Это умножение заставляет пигментный бокал раздаться и приводит его к многоклеточности. Иногда такой сложный глаз может распасться на несколько частей, и тогда получают многоглазые аномалии (*Planaria gonosephala*). Быть-может, этот же процесс лег в основу возникновения многоглазого рода *Polycyelis* среди прочих двуглазых *Triclada*.

Общая всем *Platodes* весьма важная морфологическая черта заключается в том, что светочувствительные, усаженные штифтиками концы ретиальных клеток смотрят внутрь бокала, т. е. отворочены прочь от источника света. Следовательно, глаза *Turbellaria* принадлежат к числу инвертированных глаз, напоминая этим зрительный аппарат *Aurelia* среди медуз.

Нельзя обойти молчанием любопытный факт, обнаруженный Нессе по отношению к глазам *Triclada* и *Polystomum*. Расщипывая на предметном стекле свежие, живые глаза, удается видеть, что

зрительные колбы ретинальных клеток окрашены в розовый цвет, постепенно бледнеющий на свету. Внутренность глаза *Polystomum* тоже отликает красным цветом. Н е s s e приводит эти факты в связь с зрительным пурпуром глаза позвоночных, т. е. пигментом, разложение которого светом играет громадную роль в зрительном процессе. Более яркий свет воспринимается в качестве такового именно потому, что он быстрее разлагает зрительный пурпур.

Опыты над турбелляриями указывают на их отрицательный фототаксис. При освещении червей последние тотчас приходят в беспокойство и начинают отыскивать какой-нибудь темный уголок. У экземпляров с обрезанным позади глаз передним концом тела светобоязнь сильно понижается, но все же не исчезает вполне. Это показывает, что и при отсутствии глаз свет действует на поверхность тела ресничных червей.

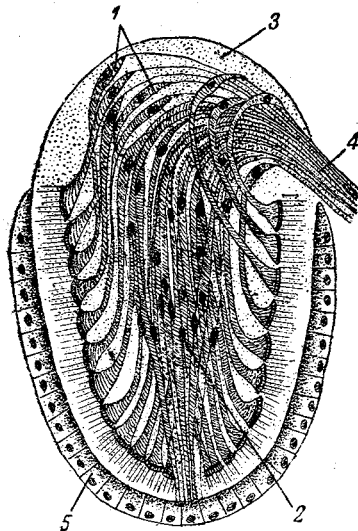


Рис. 97. Схематический разрез через глаз немертин *Drepanophorus*.

1 — зрительные клетки; 2 — нитевидные зрительные клетки; 3 — оболочка глаза; 4 — зрительный нерв; 5 — пигментные клетки (по Гессе).

Исследованные Н е s s e два рода, *Eupolia* и *Drepanophorus*, разнятся друг от друга по сложности строения глаз. *Eupolia* приблизительно подходит к типу *Dendrocoelum punctatum*. Крупные глаза *Drepanophorus* (рис. 97) сложнее дифференцированы. Глубокий пигментный бокал их состоит из очень многих клеток, а ретинальные клетки *Drepanophorus* двух сортов. Большинство их устроено, как у *Planaria torva*, с ворочатым расширением на вдающемся в пигментный бокал конце и с отходящей от этого расширения густой щеткой штифтиков. Однако, кроме этих клеток, по оси пигментного бокала залегает еще несколько тоненьких веретеновидных клеток, которые и проксимально и дистально вытягиваются в волокно. Проксимальное волокно

при отсутствии глаз свет действует на поверхность тела ресничных червей. Разные формы в различной степени реагируют на свет, причем, например, *Dendrocoelum* более чувствителен, чем *Planaria gonoccephala*, хотя глаза его устроены проще. Даже относительно *Platodes* с наиболее сложно устроенными глазами вряд ли можно предполагать, что последние служат для различения предметов. Это фотоскопические глаза, позволяющие отличать свет от тьмы и направление, откуда световые лучи падают на животное.

Класс Nemertini

По наблюдениям Н е s s e немертин в отношении глаз (рис. 97) входят в круг *Platodes*, что, быть может, свидетельствует в пользу их родства с *Turbellaria*.

идет к мозгу, дистальное, подобно штифтикам, заканчивается на шигменте глаза. В 1897 г. воронковидные расширения ретиальных клеток неправильно рассматривались В ü r g e r как кристаллические конусы, т. е. аппараты, служащие для концентрации световых лучей на сетчатке.

Глаза Nemertini, подобно таковым Turbellaria, отличаются большой пластичностью. Так, Р и м с к и й - К о р с а к о в (1910) сообщает, что глаза пресноводной немертины *Stichostemma graecense* в молодом возрасте имеются в числе трех пар, потом число их низводится до двух пар, а позднее, делением задней пары, вновь достигает трех пар. Кроме того, наблюдаются и индивидуальные сильные колебания в расположении глазного пигмента. Число глаз у немертин варьирует от двух (*Amphiporus bioculatus*) и до 200 (*A. polyommatus*). У большинства Protonemertini и Mesonemertini глаза совсем отсутствуют.

Класс Nematodes

Среди круглых червей только немногие свободно живущие формы обладают на переднем конце тела, под кутикулой, небольшими парными пигментными пятнами, которые принимаются за рудиментарные органы зрения. В некоторых случаях (*Monhystera*, *Leptosomatum* и др.) глаза имеют вид настоящих бокалов с линзой (рис. 98). У других форм заметно бокаловидное скопление пигмента, но линза отсутствует (*Phanoderma*).

Наконец, иногда по бокам пищевода расположены более или менее неправильные пигментные скопления разного цвета, которые тоже принимаются (по праву ли?) за светочувствительные приспособления (*Chromadoridae*, *Desmoscolecidae*). Глазки расположены всегда впереди нервного кольца, причем в одних случаях они тесно связаны с пищеводом, тогда как в других представляют самостоятельные образования, лежащие по бокам от пищевода.

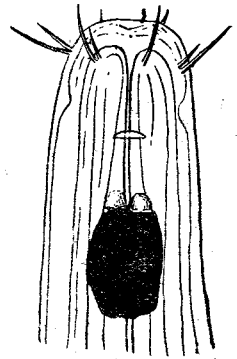


Рис. 98. Передний конец тела *Encheliidum japonicum* (Nematodes Enoptidae). Передняя часть пищевода окружена красной пигментной муфтой, из которой торчат вперед два шаровидных хрусталика (по Ш т е й н е р у).

Класс Polychaeta

Среди Polychaeta наблюдается сильное различие зрительных органов, с одной стороны — у придонных и планктонных хищников, с другой — у роющих в илу или прячущихся в трубках форм. Глаза хищников дают стройный ряд постепенного усложнения одного и того же основного типа зрительного аппарата, расположенного всегда в тесном соседстве с мозгом, на головном сегменте. Напротив,

у роющих или сидячих форм встречается несколько разных типов глаз, и притом на самых разнообразных частях тела. Это обстоятельство можно, по нашему мнению, объяснить следующим образом. У хищников глаза свойственны им по всему их образу жизни, имеют общее начало (от прародителей *Eggrantia*) и общее, одинаковое развитие. Сидячие, трубчатые формы *Polychaeta* происходят от хищных, причем переход к неподвижному образу жизни повлек за собой утрату органов зрения (42 из 106 неаполитанских видов сидячих *Polychaeta* вовсе лишены глаз). Затем отдельные формы, представители разных семейств, начинают каждая на свой лад вырабатывать в себе новые органы зрения, более приспособленные, чем прежние глаза, к изменившимся условиям существования — глаза формируются разным способом и на разных местах тела.

Глаза хищных *Polychaeta* по типу строения более напоминают собой таковые медуз, чем плоских червей, хотя и отличаются во многих деталях от глаз *Coelenterata*. Это сильно углубившиеся, почти отшнуровавшиеся от эпителия глазные бокалы, которые часто превращаются в замкнутые глазные пузыри. Глаза неинвертированные, т. е. светочувствительные концы ретинальных клеток обращены к источнику света. Так, у *Eunice*, *Syllis*, *Hesione* и *Phyllodoce* глазные бокалы сильно втянулись, но еще не отшнуровались. У *Nereis* они уже замкнулись в пузыри, но еще лежат под самой кожей. Глаз чаще всего одна, реже две пары, еще реже три (*Syllis sexoculata*) пары, и лежат они над мозгом.

Типичной формой глаза хищных *Polychaeta* являются глаза *Nereis*, неоднократно бывшие предметом подробных исследований (Нессе, 1899, и др.). Они имеют вид четырех лежащих под самой кожей замкнутых пузырей. Наружный эпителий образует над пузырями прозрачную «наружную роговицу». Небольшой участок самого пузыря, прилегающий к коже, лишен пигмента, прозрачен и дает так называемую «внутреннюю роговицу». Вся остальная стенка пузыря богата снабжена пигментом и представляет собой сетчатку. Последняя состоит из двух сортов клеток: зрительных, или ретинальных, и секреторных. Первые больше, они более толстые, не особенно густо окружены пигментом и несут на своем внутреннем конце светочувствительную «палочку». Впрочем, это не палочка, а полая трубка, внутри которой проходит тонкое волокно, принимаемое Нессе за нервную фибриллу. Трубочки могут у разных видов иметь весьма различную длину. Секреторные клетки более узки, густо окружены пигментом и вытягиваются на своих внутренних концах в тонкие нити секрета, направляющиеся к центру глаза. Здесь все эти нити сливаются в общее шаровидное тело, которое большинством авторов именуется хрусталиком. По мнению Нессе, правильнее называть его просто «светопреломляющим тельцем», ибо хрусталик обычно характеризуется более резкими контурами и большей плотностью. Однако подобный критерий слишком произволен, тем более, что у *Phyllodoce* сам Нессе считает возможным называть хрусталиком тельце, образуемое совершенно тем же способом за счет выделе-

ния секреторных клеток. Количество секреторных клеток обыкновенно довольно велико, но иногда (у *Phyllodoce*) низводится всего до одной, но зато очень крупной клетки.

Если глаз две пары, то разные части их сетчатки нередко бывают различного строения. Так, у *Platynereis dumerili* в передней паре глаз светочувствительные палочки достигают наибольшего развития на внутренней и задней части сетчатки, так что эти глаза смотрят преимущественно вперед и в стороны. В задней паре глаз палочки сильнее развиты на передней и внутренней стенках глаза: значит эти глаза глядят преимущественно вверх и в стороны.

Очень интересные добавочные брюшные глазки (рис. 103, В) имеются у некоторых свободноподвижных Eunicidae. У палоло (*Eunice viridis*), задняя половина которого, набитая полыми продуктами, отрывается и всплывает на поверхность воды для размножения, посреди брюшной стороны каждого сегмента имеется непарное пигментное пятно. Этот глазок состоит из округлой группы зрительных клеток, принадлежащих субэпителиально расположенному брюшному нервному стволу. Снаружи ретинальные клетки прикрыты плоским кутикулярным хрусталиком, внутри подостланы слоем пигментных клеток кожи. Эти брюшные глазки, очевидно, приспособлены к свободно плавающей фазе жизни *Eunice*.

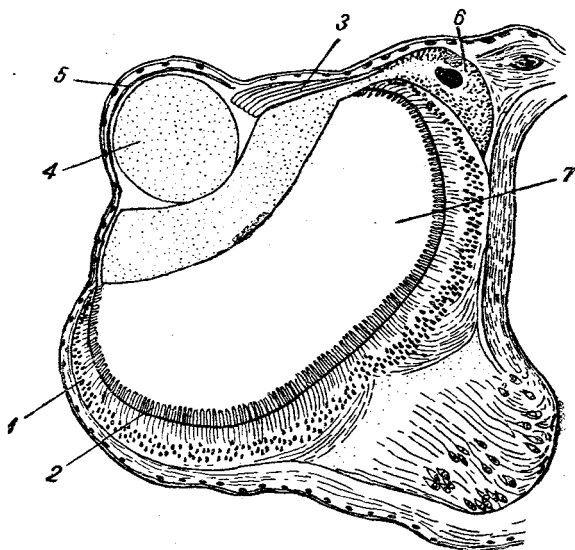


Рис. 99. Глаз *Vanadis formosa*.

1 — сетчатка; 2 — чувствительные палочки зрительных клеток; 3 — Греффовский орган; 4 — хрусталик; 5 — роговица; 6 — железистая клетка, выделяющая переднее стекловидное тело; 7 — заднее стекловидное тело (по Гессе).

Вышей сложности достигают глаза этого типа у плавающих хищников из семейства Alciopidae (Greff, Hesse, 1899, Demoll, 1909). Помимо своих громадных размеров, глаза Alciopidae (рис. 99) отличаются прежде всего присутствием не только шаровидного хрусталика, но еще и особого *стекловидного тела*, и притом двойственного характера и происхождения. Переднее стекловидное тело есть продукт единственной громадной железистой клетки, лежащей на экваторе глазного пузыря. Заднее стекловидное тело, занимающее внутреннюю, большую часть пузыря, гораздо более жидкой конси-

стенции, чем переднее, и вероятно образуется за счет выделения многочисленных тонких секреторных клеток, вклиненных в сетчатку. Впрочем, по Demoll, железа, выделяющая стекловидное тело, многоклеточна, а секреторные клетки в глазу *Alciopre* отсутствуют. В ретиальных клетках Нессе описывается удивительное устройство «палочек». Они имеют характер полых трубочек, и проходящая через каждую трубочку нервная фибрилла заканчивается миниатюрной головкой, или пробочкой, торчащей из отверстия трубки. Особых пигментных клеток глаз *Alciopidae* не имеет, но пигмент распределен очень узкой зоной во всех клетках сетчатки несколько ниже уровня палочек. Значит, и здесь от лишнего, падающего не через зрачок, света изолируются только палочки, тогда как тела ретиальных клеток остаются без ущерба для функционирования глаза подставленными действием света.

Самым любопытным в физиологическом отношении признаком глаза *Alciopidae* является имеющаяся у них, повидимому, аккомодация глаз. Клетки, составляющие внутреннюю роговицу, вытягиваются в длинные сократимые волокна (так называемый Греефовский орган). Нессе полагает, что одновременное сокращение этих волокон приближает лежащий под роговицей хрусталик ко дну глаза, т. е. к сетчатке, и приспособляет глаз к видению вдаль, тогда как обычно он настроен к видению на близком расстоянии. Demoll подтверждает присутствие аккомодации в глазу у *Alciopre*. Таким образом глаза *Alciopidae* разделяют способность к аккомодации с таковыми *Cephalopoda* и *Vertebrata*; кроме этих групп, аккомодация глаз нигде больше не встречается.

Глаза *Limivoga* (роющих и трубчатых форм) поражают своим разнообразием. Так, в одних случаях они построены по типу инвертированных бокалов *Turbellaria*, в других случаях это так называемые «эпителиальные глаза» Нессе с светочувствительной частью клеток, обращенной к свету. Кроме того, иногда в подобных эпителиальных глазах ретиальные клетки устроены по совершенно особому образцу. Наконец, у некоторых видов глаза до известной степени приближаются к сложным фасетированным глазам членистоногих. Расположение глаз варьирует столь же сильно.

Примером первого типа могут служить *Capitellidae*, у которых с каждой стороны головы имеется до 40 пигментных одноклеточных бокальчиков; внутренность каждого бокальчика занята одной ретиальной клеткой, чувствительным своим концом обращенной внутрь бокала. Часть этих глаз лежит в самом веществе головного мозга, часть же в прилегающем к нему наружном эпителии. Очевидно, этот эпителий и представляет собой место первой закладки глаз, откуда часть их проникла в мозг. Таковы же приблизительно отношения у *Terebellacea* и *Ampharetacea*, а также у *Serpulacea* (*Protula*, *Serpula*), причем иногда (*Amphiglene*) наблюдается рядовое расположение глазных бокалов в мозгу, по три в ряд. Нельзя не отметить, что и строение и положение этих мелких глазков до чрезвычайности напоминают собой отношения, известные у низших хордовых,

а именно у ланцетника (*Amphioxus*). Очевидно, здесь имеется один из часто встречающихся в строении глаз примеров конвергенции.

В других случаях число бокальчатых глазков падает до четырех и даже до двух, но зато они увеличиваются в размерах. Таковы четыре глаза *Spio fuliginosus*, из которых два передних имеют, подобно предыдущим формам, одноклеточный пигментный бокал, а два задних — двуклеточный. Такие же глаза, в числе четырех, имеются у *Amphiscora*, но совсем на другом месте, а именно вокруг анального отверстия. Эти мелкие черви, вылезая из своих слизистых трубочек, ползают анальным концом вперед. Таково же устройство трех мозговых глаз *Polyopthalmus*, но, помимо них, у данного червя на 14—15 средних сегментах тела имеются парные боковые глаза и даже несколько более сложной структуры. А именно, пигментный бокал этих глаз многоклеточен (рис. 100), а зрительная клетка является лопастной, причем все лопасти усажены чувствительными штифтиками. Такое устройство, имеющееся, кроме того, у *Tristomum* из Trematodes, очевидно, имеет целью увеличение воспринимающей поверхности зрительной клетки.

Наконец, у одного вида *Chone* крупный пигментный бокал содержит целую гроздь зрительных клеток, которые частью выбиваются из бокала наружу, так что такой глаз очень напоминает по виду глаз пиявок.

Неинвертированные глаза *Limivoga* встречаются в двух формах. Одни из них крайне близки к глазам медуз. Это более или менее крупные глазные бокалы, впяченные обычно под кожу до степени образования глазных пузырей, но всегда очень простого строения, даже без хрусталика. У *Ranzania* их одна пара, у *Telepsavus* одна пара, у *Chaetopterus* до 40 штук с каждой стороны, при основании больших щупалец. Очень интересные видоизменения подобных глаз встречаются по бокам головного мозга *Branchiometta*. Это две длинных, слепо замкнутых на одном конце трубки, другой конец которых открывается на поверхности головы. Следовательно, трубки представляют собой впячивания наружного эпителия. Клетки, выстилающие их, на одной стороне трубки снабжены светочувствительными выростами (штифтиков *Hesse* различить не удалось), на другой же стороне они заменены или по крайней мере подотсланы находящимися в прилежащей соединительной ткани пигментными клетками. Получается односторонне заэкраненная светочувствительная трубка. Такая трубчатая форма зрительных органов стоит в ряду других глаз совсем особняком. Глазные трубки *Branchiometta* напоминают до известной степени церебральные органы *Nemertini*, которые, однако, лишены пигментной обкладки и не имеют отношения к зрительным функциям.

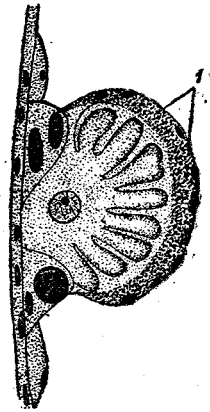


Рис. 100. Боковой глаз *Polyopthalmus pictus*.

1 — пигментный бокал, окружающий лопастную зрительную клетку (по Гессе).

Второй совершенно особый тип глаз представляют эпителиальные глазки, встречающиеся у представителей *Serpulacea*. Они располагаются по бокам сегментов (*Muzicola*), либо чаще на жаберных нитях головных жабер. При этом имеются все переходы от одиночно стоящих глазков до глаз, сидящих рядами (*Vermilia*, *Hypsiconus*), рыхлыми группами (по 5—9 у *Protula*) и, наконец, до таких, где между

зрительными клетками отдельных, тесно сближенных глазков вставляется очень мало посторонних клеток (*Dasychone*, *Sabella reniformis*, *Branchiomma*). У *Branchiomma*, где эти глаза лучше всего изучены, они находятся на концах жаберных нитей и состоят

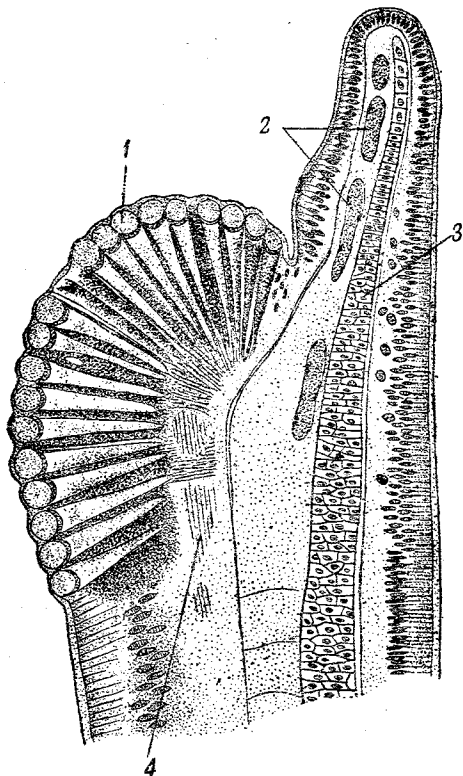


Рис. 101. Медианный разрез через конец жаберной нити *Branchiomma* с глазом.

1 — хрусталик одного из глазков сложного глаза; 2 — жаберный кровеносный сосуд; 3 — хрящевой опорный аппарат; 4 — зрительный нерв (по Гессе).

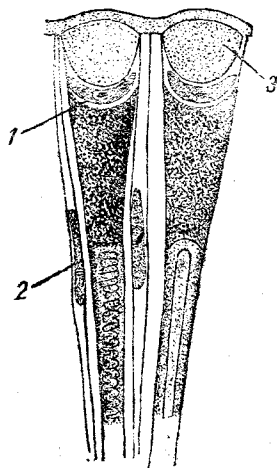


Рис. 102. Два отдельных глазка из жаберного глаза *Branchiomma*.

1 — ядро зрительной клетки; 2 — ядро пигментной клетки; 3 — хрусталик (по Гессе).

из нескольких сотен одиночных глазков, тесно сближенных и расположенных в виде веера вокруг оси жаберной нити, на которой они образуют вздутие (рис. 101). Каждый отдельный глазок имеет следующее оригинальное устройство (рис. 102). Он образован длинной зрительной клеткой, находящейся в самом эпителии. Наружный конец клетки, прилегающий к кутикуле, выделяет под ней полушаровидный хрусталик, к которому прилегает полулунное ядро клетки. Ближе к основанию клетки внутри нее просвечивает довольно толстый тяж,

а боковая поверхность клетки приблизительно на половине ее периферии покрыта мелкими штифтиками. По Н е s s e, от штифтиков берут начало тончайшие нервные фибриллы, направляющиеся к осевому тяжу, который представляет собой совокупность таких фибрилл. Основание зрительной клетки продолжается в нервное волокно. Промежутки между соседними зрительными клетками заняты пигментными клетками, так что каждая ретиальная клетка (иначе — отдельный глазок) имеет свою пигментную мантию, изолирующую ее от прочих. В результате получается большой сложный глаз, смотрящий во все стороны сотнями одноклеточных глазков и преломляющий свет сотнями мелких, тесно скученных хрусталиков, подобно фасетированному глазу *Arthropoda*. Сходство с последним сказывается и в расположении штифтиков на боковой поверхности чувствительной клетки. Одиночные глазки прочих названных *Segmentacea* имеют то же строение.

Глаза появляются во время развития *Polychaeta* еще у их свободно плавающей личинки, трохофоры. На переднем полюсе трохофоры имеется утолщение наружного эпителия, теменная пластинка, за счет которого впоследствии образуется головной мозг взрослого червя. В этой теменной пластинке и появляются маленькие глазки, чаще всего в виде двух пигментных черных пятнышек.

Имеются указания на то, что *Polychaeta* способны различать цвета спектра. *Nereis virens* содержали при освещении красным светом, но пищу червям давали, освещая их белым светом. После нескольких опытов черви начинали двигаться вперед при появлении белого света.

Класс *Oligochaeta*

Наземные *Oligochaeta* давно представляли для физиологов загадку по своему отношению к свету. Обнаружить каких-либо светочувствительных аппаратов у них не удавалось, а между тем резкий отрицательный фототаксис этих животных не подлежит сомнению. Можно было бы предполагать, что вся кожа дождевых червей целиком чувствительна к свету (как и думал в свое время Г р а б е г, 1884), но опыты показывают, что освещение животного производит различный эффект в зависимости от того, какой участок тела освещается. Наиболее сильный эффект вызывает освещение переднего конца, несколько более слабый — освещение заднего. Д а р в и н полагал, что светочувствительные аппараты дождевого червя находятся в его головном мозгу, но опыты Н е s s e (1896), над червями, заключенными в узкую стеклянную трубку, заэкранированную подвижными черными муфтами, доказывают, что и задний конец тоже светочувствителен (только средние куски животного по несколько минут не реагировали на освещение).

Вследствие видимого отсутствия зрительных органов у *Oligochaeta*, N a g e l (1894) предположил, что для восприятия световых ощущений служат в данном случае чувствительные аппараты, одновременно возбуждаемые и другими раздражителями. Таким аппаратам

НаgeI предлагает дать название *органов чувств с переменной функцией* (Wechselsinnesorgane). За таковые он принимал у дождевых червей их многоклеточные чувствительные почки (или сенсиллы). Если это так, то всякое место тела должно отвечать одинаково сильно и на химические (специальные для сенсилл) и на световые раздражители. На самом деле такого соответствия нет. Сила раздражения хином совпадает с количеством чувствительных почек на отдельных сегментах, световые же раздражители в средних сегментах не вызывают ответа, несмотря

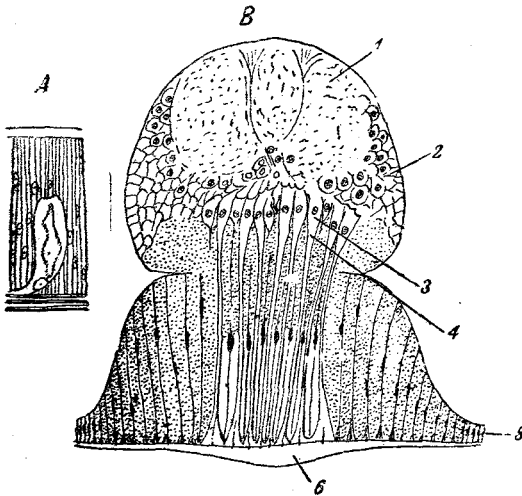


Рис. 103. А — светочувствительная клетка *Lumbricus castaneus* среди клеток наружного эпителия (по Гессе); В — зрительный орган на брюшной стороне половозрелых сегментов *Eunice viridis*.

1 — нервные волокна ганглия брюшной цепочки; 2 — нервные клетки ганглия; 3 — ядра зрительных клеток; 4 — зрительные клетки; 5 — эпителий; 6 — утолщение кутикулы, выполняющее роль хрусталика. Между эпителиальными и зрительными клетками видны пигментные зерна (по Шредеру).

на то, что число чувствительных почек там еще очень велико (на 10-м сегменте 1200 почек, на 56-м все еще 700 почек). Поэтому Нессеа priori предположил присутствие еще каких-то светоощутителей и, повидимому, нашел таковые в виде отдельных рассеянных по телу чувствительных клеток. Они отчасти рассеяны в эпителии, но не доходят своими концами до его свободной поверхности (рис. 103, А). Кроме того, у некоторых видов скопления подобных клеток лежат и внутри головы, тесно прижавшись к веткам головных нервов (*Lumbricus*, *Ailolobophora* и *Allurus*). Наконец, у тех же видов среди элементов головного мозга встречаются аналогичные клетки. Они узнаются по особым характерным включениям. Включения прозрачны, лишены пигмента и имеют различную форму, которая до известной степени специфична для отдельных видов. Чаще всего они яйцевидны, но у *Lumbricus rubellus* вытягиваются, загибаются в виде крючка или ветвятся. Эти включения Нессе сравнивает с светочувствительной частью ретинальных клеток, т. е. палочками, колбочками или штифтиками. На одном своем конце клетка продолжается в тонкое нервное волокно.

Что эти клетки — нервные, безусловно доказывается их присутствием в головном мозгу. Участие их в восприятии световых раздражений становится весьма вероятным, вследствие совпадения их расположения с раздражимостью червя под влиянием света. Если это действительно зрительные, или, как их называет Нессе, «све-

тотелы», то они должны отвечать на световые раздражители так же, как и на химические. Однако, как мы видели, это не так. Световые раздражители в средних сегментах не вызывают ответа, несмотря на то, что число чувствительных почек там еще очень велико (на 10-м сегменте 1200 почек, на 56-м все еще 700 почек). Поэтому Нессеа priori предположил присутствие еще каких-то светоощутителей и, повидимому, нашел таковые в виде отдельных рассеянных по телу чувствительных клеток. Они отчасти рассеяны в эпителии, но не доходят своими концами до его свободной поверхности (рис. 103, А). Кроме того, у некоторых видов скопления подобных клеток лежат и внутри головы, тесно прижавшись к веткам головных нервов (*Lumbricus*, *Ailolobophora* и *Allurus*). Наконец, у тех же видов среди элементов головного мозга встречаются аналогичные клетки. Они узнаются по особым характерным включениям. Включения прозрачны, лишены пигмента и имеют различную форму, которая до известной степени специфична для отдельных видов. Чаще всего они яйцевидны, но у *Lumbricus rubellus* вытягиваются, загибаются в виде крючка или ветвятся. Эти включения Нессе сравнивает с светочувствительной частью ретинальных клеток, т. е. палочками, колбочками или штифтиками. На одном своем конце клетка продолжается в тонкое нервное волокно.

товые клетки», то они представляют совершенно своеобразный тип светочувствительных аппаратов, обходящихся без пигментной обкладки и содержащих чувствительное тельце, или «феозому», внутри клетки. Этим между прочим демонстрируется, что пигмент, входящий непременной составной частью в громадное большинство зрительных аппаратов, все же не безусловно необходим для выработки светочувствительных приспособлений.

У пресноводных олигохет нередко имеется пара головных глаз, обычного бокаловидного типа.

Светочувствительность кожи при наличии специальных светочувствительных клеток доказана в настоящее время и для ряда других беспозвоночных, например моллюсков (*Mya* по Light, 1930), *Enteropneusta*.

Класс Hirudinea

Органы зрения пиявок тесно связаны в своем происхождении с кожными органами чувств, или Бейеровскими органами, или чувствительными почками. Часть этих почек лишена всякой правильности расположения, отличается малыми размерами, и за ними сохраняется название чувствительных почек («Sinnesknospen»). Другая часть почек крупнее, располагается по телу 14—18 продольными линиями и обнаруживает явственно метамерное распределение. По предложению Л и в а н о в а (1903) эти почки выделяются под названием «с е н с и л л». Сенсиллы бывают двоякого рода: снабженные пигментом и лишённые такового. Пигментированные сенсиллы известны уже давно и еще в конце XVIII века (Bergmann, 1788) сравнивались с глазами. Непигментированные были открыты значительно позже. Whitman (1889, 1893) первый разобрался в отношениях между сенсиллами обоих типов. Он заметил, что при кольцевом метамерном расположении сенсилл на некоторых сегментах, при том же числе сенсилл, на месте простых сенсилл оказывались пигментированные «глаза». Отсюда Whitman делает вывод о происхождении глаз за счет осязательных сенсилл. Это мнение удерживается и теперь большинством зоологов, хотя Н е с с е отстаивает другой способ происхождения глаз. Он полагает, что глаза возникают за счет сначала беспорядочно разбросанных по телу зрительных клеток, которые затем группируются и вступают в связь с сенсиллами. Итак, по Н е с с е «глаза» пиявок суть не видоизмененные сенсиллы, а сенсиллы + группы зрительных клеток.

Наиболее примитивные отношения Н е с с е находит у *Pontobdella muricata*, где, подобно прочим авторам, настоящих глаз ему найти не удалось. Зато он обнаружил как в передней, так отчасти и в задней присоске присутствие значительного количества клеток, в протоплазме которых имеется несколько вакуолеобразных включений, характеризующих собой, с одной стороны, типичные зрительные клетки пиявок, с другой стороны — напоминающих «световые клетки» *Lumbricus* с их «феозомами».

Следующий этап развития зрительного аппарата *Nesse* видит у *Branchellion*. У него в передней присоске, помимо очень небольшого количества разбросанных зрительных клеток, имеется две поперечных полоски пигментных клеток (справа и слева), впереди и позади которых лежит по рыхлой группе зрительных клеток (3—8 штук). В каждой клетке имеется одна или несколько блестящих вакуолей, заполненных жидкостью, по периферии которых протоплазма снабжена палисадом из штифтиков. Эти вакуоли и делают, по мнению *Nesse*, зрительные клетки чувствительными к свету; их штифтики *Nesse* сравнивает с одноименными образованиями глаза *Turbellaria* и с палочками глаза позвоночных. Другие авторы не столь определенно высказываются о функциях клеток со включениями. *Apathy* (1902) называет их просто «Glanzkörper». Отметим, что «зрительные» клетки *Branchellion* лежат рыхло и не вплотную прилегают к пигментным полоскам, так что здесь во всяком случае нельзя говорить о глазах, а можно признавать лишь группы зрительных клеток. Пигментная стенка играет роль экрана, который позволяет животному различать направление падающих на него лучей. Если пиявка освещается спереди, то светом возбуждаются только две передние группы зрительных клеток, если сзади, то — только две задние.

У *Piscicola* и других *Ichthyobdellidae* появляются, наконец, настоящие глаза, причем тесно сгруппированные группы зрительных клеток окружаются пигментным бокалом. У *Piscicola* таковых две пары на передней и пять на задней присоске, а кроме того имеются в теле и свободно разбросанные отдельные зрительные клетки. Глаз состоит из многоклеточного пигментного бокала с бурым пигментом. Пигментные клетки у всех *Nigudinea* сильно чернятся осмиевой кислотой (*Nesse*, *Ливанов*), что указывает на присутствие в них вещества жирового характера. В полость бокала вдаются своими содержащими вакуоли светочувствительными концами 8—20 зрительных клеток, расположенных в один ряд. Ядро-содержащие части клеток выдаются из бокала, и от них отходят зрительные нервные волокна. Таким образом пиявки сем. *Ichthyobdellidae* (кроме *Pontobdella* и *Branchellion*) обладают глазами явно инвертированного типа. Таково же приблизительно устройство переднеприсосковых (три пары) и заднеприсосковых глаз *Crangonobdella* (*Зеленский*, 1915), только клеток в них меньше — около пяти. Кроме того, *Crangonobdella* обладает еще 4 рядами одноклеточных глазков на сегментах среднего отдела тела (с 11-го по 25-й), с одной пигментной клеткой на каждый глазок.

У *Clepsine* глаза устроены по типу *Piscicola* (рис. 104, А), но число зрительных клеток в них увеличивается, хотя клетки и лежат еще в один ряд. Каждый из шести глаз *Clepsine sexoculata* находится в связи с эпителиальной чувствительной почкой, так что нерв от почки очень скоро соединяется с нервом от глаза. Кроме того, у *Clepsine sexoculata* имеются свободные зрительные клетки (присутствие которых сначала отрицал *Ливанов*), хотя и в малом количестве.

Зато у *Clepsine bioculata* свободных зрительных клеток гораздо больше, что Нессе пытается остроумно объяснить уходом у *C. sexoculata* части свободных клеток на постройку лишних (по сравнению с *C. bioculata*) четырех глаз. Таким образом, по Нессе, глаза не связаны в своем происхождении с сенсиллами, но образуются отдельно и лишь присоединяются к сенсиллам. При этом Нессе склонен принять утверждение Мауер (1906), что все вообще чувствительные клетки в теле пиявок расположены поясами, причем часть клеток такого пояса уходит на образование сенсилл, другая часть превращается в зрительные клетки.

Интересно, что отдельные пары глазных бокалов смотрят своими осями в разных направлениях, чем облегчается примитивное зрение

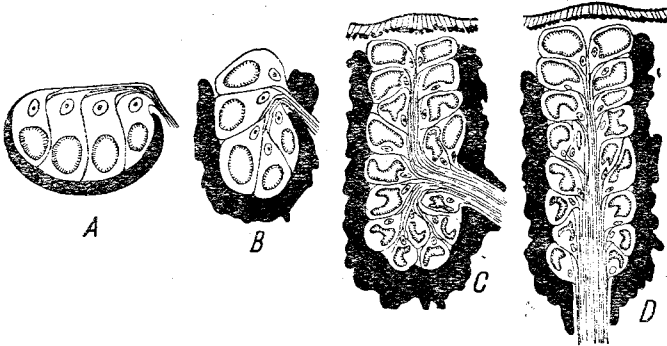


Рис. 104. Схема строения глаз различных пиявок. А — глаз *Rhynchobdellida*; В — глаз *Herpobdella (Nepheleis)*; С — один из задних глаз *Hirudo*; D — передний глаз *Hirudo* (по Гессе).

движущихся предметов: они последовательно попадают в поле зрения разных пар глаз.

Из *Arhynchobdellida* глаза *Herpobdella (Nepheleis)* образуют очень хороший переход к таковым *Hirudinidae*. Уже у *Herpobdella* пигментный бокал глаза углубляется, и зрительные клетки в нем ложатся в несколько ярусов. Однако и здесь клетки обращены своими вакуолями ко дну бокала, а нерв выходит из бокала, перегибаясь через его край. Впрочем, в отдельных случаях он пробуравливает стенку бокала, но недалеко от его свободного края (рис. 104, В). Наконец, у *Hirudinidae* зрительный нерв проходит по оси очень вытянутого в длину глазного бокала, а вокруг него во много этажей располагаются зрительные клетки, иннервируемые от осевого нервного ствола (рис. 104, С, D). Нерв покидает бокал, прободая дно последнего. Кроме глаз, у *Hirudinidae* имеются и свободные, рассеянные в паренхиме зрительные клетки. Каждый глаз тесно связан с сенсиллой.

Итак, по Нессе, глаза пиявок произошли путем сближения первоначально рассеянных поодиночке (как у *Lumbricus*) зрительных

клеток, причем с ними вступили в связь (сначала слабую — *Branchellion*) кучки пигмента, которые их обхватили с одной стороны в виде бокала. Соответственно с этим Н е s s e намечает такой путь среди Ichthyobdellidae: *Pontobdella* — *Branchellion* — *Piscicola*. Далее усложнение шло по двум разным направлениям: у Clepsinidae оно ограничивается увеличением числа зрительных клеток в глазу, а также умножением количества глаз за счет числа свободных зрительных клеток (*Clepsine bioculata* — *Cl. sexoculata*). Однако увеличение числа клеток при сохранении однослойного их расположения привело бы к непомерному расширению пигментного бокала. В связи с этим у Hirudinidae (*Herpobdella* — *Hirudo*) происходит углубление бокала и появляется многоярусность расположения зрительных клеток.

А р а т х у (1902) на основании строения зрительных клеток и их «вакуолей», или, как он их называет, Glanzkörper, различает три типа их в смысле усложнения структуры, а соответственно с этим устанавливает и иной, чем Н е s s e, филогенетический ход развития глаз: *Pseudobranchellion* (из Clepsinidae) — *Pontobdella* — *Hirudo*. Следует, однако, заметить, что делать филогенетические построения исключительно на основании цитологических особенностей очень рискованно.

В своей работе 1910 г. Н а с h l o w подтверждает старые данные Wh i t m a n, идущие против воззрения Н е s s e. По Н а с h l o w в сенсиллах *Hirudo* имеются все переходы от обыкновенных чувствительных клеток сенсилл до зрительных клеток. Зрительные клетки лежат у *Hirudo* как вокруг сенсилл, так и вокруг маленьких чувствительных почек и за счет них развиваются. Они образуются за счет веретеновидных клеток сенсилл, которые укорачиваются и теряют связь с поверхностью наружного эпителия.

Нам кажется более вероятным происхождение глаз за счет изменений предсуществовавших на их месте сенсилл, как это доказывает Wh i t m a n, хотя в отдельных случаях (*Pontobdella*, *Branchellion*) можно допустить и самостоятельное возникновение их за счет поодиночке рассеянных в паренхиме зрительных клеток.

Итак, в общем, органы зрения Hirudinea, обнаруживая в строении зрительных клеток известное сходство с «световыми клетками» Oligochaeta, построены по одному типу — инвертированных бокальчатых глаз. Там, где инвертированность глаз утрачивается (*Hirudo*), это является следствием ряда вторичных изменений.

Классы Gephyrea, Echiuridea, Bryozoa, Brachiopoda

При неподвижном или малоподвижном образе жизни всех этих животных трудно ожидать у них найти хорошо развитые органы чувств. И действительно, у Echiuridea, Bryozoa и Brachiopoda глаза встречаются лишь в личиночном возрасте, в числе одной или двух пар. Повидимому (судя по личинкам Polychaeta), каждый

глаз состоит из одной пигментной и одной инвертированной зрительной клетки.

У *Gephyrea* иногда глаза имеются и во взрослом состоянии, в виде глубоко погруженных под кожу (или даже внедренных в мозг) маленьких неинвертированных глазных бокалов, сохраняющих еще след своего эпителиального происхождения в виде узкого соединительного хода наружу, на поверхность тела. Shipley описывает таковые у *Phytosoma*, Hesse у *Phascolosoma*. В общем они походят на глаза *Chaetopterus* из *Polychaeta*.

ТИП МОЛЛЮСКОВ (MOLLUSCA)

Глаза моллюсков обнаруживают некоторые интересные параллели в их строении и положении с таковыми *Polychaeta*. В этом нет ничего особенно удивительного, ибо между кольчецами, а особенно *Polychaeta*, и моллюсками предполагается филогенетическая связь. Тип *Mollusca* берет, повидимому, начало от группы кольчатых червей.

Основными органами зрения *Mollusca* следует считать одну пару *головных*, или *кефалических*, глаз, посылающих зрительные нервы прямо к церебральным ганглиям. Эти глаза иногда у целых больших групп (классов) подвергаются регрессу вследствие большей или меньшей атрофии головного отдела (*Amphineura*, *Lamellibranchia*). Далее у некоторых представителей этих групп наблюдается (сравни *Polychaeta*) вторичный процесс формирования глаз, но уже на каких-либо других частях тела. Таким путем получаются *некефалические* глаза. И вот любопытно, что здесь выступает то же коренное различие в характере кефалических и некефалических, или вторичных, глаз, которое отмечено уже раньше по отношению к хищным и сидячим *Polychaeta*. Кефалические глаза как органы общего происхождения и одинакового положения повсюду среди моллюсков однотипны; некефалические, возникая порознь и самостоятельно у разных представителей, обнаруживают большую пестроту организации.

КЕФАЛИЧЕСКИЕ ГЛАЗА MOLLUSCA

Они лежат в числе одной пары в головном отделе над мозгом (*Gastropoda*) или по бокам от него (*Cephalopoda*). Нередко они помещаются у основания головных щупалец, иногда же (*Pulmonata Stylommatophora*) выдвигаются на вершину так называемых глазных щупалец, обладающих способностью вворачиваться внутрь своими концами.

Кефалические глаза в общем напоминают глаза хищных *Annelides* и носят характер неинвертированных глазных бокалов, большей частью замыкающихся в глазные пузыри. Наибольшей сложности кефалические глаза достигают у свободно плавающих *Heteropoda* и *Cephalopoda*, подобно тому как среди *Polychaeta* самыми сложными глазами обладают планктонные *Alciopidae*.

КЕФАЛИЧЕСКИЕ ГЛАЗА GASTROPODA

У самых древних и примитивных брюхоногих, а именно у *Prosobranchia Diotocardia*, глаза порой остаются еще на ступени типичных глазных ямок (*Docoglossa*, *Pleurotomaria*, *Haliotis*, *Trochidae*). Составные части такого глаза следующие (рис. 105). Глаз представляет собой впячивание эпителия, выстланное неинвертированного типа сетчаткой. Полость впячивания либо целиком, либо отчасти занята стекловидным телом. В первом случае это тело нередко уплотняется, принимает резко очерченную, вполне определенную форму и получает характер хрусталика.

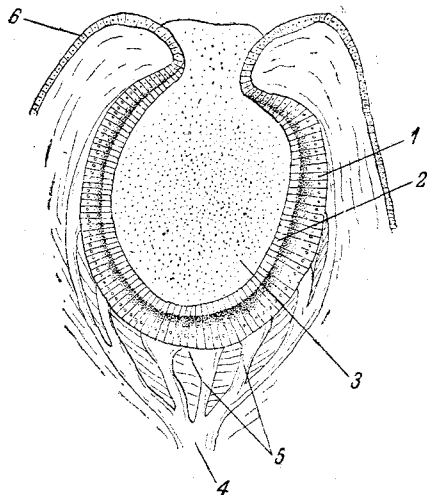


Рис. 105. Разрез через глаз брюхоногого из сем. *Trochidae*.

1 — сетчатка; 2 — чувствительные палочки сетчатки; 3 — стекловидное тело; 4 — зрительный нерв и его ветви (5); 6 — наружный эпителий тела.

У громадного большинства *Gastropoda* ямка замыкается в пузырь, в котором прибавляется к предыдущим частям наружная и внутренняя роговица (смотри сказанное о *Polychaeta*). Между обеими роговицами может вовсе не быть промежутка; если таковой имеется, то он или занят прозрачной соединительной тканью, или (*Dolium galea* и др.) между роговицами вставляется кровеносная лакуна, физиологическое значение которой до сих пор не выяснено.

Внутренность глазного пузыря нередко содержит одновременно и хрусталик и стекловидное тело (рис. 106). Дно глазного пузыря посылает от себя зрительный нерв, который недалеко от глаза образует вздутие — зрительный ганглий (*ganglion opticum*). Что

касается тонкого строения сетчатки *Gastropoda*, то показания различных авторов, исследовавших его, в некоторых отношениях расходятся. Большинство авторов согласно в том, что сетчатка *Gastropoda* однослойна и состоит из двух сортов клеток: пигментированных и бесцветных. Которые из них светочувствительны? Две специальных относящихся сюда работы, *Hesse* (1903) и *Väskér* (1903), дают диаметрально противоположные результаты. Такой знаток глаз, как *Hesse* (сходящийся в этом отношении со старыми данными *Babuxina* и *Sargière*), говорит, что пигментированные клетки содержат внутри светлую ось, которая на свободном конце их разбивается на «кисточку нервных фибрилл». Поэтому он считает пигментированные клетки светочувствительными. Бесцветные же клетки являются опорными или секреторными элементами.

С другой стороны, В ä с к е р (у *Helix*, *Limax*, *Arion*, а также у морских форм *Aporrhais*, *Haliotis*) находит, что именно непигментированные клетки вдаются в полость глаза большим или меньшим горбом, на котором сидит либо пучок, либо сплошная оторочка волоскообразных штифтиков, представляющих собой нервные фибриллы (у *Haliotis* имеется «палочка» с одной фибриллой внутри). Напротив, светлая ось пигментированных клеток имеет опорное значение, а дистальный конец их вытягивается в нить секрета (как у хищных *Polychaeta*), переходящую в вещество стекловидного тела. Таким образом это опорно-секреторные клетки. Трудно сказать, кто из обоих авторов прав. Но если мы примем во внимание, что у одной из групп *Gastropoda*, а именно *Heteropoda*, сам Н е с с е (см. далее) склонен считать ретинальными клетками элементы, лишенные пигмента, то может быть окажется, что истина на стороне В ä с к е р. В некоторых случаях (*Limax*, рис. 106) сетчатка подразделяется особым выступом стенки глазного пузыря на главную ретину и расположенную ближе к наружной стенке глаза дополнительную ретину.

Вышей сложности строения глаза достигают среди брюхоногих у плавающих *Heteropoda*. При этом те формы *Heteropoda*, которые (судя по присутствию спирально закрученной раковины и другим признакам) наименее изменены, меньше всего отступают от обычного

типа и в смысле строения своих глаз. Глаз прочих *Heteropoda* отличается рядом интересных особенностей. Прежде всего глаз изменяет свою форму и принимает вид трубки бинокля, направленной впереди (рис. 107). Очень крупный хрусталик выполняет его переднюю, сильно выпуклую камеру. Бока трубки одеты пигментной мантией из эпителиальных клеток. Последняя у более примитивных форм *Heteropoda* является сплошной (как в глазу прочих *Gastropoda*), у форм же наиболее специализированных (*Carinaria*, *Pterotrachea*) обнаруживает прорыв: спинное, а у *Pterotrachea*, кроме того, и брюшное «окно». Н е с с е остроумно объясняет целесообразность

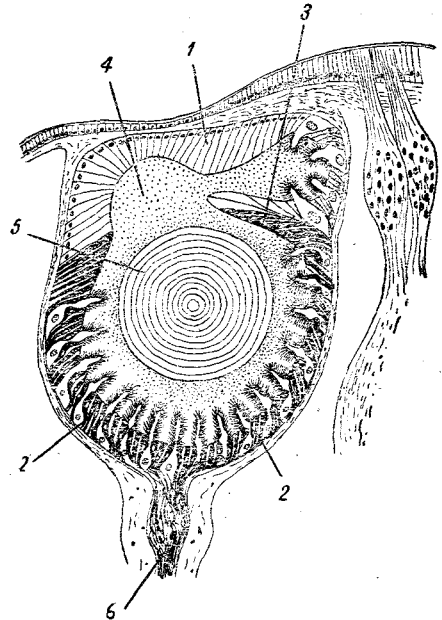


Рис. 106. Глаз *Limax maximus*. Виден глазной пузырь, лежащий под кожей. Наружная стенка (1) пузыря прозрачна. Пигментированная сетчатка поделена на главную (2) и дополнительную (3) ретину. Внутри глазного пузыря — стекловидное тело (4) и круглый хрусталик (5). Книзу от глаза отходит зрительный нерв (6) (по Н е с с е).

именно спинного окна. На первый взгляд кажется непонятным, почему глаз лишен пигмента именно на спине, когда животное плавает у самой поверхности моря и какие-либо интересные объекты для зрения над животным отсутствуют. Но дело в том, что *Carinaria* и *Pterotrachea*, подобно прочим Heteropoda, плавают спиной книзу, а потому и окно их глаза смотрит в ту сторону, где этим хищникам могут стать заметны движения их добычи. Правда, присутствие окна убавляет резкость изображений, откидываемых хрусталиком на дно глаза, но зато его присутствием сильно увеличивается поле зрения глаза. Зрительные клетки сосредоточены почти исключи-

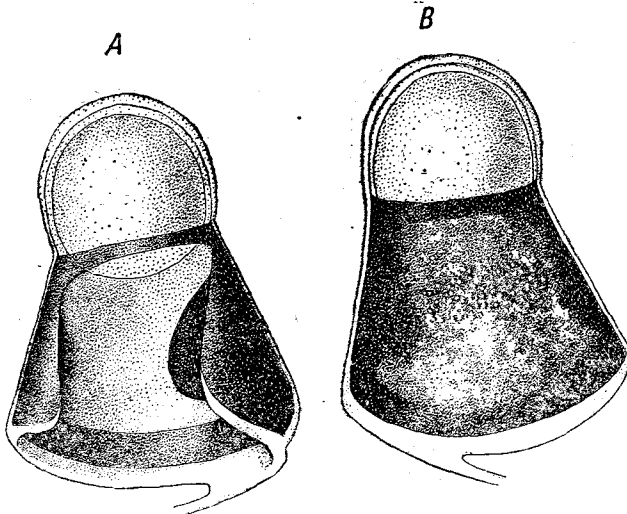


Рис. 107. Глаз *Carinaria mediterranea* (Heteropoda). А — правый глаз животного со спинной стороны; В — с брюшной стороны. На правом рисунке в спинной стенке глазной трубки просвечивают в виде белых точек отдельные зрительные клетки (по Гессе).

тельно на дне трубковидно вытянутого глаза. Уже у некоторых ползающих *Gastropoda* (*Aporrhais* по В ä c k e r) кольцевидная зона клеток, непосредственно граничащих с внутренней роговицей, не содержит в себе зрительных элементов. Здесь эта так называемая *претинальная зона* сильно увеличивается и занимает все боковые стенки глаза. Задняя часть глаза сильно сплющена, вроде свинцового тубика из-под масляной краски. Поэтому и дно глаза не диск, а узкая площадка. На ней-то и располагаются ретиальные клетки, сидящие в несколько (2—6) правильных полос. При этом каждая полоса состоит из нескольких рядов клеток постепенно возрастающей высоты, снабженных на концах чувствительными пластинками. Пластинки происходят путем слияния ряда тесно сближенных штифтиков или, вернее, неврофибрилл. Разная высота рядов клеток ретины имеет, по Н e s s e, существенное физиологическое значение.

А именно — наиболее высокие клетки резко различают наиболее близкие к глазу предметы, тогда как самые низкие приспособлены для видения более далеких предметов. Таким образом accommodation глаза становится у *Heteropoda* излишней, ибо глаз сразу accommodирован для видения и на близком и на далеком расстоянии.

Кроме так называемой главной сетчатки, в некоторых других местах глаза разбросаны отдельные зрительные клетки с ободком из штифтиков. Так, например, в пигментной обкладке, противоположащей спинному окну, имеется несколько десятков светлых пятнышек, каждое из которых оказывается бесцветной зрительной клеткой, вклиненной в среду пигментных (рис. 107, В).

Хотя ретина однослойна, но в основаниях пигментных клеток разбросаны группы мультиполярных или биполярных клеточных элементов, которые *Hesse* считает за нервные.

Интересно, что у другой группы плавающих *Gastropoda*, а именно у крылоногих (*Pteropoda*), глаза не обнаруживают каких-либо резких отступлений от общего типа. У некоторых же пассивно носящихся в воде форм, например *Phyllirhoë*, глаза даже подвергаются редукции.

КЕФАЛИЧЕСКИЕ ГЛАЗА СЕРФАЛОРОДА

Пара очень крупных и у большинства чрезвычайно сложно устроенных глаз занимает бока головы. Большие размеры глаз видны из того, что диаметр их у таких сравнительно мелких форм, как *Seria*, равен 2 см; у некоторых же гигантских глубоководных головоногих описаны глаза до 25 см в диаметре, между тем диаметр человеческого глаза равняется 4—5 см. Отношение диаметра глаз к длине тела дает еще более поразительные результаты: длина человеческого тела в 40 раз превышает диаметр глаза, тогда как длина тела *Seria* лишь в 10 раз. Интересно, что, несмотря на такие крупные размеры, глаза низших и древнейших *Cephalopoda*, а именно *Nautilus*, представляют собой еще типичные глазные бокалы с чрезвычайно суженым наружным отверстием (рис. 108). У всех прочих *Cephalopoda* глаза замыкаются в глазные пузыри и в общем устроены следующим образом (рис. 109). Глазной пузырь, дно которого и боковые стенки состоят из ретинального эпителия, наружной своей стенкой тесно прилегает к покровам. Эта часть стенки пузыря состоит из

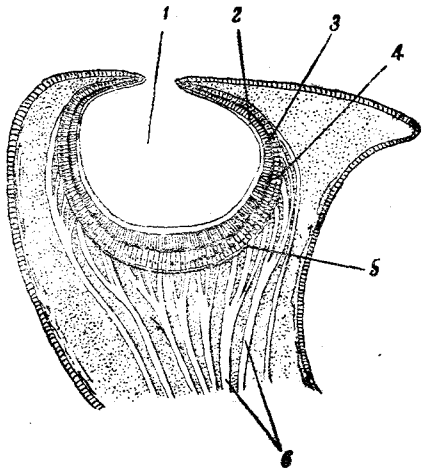


Рис. 108. Разрез через глаз *Nautilus*.
1 — полость глазной ямки; 2 — слой зрительных палочек; 3 — пигментный слой; 4 — слой ретинальных клеток; 5 — слой ганглиозных клеток; 6 — ветвь зрительного нерва (из Бронна).

плоских, совершенно прозрачных клеток и называется *внутренним эпителиальным телом*. Между эпителиальным телом и самой сетчаткой имеется в стенке пузыря зона индифферентных в светочувствительном отношении клеток, которую мы назовем *преретинальной зоной*. В некоторых случаях, как мы увидим, она достигает очень сильного развития.

Сетчатка *Cephalopoda* имеет характер однослойного эпителия, подстланного тонкой базальной перепонкой и образованного двумя сортами клеток, *зрительных и опорных*. Так как, однако, ядра двух этих типов клеток лежат на разных уровнях, то получается впечатление много-

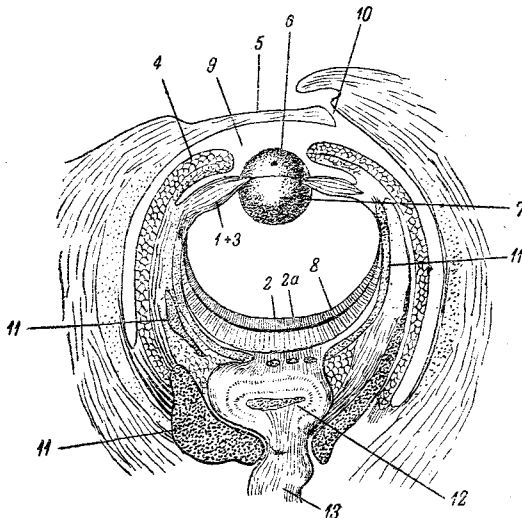


Рис. 109. Разрез через глаз *Sepia*.

1 + 3 — эпителиальное тело; 2 и 2а — ретина; 4 — радужина; 5 — роговица; 6 и 7 — наружная и внутренняя половины хрусталика; 8 — слой зрительных палочек ретины; 9 — передняя камера глаза; 10 — ее отверстие наружу; 11 — хрящевая белковая оболочка глаза; 12 — зрительный ганглий; 13 — зрительный нерв (из Ланга).

слойного эпителия. Опорные клетки сидят своими основаниями на базальной перепонке и относительно коротки. Зрительные клетки (кроме *Nautilus* по Мертону) прободают базальную перепонку, так что их ядродержащие части лежат под последней. Опорные клетки могут содержать пигментные зерна и своими внутренними концами выделяют нити секрета. Этот секрет одевает сетчатку на ее стороне, обращенной внутрь глаза, другой, *пограничной перепонкой* (*membrana limitans*). Зрительные клетки *Cephalopoda* очень длинны и распадаются на ряд участков. Эти участки следующие: тело клетки с ядром; участок клетки, пронизывающий базальную перепонку, — *цоколь*; на цоколе покоится длинная тонкая светочувствительная палочка с двумя утолщениями, при основании и на конце. В палочках сетчатки *Cephalopoda* Несс (1902) нашел зрительный пурпур — вещество, окрашенное в розовый цвет и быстро бледнеющее на свегу. Таким образом присутствие зрительного пурпура у беспозвоночных можно считать доказанным (сравни *Turbellaria* и *Trematodes*). У *Nautilus* Мертон (1905) описал близ ядра ретинальных клеток еще какое-то овальное, слегка исчерченное крест-накрест образование, которое он сравнивает с «феозомами» световых клеток дождевых червей. Однако материал, на котором работал Мертон, был так плохо консервирован и так мал (всего две пары глаз), что не исключена возможность артефакта.

Светочувствительная палочка образована кутикулярным футляром и проходящей внутри него фибриллой, которая на конце палочки, по Hesse, всегда вздувается в пуговку. В некоторых случаях Hesse мог проследить эту фибриллу вплоть до основания клетки и считает именно ее светочувствительным аппаратом клетки. При этом он находится в разногласии с прежним взглядом Grenacher, по которому световая чувствительность сосредоточена как раз в кутикулярной части палочки. В общем, мнение Grenacher считается устаревшим. Правда, в 1905 г. Merton подвергает сомнению данные Hesse, отрицая связь концевой пуговки с фибриллой, а фибриллы — с настоящим нервным волокном, которое он мог проследить только до цоколя клетки. Однако отрицательные результаты в подобных случаях значат гораздо меньше положительных, завися либо от плохой обработки объекта, либо от недостаточной наблюдательности самого исследователя. Поэтому в настоящее время можно признавать точку зрения Hesse справедливой.

Зрительные клетки Cephalopoda всегда содержат в себе пигмент, расположение которого варьирует: он занимает либо только основное вздутие палочки, лежащее на одном уровне с опорными клетками, вследствие чего здесь получается темный слой в ретине, либо, кроме того, пигментные зерна скопляются и в концевых вздутиях палочек, образуя второй затемненный слой. Расположение пигмента имеет, как мы увидим, важное биологическое значение.

В наиболее простых случаях клетки ретины имеют одинаковую длину и толщину на протяжении всей сетчатки (*Loligo*, *Todopsis* по Hesse, *Sepiolo* по Hesse). У целого ряда форм (*Sepia*, *Eledone*, *Octopus*, *Rossia*) по задней стенке глаза проходит так называемая «светлая полоска», на протяжении которой клетки обладают гораздо более длинными, но зато узкими палочками. Таким путем получают участки, где на ту же единицу поверхности приходится гораздо большее количество элементов, чем в остальном глазу (по Hesse у *Eledone* на 1 мм^2 — 81 000 палочек, а вне светлой полоски только 40 000, у *Sepia* — 105 000, а вне полоски — 40 000). По мнению Hesse, мы имеем в данном случае *полоску наиболее ясного видения*, которая отличается от остальной сетчатки и некоторыми другими особенностями. У некоторых глубоководных Cephalopoda Chun (1903) находит в глазу одну или даже две ямки (fovea) наиболее резкого зрения, на протяжении которых зрительные палочки особенно длинны. Так, у *Benthoteuthis* длина их доходит до $\frac{1}{2} \text{ мм}$ — размеры, наибольшие для всего животного царства.

Распределение пигмента. Rawitz (1891) принадлежит честь установления миграций пигмента в глазу Cephalopoda, в зависимости от освещения. Он нашел, что у *Sepia* и др. ночью пигмент сосредоточивается исключительно в основных вздутиях ретиальных клеток, днем же пигмент поднимается вдоль по нервной фибрилле кверху, обволакивая и ее, а особенно ее концевую пуговку

пигментной мантией. Только в «светлой полоске» глаза пигмент остается и днем лишь в основаниях клеток. Н е s s e подтвердил то же самое по отношению к целому ряду форм (*Rossia*, *Sepia*, *Octopus*, *Eledone*), у которых в соответствии с этим сетчатка окрашена в бурочерный цвет. Между тем у *Illex*, *Loligo*, *Todarodes* сетчатка окрашена в серебристо-серый цвет. Оказывается, что это зависит от того, что у данных форм пигмент и днем и ночью лежит в один слой — у основания палочек. Указанные различия очень остроумно приводятся Н е s s e в связь с образом жизни двух сравниваемых групп головоногих. Первую образуют литоральные виды, днем прячущиеся в расщелинах скал, а охотящиеся лишь ночью; вторая состоит из пелагических видов, которые плавают днем и ночью, не делая различия между временем суток. У *Sepia* и других ночных хищников палочки для того, чтобы действовать при малых количествах света, который проникает в них ночью, должны быть крайне возбуждены. Днем избыток света действует на этих животных ослепляюще (как, например, на сову). Поэтому днем у них пигмент облекает всю нервную фибриллу, защищая ее от света. Только в области светлой полоски не происходит миграции пигмента, быть-может потому, что здесь клетки менее возбуждены и служат животным для дневного употребления в их дневных убежищах. У пелагических *Cephalopoda*, которые и день проводят в движении, вся сетчатка приспособлена и для видения днем, ибо закрытие большей части ее палочек пигментом в течение всего дня ставило бы свободно плавающий организм в очень тяжелые условия существования.

Впоследствии С h u n (1903) распространил ту же гипотезу и на глубоководных *Cephalopoda*, живущих в области постоянной тьмы, лишь слегка освещаемой собственными органами свечения данных организмов. Здесь пигмент постоянно находится лишь в основаниях клеток, ибо нервным фибриллам никогда не приходится защищаться от избытка света пигментной обкладкой. Правда, G l o s k a u e r (1915) нашел у одного из четырех экземпляров глубоководного *Chiroteuthis* двуслойное расположение пигмента, но он сам считает возможным, что этот экземпляр провел несколько часов после помки живым на свету.

Острота зрения животного в значительной мере зависит от количества перцепирующих элементов. Вычисления, сделанные Н е s s e, дают в этом отношении поразительные цифры. На 1 мм² сетчатки *Loligo* приходится 162 000 палочек, у *Eledone* их 106 000, у *Sepia* 105 000, у *Octopus* 64 000. Интересно, что глубоководный *Scaevrus* имеет их меньше всего, а именно 26 000 на 1 мм². В общем, эти цифры громадны. В глазу *Sepia* при том же диаметре, что у человеческого глаза, должно быть 70 миллионов зрительных единиц, тогда как у человека их всего 50 000.

Н а р у ж н о е э п и т е л и а л ь н о е т е л о , з р а ч о к и р а д у ж и н а . Наружная стенка глазного пузыря *Cephalopoda* всегда теснейшим образом пристает к кожному эпителию. Часть этого эпителия, лежащая над глазом, особенно прозрачна, тонка

и получает название *наружного эпителиального тела*. Оба эпителиальных тела, наружное и внутреннее, спаиваются в тончайшую двуслойную пластинку. Как наружная, так и внутренняя поверхности пластинки выделяют по полусферовидному, сильно преломляющему свет тельцу. Совокупность обоих полушарий дает сферический хрусталик, который у *Cephalopoda*, следовательно, двойственного происхождения. Он имеет всегда шаровидную форму и порой достигает очень крупных размеров.

Вокруг заложившегося глазного пузыря у всех *Cephalopoda* образуется кольцевая кожная складка, постепенно нарастающая над хрусталиком в виде свода. Между сводом и самым хрусталиком остается полость, *передняя камера глаза*, а в потолке свода сохраняется отверстие, *зрачок*. Зрачок большей частью имеет продолговатую форму, а иногда своеобразную форму лежащей цифры 3. Образовавшая зрачок кожная складка называется *радужинной* (*iris*) и обладает сократимостью, вследствие чего зрачок то расширяется, то суживается до степени двух точек. Изменением отверстия зрачка заведуют два мускула сфинктера и один дилататор. В радужинной кожной складке присутствует зернистый бурочерный пигмент, вследствие чего при сужении зрачка внутренность глаза действительно затемняется.

А к к о м о д а ц и я. В области радужины находятся, кроме того, несомненные приспособления для аккомодации глаза. Честь их открытия принадлежит Веег (1897), а последнее истолкование их дает Несс (1909). Периферические части эпителиального тела, не участвующие в выделении хрусталика, образуют вокруг экватора последнего так называемое цилиарное кольцо, а к последнему по периферии прикрепляются радиальные волокна цилиарного мускула, противоположные концы которых закреплены в основании радужинной складки. Этот мускул и заведует аккомодацией глаза. По представлению и опытам Веег, глаза *Cephalopoda* в состоянии покоя приспособлены к зрению вблизи, близоруки. Аккомодация же заключается в том, что при сокращении цилиарного мускула хрусталик приближается к сетине, а это дает последней возможность видения более отдаленных предметов. Опыты Веег производились над так называемыми энуклеированными глазами, с вылуценным стекловидным телом. Несс усовершенствовал технику, вырезая радужину и открывая таким образом цилиарный мускул для прижизненных исследований. При этом данный автор пришел к диаметрально противоположным результатам. Нормально глаз аккомодирован на дальние расстояния, дальнорук; при сокращении же цилиарного мускула наступает очень быстрое изменение в сторону близорукости. По наблюдениям Несс, сокращение мускула надавливает на содержимое глазного пузыря, вследствие чего линза выпячивается вперед; глаз становится выпуклым, а сетина удаляется от хрусталика.

Р о г о в и ц а. Концентрически с радужинной, но кнаружи от нее, на глаз *Cephalopoda* нарастает еще одна кольцевая кожная

складка, состоящая из прозрачного, непигментированного эпителия. В большинстве случаев эта складка не вполне смыкается над глазом, сохраняя в себе маленькое эксцентрическое отверстие, но иногда смыкается и в сплошной купол над глазом. Это роговица. Наконец, у некоторых *Octopoda* на роговицу могут надвигаться еще особые веки.

Склеры, или белковая оболочка. Подобно такому позвоночных, глаз *Cephalopoda* защищен обкладкой из хрящей, образующих вокруг него хрящевую капсулу. К этой склере прикрепляется сложная система глазодвигательных мышц, присутствие которых придает всему главному яблоку очень большую подвижность.

Оптический ганглий. Зрительные волокна сетчатки, тотчас по выходе из глаза, внедряются в громадный *ganglion opticum*, тесно прилегающий ко дну глаза. Ход волокон в нем не вполне прослежен, но, повидимому, они испытывают там перекрест. Затем оптический ганглий переходит в зрительный нерв, который и впадает сбоку в церебральный отдел околотощеводной нервной массы. Интересно, что тонкое гистологическое строение оптических центров *Cephalopoda* обнаруживает (по *R a d l*, а особенно по *З а в а р з и н у*, 1913) очень большое сходство с таковым соответственных центров *Vertebrata* и *Insecta*.

Зрительные способности *Cephalopoda*. К сожалению, вопрос этот еще далеко не разработан. Известны только отдельные факты, например, что *Octopus* издали, за полметра, бросается на предложенного ему краба.

Гораздо подробнее в настоящее время изучен (главным образом *Н e s s* и *F r i s c h*) вопрос о различении разными группами животных отдельных цветов спектра. Вопрос этот крайне трудный, ибо даже разными людьми цвета воспринимаются различно (например дальтонистами), а потому вызывает много разногласий. Одни, как *F r i s c h*, признают за большинством *Evertebrata* способность различать цвета; другие, как *Н e s s* (1909, 1911), допускают эту способность только у высших позвоночных, тогда как рыбы и все беспозвоночные характеризуются полной цветной слепотой и различают лишь разную интенсивность света. *Н e s s* при своих опытах экспериментировал как раз над *Cephalopoda*, наблюдая либо сужение и расширение зрачка *Sepia* в разных цветах спектра, либо поведение совсем молодых и маленьких *Loligo* в длинном сосуде, на стенку которого отбрасывался разложенный на составные цвета спектр. При этом по его описанию животные вели себя совершенно так, как страдающий полной цветной слепотой человек. В фактических результатах работ *Н e s s* трудно сомневаться, но толкование их все же нельзя признать окончательным.

Глубоководные *Cephalopoda*, по *С h u n* (1903), иногда могут быть сразу узнаны уже по одному устройству своих глаз. А именно, глаза *Amphitretus* и некоторых других сильно вытягиваются в длину, превращаясь в *телескопные глаза*. Это вытягивание имеет

целью установить большую зоркость глаза, но на небольшие расстояния, ибо удаление хрусталика от сетчатки ведет к близорукости зрения. С h и n объясняет это тем, что глубоководным Cephalopoda только и нужно видение того небольшого пространства, которое освещается их собственными органами свечения. Далее кругом царит полная, непроницаемая ни для какого глаза тьма. Интересно сходство формы этих глаз с глазами поверхностных целагических Gastropoda (Heteropoda), хотя физиологического объяснения этому сходству еще не найдено.

Общее о глазах Cephalopoda. Оценивая глаз Cephalopoda, приходится поражаться чрезвычайной сложностью его строения. Последняя выражается и в обилии различных отделов глаза и в гистологическом строении этих отделов. Однако по общему плану своего строения, глаз Cephalopoda относится к тому же типу, как и глаз Gastropoda, что особенно ясно видно из строения глаза *Nautilus*. Кроме того, во время эмбрионального развития Cephalopoda Dibranchiata, их глаз проходит ряд стадий (глазной ямки, простого глазного пузыря, пузыря с хрусталиком, но еще без свода из радужины и роговицы), которые нам встречаются у разных Gastropoda в их взрослом состоянии. Таким образом глаз Cephalopoda следует рассматривать как дальнейший этап развития глаз гастроподного типа.

НЕКЕФАЛИЧЕСКИЕ ГЛАЗА MOLLUSCA

Таковые встречаются у трех классов моллюсков: Amphineura, Gastropoda и Lamellibranchia, являясь повсюду принадлежностью не всего класса, а отдельных его представителей.

Разнохарактерность строения этих глаз лучше всего доказывается тем, что их можно разбить не менее чем на пять разных типов, группирующихся следующим образом.

Неинвертированные глаза. Располагаются либо на спинной стороне туловища (Amphineura), либо по свободному краю мантии (Lamellibranchia), причем нередко построены вполне по типу глаз некоторых Polychaeta Limivora.

1) Так род *Lima* обладает по свободному краю мантии глазами в виде глубоких ямок с эпителием из пигментных и зрительных клеток. Никакими другими приспособлениями, вроде хрусталика и т. п., глаза не обладают (Schröiner, Hesse). Сравни глаза *Chaetopterus*.

2) Особенно интересно присутствие у некоторых Lamellibranchia глаз, чрезвычайно похожих на сложные эпителиальные глаза полихеты *Branchioma*. Таковы представители родов *Arca* и *Pectunculus*.

По краю их мантии имеется ряд сложных глаз, состоящих из веерообразно расположенных отдельных глазочков, или «омматидиев», разделенных друг от друга пигментными клетками (Rawitz, 1888—1892, Hesse, 1900). Каждая зрительная клетка,

как у *Branchioma*, обладает собственным кутикулярным хрусталиком, ядром, лежащим под самой линзой, и внутриклеточной фибриллой. Сходство с *Branchioma* доходит до мельчайших деталей.

3) Третий тип неинвертированных глаз встречается у *Amphineura Placophora* (рис. 110). На спинной стороне тела этих моллюсков, внутри пластинок их раковины, залегают многочисленные кожные органы чувств, известные под названием *эстетов*. Некоторые

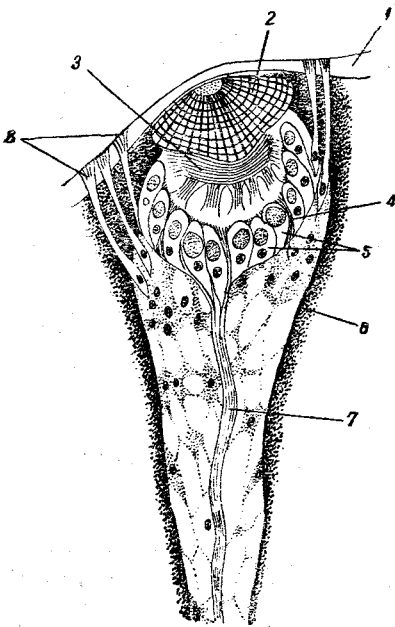


Рис. 110. Разрез через глаз *Acanthopleura*.

1 — наружный слой раковины; 2 — хрусталик; 3 — стекловидное тело; 4 — промежуточная клетка; 5 — зрительная клетка; 6 — пигмент; 7 — нерв; 8 — микровеселы, окружающие глаз (из Б ю ч л и в).

из них образованы всего 1—2 клетками (микрвеселы), тогда как другие слагаются из гораздо большего числа элементов (мегалвеселы). У некоторых семейств *Placophora*, преимущественно из тропических морей, часть мегалвесел превращается в органы зрения. В расположении получающихся таким образом глаз намечается известная правильность. У одних форм (*Schizochiton*, *Tonicia*) каждая раковинная пластинка несет только два диагональных ряда глаз, у других глаза располагаются в две многорядных полосы (*Enoplochiton* и др.), наконец, у третьих глаза образуют две пары разделенных промежуточком многорядных полос (*Acanthopleura* и некоторые *Tonicia*).

Каждый глаз (рис. 110) лежит в особой, приблизительно грушевидной полости раковинной пластинки — глазной луковицы. Над глазом имеется тонкая кутикула, образованная наружным слоем (tegumentum) данной пластинки. Глаз имеет вид неглубокого бокала частью из зрительных, частью из промежуточных клеток. Зрительные клетки на своих внутренних концах продолжают в нервное волокно. Они легко различимы по присутствию в наружной части клетки овального или шаровидного включения, красящегося довольно интенсивно разными красками. Н о в и к о в (1907) сравнивает эти включения с «феосферами» глаз скорпионов, сальп и др. Вообще, по его мнению, плазматические включения зрительных клеток, характерные для некоторых групп животных, можно разбить на две категории: сильно красящиеся — *феосферы* (паукообразные, сальпы) и слабо красящиеся — *феозомы* (*Oligochaeta*, *Nautilus* по М е r t o n).

Н о в и к о в не склонен придавать им перцепирующего значения.

а скорее готов приравнять их у *Plasophora* (без достаточного, по нашему мнению, основания) к дополнительным внутриклеточным хрусталикам. Полость глазного бокала занята стекловидным телом, а снаружки от него помещается двояковыпуклый хрусталик, напоминающий зерно крахмала своей концентрической слоистостью. Во время образования глаза хрусталик происходит как продукт выделения одной эпителиальной клетки и напоминает в этом отношении видоизмененную спикулу. Стекловидное тело имеет очень характерное волокнистое строение с волокнами, перпендикулярными к поверхности ретины. Но в и к о в считает его продуктом выделения промежуточных клеток. Следует заметить, однако, что некоторые рисунки Но в и к о в а, изображающие волокна стекловидного тела, очень напоминают пучки светочувствительных фибрилл, сидящие на свободной поверхности зрительных клеток у *Gastropoda*. Это толкование тем более вероятно, что Но в и к о в не описывает никаких перцепирующих элементов в ретинальных клетках *Plasophora*. В клетках самого глаза пигмента нет, но части раковины, прилегающие в глазной луковице, содержат множество бурочерных зерен. Кроме описанных крупных глаз, встречаются еще и более мелкие «интрапигментарные глазки», у которых известная часть клеток глаза содержит в себе пигмент. Подобные глаза нередко окружены несколькими отходящими от глазной луковицы маленькими одноклеточными микростетами. Такие же микростеты нормально отходят и от неизмененных в глаза мегалэстетов, чем ясно доказывается гомологичность глаз *Plasophora* их мегалэстетам. Физиологическое значение глаз *Plasophora* остается невыясненным.

И н в е р т и р о в а н н ы е г л а з а встречаются у некоторых *Gastropoda* и *Lamellibranchia*, причем устроены по двум различным образцам.

1) Интересное семейство тропических легочных моллюсков *Oncidiidae* обладает своеобразными многочисленными глазами, разбросанными на сосочках спинной стороны тела. Сосочек несет группу из 4—6 глаз. Гистологическое строение этих глаз изучено далеко не достаточно, несмотря на сравнительно недавнюю работу Станчинского (1908). Глаз представляет собой глубокую чашу пигмента, на дне которой имеется гораздо менее глубокая чашечка ретинальных клеток, обращенных своими светочувствительными концами прочь от источника света, к пигменту. В перцепирующем аппарате Станчинскому с трудом удалось разобрать нервную фибриллу со вздутием, но точное расположение этой фибриллы не прослежено. В сетчатке особенно любопытно присутствие большого слепого пятна в том месте, где ее пронизывает зрительный нерв; последний рассыпается на внутренней поверхности сетчатки на отдельные волокна, расходящиеся во все стороны от слепого пятна. Полость бокала занята хрусталиком, который в наиболее простых случаях состоит всего из одной крупной клетки, дифференцированной на две различно окрашивающихся зоны. У большинства *Oncidiidae* хрусталик образован двумя группами клеток, заключенных каждая

в свою соединительно-тканую капсулу. Станчинский и Семон говорят о кольцевых мышцах, окружающих зрачок и обслуживающих аккомодацию глаза, но пока глаза *Oncidiidae* не исследованы более детально, говорить об их способности к аккомодации кажется нам преждевременным. Способ происхождения глаза остается совершенно невыясненным. Обыкновенно глаза животных можно свести либо к типу бокала, либо к типу пузыря. Вероятно, и глаза *Oncidiidae* представляют собой видоизмененные пузыри, причем пигментная обкладка отвечает одной половине пузыря, а ретина представляет впятившуюся в нее другую половину того же пузыря.

2) Уже издавна известно присутствие глаз у различных видов пластинчатожабрального моллюска *Pecten*. Они в количестве нескольких десятков сидят по краям обеих складок мантии, чередуясь с многочисленными щупальцами. Исследованию этих глаз посвящено более десятка работ Rawitz (1888—1892), Patten, Carrière, Hesse и, наконец, Dakin (1910). Количество глаз на обеих складках мантии может быть неодинаковым. Так, у *Pecten jacobaeus* на правой складке глаз значительно меньше, чем на левой (42 и 59, 39 и 48 и т. п.).

Глаза (рис. 111) сидят на стебельках, эпителий которых на большей части своего протяжения пигментирован, и только участок, приходящийся против самого глаза, прозрачен и образует роговицу. Вся внутренность стебелька вокруг глаза занята

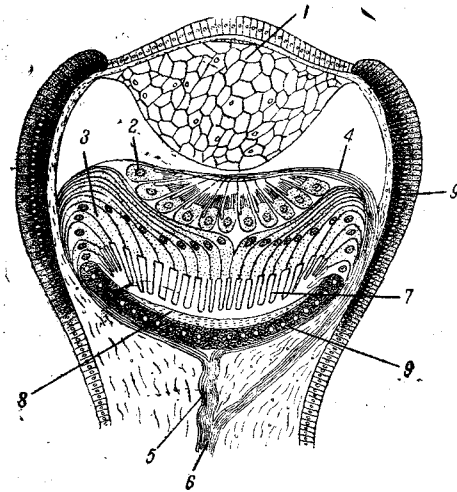


Рис. 111. Схематический медианный разрез через мантийный глаз *Pecten*.

1 — хрусталик; 2 — передний ряд зрительных клеток с отходящим от них пучком нервных волокон (4); 3 — задний ряд зрительных клеток с соответствующим пучком волокон (5); 6 — зрительный нерв; 7 — светочувствительные палочки; 8 — tapetum; 9 (вверху) — пигментированный наружный эпителий, окружающий глаз; 9 (внизу) — пигментный слой, подстилающий tapetum (по Гессе).

соединительной тканью.

Под роговицей залегает двояковыпуклый хрусталик клеточного строения. Клетки хрусталика большей частью продолговаты и часто вытягиваются на концах в два отростка, которыми клетка внедряется в промежутки между соседними клетками. Рядом с ядром в каждой клетке имеется центрозома с постоянно присутствующими лучами, которые расходятся от нее в разные стороны к периферии клетки. Эту лучистость нашел Hesse и истолковал лучи как опорные элементы, придающие известную стойкую форму отдельным клеткам, а следовательно и форме всего хрусталика. Hesse считает такое приспособление тем более необходимым, что по его

наблюдениям (которые подтверждает D a k i n) на наружной поверхности хрусталика имеется система тонких мускульных волоконцев, служащих для аккомодации глаза. Сокращение волоконцев должно вызывать уплощение передней стенки хрусталика и перемену фокусного расстояния, а при расслаблении волокон эластичность хрусталиковых клеток (лучи!) ведет к восстановлению его прежней формы. К сожалению, это предположение, само по себе вполне правдоподобное, остается еще непроверенным физиологическими опытами.

Самая интересная часть глаза *Pecten*, это — сетчатка. Она имеет вид довольно плоской тарелки, подстланной еще двумя слоями: *tapetum* и пигментным слоем. Пигментный слой образован многочисленными клетками, имеющими эпителиальное расположение. Что касается *tapetum*, то показания авторов относительно его строения сильно расходятся. Более старые исследователи находили в нем либо много ядер, либо 2—3 ядра. H e s s e совершенно определенно утверждает, что весь этот слой состоит из одной крупной клетки в виде плоского диска с центральным ядром. D a k i n вообще не находит в *tapetum* ядер, но зато рисует в нем многочисленные четырехугольные пластинки, налегающие друг на друга и отражающие свет, вследствие чего глаза *Pecten* горят зеленоватым блеском. Повидимому, *tapetum* имеет одноклеточный характер. Из глубины стебелька к глазу подходит зрительный нерв, который раздваивается и посылает одну из своих ветвей прямо ко дну глазной тарелки, где она рассыпается на отдельные волокна. Последние идут к периферии глаза и входят в сетчатку с краев тарелки. Другая ветвь зрительного нерва заходит в промежутке между хрусталиком и ретиной, внедряясь в последнюю через центр ретинальной тарелки.

Эпителиальный пигментный слой по краям ретинальной тарелки переходит в элементы последней, вследствие чего В ü t s c h l i в свое время высказал предположение, что глаз *Pecten* представляет собой пузырь, наружная стенка которого втянулась и вплотную прижалась к внутренней. Наружная половина пузыря дала сетчатку, внутренняя образовала пигментную подстилку последней. Происхождение *tapetum* остается невыясненным.

Самая сетчатка очень сложного строения, которое даже заставляет сомневаться в правильности толкования В ü t s c h l i. Клетки ее расположены по меньшей мере в два слоя: проксимальный по отношению к пигментной оболочке и дистальный. Проксимальный слой состоит из несомненных зрительных клеток, длинных и тонких, которые своими светочувствительными концами смотрят от краев тарелки к ее проксимальной поверхности. На этих проксимальных концах клеток имеются типичные палочки с ясной фибриллой внутри. Получаются настоящие инвертированные зрительные клетки, которые иннервируются на своих наружных, обращенных к краям ретинальной тарелки концах от одной из ветвей зрительного нерва. Труднее понять строение дистального слоя ретины. Клетки его образуют очень правильный эпителиальный слой, причем концы их, обращенные к проксимальным клеткам, очень неясно дифференциру-

ются, тогда как дистальные концы усажены отростками в роде ресниц со вздутыми основаниями. Невольно бросается в глаза сходство этих отростков с зоной штифтиков или с теми светочувствительными щетками, которые имеются в сетчатке *Gastropoda*. Н е s s e сначала не мог обнаружить связи этих клеток со зрительным нервом. Однако позже и он (1908) и D a k i n (1910) показали, что к данным клеткам подходят волокна второй ветви зрительного нерва, причем нервные волокна проникают внутрь самого клеточного слоя и подходят к каждой клетке сбоку. Кроме зрительных клеток и в дистальном и в проксимальном слое находятся особые мультиполярные интерстициальные клетки, которые принимались то за опорные, то за ганглиозные.

Самым интересным в сетчатке *Pecten* является присутствие двух слоев зрительных клеток, из которых один (проксимальный по отношению к пигменту) типично инвертированный, тогда как другой, повидимому, неинвертированный, хотя, как полагает Н е s s e, он и принял такой характер, вероятно, лишь вторично. Если такое толкование обоих слоев правильно, то глаз *Pecten* в гистологическом смысле является единственным в своем роде, представляя смесь инвертированного с неинвертированным.

Того же типа глаза *Spondylus*. Кроме того, вероятно (по W e b e r), сюда же могут быть отнесены и глаза, сидящие на концах сифонов у *Cardium*, хотя в них как будто присутствует еще один лишний слой (*chorioidea*).

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИХ (ARTHROPODA)

Несмотря на то, что по сильно выраженной метамерности своего тела, по строению кровеносной системы, органов движения и даже центральной нервной системы *Arthropoda* стоят гораздо ближе к кольчатым червям, чем моллюски, органы зрения членистоногих обнаруживают значительно большее своеобразие.

Действительно, глаза общераспространенного у *Annelides* типа, а именно типа неинвертированных глазных пузырей, встречаются у *Arthropoda* чрезвычайно редко, только у *Protracheata*. У всех других *Arthropoda* глаза построены более или менее иначе. Классифицируя органы зрения *Arthropoda*, можно установить следующие категории:

1) Одиночные глаза вполне аннелидного типа: *Protracheata*.

У громадного большинства других *Arthropoda*, а именно у *Crustacea*, *Mylriapoda* и *Insecta* глаза могут быть разделены на две больших группы: 2) простые глаза и 3) сложные, или фасетированные, глаза. Простые глаза либо совсем одиночны, либо состоят из 3-4 тесно сближенных одиночных глазков. Сложные глаза состоят из большого числа глазочков, или омматидиев, тесно сближенных, но вместе с тем совершенно обособленных друг от друга пигментными перегородками. Каждый омматидий содержит определенным образом расположенную группу зрительных клеток и несет соб-

ственную кутикулярную линзу, отчего поверхность глаза становится граненой, — фасетированные глаза.

Наконец, у класса Arachnoidea (а иногда и у других классов) глаза большей частью представляют ряд интересных переходов от простых к фасетированным. Это четвертая категория глаз Arthropoda. В виду того, что глаза Arachnoidea обнаруживают в упомянутых переходах большое разнообразие, они будут рассмотрены особо от глаз других членистоногих.

Глаза различных категорий и у самых различных Arthropoda часто характеризуются одним общим свойством, а именно расположением светочувствительных штифтиков не на наружном или внутреннем конце клетки, а на боковых ее гранях. У Annelides (*Branchiomma*) и Mollusca (*Arca*) такие случаи исключительны, у Arthropoda — это ясно выраженная тенденция.

Обе главных категории глаз, простые и сложные, могут находиться совместно у одного и того же животного (Crustacea, Insecta). В других случаях (Crustacea, отчасти Insecta) один тип глаз сменяется другим на разных стадиях жизни. Наконец, очень часто животное обладает глазами только одного типа.

ОДИНОЧНЫЕ ГЛАЗА АННЕЛИДНОГО ТИПА

Интересно, что глаза подобного рода имеются у одной из наиболее примитивных, а потому и наиболее близких филогенетически к кольцецам групп Arthropoda, а именно у Protracheata. *Peripatus* и его родичи обладают одной парой одиночных глаз, расположенных непосредственно над мозгом. Глаза по своему строению очень напоминают глаза Alciopidae из Polychaeta (стр. 175). Они закладываются в виде впячиваний эктодермы, которые отшнуровываются и превращаются в замкнутые пузыри. Задняя стенка пузыря состоит из неинвертированных ретинальных клеток, с палочкой на смотрящем в полость глаза конце. Глаз обладает хорошо развитым хрусталиком неклеточного строения.

Интересно, что сначала зачатки глаз плохо обособлены от зачатка головного мозга и лишь впоследствии отшнуровываются от него, причем соединительный тяж превращается в зрительный нерв. У многих Polychaeta наблюдается такая же тесная связь глаз с мозгом, не только в личиночном (трохофора), но и во взрослом состоянии.

ПРОСТЫЕ ГЛАЗА АРТТРОПОДА

Простые глаза раков (Crustacea). Простые глаза представлены у них так называемым *медианным*, или *науплиусовым*, или *лобным*, глазом. Это глаз, который у низших раков (Entomostraca) функционирует с личиночных стадий и вплоть до взрослого состояния. У Copepoda, большинства Ostracoda и Cirripedia он является единственным зрительным аппаратом. У Phyllopoda к нему присоединяются сложные глаза. У высших раков медиан-

ный глаз большей частью действует только в личиночном состоянии (*Decapoda*, *Stomatopoda*), у взрослых же особей более или менее редуцируется.

Этот медианный глаз обычно состоит из тесно сближенных трех (*Ostracoda* по *Claus*, 1891, рис. 112) или четырех (найдено впервые *Педашенко*, 1897, у *Lernaea*, потом *Новиковым*, 1905, у *Branchiopoda*) глазных бокалов, которые своими выпуклыми сторонами прилегают друг к другу. Два бокала имеют парное расположение, направо и налево от срединной линии; третий лежит между ними, или же (если бокалов четыре) два остальных располагаются над и под двумя парными.

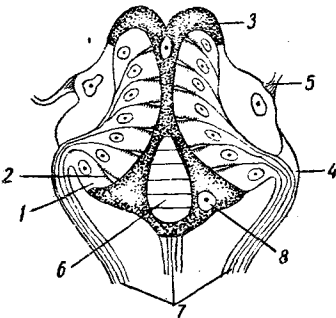


Рис. 112. Схематический фронтальный разрез через медианный глаз *Cypris*.

1 — ретинальная клетка; 2 — чувствительная палочка, состоящая из штифтиков; 3 — пигментная клетка; 4 — оболочка нерва; 5 — клетка, образующая хрусталик; 6 — ретинальные клетки брюшного глазка медианного глаза; 7 — зрительные нервы; 8 — ядро пигментной клетки (из *Бючли*).

Наружную обкладку глаза образуют пигментные клетки (у *Ostracoda* всего две на все три бокала), заполненные черными или бурными зернышками. Иногда они посылают к ретине особые переплетающиеся отростки (*Limnadia* по *Новикову*), по которым, быть может, пигмент вплотную подходит к зрительным клеткам. Внутри от пигментных клеток располагается особый слой, *tapetum*, который по одним данным состоит из отдельных чешуек (*Claus*, *Новиков*), по другим (*Wenke*, 1908) из соединительнотканых волоконцев, иногда же, быть может, образуется вышеупомянутыми отростками пигментных клеток. Во всяком случае *tapetum* не имеет характера особого клеточного слоя.

Внутренность каждого пигментного бокала занята разным числом зрительных клеток (7—15 у *Ostracoda*, 30—224 у *Apus* по *Wenke*). В случае наличия большого числа клеток последние располагаются эпителиеобразно. Первые исследователи медианных глаз (*Claus*, 1891) описывали в ретине палочки обратно-конической формы, которые, однако, находились не на свободном конце ретинальных клеток, а на их боковых сторонах, которыми они соприкасаются с соседними клетками. Работа *Hesse* (главным образом над *Coropoda*) показала, что каждая такая прилегающая к боковой поверхности зрительной клетки палочка может быть разложена на множество торчащих из клетки вбок коротких штифтиков, совокупность которых и дает картину палочки, а штифтики составляют продолжения проходящих через клетку неврофибрилл. Такое мнение удерживается и до сих пор, хотя *Новиков*, работавший в 1905 и 1907 г. над *Ostracoda* и *Phyllopora*, приходит к другому выводу. Он считает поперечную исчерченность так называемой палочки за оптическое явление.

Штифтиковая «палочка» может быть выражена в различной степени ясно. У одних форм, например *Copepoda*, *Ostracoda*, каждая ретинальная клетка имеет свою вполне самостоятельную «палочку», так что между палочками соседних клеток сохраняется явный просвет. При этом название «палочки» сплошь и рядом является очень мало подходящим. Так, нередко зрительные клетки сплюснены в одной плоскости, и тогда на боковой поверхности клетки получается целая пластинка штифтиков. Особенно правильно расположение штифтиков в глазу *Apus productus* (по *Wenké*), где клетки ретины шестигранны, и на каждой грани, ближе к основанию клетки, имеется пучок штифтиков.

Нередко прилегающие друг к другу зоны штифтиков соседних зрительных клеток так плотно спаиваются, что между двумя клетками действительно получается нечто в роде сплошной «палочки», или рабдома сложного глаза. На своих концах, выдающихся из бокала, зрительные клетки продолжают в нервные волокна, идущие к мозгу.

Итак, ретина медианных глаз *Crustacea* инвертирована и подходит по небольшому числу клеток и штифтиковой оторочке на глаза личинок *Polychaeta* и на глаза *Platodes*. Однако, с другой стороны, она обнаруживает тенденции, свойственные глазу *Arthropoda*: боковое положение штифтиков на клетках и слияние зон штифтиков, принадлежащих соседним клеткам, в общие рабдомы. У большинства *Phyllopora*, у *Copepoda* и у части *Ostracoda* устройство глаза ограничивается описанными частями. Однако у некоторых *Phyllopora* (*Artemia* по *Новикову*) и *Ostracoda* (*Cypridae* по *Новикову*) у входа в глазной бокал лежит еще прозрачный хрусталик, составленный из нескольких гигантских клеток.

Простые глаза, или *ocelli*, *Myriapoda* и *Insecta*. У всех *Myriapoda* (кроме *Scutigera*, где дело доходит до образования сложного глаза) единственными органами зрения являются простые, одиночные глаза.

Являясь более древними органами зрения, нежели сложные глаза, простые глаза у насекомых встречаются в качестве единственных органов зрения главным образом в личиночном возрасте. Ими обладают личинки *Tenthredinidae*, гусеницы, личинки многих других голометаболических насекомых (*Neuroptera*, *Phryganea* и др.). Во взрослом состоянии одними лишь простыми глазами обладают низшие бескрылые насекомые (*Collembola*) и некоторые паразиты (*Pediculidae*, *Mallophaga*, блохи и др.).

Напротив, многие взрослые *Insecta* обладают простыми глазами в качестве дополнения к паре больших сложных, или фасетированных глаз. Такие отношения наблюдаются у самых разнообразных групп, а именно у некоторых *Orthoptera*, *Odonata*, *Perlidae*, *Ephemeraeidae*, *Rhynchota*, *Hymenoptera*, большинства *Diptera*, *Lepidoptera* и др.

Число простых глаз сильно варьирует. У *Myriapoda* они обычно

имеются в большом количестве, причем располагаются в две группы по бокам головы. У личинок насекомых число глазков варьирует от 2 (личинки многих Hymenoptera — *Lyda*, *Cimbex* и др. Tenthredinidae), до 10-12 (гусеницы бабочек), 12 (личинки Trichoptera), 14 (личинки *Myrmeleon*). У взрослых Insecta, имеющих только простые глаза, таковых может быть или несколько (у части Collembola), или два (Pediculidae, блохи). У взрослых насекомых, где простые глаза служат лишь дополнением к фасетированным, глазков чаще всего три. Они при этом располагаются обычно в виде треугольника на темени, между парой сложных глаз. Взрослые термиты, Rhynchota и бабочки (кроме Rhopalocera, у которых глазки отсутствуют) обладают всего двумя простыми глазами. Наконец, у некоторых Coccidae число глазков доходит до четырех. Напротив, у Forficulidae, Phasmidae, громадного большинства жуков, у дневных бабочек (Rhopalocera) и др. простые глаза во взрослом состоянии вовсе отсутствуют.

Berlese (1909) различает два типа строения простых глаз, главным образом смотря по присутствию или отсутствию так называемого хрустального тела. Глазам без хрустального тела он дает название: *археомма* (archeomma), глазам с хрустальным телом название просто: *омма* (omma), или *глазка*.

Археоммы, или простые глаза без хрустального тела, обнаруживают довольно большое разнообразие строения, причем Нессе, подробно исследовавший их, располагает их в следующем порядке постепенного усложнения строения.

Наиболее простые археоммы имеют личинки некоторых двукрылых, например *Ceratopogon* и *Chironomus*. Каждый глаз состоит из бокаловидной группы гиподермальных клеток, причем бокал вогнутостью своей смотрит внутрь тела, а клетки, его составляющие, нагружены большим количеством черного пигмента. В полость пигментного бокала вдаются своими свободными концами очень немногочисленные и совершенно не зависящие друг от друга зрительные клетки. На своих концах, выдающихся из бокала, клетки эти продолжают каждая в нервное волокно; конец зрительной клетки, упирающийся в пигмент, несет на себе терминальную каемку штифтиков. Примитивность устройства подобных глаз сказывается в независимости их зрительных элементов друг от друга, а также в том, что каемка штифтиков занимает самый конец ретиальной клетки, как это имеет место у большинства червей. Такие глаза (очень редкие у Insecta) Нессе называет *анаксонными*. По расположению светочувствительных концов ретиальных клеток глаз *Ceratopogon* (рис. 113) относится к инвертированным и очень напоминает собой по виду глаза Turbellaria.

Такого же приблизительно типа лобный глаз низшего насекомого *Orchesella rufescens* (из Collembola), с той разницей, что из четырех его ретиальных клеток только две передних вполне не зависимы друг от друга и снабжены терминальной каемкой из штифтиков. Две задних соприкасаются друг с другом. При этом каемка

штифтиков находится на боковой стороне каждой клетки, а именно на той, которая обращена к соседней клетке. Обе каемки, соприкасаясь, образуют одну общую зрительную «палочку», или рабдом (сравни медианный глаз раков). Таким образом, здесь уже частично проявляется склонность к сочетанию ретинальных клеток в группы, столь распространенная у *Arthropoda*. Несмотря на то, что морфологически только что описанные глаза, несомненно, наиболее просты, состоя лишь из ретины и пигмента, без роговицы, стекловидного тела и т. д., мы сомневаемся в их филогенетической примитивности. Повидимому это, скорее, глаза вторично упрощенные. Дело в том, что между описанными глазами и другими глазами первого типа нет переходных ступеней, другие археоммы устроены по иному типу и, действительно, дают последовательный ряд усложнений. Низшая ступень этого ряда совпадает по строению с глазами многоножек, а это свидетельствует о том, что в ней мы должны видеть

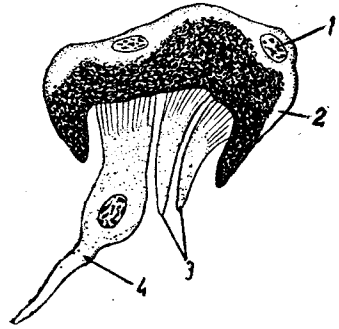


Рис. 113. Разрез через глаз *Ceratopogon* (Diptera).

1 — пигментная клетка; 2 — пигментные клетки; 3 и 4 — ретинальные клетки с каймой из штифтиков, обращенной к пигменту (из Бючли).

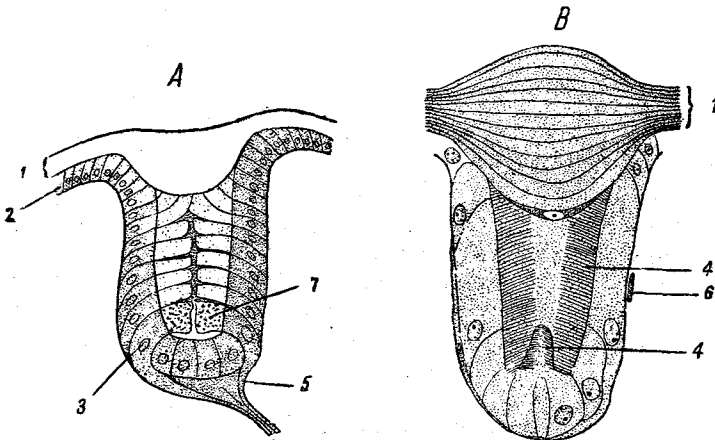


Рис. 114. А — схематический продольный разрез через глаз личинки *Dytiscus*; В — медианный разрез через глазок *Lithobius forficatus*.

1 — кутикула; 2 — гиподермальный эпителий; 3 — ядро зрительной клетки; 4 — чувствительные штифтики; 5 — нервные волокна зрительных клеток; 6 — ядра обкладочных клеток; 7 — рабдом (по Гессе).

настоящую исходную форму археомм *Insecta*. Таковая встречается нам у личинок плавунцов (*Dytiscus* и др.). Глаза *Dytiscus* (рис. 114, А) и многих *Mugilapoda*, например *Lithobius* (рис. 114, В), имеют характер однослойных неинвертированных бокальчатых глаз. Глаз —

это глубокое впячивание гиподермы. У *Mutilloroda* все клетки впячивания имеют характер зрительных, причем их концы, обращенные в полость бокала, снабжены оторочкой из довольно длинных штифтиков. У *Dytiscidae* зрительную функцию несут лишь клетки донной части впячивания. Клетки боковых стенок впячивания вытягиваются своими внутренними концами по направлению к центральной оси впячивания до взаимного соприкосновения. Эти вытянутые внутренние концы клеток совсем прозрачны и совокупностью своей образуют так называемое стекловидное тело (*corpus vitreum*). Ретинальные клетки *Dytiscus* снабжены множеством штифтиков. Последние сидят, однако, не на самых концах клеток, а на особых выростах этих клеток в полость бокала; в соседних клетках штифтики располагаются на сторонах их выростов, обращенных друг к другу. Таким образом, у *Dytiscus* уже происходит характерное для *Arthropoda* смещение штифтиков на боковые поверхности зрительных клеток. Над каждым глазом имеется утолщение наружного хитина, большинством авторов называемое *роговицей*, тогда как *Lang* и некоторые другие предпочитают называть его *хрусталиком*. Вопрос о том, которое название правильное, будет затронут нами позже, мы же будем применять к этому образованию у всех *Arthropoda* название *хрусталика*. Эпителиальные клетки гиподермы, расположенные по самому краю впячивания, могут у *Mutilloroda* либо временно (у *Scelopendra* перед каждой линькой), либо постоянно (у *Lithobius*) внедряться в промежутки между ретиной и хрусталиком. В последнем случае такие подстилающие хрусталик гиподермальные клетки обозначаются именем стекловидного тела. У *Dytiscidae*, как мы видели, стекловидное тело образуется за счет свободных концов клеток самого впячивания.

Следующей ступенью усложнения археоммы у *Insecta* можно поставить глаза *Cicada plebeja*, исследованные *Berlese*. Здесь бокаловидное впячивание сравнительно плоско. Дно его образовано сплошь зрительными клетками. Последние сильно вытянуты в длину и на боковых стенках их наружных свободных концов усажены множеством коротких штифтиков. Штифтики соседних клеток, соприкасаясь, образуют своей совокупностью небольшие рабдомы. Между чечевицеобразным хрусталиком и ретиной у *Cicada* внедряется сплошной слой гиподермальных клеток, выделяющих хрусталик (у других *Insecta*, например у *Ceratopsyllus canis* по *Hesse*, этих клеток еще мало, и они имеют неправильное расположение). Указанные гиподермальные клетки сами по себе коротки, но каждая из них посылает от себя вглубь длинный, сильно пигментированный отросток, внедряющийся между ретинальными клетками.

Приблизительно такую же сложность строения имеют археоммы взрослых *Neuroptera*, например *Osmylus* (по *Link*, 1908).

К такому же типу относятся и глаза некоторых *Diptera*, например *Helophilus*. Они обнаруживают, однако, следующее любопытное усложнение. Между ретиной и гиподермой (корнеагенными клетками) вставляется очень тонкая двуслойная перепонка, по *Реди*

к о р ц е в у состоящая у *Eristalis* из двух слоев очень плоских клеток. Кроме того, на известном протяжении ретина отстает от только что описанной преретинальной мембраны, между ними получается полость. Полость занята жидкостью, которая содержит несколько, повидимому, свободных клеток. Подобные глаза производят такое впечатление, словно это аппараты, подвергшиеся известной редукции, а именно утратившие хрустальное тело, имевшееся раньше между ретиной и гиподермой.

В следующую категорию можно включить глаза с сетчаткой, явственно дифференцированной в два слоя — более близкий к поверхности глаза и хрусталику и более удаленный. Такая дифференцировка ретины осуществляется разными способами. Один из них встречается у пчелы, шершня и, вероятно, вообще у жалоносных Hymenoptera (рис. 115). Хрусталик глаза пчелы (по Редикорцеву и Нессе) дифференцирован на более плотную поверхностную часть, почти шаровидной формы, и на более мягкую глубокую часть, форма которой согласуется с формой глазного бокала. Стенки дна и более глубоких частей бокала выстланы зрительными клетками обычного типа. Между дистальными концами каждых двух ретинальных клеток имеется составленный из двух пластинок рабдом, причем каждая пластинка принадлежит одной из клеток и является результатом слияния каемки штифтиков. Ближе к краям бокала имеется

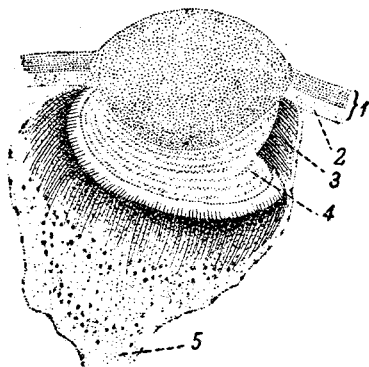


Рис. 115. Продольный разрез через средний лобный глазок *Vespa crabro*.

1 — кнутинкула; 2 — гиподермальный эпителий; 3 — побочная ретина; 4 — глубокая часть хрусталика; 5 — зрительный нерв (по Нессе).

(на всем или не на всем протяжении края) краевая зона сильно выдающихся над уровнем остальной ретины и густо пигментированных клеток, которые как бы внедряются в хрусталик. Нессе придает клеткам зоны значение зрительных, ибо их глубокие концы продолжают, по его наблюдениям, в нервные волокна. Соответственно с этим он всю краевую зону относит к сетчатке, называя ее «побочной ретиной». В связи с большей удаленностью главной ретины от твердой части хрусталика она получает впечатление от объектов, расположенных вблизи от глаза, побочная же ретина служит для видения на более далеком расстоянии. Хрусталик, по крайней мере на протяжении главной ретины, подстлан плоскими гиподермальными клеточками.

Другой тип двуслойной ретины обнаруживают стрекозы (*Agriop* по Нессе и др.). Не совсем правильной формы хрусталик (рис. 116) глубоко вдается под кожу, причем он обхвачен по краю зоной пигментированных клеток гиподермы. Эта зона несколько

напоминает побочную ретину *Hymenoptera*. Такими же пигментными клетками, но более плоскими, у стрекоз обхвачен, однако, весь глазной бокал, получающий таким образом наружную пигментную обкладку. На всем протяжении глаза зрительные клетки расположены в два этажа: один, более близкий к хрусталику, другой, лежащий под первым более глубоко. В основании ретинальных клеток глубокого слоя располагаются мелкие, набитые зеленоватыми кристаллами клеточки, совокупность которых представляет собой *tapetum*. Физиологическое значение двуслойности сетчатки по *Nesse* таково же, как и у *Hymenoptera*.

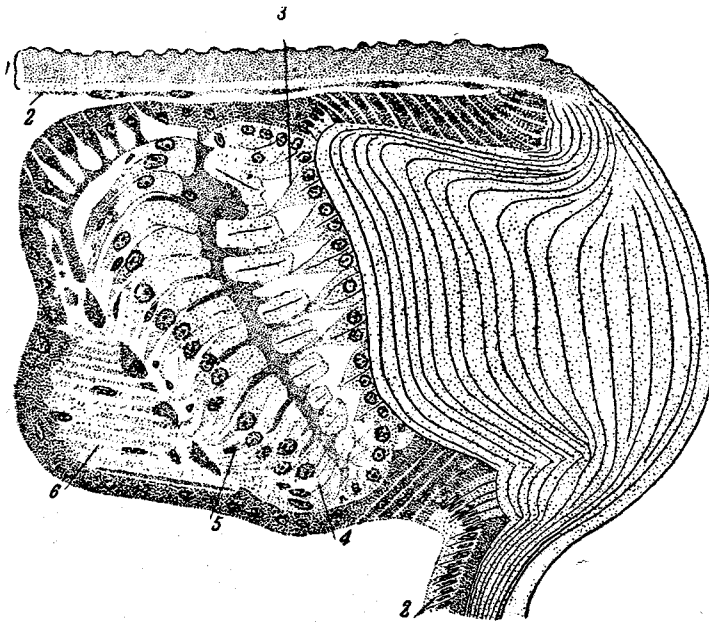


Рис. 116. Медианный разрез через боковой лобный глазок *Agrion*. 1 — кутикула; 2 — гиподермальный эпителий; 3 и 4 — дистальные и проксимальные зрительные клетки; 5 — ядро одной из клеток *tapetum*; 6 — зрительный нерв (из Шредера).

Наибольшей сложности строения достигают археоммы поденок (*Ephemeroidea*). Чувствительная часть их глаз (рис. 117) устроена так же, как у стрекоз, с той разницей, что ретина однослойна. Впрочем, у *Cloëon* снаружи от ретины, между ней и хрусталиком, лежит слой довольно высоких прозрачных клеток, который *Nesse* называет стекловидным телом, а *Berglese* считает наружным слоем ретины. Принимая второе толкование, мы получаем полное сходство сетчатки глаза *Cloëon* с таковой стрекоз. Имеется пигментная обкладка, присутствует клеточный *tapetum*. Однако диоптрическая часть глаза несравненно сложнее, чем у стрекоз. Хитиновая кутикула над глазом остается совсем тонкой и потому имеет характер

роговицы. Но подстилающие ее (корнеагенные) клетки у *Heptagenia* чрезвычайно сильно вытягиваются в длину, так что совокупность их образует резко очерченное двояковыпуклое тело, являющееся эквивалентом хрусталика. У *Cloëon* слой клеток, подстилающих роговицу, состоит из обыкновенных гиподермальных элементов, но под ними имеется двояковыпуклое скопление прозрачных клеток, имеющее форму чечевицы. Его происхождение можно представить себе так, что вытянутые в длину корнеагенные клетки *Heptagenia* отстают от гиподермы, ложатся под ней и образуют указанное скопление. Это скопление можно считать за клеточный хрусталик.

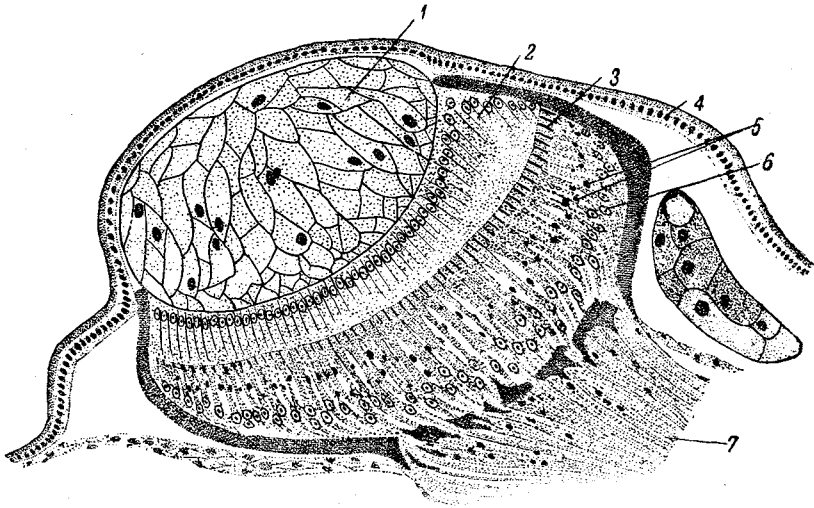


Рис. 117. Медианный разрез через глаз *Cloëon*.

1 — хрусталик; 2 — корнеагенные клетки; 3 — чувствительные штифтики; 4 — гиподермальный эпителий; 5 — ядра клеток tarsetum; 6 — ядра зрительных клеток; 7 — зрительный нерв (по Гессе).

Таким образом, археомма представляет собой простой глаз с одиночным диоптрическим аппаратом и с ретиной, образованной несколькими зрительными единицами. Каждая такая единица состоит из нескольких (двух, трех или четырех) ретинальных клеток, сгруппированных вокруг одного общего рабдома. Рабдом происходит слиянием соответственного числу ретинальных клеток числа штифтиковых каемок. Эти группы зрительных клеток напоминают, только в менее дифференцированном виде, ретинулы сложного глаза. Только в одном случае (личинки некоторых *Diptera*) дело еще не доходит до образования рабдомов, и ретинальные клетки вполне самостоятельны.

В очень редких случаях, а именно у самцов некоторых *Strepsiptera* (*Xenos*), одиночные археоммы собираются приблизительно

по 50 штук вместе, так что по бокам головы получают два мощных бугра, сплошь усаженных глазками. Это устройство очень походит внешним образом на настоящий фасетированный глаз, но отличается от него гистологически, ибо каждый отдельный элемент такого глаза представляет собой не омматидий, а настоящую археомму. Поэтому Strohм (1910) предлагает для него особый термин «ocellares Komplexauge». По-русски можно передать его названием *сложный глаз археоммного типа*. Напротив, настоящие сложные, или фасетированные, глаза не являются дериватом археомм, а скорее таковыми простых глаз иного типа, или омм (по Berlese).

Оммы. Простые глаза типа омм встречаются только в личиночном возрасте, а именно, главным образом у гусениц и у личинок Neuroptera и Trichoptera.

Наиболее примитивно устройство омм у личинки муравьиного льва (*Myrmeleon*). Каждая из 14 омм личинки (рис. 118, А) имеет двояковыпуклый кутикулярный хрусталик. Гиподермальные клетки, подстилающие хрусталик, дифференцированы на периферические и срединные. Тогда как периферические очень длинные и своими внутренними концами достигают клеток ретины, срединные очень сплюснуты, так что между ними и ретиной остается шаро-

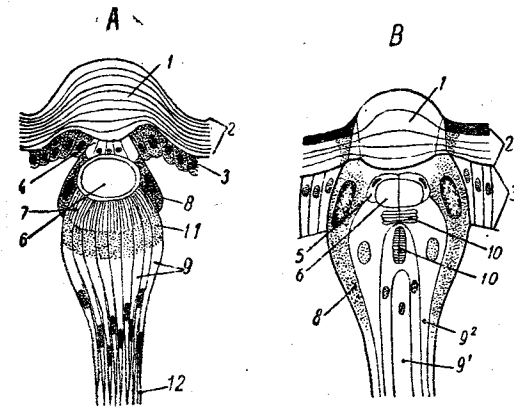


Рис. 118. Схематизированные разрезные рисунки глазиков. А — *Myrmeleon*; В — гусеница *Gastropacha*.

1 — хрусталик; 2 — кутикула; 3 — эпителий; 4 — корнеагенные клетки; 5 — конус хрусталика; 6 — чувствительные выросты; 8 — пигментная клетка; 9 — зрительные клетки (9¹ — проксимальные и 9² — дистальные); 10 — проксимальный и дистальный рабдомы; 11 — пигмент; 12 — нервные волокна (из Бючли).

видное пространство, окруженное с краев глаза периферическими гиподермальными клетками. Это пространство занято особым прозрачным, светопреломляющим образованием, *хрустальным телом*, которое, повидимому, представляет собой продукт выделения трех клеток (срединных гиподермальных?). Луковицеобразная сетчатка состоит из нескольких десятков совершенно самостоятельных клеток, снабженных на своих наружных концах пучками штифтиков. Образования рабдомов в глазах личинок *Myrmeleon* нет.

Несколько более сложно строение омм у гусениц, личинки *Sialis* и личинок ручейников (Trichoptera). Двояковыпуклый кутикулярный хрусталик глаза (рис. 118, В) выделяется тремя громадными гиподермальными клетками, которые не только подстилают его, но и обхватывают своими внутренними концами весь остальной глаз, а именно хрустальный конус и ретину. Хрустальное тело имеет

вид шара или чечевицы и занимает свободный промежуток между хрусталиком и ретиной. Оно образуется тремя плоскими клетками (очевидно, гиподермального происхождения), которые его облекают. Соответственно с этим на хрустальном теле намечены слегка линии слияния его из трех частей. Ретина состоит из очень ограниченного числа клеток (у гусениц обычно из семи), а потому очень узка, в виде столбика, или колонны. Начинаются все семь клеток ретины на одном уровне, но свободные наружные концы их располагаются в два венчика, наружный из трех и внутренний из четырех клеток. Концы клеток в обоих венчиках нагибаются друг к другу, так что усаживающие их штифтики сливаются вместе в один (тройной или четверной) рабдом. Весьма важно то обстоятельство, что оба рабдома расположены строго по одной оси, друг над другом, так что один из них является как бы продолжением другого. Вследствие этого вся омма имеет, несмотря на присутствие двух групп ретинальных клеток, только одну зрительную ось.

По количеству зрительных осей Н е s s e (1904) делит глаза Insecta на *безосные* (анаксонные), где все ретинальные клетки самостоятельны (*Ceratopogon* и *Chironomus* среди насекомых с археоммами и *Murmeleon* среди форм с оммами); на *многоосные*, когда в глазу имеется много ретинул с рабдомами, оси которых друг с другом не совпадают (все прочие археоммы), и на *одноосные* (монаксонные), где рабдомы одной или двух ретинул, образующих сетчатку глаза, расположены по одной и той же оси (прочие оммы и все настоящие фасетированные глаза). В монаксонных глазах, кроме хрусталика, имеется обычно и хрустальное тело. Как видно из описания, настоящие сложные глаза могут вести начало только от омм, а не от археомм, построенных совсем по другому плану.

Ф у н к ц и я о д и н о ч н ы х г л а з к о в I n s e c t a. Присутствие у многих насекомых одновременно двух различных зрительных аппаратов (т. е. сложных глаз и простых глазков) уже издавна заставляло ученых думать, что глазки обладают несколько иной физиологической функцией, чем сложные глаза. В более точном определении этой функции мнения ученых расходятся. Среди весьма многочисленных попыток истолковать характер деятельности простых глазков наибольшей обоснованностью отличаются следующие. К о l b e (1893) и затем Н е s s e (1908) склонны думать, что простые, или лобные, глазки насекомых специально приспособлены для видения при слабом свете, в сумерках и т. п. В пользу этого свидетельствует то обстоятельство, что, благодаря гораздо более сильному в простых глазках развитию хрусталика, на каждую зрительную клетку их падает от светящейся точки и гораздо большее количество световых лучей, чем на ретинулу омматиция в фасетированном глазу.

Н е s s e признает, однако, что, помимо этой функции, у простых глазков должна быть еще какая-то другая, связанная с полетом, ибо эти глазки встречаются преимущественно у летающих, и притом быстро летающих насекомых (стрекозы, мухи, перепончато-

крылые, бабочки-ночницы). Кроме того, сплошь и рядом у нелетающих или бескрылых форм или поколений одного и того же вида глазки отсутствуют (бескрылые самки *Mutilla*, бескрылые рабочие муравьев, бескрылые поколения тлей), тогда как у летающих они развиты (самцы *Mutilla*, половые особи муравьев, крылатые тли).

Link (1909) развивает и слегка изменяет мысль Hesse, говоря, что вышеупомянутая загадочная функция простых глазков связана не только с полетом, а со всяким быстрым движением, ибо глазки развиты у многих Orthoptera, не летающих, но двигающихся мощными скачками.

Наконец, Demoll и Scheuring (1911), отрицая специальную дальность зрения простых глазков, выставляют следующие положения. Насекомые с замазанными черным лаком сложными глазами ведут себя, как слепые, а потому очевидно, что для выполнения своей задачи простые глазки нуждаются в одновременном нормальном функционировании сложных глаз.

Далее, на основании длинного ряда остроумных вычислений и измерений поля зрения обоих сортов глаз, вышеназванные авторы приходят к тому выводу, что простые глазки при содействии сложных глаз служат для точной локализации животного в пространстве, для определения расстояния между насекомым и лежащими впереди него предметами. Если мы примем это объяснение, то для нас станет понятным преимущественное развитие простых глазков у быстро движущихся Insecta.

Такое не вполне самостоятельное, а лишь дополнительное значение глазков становится особенно вероятным после того, как Zeller (1926) установил у *Drosophila* гистологическую связь между обоими этими образованиями: нервные волокна простых глазков вступают в связь с комиссурой, которая соединяет оба главных оптических ганглия.

Сложные, или фасетированные, глазаARTHROPODA

Сложные глаза Crustacea, Insecta и *Scutigera* из Myriapoda можно рассматривать совместно, ибо все они устроены в общем по одному образцу. В громадном большинстве случаев эти глаза имеются в количестве одной пары, хотя у некоторых раков (*Daphnia* и других Cladocera) имеется один сложный глаз, расположенный на темени. Этот глаз вторичного происхождения является результатом слияния парного зачатка.

Сложный глаз состоит из варьирующего количества *омматидиев*, или глазков, более или менее полно обособленных друг от друга пигментной прокладкой и обладающих каждый своим светопреломляющим аппаратом. Типичный омматидий состоит из двух частей — диоптрической и перципирующей.

Над каждым омматидием общая хитиновая кутикула тела образует утолщение, которое зовут либо роговицей (*corneula*), либо корнеальным хрусталиком (*Cornealinsе* немцев), либо *хрусталиком*.

Хрусталик двояковыпуклый, явственно слоистый, и нередко его наружные слои разнятся от более глубоких своим отношением к краскам, а также, вероятно, и светопреломляемостью. Лишь в редких случаях хрусталики соседних глаз неясно обособлены друг от друга (*Apus*, *Branchipus*, рис. 119, А). Однако и тут известная правильность расположения гиподермальных клеток указывает на самостоятельность хрусталиков, и только у *Limnadia* правильное распределение клеток гиподермы отсутствует.

У всех раков под хрусталиком лежат две гиподермальные клетки — корнеагенные, которые его выделяют. У некоторых *Insecta* тоже описываются особые корнеагенные клетки, но у громадного большинства хрусталик выделяется иными компонентами глаза.

Дополнительную роль в диоптрике омматидия играет прилегающий внутри к хрусталику *хрустальный конус*, или «хрустальное тело». Он образуется за счет нескольких клеток (они часто обозначаются именем Семперовских), тела которых почти нацело превращаются в кристаллически прозрачное вещество. Из сливающихся друг с другом нескольких стекловидных участков и получается то короткое, почти шаровидное, то длинное, почти палочковидное «хрустальное тело», или «конус». Хрустальное тело является сильно светопреломляющим. У насекомых большинством авторов принимается, что еще до образования хрустального тела Семперовские клетки участвуют в образовании линзы. Berlese (1909) держится иного мнения, считая, что у *Insecta*, подобно тому как у раков, имеются специальные корнеагенные клетки, которые сначала занимают поверхностное положение и выделяют хрусталик, а затем уходят вглубь и образуют вокруг ретикулы венчик пигментных обкладочных клеток.

У *Insecta* число Семперовских клеток фиксировано и равно четырем, и сам конус четырехразделен (рис. 120). У *Crustacea* в формировании конуса могут принимать участие две (*Arthrostraca*),

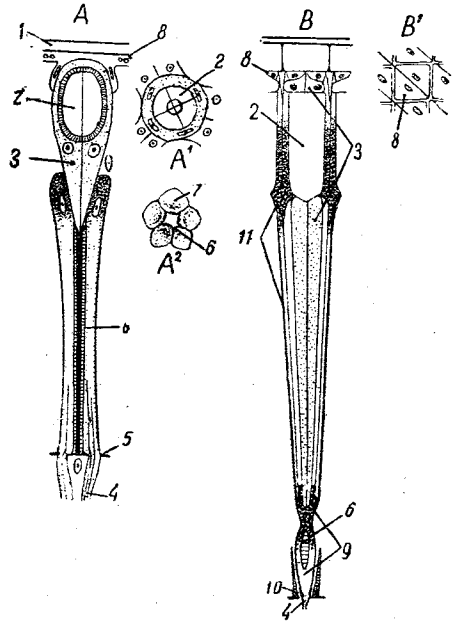


Рис. 119. Сложные глаза раков. А, А¹, А² — *Branchipus*; В, В¹ — *Homarus*; А и В — продольный разрез; А¹, А² и В¹ — поперечный разрез омматидия на данном уровне.

- 1 — корнеальный хрусталик; 2 — хрустальный конус; 3 — клетки хрустального конуса; 4 — нервные волокна; 5 — базальная мембрана; 6 — рабдом; 7 — зрительные клетки; 8 — корнеагенные клетки; 9 — ретикула; 10 — дополнительные пигментные клетки; 11 — главные пигментные клетки (из В ю ч л и).

четыре (большинство раков) или пять (*Cladocera* и некоторые *Branchiopoda*) клеток.

Хрустальный конус может иметь различное развитие и, как полагает *Doflein* (1909) относительно крабов, степень его развития обратно пропорциональна развитию хрусталика. Чем толще хрусталик, чем более вдается он внутрь глаза, тем короче у крабов хрустальный конус. Руководствуясь особенностями строения конуса, *Grenacher* (1879) в свое время установил три типа сложных глаз: *эуконные*, *аконные* и *псевдоконные*. Эуконные глаза обладают хорошо развитым нормальным конусом. Таковы глаза большинства раков и насекомых, а также глаза *Scutigera*. В аконных глазах конус вполне отсутствует, а хрусталик, сильно выпуклый на своей внутренней стороне, вдается внутрь глаза. Аконные глаза описаны *Doflein* у некоторых крабов, а среди *Insecta* известны у некоторых *Forficulidae*, *Rhynchota*, *Diptera* и *Coleoptera* (рис. 121, 122). Наконец, псевдоконными *Grenacher* называет глаза, клетки которых выделяют на месте конуса полужидкое вещество, функционально отвечающее конусу, которое удерживается на своем месте окружающими его пигментными клетками. В отличие от эуконных глаз, где Семперовские ядра лежат непосредственно под хрусталиком, здесь они лежат конутри от «псевдоконуса». *Doflein* считает псевдоконными глаза некоторых крабов (*Ocyroda*), но по работе Дембовского (1912) ясно видно, что Семперовские ядра и у *Ocyroda* лежат непосредственно под хрусталиком, а конус (по *Doflein* рыхлый и вакуолизированный) имеет нормальное строение. Псевдоконные глаза насекомых толкуются в настоящее время лишь как мало измененные аконные.

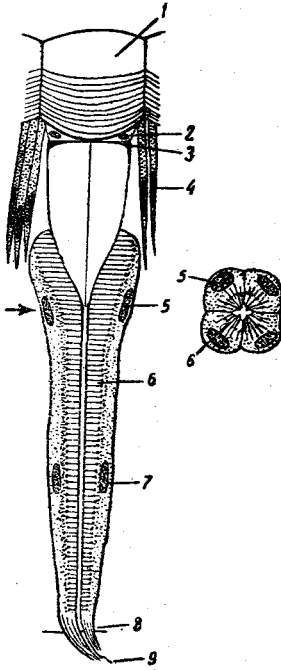


Рис. 120. Оматидий сложного глаза *Periplaneta orientalis*. Слева — продольный разрез; справа — поперечный разрез оматидия.

1 — корнеальный хрусталик; 2 — корнеагенные клетки; 3 — ядра хрустального конуса, лежащего непосредственно под ядрами корнеагенных клеток; 4 — пигментные клетки; 5 — ядра дистальных ретинальных клеток; 6 — рабдом; 7 — ядра проксимальных ретинальных клеток; 8 — базальная мембрана; 9 — нервные волокна (по Бючли).

Далее вглубь расположен перципирующий отдел глаза, ретинула.

Ретинула представляет собой венчик длинных цилиндрических клеток, расположенных вокруг общей продольной оси и продолжающихся своими внутренними концами в зрительные волокна, тогда как наружными концами ретинальных клеток обычно обхватывается заостренный внутренний полюс хрустального

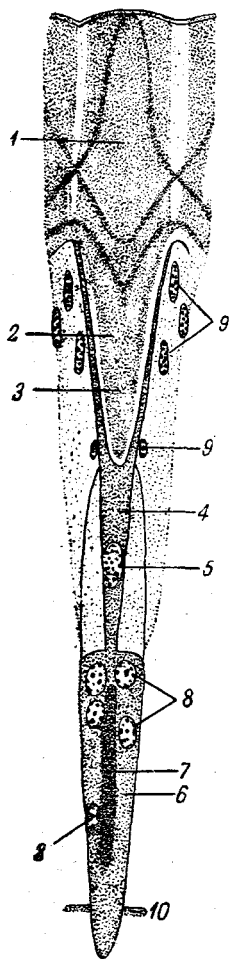


Рис. 121. Медианный разрез через омматидий сложный глаза *Elater sanguineus*.

1 — дистальная часть хрусталика; 2 — проксимальная часть хрусталика (*processus conneae*); 3 — проксимальный конец хрусталика; 4 — Семперовская клетка; 5 — ее ядро; 6 — ретинаяльные клетки; 7 — рабдом; 8 — ядра ретинаяльных клеток; 9 — пигментные клетки; 10 — базальная мембрана (по Кирхгофферу).

конуса. На обращенной к центру ретикулы стороне каждой ее клетки находится особенно дифференцированный гребень, или палочка — рабдомер. А все рабдомеры ретикулы, спаиваясь более или менее тесно друг с другом, дают одну общую светочувствительную палочку — рабдом. Нессе (1901) удалось показать, что каждый рабдомер на самом деле есть продукт слияния каймы из штифтиков, которые в свою очередь являются утолщенными концами пронизывающих ретинаяльную клетку нефрибрилл. Как у раков, так и у насекомых ретинаяльные клетки содержат мелкозернистый пигмент, который способен к перемещению внутри клетки. Количество ретинаяльных клеток варьирует, но в довольно узких пределах. У раков глаза большинства Phyllozoa, Branchiura и Amphipoda обладают пятью ретинаяльными клетками в ретикуле, глаза некоторых Phyllozoa (*Apus*), Leptostraca, Anisopoda и Isopoda — семью (по Нессе до 14, но он, вероятно, имел дело с двумя слившимися ретикулами), у Schizopoda, Dichelopoda, Stomatopoda и Decapoda — восемь. У насекомых чаще всего встречается семь или даже шесть клеток, однако Hymenoptera (а также *Cicada*) обладают восемью, и это число многие авторы считают первичным, а остальные — происшедшими от него путем редукции части клеток. Иногда наблюдается большая правильность в расположении клеток ретикулы, например у Diptera. При этом бывают случаи, когда одна из семи клеток ретикулы сильно

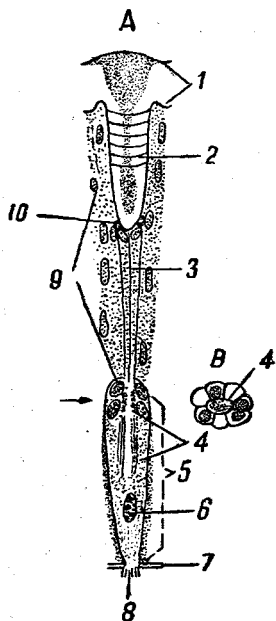


Рис. 122. Сложный глаз *Lampyris*. А — продольный; В — поперечный разрез омматидия.

1 — корнеальный хрусталик с его отростком (2); 3 — клетки хрустального конуса; 4 — рабдом; 5 — ретикула; 6 — ядро основной клетки ретикулы; 7 — базальная мембрана; 8 — нервные волокна; 9 — пигментные клетки; 10 — корнеальные клетки (из Бючли).

ность в расположении клеток ретикулы, например у Diptera. При этом бывают случаи, когда одна из семи клеток ретикулы сильно

вдвигается внутрь венчика из остальных шести, которые ее окружают (Diptera, *Notonecta*). У некоторых Orthoptera (*Blatta*, *Grylotalpa*) и Coleoptera (*Carabus*) число ретинальных клеток низводится до четырех. Преобладание числа семи в ретинулах некоторые (Dietrich), хотя и без достаточного основания, ставят в связь с различием семи цветов спектра.

Ретинула единственной многоножки *Scutigera*, обладающей сложными глазами, отличается тем, что состоит из двух этажей клеток (сравни с оммами гусениц Lepidoptera). Наружный венчик ретинальных клеток обхватывает своими концами наподобие воронки хрустальное тело, внутренний, более глубокий, состоит из клеток, тесно прикасающихся друг к другу для образования одного общего рабдома. Впрочем, и у некоторых Apterygota, например *Lepisma*,

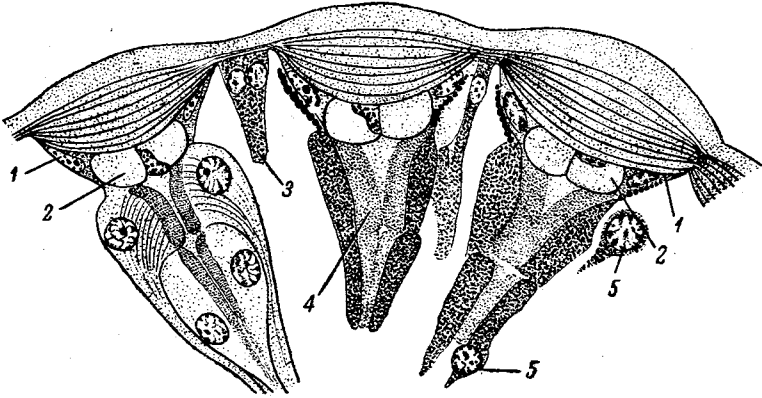


Рис. 123. Три оммы *Lepisma saccharinum*.

1 — корнеагенные клетки; 2 — клетки хрустального конуса; 3 — гиподермальные пигментные клетки; 4 — рабдомер; 5 — ядро зрительной клетки (по Гессе).

семь клеток их ретинулы расположены в двух этажах, по три клетки в одном и четыре в другом (рис. 123).

Помимо перечисленных наиболее обязательных частей омматидия, имеются еще следующие, менее постоянные.

Пигментные клетки бывают различного происхождения. Прежде всего пигмент имеется в самих ретинальных клетках. Но, кроме того, у высших раков (Schizopoda, Dichelopoda, Stomatopoda, Decapoda) по бокам хрустального конуса имеются две так называемые *главные пигментные клетки*. У Insecta мы встречаемся с аналогичными двумя клетками, которые у них нередко гомологизируются корнеагенным клеткам и принимают участие в выделении хрусталика (Hesse, 1901, Kirchhoffer, 1910, у *Dermestes*, Philips, 1905, у *Apis*). Эти клетки содержат так называемый *радужинный*, расположенный близко к поверхности глаза пигмент. Кроме них и у раков, а особенно у насекомых, могут быть дополнительные пигментные клетки, лежащие венчиками либо вокруг хрустального конуса (например, у *Aeschna* венчик из 30 клеток,

у *Oryctes rhinoceros* — из 14), либо глубже; в первом случае они усиливают радужинный пигмент. Эти дополнительные клетки у раков происходят, повидимому, из мезодермы.

У некоторых раков и, главным образом, у ведущих ночной образ жизни насекомых (часть *Lepidoptera* и др.) в глазу имеется особая отражательная поверхность, или *tapetum*. Особенно интересное устройство имеет *tapetum* у бабочек, где его образуют многочисленные веточки трахей, пронизывающие оболочку глаза и оплетающие в виде корзиночки каждую ретинулу. Глаза *Noctuidae* светятся в темноте именно благодаря присутствию *tapetum*. По предположению DeGENER и Döflein отражение света при помощи *tapetum*, быть может, даже заменяет животному специальные органы свечения.

Под глазом в голове или (у высших раков) в глазном стебельке имеется мощный *lobus opticus*, обычно сложный и составленный из четырех масс ганглиозных клеток, связанных волокнистыми перемычками.

Весь глаз одет кругом одиночной (*membrana limitans*) или двойной (добавляется *membrana fenestrata*) оболочкой, которая пронизывается зрительным нервом.

Сложные глаза, как сказано, обычно парны (кроме *Cladocera*), причем в большинстве случаев (часть *Crustacea*, почти все *Insecta*) они сидят по бокам головы, лишь очень мало выдаваясь над ее поверхностью. Иногда, как, например, у *Cladocera*, весь глаз лежит под покровами, будучи лишен особых хрусталиков. В других случаях глаза располагаются на особых выростах головы, стебельках. Стебельки либо неподвижно соединены с головой (многие *Branchiopoda*, некоторые *Diptera*, как *Diopsis*, *Elaphomya*), либо подвижно сочленены с ней, напоминая собой конечности (многие *Malacostraca*, особенно *Decapoda*). Особенно сильного развития достигают глазные стебельки у крабов *Ocyroda*, которые ведут амфибиотический образ жизни на песчаных морских побережьях и вырывают себе на берегу глубокие норы. Их глазные стебельки имеют вид длинных веретеновидных выростов до 3 см длиной; утолщенная середина веретена охвачена фасетированным глазом.

Величина сложных глаз варьирует в очень широких пределах. В общем, можно сказать, что размеры глаз относительно крупнее у насекомых, чем у раков. Впрочем, и среди раков есть формы (*Stylocheiron* из *Schizopoda*), где длина глаза достигает $\frac{1}{10}$ или даже $\frac{1}{6}$ длины тела всего животного. У насекомых особенно крупными размерами отличаются глаза стрекоз и мух, у которых иногда вся верхняя сторона головы и ее боковые поверхности заняты глазами. У стрекоз и мух оба глаза, сильно разрастаясь, могут даже сталкиваться друг с другом на темени. Напротив, глаза многих *Rhynchota* относительно очень малы.

Соответственно с размерами глаз колеблется и число омматидиев, их составляющих. Среди раков число это в одних случаях не превышает четырех (у некоторых *Ostracoda*), в других достигает не-

скольких сот (*Aega*) и даже 3000 (*Bathynotus* из *Isopoda*). Точно так же и среди *Insecta* число омматидиев от 30 (у *Pupipara*) поднимается до нескольких тысяч. У *Sphinx convolvuli* их 1300, у комнатной мухи — 4600, у тутового шелкопряда (*Bombyx mori*) — 6200, у стрекозы — 12 700, у могильщика *Necrophorus* — 30 000. У полиморфных насекомых разные формы могут иметь разное число омматидиев. Так, рабочая пчела имеет 6300 омматидиев, царица — 4920, а трутень — 13 000.

Площадь глазных фасеток у разных видов насекомых несколько варьирует. Так, на площадь в 80 квадратных микронов приходится от двух фасеток (*Libellula formosa*) до четырех (*Melolontha*) и пяти (*Culex pipiens*). Количество света, проникающего до рабдома, при одинаковом угле зрения двух омматидиев, зависит от диаметра фасетки, а в соответствии с этим и от длины всего омматидия. Поэтому более крупные глаза у насекомых обладают обычно вместе стем и большей зрительной способностью.

Некоторые уклонения в строении сложных глаз. Особый интерес представляет среди *Scutigera* особая форма фасетированных глаз, ибо это единственные многоножки, обладающие вместо двух групп одиночных глазков парой сложных фасетированных глаз (рис. 124, А). Таким образом, у *Scutigera*idae обнару-

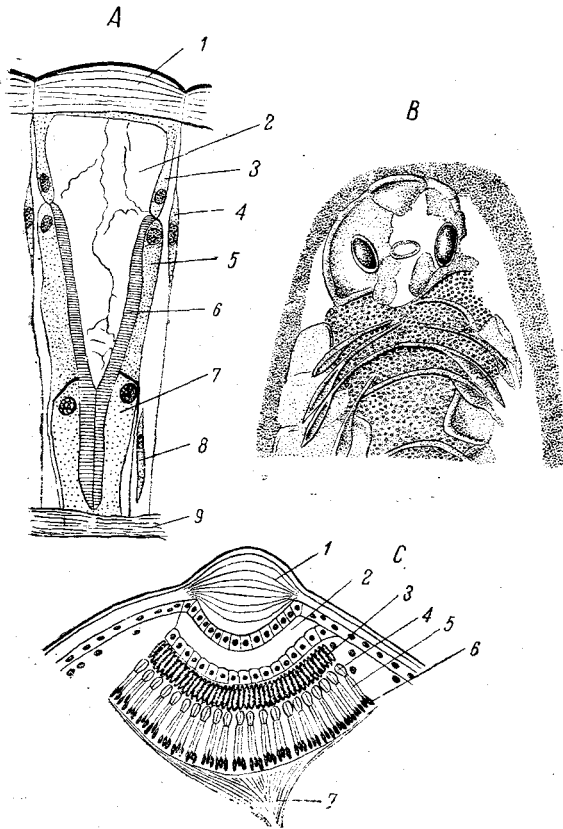


Рис. 124. А — *Scutigera*, продольный разрез через отдельный глазок.

1 — хрусталик; 2 — хрустальный конус; 3 — корнеагенные клетки; 4 — пигментные клетки; 5 — дистальные зрительные клетки; 6 — рабдом; 7 — проксимальные зрительные клетки; 8 — пигментные клетки; 9 — базальная перепонка.

В — передний конец ископаемой многоножки *Glomeropsis ovalis* с большими сложными глазами, содержащими 1000 глазков; С — *Ampelisca callopia* (*Amphipoda*), фасетированный глаз с единственной линзой.

1 — хрусталик; 2 — кровеносный синус; 3 — ядра клеток хрустальных конусов; 4 — хрустальные конусы; 5 — ретинулы; 6 — ядра ретинальных клеток; 7 — глазной нерв (А — по Ганстрёму, В — по Фричу, С — по Штраусу).

дающие вместо двух групп одиночных глазков парой сложных фасетированных глаз (рис. 124, А). Таким образом, у *Scutigera*idae обнару-

живается, согласно наиболее распространенному мнению, процесс построения сложных глаз путем слияния из многочисленных отдельных глазков. По наиболее новым данным *Hanström* (1934) каждый глазок *Scutigera* состоит из корнеального хрусталика, выделяемого 8—15 корнеагенными клетками, из типичного хрустального конуса, двух этажей ретинальных и двух этажей наружных пигментных клеток. Хрустальный конус *Scutigera* характеризуется, по сравнению с таковым у других *Arthropoda*, более значительным числом (6—12) образующих его клеток. Количество глазков, составляющих глаз, варьирует у *Scutigera* от 100 (*Sci-*

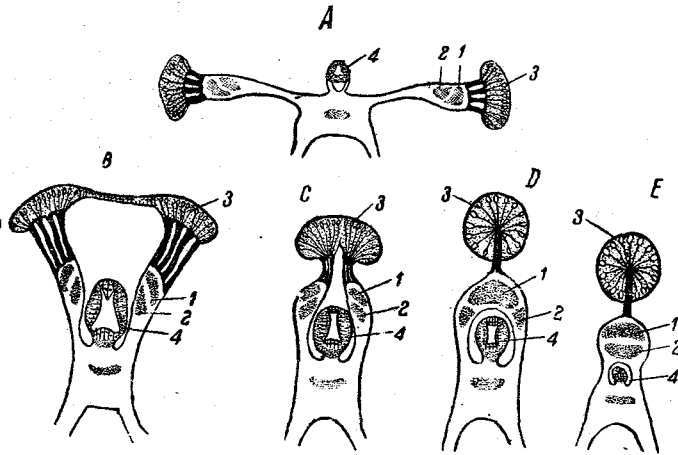


Рис. 125. Схема, иллюстрирующая постепенное слияние парных фасеточных глаз и их зрительных ганглиев у различных *Phyllopora*. *A* — *Branchipus*; *B* — *Lepidurus*; *C* — *Limnadia*; *D* — *Daphnia*; *E* — *Sida*.
1 и 2 — ганглии сложного глаза; 3 — сложный глаз; 4 — науплиусов глаз (по Ганстрёму).

tigera coleoptrata) до 600 у японских *Therenopoda clunifera*. Интересно, что в ископаемом состоянии известны и некоторые другие многоножки, а именно *Diplopoda* (*Glomeropsis* и др.), снабженные крупными сложными глазами, в которых насчитывается до 1000 фасеток.

Слияние сложных глаз наблюдается у многих *Branchiopoda* и *Cladocera* (рис. 125). Здесь мы наблюдаем наряду с совершенно разделыми, стебельчатыми глазами (*Branchipus* и др.) целый ряд переходов (*Lepidurus*, *Limnadia*) к совершенно слитому единственному глазу *Cladocera*. При этом сливаются не только сами глаза, но и оптические нервы и ганглии.

Очень интересно явление объединения кутикулярного хрусталика в глазах самцов некоторых *Amphipoda* (например *Ampelisca*, рис. 124, *C*). Здесь большое число глазков группируется вокруг общего большого хрусталика. Таким образом, здесь расположение

клеточных элементов фасетированного глаза сохраняется, а способ функционирования становится таким, как у одиночного глаза *Annelides*.

Глаза, дифференцированные на два отдела. Интересно, что, с одной стороны, у некоторых раков, с другой стороны, у отдельных представителей насекомых, встречаются глаза, дифференцированные в общем очень сходно на два отдела, различных как в морфологическом, так, очевидно, и в физиологическом отношении. Такую дифференцировку нашел *Chun* (1894) у глубоководных *Schizopoda* и в меньшей степени у *Decapoda*, а также у некоторых *Cladocera* (*Bythotrephes*). Среди насекомых двураздельные глаза известны для *Ephemerae* (*Cloë*) и *Diptera* (*Simulium*, рис. 126, *Asilidae*, *Empidae* и др.). Такой глаз явственно подразделен на два

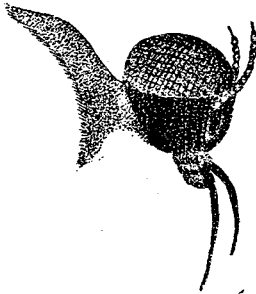


Рис. 126. Голова самца *Simulium*. Глаз подразделен на две части: верхнюю и нижнюю (из Шредера).

и внешне и внутренне легко различимых участка, верхнему из которых дают название *фронтального*, или лобного, глаза, нижнему же название *бокового глаза*. Фронтальный глаз отличается от бокового прежде всего тем, что его омматидии гораздо крупнее, а главное длиннее таковых бокового. Кроме того, диоптрический аппарат фронтального глаза очень усиливается. У *Insecta* это достигается более мощным развитием хрусталика, который глубоко вдаётся внутрь, у *Diptera* даже в виде клина. У раков (*Schizopoda*), кроме того, хрустальные конусы фронтального глаза достигают чрезвычайно крупных размеров. Вторая характерная черта подобных глаз—это исчезновение пигмента в ретинальных клетках, которые становятся совершенно прозрачными. У раков пигмент отсут-

ствует в обоих отделах глаза, у насекомых лишь в ретинулах фронтального глаза, тогда как боковой сохраняет вполне нормальное строение. Разница в длине омматидиев обоих глаз такова, что фронтальный сильно выдается над общей поверхностью сложного глаза в виде бугра или даже трубки бинокля (у *Stylocheiron* из *Schizopoda* рис. 127, 128). Все исследователи двураздельных глаз (*Chun*, *Dietrich*, *Zimmer* и др.) единогласно признают, что аберрантно устроенный фронтальный отдел глаза приспособлен специально для видения при слабом освещении. При этом, хотя резкость изображений в нем не особенно велика, строение его способствует хорошему различению движущихся предметов. Интересно, что у *Ephemerae* двураздельными глазами обладают только самцы, у самок же глаза построены по обычному типу. Это ставит в связь с необходимостью для самцов, активно отыскивающих самок с целью копуляции, лучшего зрения. У хищных мух, где глаза служат не для отыскивания самки, а для различения добычи, глаза двураздельны у обоих полов.

Физиология сложного глаза. Первая и до сих

пор еще принятая теория зрения сложным глазом была высказана J. Müller (1826), а значительно позже более точно обоснована морфологически G r e n a s h e r (1879), физиологически же E x n e r (1891). Это «теория мозаичного зрения». По этой теории полная обособленность каждого омматидия от соседних, обусловленная присутствием пигментной обкладки и пигмента в самих ретинальных клетках, приводит к тому, что каждая ретинула воспринимает лишь небольшой пучок лучей, перпендикулярно падающих на ее хрусталик, тогда как все более или менее косые лучи, отклоняясь в пигмент и не достигая ретинулы и соседних ретинул, поглощаются последним. Таким образом, говоря несколько грубо, каждая ретинула получает впечатление от одной небольшой светящейся точки объекта, находящегося в поле зрения всего глаза, а не от значительной части его. Вследствие этого впечатление от данного объекта складывается из стольких отдельных световых точек, отвечающих различным частям объекта, на сколько фасеток падают перпендикулярно лучи от объекта. При этом изображение, получающееся в глазу, является прямым, а не обратным. Если срезать бритвой часть поверхности глаза вместе с хрустальными конусами (это делал еще Л е в е н г у к в 1678 г.) и положить под микроскоп, то в каждом омматидии получается миниатюрное обратное изображение окружающих предметов. Так как микроскоп сам по себе делает изображение обратным, то, следовательно, изображение, которое в действительности получается в глазу фасетированного типа, — прямое.

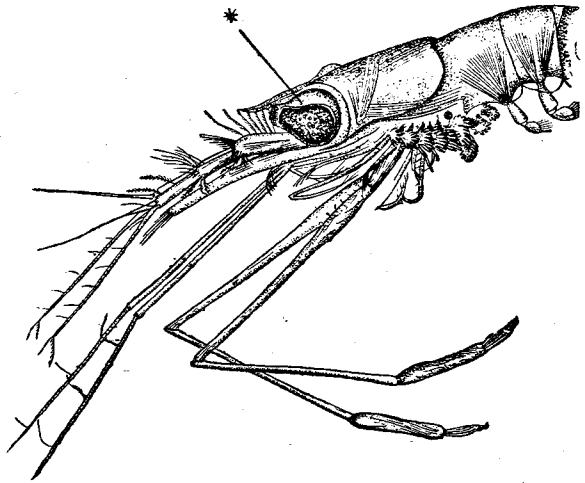


Рис. 127. Передняя половина тела глубоководного рачка *Stylocheiron chelifera* (Schizopoda). Звездочкой отмечен двураздельный сложный глаз (по Х у н у).

После работ E x n e r выясняется, что полное применение мозаичной теории возможно не для всех глаз, а главным образом для глаз дневных насекомых и для глаз той большей части раков, у которых ретинальные клетки снабжены пигментом. Такие глаза действительно построены по «аппозиционному типу», при котором пигмент во всех состояниях глаза изолирует друг от друга соседние ретинулы, и общее изображение предмета в глазу составляется из прикладывающихся друг к другу картинок отдельных его частей.

Однако у многих, особенно ночных, насекомых (например ночных бабочек) имеются глаза «суперпозиционного типа». Морфологические особенности их Е х н е р видит в том, что здесь рабдомы страшно вытянутых ретиальных

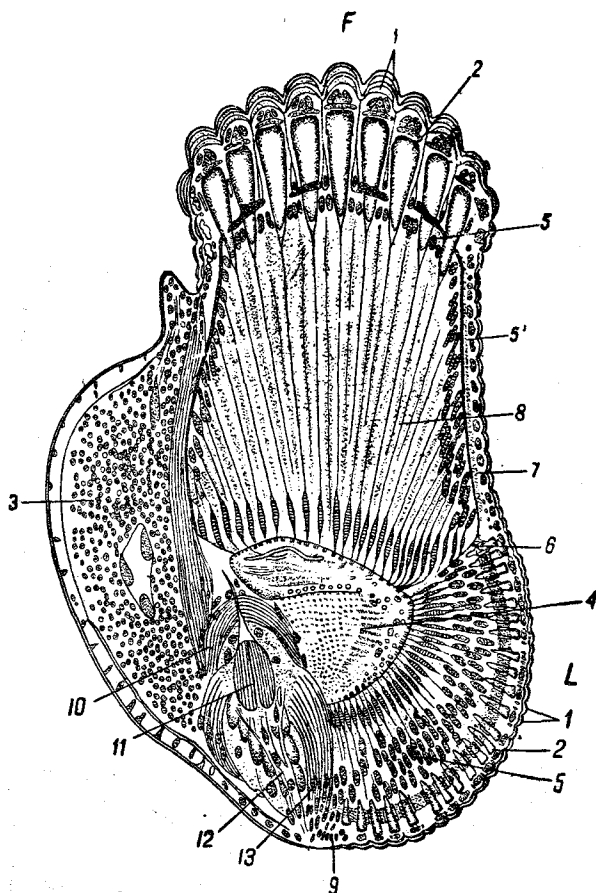


Рис. 128. Продольный разрез глаза рачка *Stylochiron mastigophorum*. F — фронтальный глаз; L — латеральный глаз.

1 — хрусталики отдельных омматидиев; 2 — хрустальные конусы; 3 — ганглиозные клетки; 4 — оптический ганглий; 5 — ядра ретиальных клеток; 6 — пигментная прокладка; 7 — таретум; 8 — ретикулы фронтального глаза; 9 — пластинки светящегося органа; 10 — рефлектор светящегося органа; 11 — полосатое тело светящегося органа; 12 — капиллярные сосуды (ш X у н у).

каждая ретикула получает впечатление не только от лучей, достигающих ее через ее собственный хрусталик, но и через соседние хрусталики. Из-за такого частичного наложения друг на друга видимых соседними ретикулами частей объекта, на всей ретине получается известное общее впечатление от видимого объекта.

вытянутых ретиальных клеток далеко отставлены от хрустальных конусов, от которых они отделяются большим прозрачным пространством. Кроме того, пигмент в окружающих ретикулы пигментных клетках прорезывает в таких глазах правильные миграции. При дневном, сильном освещении пигмент равномерно распределен вокруг всей ретикулы, изолируя ее от соседних, как в аппозиционном глазу. Но ночью, в темноте (когда собственно эти глаза и функционируют) весь пигмент собирается в наружные, прилегающие к хрустальным конусам концы пигментных клеток, оставляя ретикулы совсем открытыми. Вследствие этого при подобных условиях нет полной изоляции омматидиев. В результате этого, в глазу происходит в известной мере рассеивание попадающих в него лучей, причем

Сильнее всего выражено и легче всего заметно смещение радужинного пигмента, но у раков (главным образом по работам Parkes) смещается и ретиальный пигмент, уходящий при ночном освещении в более глубокие слои. Изменения положения радужинного пигмента происходят у разных форм в разной степени быстро. У Sphingidae ночное положение пигмента переходит в световое в 1—3 минуты (по Frisch, 1908), тогда как у раков (*Palaemon*) в 30 минут. Такими же суперпозиционными глазами Chin считает глаза описанных им глубоководных Schizopoda, а также многих других пелагических раков.

О значении *tapetum* уже говорилось. Остается только добавить, что, по наблюдениям Hesse, в ультрафиолетовом свете зернистый *tapetum* глаз раков сильно флуоресцирует. Поэтому возможно, что усиливающее освещение действие *tapetum* состоит не только в отражении им лучей, но и в том, что посредством флуоресценции коротковолновые фиолетовые и ультрафиолетовые лучи превращаются в зеленые лучи большей длины волны, следовательно эти лучи из химических превращаются в световые.

Каковы относительные достоинства аппозиционного и суперпозиционного глаза? По мнению Ehnert и других, изолированные друг от друга омматидии первого типа, получая на себя только лучи, падающие перпендикулярно на их хрусталик, получают внутрь себя свет слабой интенсивности, но зато видят отчетливо детали предмета. Это глаза для детального зрения. Напротив, ретинулы второго типа получают гораздо большее количество световых лучей, лучше освещены, но зато, вследствие наложения в них друг на друга изображений многих точек предмета, детальность зрения в них страдает. Это глаза, приспособленные более всего к видению движущихся предметов.

Острота зрения сложных глаз зависит и от других обстоятельств. При прочих равных условиях ясность зрения должна быть тем более велика, чем больше в глазу фасеток. А последнее варьирует чрезвычайно сильно даже в пределах одного отряда. Так, у жуков оно колеблется по Leinert (1904) от 32 у маленького (в 2 мм длиной) *Bryaxis haematica* до 18 000 у *Hydrophilus piceus* и до 30 000 у *Necrophorus*. Чем мельче фасетки, тем слабее в них освещение, но тем детальнее зрение. Напротив, крупные и плоские фасетки увеличивают освещение ретинулы, но вместе с тем возрастает и диффузность изображения. В связи с этим у ночных бабочек фасетки крупнее, чем у дневных: они нуждаются в большем числе световых лучей слабого ночного света. Чем более глаз является выпуклым, тем более его фасетки смотрят в разные стороны; следовательно, тем шире общее поле зрения всего глаза, но тем ограниченнее точка, видимая одной фасеткой. Поэтому насекомые со многими мелкими фасетками и сильно выпуклыми глазами видят яснее всего.

Но насколько ясно и далеко вообще видят насекомые? В этом отношении известные данные имеются у Ehnert, делавшего опыты

над глазами *Lampyris splendidula*. Он снял через срезанный кусок поверхности глаза фотографию с окна, на котором была наклеена вырезанная из бумаги большая буква Р, а за окном виднелась церковь. Из фотографии, снятой с расстояния в $2\frac{1}{4}$ м от окна, E l t r i n g h a m выводит заключение, что глаз *Lampyris* в состоянии различить надпись на вывеске на расстоянии в несколько метров. Решетка из толстых (в 5 см) перекладин еще за $2\frac{1}{4}$ м была бы для него видима как решетка. С другой стороны, при уменьшении расстояния получалось как бы то же впечатление, но от более мелкого рисунка. Так, на расстоянии в 1 см жучок видел бы перекладины решетки, толщиной в 0,2 мм. Аналогичные опыты произвел недавно E l t r i n g h a m (1919) над глазами *Vanessa urticae*. E l t r i n g h a m экспериментировал над отрезками глаз, которые помещались в замороженном состоянии на особо приспособленном для этого столике микроскопа. Пигмент и ретина глаз осторожно удалялись кисточкой, так что на отрезке глаза оставался только его лучепреломляющий аппарат: хрусталики и хрустальные конусы. Рассматривая через такие отрезки глаз различные предметы, неподвижные или находящиеся в движении, автор приходит к следующим выводам. Бабочки, действительно, очень близоруки, как и все насекомые. Притом изображения, получающиеся в их глазу, обладают ясностью лишь при нахождении объекта на очень близком (например в 1 дюйм) расстоянии от глаза. На расстоянии в 2—3 фута крапивница видит лишь крайне расплывчатую картину другой крапивницы. Это зависит от того, что число фасеток, принимающих участие в видении объекта (в данном случае — другой бабочки) обратно пропорционально квадрату расстояния от глаза до объекта. Два-три фута составляют крайний предел различения крапивницей своих собратьев. Однако все же видение насекомыми различных предметов более совершенно, чем до сих пор принималось защитниками мозаичной теории зрения, ибо по мнению E l t r i n g h a m зрительную единицу в глазу Insecta составляют не ретинулы, а отдельные ретинальные клетки ретинул. Это обстоятельство в несколько раз повышает остроту зрения, сравнительно с той, которая до сих пор теоретически допускалась.

R ü t t e r на основании некоторых теоретических соображений полагает, что пчела на расстоянии в 1 мм должна видеть предметы, даже едва достигающие 8 тысячных миллиметра в диаметре, т. е. такие, которые человеческий глаз различает лишь при помощи микроскопа, так что по остроте зрения это насекомое в 172 раза превосходит человека. B e s t (1911), считая данные R ü t t e r сомнительными, приходит однако к убеждению, что глаз насекомого приобретает особую остроту зрения на таких расстояниях, на которых человеческий глаз отказывается служить. Некоторые насекомые видят на расстоянии в 1 см так же хорошо, как человек на расстоянии в 1 м.

Легче всего доступны зрению членистоногих движущиеся предметы. По P l a t e a u различные Insecta следующим образом реаги-

руют бегством на движение: *Cicindela* за $1\frac{1}{2}$ м, шмели за 40 см, пчелы за 60, стрекозы (*Libellula*) за 2 м, дневные бабочки за $1\frac{1}{2}$ м. F o g e l дает большие цифры: для пчел 3 м (движущийся платок), для бабочек несколько метров. Относительно раков D e m o l l наблюдал у *Squilla* явную установку глаз на черный шарик в 12 мм диаметром, двигавшийся на расстоянии в 80 см от животного. *Galathea* по D o f l e i n видит белые квадраты в 2 см^2 за 40 см; на расстоянии в $1\frac{1}{2}$ м *Galathea* не различает даже очень крупных предметов.

Каково должно быть минимальное раздражение глаз у раков для того, чтобы получить ответную реакцию, выраженную в каком-нибудь движении? По В r ö k e r (1935) у рака-отшельника необходимо для такого ответа раздражение по меньшей мере 7 омматидиев. У пчелы требуется для этой цели раздражение 25 омматидиев.

Способность различать цвета признается для Arthropoda громадным большинством авторов. Особенно убедительны в этом отношении подробные опыты F r i s c h (1914) над пчелами. Вот к чему сводятся главные результаты его исследований. Пчелы в общем различают цвета, но не все цвета в одинаковой степени хорошо. Так, они смешивают красный цвет с черным и синеваато-зеленый с серым. Они отличают только «теплые» цвета от «холодных», смешивая оранжевый и желтый с зеленым, синий с фиолетовым и пурпуровым. Интересно, что те краски, которые для глаза пчел кажутся не отличающимися от черного и серого тонов, а именно — сине-зеленая и чисто красная, встречаются чрезвычайно редко у цветов нашей флоры. В этом можно видеть поддержку взгляда, по которому окраска цветов выработалась как приспособление к их опылителям. Биологи уже давно обратили внимание на то обстоятельство, что цветы, приспособленные главным образом к опылению при помощи пчел и шмелей, чаще всего обладают синей или пурпуровой окраской (клевер и др.). Из опытов Ф р и ш а вытекает, что для глаза пчелы именно эти два цвета резко всего отличаются от зеленого, т. е. от окраски окружающей цветы травы. Опыты Фриша показывают далее, что пчелы при узнавании предметов (например цветов) руководствуются, помимо окраски, также и формой их. Интересно, что при этом пчелы очень плохо приучались во время опытов различать и запоминать такие формы (например геометрические фигуры), которые им совершенно не встречаются в нормальной естественной обстановке.

Сложные глаза и изменения окраски животного. Н a n s t r ö m (1933, 1936) нашел в стебельках глаз Decapoda особую железу, внедренную в толщу оптического ганглия, гормоны секреции которой заставляют сокращаться желтые и красные хроматофоры у *Palaemonetes vulgaris* и расширяют черные и красные хроматофоры у *Uca*. Такое действие железы экспериментально доказывается опытами выжигания соответственного участка глазного стебелька и опытами инъекции. При впрыскивании вытяжки из глазных стебельков *Palaemonetes* явно светлеют. Данные Н a n s t r ö m совпадают с рядом указаний других авторов послед-

него времени, так что наличие эндокринных желез у ракообразных можно считать доказанным.

Глаза Trilobita. Переходя далее к рассмотрению глаз паукообразных, следует предварительно сказать несколько слов о глазах трилобитов, которые во многих отношениях занимают до известной степени промежуточное положение между раками и мечехвостами. У большинства Trilobita, кроме ряда форм, утративших глаза вторично, имеется пара сложных глаз.

Глаза сидят на щеках, или боковых частях головного щита, обычно на особых глазных буграх. Глаза сложные, так как поверхность их состоит из многочисленных округлых или многоугольных чечевиц, диаметр которых в отдельных случаях (*Phacops*) может достигать 0,5 мм. Число отдельных глазков в сложном глазу может варьировать от 14 (некоторые виды *Phacops*) и до 15 000 (*Retopleurites*). У рода *Harpes*, повидимому, путем вторичной редукции, число линз в глазу низведено до 2-3.

У многих трилобитов, у которых сложные глаза отсутствуют, Рюдеман доказывает наличие непарного, одиночного срединного глазка, расположенного между парными глазами, на высшей точке головного щита.

Судя по округлой форме линз в глазах трилобитов, которая исключает тесное соприкосновение омматидиев между собой, каждый сложный глаз еще не представлял собой того налаженного органического целого, как это имеется у высших раков и насекомых.

ГЛАЗА ПЕРЕХОДНОГО ТИПА (ARACHNOIDEA И PALAEOSTRACA)

Относясь к одиночным глазам, глаза Arachnoidea обнаруживают до известной степени тенденцию к изменению строения в сторону сложного глаза.

Глаза располагаются на передней части головогруды и либо все однородны, либо разделяются на два типа разного строения и значения: *главные* и *побочные* глаза. Из различных способов расположения глаз можно отметить следующие. 1) Первый способ — *Xiphosura*. По бокам головогруды лежат два крупных главных глаза, которые по строению приближаются к сложным глазам. Близ срединной спинной линии головогруды имеются два тесно сближенных побочных глазка. 2) Второй способ — *Scorpionidea* и *Pedipalpi*. Два главных глаза, более сложного строения, лежат близ срединной спинной линии головогруды; 4—10 побочных глаз распределены по переднему краю головогруды. 3) Третий способ — *Araneina*. Имеется 4—8 глаз, расположенных в два поперечных ряда. Средние глаза переднего ряда имеют иное (но не более сложное), чем прочие, устройство и получают название главных, а прочие — побочных. 4) Четвертый способ, когда все глаза однородны: *Solpugidea* с 2, *Pseudoscorpionidea* с 0—2—4, *Phalangidea* с 2, *Acarina* с 0—2—4 глазами.

Гистологическое строение глаз (рис. 129) довольно разнообразно, так что удобнее рассматривать его у разных групп отдельно. Глаза *Xiphosura* (*Limulus*) подверглись подробной обработке со стороны Демолля (1914). Главные глаза сильно приближаются по своему устройству к фасетированным сложным глазам. Правда, толстый наружный хитиновый покров глаза на наружной поверхности своей является сплошным, но внутренняя его поверхность образует многочисленные сосочки, вдающиеся

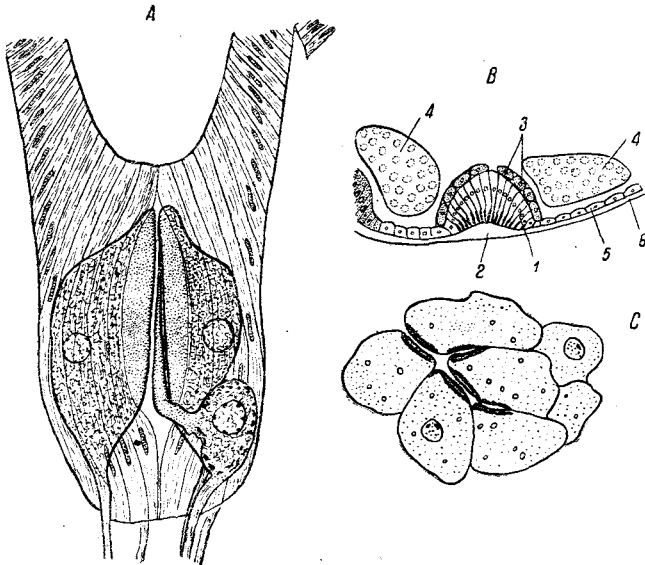


Рис. 129. Глаза *Limulus*.

А — один из омматидиев фасетированного глаза; направо видна особая ретиная клетка с торчащим от нее кверху рабдомом; В — разрез через один из брюшных глаз.

1 — брюшной глаз; 2 — его кутикулярная линза; 3 — пигментные клетки глаза; 4 — перерезанные участки мозга; 5 — наружный эпителий; 6 — кутикула.

С — разрез через ретиные клетки брюшного глаза с их оторочками из чувствительных штифтиков (А и С — по Демоллю, В — по Ганстрему).

в отдельные омматидии, — эти сосочки можно считать за отдельные хрусталики. Под хитином залегает сплошной слой корнеагенных клеток, которые соответственно отдельным глазкам сильно вытянуты в длину, между омматидиями же более плоски и приближаются по форме к обыкновенным гиподермальным клеткам. Сетчатка каждого глаза разделена на несколько сот омматидиев. Каждый омматидий состоит из 10—15 ретиных клеток, лежащих вокруг общей оси подобно долькам апельсина. На внутренней стороне каждой клетки имеется по светочувствительной палочке, или раб-

домеру. Рабдомеры омматидия остаются еще отдельными. Интересно, что одна из ретиальных клеток лежит совсем эксцентрически, в центре круга, образованного другими клетками, и посылает свой палочковидный рабдомер кнаружи.

Рядом с функционирующей парой главных глаз *Demoll* обнаружил пару рудиментарных глаз, спрятанных под кожей.

Побочные глаза *Limulus* суть простые глазки с глубоко вдающейся внутрь глазного бокала шаровидной линзой, подостланной высокими, прозрачными корнеагенными клетками. Этот слой, выделяющий хрусталик, повсюду у *Arachnoidea* носит название стекловидного тела. Ретиальные клетки глаза собраны в группы по 6—8 ретинул, между которыми имеются промежутки, занятые так называемыми «заполняющими» клетками. По присутствию в этих клетках синеватого, сильно преломляющего свет вещества, *Demoll* склонен считать совокупность «заполняющих» клеток за *taratum*, отсутствующий в главных глазах. По своему происхождению заполняющие клетки представляют собой, повидимому, соединительно-тканые элементы.

Как в главных, так и в побочных глазах нервные волокна отходят от глубоких концов ретиальных клеток, т. е. глаза не инвертированы. Рядом с побочными глазами *Demoll* нашел рудиментарные глазки. В общем и главные и побочные глаза устроены по одному образцу и напоминают собой побочные глаза скорпионов.

Помимо всех перечисленных глаз, *Limulus* обладает еще парой брюшных рудиментарных глазков, расположенных впереди верхних глаз. Несмотря на рудиментарный характер этих органов они иннервируются от надглоточного ганглия, а их ретиальные клетки на своих боковых сторонах снабжены оторочкой из чувствительных штифтиков; кутикула над ними слегка утолщена. У трилобитной личинки эти глаза, повидимому, еще функционируют и менее редуцированы, чем у взрослого животного. Руководясь этим, а также на основании других признаков *Hanström* правильно полагает, что глаза *Xiphosura* находятся в состоянии регресса, а не прогресса.

Scorpioidea. Побочные глаза *Scorpioidea* (рис. 130, А), судя по работе *Scheuring* (1913), очень походят на таковые *Limulus*, но не имеют стекловидного тела. Судя по некоторым данным, в эмбриональном состоянии и у совсем молодых особей по периферии сетчатки имеются скопления особых периневральных клеток, которые слегка вдвинуты между сетчаткой и хрусталиком, представляя собой как бы остаток типичного стекловидного тела. Они неинвертированы, однослойны, и ретинулы их состоят из непостоянного числа клеток с неслитыми рабдомерами. Гистологической особенностью глаз *Scorpioidea* является присутствие в ретиальных клетках особых, сильно красящихся некоторыми реактивами включений, *феосфер*. Феосферы, повидимому, не имеют особого значения в зрительных процессах, ибо такие же включения встречаются и в остальной коже и в клетках печени скорпионов.

Иным типом строения обладает пара главных глаз скорпионов (рис. 130, В). Главный глаз происходит посредством карманообразного впячивания эпителия, которое отшнуровывается и ложится под кожей, причем оба слоя получившегося глазного пузырька тесно прилегают друг к другу. Кутикула над глазом образует хрусталик, эпителий, подстилающий хрусталик, представляет собой корнеагенный слой, или стекловидное тело. Наружная стенка впячивания, более близкая к хрусталику, превращается в сетчатку, внутренняя — в так называемый постретинальный слой. Сетчатка состоит главным образом из длинных, грушевидных, содержащих пигмент ретинальных клеток, сгруппированных в ретинулы. Ретинула состоит из пяти клеток. В глубокой грушевидной части клетки лежит ядро, ближе к су-

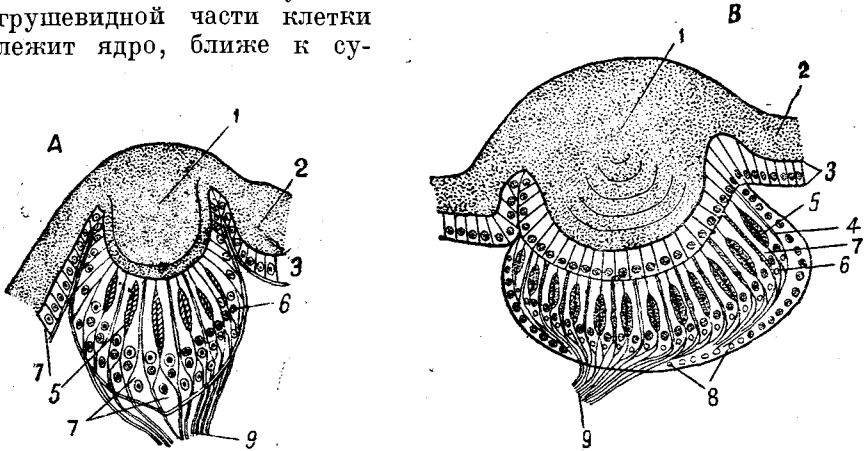


Рис. 130. Глаза *Euscorpio*. А — побочный глаз; В — главный глаз.

1 — хрусталик; 2 — кутикула; 3 — эпителий; 4 — пигментированные промежуточные клетки; 5 — рабдом; 6 — фовеою; 7 — ретинальные клетки; 8 — постретинальные клетки; 9 — оптический нерв (из В ю ч л и).

женному наружному концу клетки имеется рабдомер из штифтиков. Рабдомеры сливаются в один общий пятигранный рабдом. Каждая клетка состоит из грушевидного тела с ядром, а от тела по направлению к хрусталику отходит узкая шейка; достигнув стекловидного слоя, шейка перегибается назад под углом в 180° и образует рабдомер. Таким образом каждая клетка у своего внутреннего конца дает колено. Зрительное нервное волокно отходит от клетки приблизительно по середине ее шейки (S c h e u r i n g, 1913). Таким образом, отношения между рабдомером, местом отхождения нервного волокна и положением ядра не типичны ни для инвертированного, ни для неинвертированного глаза, хотя скорее напоминают последний. По толкованию V e r s l u y s и D e m o l l (1922) ретина главных глаз скорпионов происходит от типично инвертированной путем вторичного перегиба ретинальных клеток в области шейки. Нетипичное для инвертированного глаза положение ядер зависит от того, что ядра, которые должны находиться

в наружных концах клеток, смещаются в лежащий глубже отдел последних. Происходит, как принято говорить, *реверсия* глаза.

Между ретинами лежат пигментные клетки, в которых Scheuring нашел миграцию пигмента: на свету пигмент перемещается к наружным концам клеток, в темноте к внутренним, более глубоким концам. Постретинальный слой состоит из довольно крупных, богатых пигментом клеток.

По Scheuring главные глаза скорпионов служат для зрения вдаль, побочные же являются близорукими и рассматривают только пищу, уже подносимую ко рту.

Агапеина. Со времени Вертка и глаза пауков делятся на 2 главных и 4 — 6 побочных, хотя по степени сложности строения и остроте зрения и те и другие приблизительно одинаковы.

Два главных глаза (рис. 131) расположены на переднем крае головогруди. Во взрослом состоянии они имеют строение неинвертированных глаз. Под выпуклым хрусталиком залегает слой корнеэпителиальных клеток, очень прозрачных и сильно преломляющих свет — это стекловидное тело. Далее располагается ретина из колбовидных клеток, на утонченных наружных концах которых находятся рабдомы. Однако и здесь, как в главных глазах скорпионов, есть основание думать, что ретина этих глаз происходит путем известных изменений (реверсии) из инвертированной. Дело в том, что во время онтогенеза зрительный нерв подходит к ретине с ее наружной поверхности, между ней и стекловидным телом (т. е. так, как это имеет место в инвертированном глазу). Во взрослом глазу волокна нерва пронизывают ретину

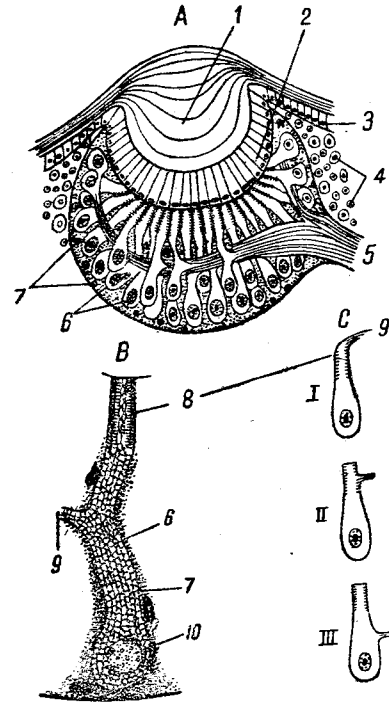


Рис. 131. *Tegenaria domestica*. А — сагиттальный разрез главного глаза; В — отдельная зрительная клетка в увеличенном масштабе; С — схема изменения зрительной клетки из инвертированного в неинвертированное состояние.

1 — хрусталик; 2 — стекловидное тело; 3 — эпителий; 4 — кровяные клетки; 5 — зрительный нерв; 6 — зрительные клетки; 7 — пигментные промежуточные клетки; 8 — чувствительные палочки; 9 — зрительное нервное волокно; 10 — ядро зрительной клетки (из Бючли).

приблизительно на уровне середины ее клеток, где они и вступают в связь с последними.

Этому можно дать следующее толкование. Нервное волокно сначала отходило от наружного конца ретинальной клетки, но потом место его отхождения передвинулось далее вглубь, к середине клетки,

вследствие чего рабдомеры, лежавшие сначала конутри от места отхождения волокна (т. е. в инвертированном положении) после реверсии заняли место снаружи от начала зрительного волокна. Интересно (Schneuring, 1943), что, в связи с разным образом жизни отдельных групп пауков, в их глазах наблюдается ряд целесообразных отличий. Меньше всего нуждаются в хорошем зрении пауки, плетущие ловчую паутину (Retitelaria), ибо они освобождены от высматривания добычи, которая сама случайно попадает в паутину. В связи с этим прежде всего находится слабое развитие глазодвигательной мускулатуры. Имеется только один мускул, подходящий к глазу со спины и слегка передвигающий его в вертикальной плоскости. Далее, количество ретинальных клеток в глазах подобных пауков не особенно велико, чувствительные штифтики расположены на всей периферии свободного конца клетки, а между зрительными клетками имеются сравнительно слабо развитые промежуточные пигментные клетки. У некоторых форм (например *Tegenaria*) пигментных клеток так мало, что вокруг одной пигментной располагается несколько ретинальных. У *Meta* количество пигментных клеток настолько увеличивается, что в глазу получаются чередующиеся ряды пигментных и зрительных клеток, причем штифтики развиваются только на двух сторонах зрительной клетки, обращенных к соседним пигментным полоскам. У *Epeira* и *Argyroneta* указанные ряды клеток развиваются местным внедрением промежуточной ткани на продолговатые более короткие участки.

Гораздо более важны хорошие глаза для бегающих пауков (Lycosidae), которые не прядут сетей, но ловят добычу на бегу, высматривая ее среди листвы и т. п. Прежде всего у них появляется в помощь спинному еще брюшной глазодвигательный мускул, чем передвижение глаза в сагитальной плоскости усиливается. Нередко же число глазодвигательных мышц еще более возрастает. Кроме того, количество ретинальных клеток здесь значительно больше, и каждая клетка несет два рабдомера. У Lycosidae наблюдается такая же реверсия глаз, как и у Scorpionidea, в результате чего глаза принимают характер типичных неинвертированных.

Особенно совершенным устройством обладают глаза Salticidae, которые отличаются быстрыми, ловкими движениями и делают большие скачки (*Salticus*, *Attus*). Глазной бокал этих пауков вытягивается в виде подозрной трубы, к которой прикрепляется не менее шести глазодвигательных мышц. Удлинение глаза происходит главным образом за счет разрастания корнеагенного слоя, который здесь функционально действительно заслуживает названия стекловидного тела. Корнеагенный слой состоит собственно из нескольких слоев клеток, образуя под хрусталиком толстое набухание. Наружный слой клеток набухания не имеет связи с ретиной и упирается в хрусталик. Более глубокий слой утратил связь с хрусталиком, но частично соприкасается с ретиной. Плазма этих глубоко лежащих клеток стекловидного тела в значительной мере исчезает, заменяясь прозрачной жидкостью. Ретинальные клетки Salticidae

еще тоньше, длиннее и многочисленнее, чем у *Lycosidae*. *Schering* считает характерной чертой глаз *Salticidae* отодвигание ретины от хрусталика (результат утолщения корнеагенного слоя), чем увеличиваются фокусное расстояние и величина изображения, но уменьшается поле зрения. Последний недостаток, однако, несколько возмещается обилием глазодвигательных мышц. При описанном устройстве глаз возникает и еще одно выгодное для усиления зрения обстоятельство: изображение предмета, падающее при коротком фокусном расстоянии на небольшое число рабдомов, при дальнем фокусе падает на большее число рабдомов, а вследствие этого зрение становится острее.

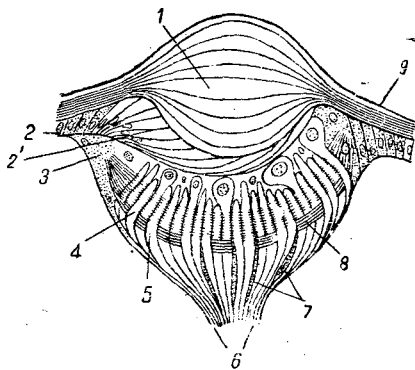


Рис. 132. Сагиттальный разрез через побочный глаз *Tegenaria domestica*.

1 — хрусталик; 2 — эпителий; 2' — стекловидное тело; 3 — пигментные промежуточные клетки; 4 — чувствительные палочки; 5 — зрительная клетка; 6 — зрительный нерв; 7 — промежуточные клетки; 8 — tapetum; 9 — кутикула (из Б ю ч л и).

Побочные глаза (рис. 132) отличаются от главных преимущественно своим типичным инвертированным строением и присутствием отражающего свет tapetum, которое ясно сказывается в сильном блеске этих глаз. Сильно выпуклый хрусталик и корнеагенный слой имеют такое же устройство, как и в главных глазах. Колбовидные ретиальные клетки обращены своими толстыми концами кнаружи, к хрусталику, тонкими же, на которых находятся рабдомеры, смотрят вглубь, к tapetum. Место отхождения нервного волокна от зрительной клетки еще не вполне точно установлено. По *Vertka* оно отходит от толстого наружного конца, по *Widd*

mann, в сторону мнения которого склоняется с известным колебанием и *Schering*, зрительное волокно связано с внутренним, узким концом клетки. Каждая клетка снабжена двумя рабдомерами, смотрящими в разные стороны. Tapetum состоит из зернисто-волокнистого блестящего вещества, которое обыкновенно толкуют как продукт выделения эктодермы, тогда как *Schering* находит в нем плоские ядра и считает его за особый слой клеток. Побочные глаза *Vagabundae*, бродячих пауков, опять-таки лучше приспособлены для зрения, чем таковые тенетных (*Retitelaria*). Так, клетки корнеагенного слоя у них (особенно у *Salticidae*) нередко сильно вытягиваются. Количество ретиальных клеток у *Vagabundae* сильно увеличивается, что *Schering* ставит предположительно в связь с иной у них формой tapetum. У *Retitelaria* tapetum выстилает дно глаза в виде двускатной воронки с единственным щелевидным отверстием, через которое волокна зрительного нерва проникают внутрь глаза. У *Vagabundae* дно глаза как бы проложено многочисленными параллельными полосками tapetum, над каждой из

которых имеется два ряда ретинальных клеток, а через промежутки между полосками в глаз входят зрительные нервные волокна. По Scheuring большее количество ретинальных клеток у Vagabundae объясняется, с одной стороны, их меньшей величиной, с другой стороны, тем, что у этих пауков имеется большее количество щелей для прохождения внутрь глаза зрительных волокон по сравнению с единственной щелью глаза Retitelaria.

У Pseudoscorpionidea и Acarina глаза очень мелкие и просто устроены, а гистологическое строение их еще плохо изучено.

Зрительные способности Arachnoidea. Plateau полагает, что скорпион начинает различать предметы лишь с расстояния в 2-3 см, между тем как Rainbow дает цифру в 20—30 см. По Scheuring, Euscorpius carpathicus реагирует на присутствие другой особи Euscorpius только с расстояния в 3 см, точно так же, как и по отношению к посаженным с ним вместе в банку насекомым. Однако вопрос еще не выяснен, ибо все же трудно указать момент, когда объект становится видимым.

Относительно пауков Pechham сообщает, что некоторые из них узнают своих собратьев на расстоянии в 20—30 см; Salticidae скачут с одной руки наблюдателя на другую за 30 см. У Attidae для различения полов при спаривании самцам служат несомненно глаза, ибо при замазывании глаз асфальтовым лаком они перестают узнавать самок и производить характерный для периода спаривания «любовный танец».

СРАВНЕНИЕ ГЛАЗ РАЗЛИЧНЫХ АРТИРОПОДА

Легче всего проводимо сравнение между глазами Crustacea и Insecta, труднее подвести под общую схему глаза Arachnoidea и Xiphosura.

Почти у всех Arthropoda над глазом имеется двояковыпуклое утолщение общего хитинового покрова. Как мы уже говорили, этому утолщению чаще всего дают название роговицы, иногда название Cornealine, и, наконец, иногда название хрусталика. Мне кажется, что ничто не препятствует применению для данного хитинового утолщения термина «хрусталик». Хрусталик представляет собой диоптрический аппарат, возникающий в первую очередь в глазах самого различного рода, и может иметь самое различное происхождение. Между прочим, далеко не редко он возникает и в виде выделения наружного эпителия, например такова наружная половина хрусталика у всех Cephalopoda (кроме Nautilus).

Хрусталик, повидимому, повсюду выделяется несколько измененными клетками гиподермы, которые называют *корнеагенными*. В большинстве случаев корнеагенные клетки представляют собой ставшие прозрачными гиподермальные клетки, которые остаются на своем нормальном месте, т. е. под хрусталиком (сложные глаза Crustacea и Lepisma, археоммы Муриарода и большинства обладающих таковыми Insecta). В сложных глазах Insecta Pterygota корне-

агенные клетки, повидимому, теряют связь с хрусталиком и, уходя вглубь, входят в состав пигментной обкладки омматидия. В виду этого многими авторами и принимается, что у насекомых корнеагенные клетки не участвуют в выделении хрусталика. Нам кажется, согласно с *Verleese*, что по крайней мере на ранних стадиях развития глаза закладка хрусталика происходит за счет корнеагенных клеток. Многими авторами корнеагенным клеткам (например в археоммах *Insecta* и *Muriaroda*, в глазах паукообразных), особенно в случаях их сильного развития, дается еще особое наименование стекловидного тела. В том сильно развитом виде, в каком это тело имеется у пауков, оно вероятно играет роль дополнительного к хрусталику светопреломляющего аппарата. Безусловно такое значение имеют гиподермальные клетки глаза стрекоз, где кутикулярный хрусталик не развит, но зато корнеагенные клетки вытягиваются в длину, образуя своей совокупностью род двояковыпуклой чечевицы. Здесь она функционально заменяет хрусталик.

Под корнеагенными во всех сложных глазах (кроме аконных), а также в омматидах *Insecta* залегают четыре (а в оммах три) Семперовских клетки, за счет которых возникает расположенное под ними хрустальное тело, или хрустальный конус. В археоммах и эти клетки и хрустальное тело отсутствуют. Только у некоторых стрекоз остается под вопросом, нельзя ли часть корнеагенных клеток, отщепившуюся от кутикулы и принявшую вид чечевицы, гомологизировать Семперовским клеткам.

Ретина в исходных формах как археомм, так и омм состоит из самостоятельных клеток, т. е. имеет строение, обычное для глаз других животных. Однако уже в простых глазах *Arthropoda*, а именно в археоммах, оммах, медианном глазе раков, глазах *Xiphosura* и *Arachnoidea*, ретинальные клетки более или менее сочетаются в группы, ретинулы, с одной общей светочувствительной палочкой, рабдомом. Археоммы, медианный глаз раков и глаза *Arachnoidea* характеризуются неопределенным, но большим количеством ретинул, помещающихся под одним общим хрусталиком. Оммы *Insecta* и омматииды сложных глаз *Insecta* и раков имеют всего две, а чаще одну ретинулу, отвечающую единственному хрусталику. Это существенное отличие как нельзя лучше показывает, что происхождение сложных глаз связано с оммами, а не археоммами, которые представляют собой образования несколько иного типа. Две расположенные в два этажа ретинулы характеризуют собой, повидимому, более примитивное состояние сложных глаз, ибо такие отношения встречаются, с одной стороны, у *Lepisma*, с другой стороны — в оммах личинок *Insecta*. Однако и в случае присутствия двух ретинул в омме или омматииде сложного глаза рабдомы обеих ретинул лежат строго по одной оси, первый более близко к хрусталику, другой непосредственно под первым. Таким образом и в этих случаях омма или омматииды имеют лишь одну зрительную ось.

Двурядное расположение ретинул, встречающееся иногда у археомм, является результатом вторичного изменения глаза.

У *Arachnoidea* глаза по характеру расположения ретинальных клеток имеют много своеобразного, по общему же типу строения ближе всего подходят к археоммам.

Приводим для ясности следующую сравнительную схему строения глаз *Crustacea* и *Insecta*.

Омматидий сложного глаза			Простые глаза		
Раки	Насекомые	<i>Lepisma</i>	Оммы насеко- мых	Археоммы	Археоммы стрекоз
Корнеа- генные клетки (2).	Корнеа- генные клетки (2).	Корнеа- генные клетки (2).	?	Корнеа- генные клетки.	Корнеа- генные клетки.
Семперов- ские клетки (4).	Семперов- ские клетки. (4).	Семперов- ские клетки (4).	Клетки, образующие хрусталь- ное тело (3).	—	—
Хрусталь- ный конус.	Хрусталь- ное тело.	—	Хрустальное тело.	—	—
Ретинула (5—8).	Ретинула (7).	Ретинула 1-й этаж (4). Ретинула 2-й этаж (3).	Ретинула 1-й этаж (3). Ретинула 2-й этаж (4).	Ретина (много кле- ток и много рабдомов).	Ретина 1-й этаж. Ретина 2-й этаж.

Установление гомологии между глазами далеко друг от друга стоящих групп *Arthropoda* наталкивается на затруднения. Так, мы полагаем, что полная гомология сложных глаз *Branchiata* и *Tracheata* трудно доказуема. Несмотря на их большое сходство, эти глаза могли возникнуть у обеих групп самостоятельно.

Несколько увереннее можно говорить о взаимоотношениях глаз у *Arachnoidea* и *Xiphosura*, ибо здесь значительное число глаз и определенность их положения помогают сравнительно-анатомической оценке. У целого ряда *Arachnoidea* (*Scorpionidea*, *Pedipalpi*, *Araneina*) по середине спинной поверхности головогруды выделяется пара тесно сближенных медианных глаз, тогда как ближе к боковому краю головы располагается несколько пар латеральных глаз. У ископаемого скорпиона *Proscorpius* латеральных глаз всего одна пара, но они крупны, а впереди медианных глаз, на самом краю головогруды помещается пара маленьких передних глазков. У *Xiphosura*, *Gigantotraca*, а по *R ü d e m a n n* и у *Trilobita* на головогруды лежит пара простых медианных и пара сложных латеральных глаз; кроме того, *Xiphosura* и *Trilobita* обладают парой брюшных глазков. Последний толкователь глаз *Arachnoidea*, *H a n s t r ö m*, дает следующую оценку этих образований.

Брюшные глазки *Xiphosura* и *Trilobita*, у *Gigantotraca* и *Scorpionidea* перемещаются на верхнюю сторону головогруды, давая передние медианные глаза *Proscorpius* и медианные глаза *Scorpionidea* и *Gigantotraca*. Медианные глаза *Xiphosura* и *Trilobita* го-

мологичны задним медианным глазам *Proscorpius*. Наконец, боковые сложные глаза *Xiphosura*, *Trilobita* и *Gigantostraca* распадаются на группу латеральных глаз у *Scorpionidea*.

ТИП ИГЛОКОЖИХ (ECHINODERMATA)

Светочувствительные органы встречаются у *Echinodermata* сравнительно редко и устроены очень просто. Таковые с несомненностью найдены лишь у классов *Asteroidea* и *Echinoidea*. У морских звезд на конце каждого луча имеется обыкновенно по одному глазу

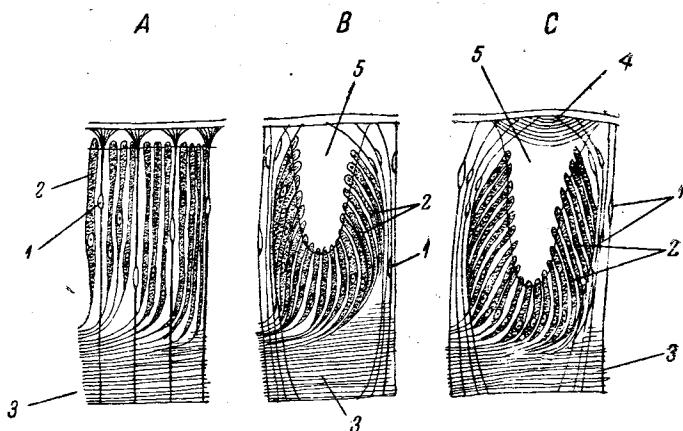


Рис. 133. Разрезы через глазки различных морских звезд. *A* — *Astropecten mülleri*; *B* — *Astropecten aurantiacus*; *C* — *Asterias glacialis*.

1 — индифферентные эпителиальные клетки; 2 — зрительные клетки; 3 — слой нервных волокон; 4 — зачаточный хрусталик; 5 — зрительная ямка (схематизировано по Пфефферу).

(рис. 133), расположенному у основания терминального щупальца луча. Этот зрительный орган состоит из различного числа (от 10 и до 200) тесно сближенных, но все же разделенных одиночных глазков, вся совокупность которых помещается на особом глазном бугорке. Каждый одиночный глазок имеет вид погруженного в кожу конического бокала, полость которого выстлана длинными и тонкими ретинальными клетками. Последние содержат в своей базальной части ядро и снабжены красным пигментом. Свободный конец клетки несет прозрачную светочувствительную шапочку, а базальный продолжается в зрительное нервное волокно. Судя по описанию большинства авторов, полость глазного впячивания занята студенистым веществом, которое можно обозначить как стекловидное тело. Изредка на поверхности глаза дифференцируется слабо выраженный хрусталик.

Из данного описания видно, что каждый глазок обладает чрезвычайно примитивным устройством, походя на неинвертированные

глазные ямки медуз. Зрительные волокна глаза, повидимому, проникают в конец эктоневрального радиального нерва.

Что касается морских ежей, то прежде всего естественно было искать у них органы зрения на местах, отвечающих местоположению глаз у *Asteroidea*, т. е. у основания терминальных щупалец. Последние находятся у *Echinoidea* над пятью «глазными» пластинками, окружающими перипрокт. Щупальца низведены до степени маленьких бугорков и густо набиты пигментными клетками. Последнее обстоятельство подало повод к тому, чтобы считать их сначала за «глазные пятна». Однако полное отсутствие в них светочувствительных палочек, или штифтиков, наряду с отсутствием светопреломляющих приспособлений, заставляют в настоящее время отрицать за этими бугорками настоящие зрительные функции.

В 1887 г. братья *Sarasin* обратили внимание на присутствие у цейлонского морского ежа *Diadema setosum* многочисленных (до 2000) ярких, синих пятен, которые они истолковали как глаза. Глаза эти, по мнению указанных авторов, сложные и состоят из многочисленных, тесно соприкасающихся глазных пирамид. Каждая пирамида образована группой прозрачных, сильно вакуолизованных клеток, лежащих непосредственно под наружным эпителием тела. Самое основание пирамиды покоится в чашечке пигмента, находящегося в особых звездчатых пигментных клетках. Соседние пирамиды так тесно соприкасаются друг с другом, что принимают 5- или 6-гранную форму. Братья *Sarasin* принимают самую пирамиду за светопреломляющий аппарат глаза, наружный эпителий над ней называют роговицей, а в пигментном слое хотят видеть светочувствительные элементы. Однако отсутствие типичных ретинальных клеток и глазного нерва затрудняет толкование этих органов как зрительных. К тому же *Döderlein* наблюдал у *Diadema setosum* соответственно расположению синих пятен сильное свечение, что заставляет его думать, не имеют ли пирамиды значения светящихся органов. Это тем более вероятно, что у многих животных светящиеся органы имеют очень сходное строение.

ТИП ХОРДОВЫХ (CHORDATA)

Низшие хордовые, а именно кишечнодышащие и оболочники обладают крайне слабо развитыми светочувствительными органами.

Класс Enteropneusta

До работ *Hess* (1937, 1938) наличие светочувствительных аппаратов у *Enteropneusta* вообще не было известно. *Hess* считает за таковые особые продолговатые чувствительные клетки, разбросанные в подкожном нервном сплетении *Dolichoglossus kowalevskyi*. На одном своем конце такие клетки продолжают в нервное волокно подкожного сплетения (рис. 134). Другой конец клетки окрашивается светлее прочей части клеточного тела и оканчивается

либо палочкой, либо колбочкой. Клетки очень походят на ретинальные клетки позвоночных; некоторые из них раздвоены подобно части ретинальных клеток лягушки. В пользу светочувствительного характера описанных *Н e s s* элементов говорит как элективная окрашиваемость их метиленовой синью, так и некоторые физиологические данные. Щупая *Dolichoglossus* тонким световым лучом, *Н e s s* нашел, что он отрицательно фототаксичен к сильному освещению. При этом особенно реагируют на освещение определенные части тела, а именно передний конец хоботка, а также спинная и боковые поверхности хоботка и воротничка; брюшная сторона тела гораздо более индифферентна к свету, чем спинная. Оказывается, что светочувствительные клетки, или фоторецепторы *Н e s s*, имеются в большем числе на спинной стороне животного. Так, на 1 мм^2 спинной

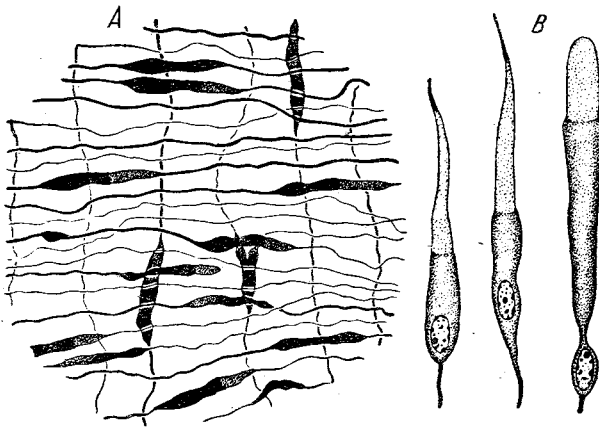


Рис. 134. Светочувствительные клетки в эпидермисе *Dolichoglossus*. А — общее расположение чувствительных клеток на плоскостном разрезе кожи; В — три чувствительных клетки с их чувствительными палочками у верхних полюсов.

стороны туловища приходится 801 клетка, тогда как на 1 мм^2 брюшной — всего 543 клетки. Кроме того, дорзально расположенные фоторецепторы несколько крупнее вентральных.

Если толкование *Н e s s* правильно, то светочувствительные клетки *Enteropneusta* интересны своим сходством с аналогичными аппаратами у ланцетника, которые тоже рассеяны на протяжении нервной системы.

ПОДТИП TUNICATA

Большинство *Tunicata* лишено органов зрения; последние имеются только у личинок *Ascidiae*, а во взрослом состоянии у *Thaliacea* и *Pyrosoma*.

Личинки асцидий обладают одним глазом, который лежит на спинной стороне мозгового пузыря личинки. Глаз имеет форму по-

лушария и несколько вдается в мозговой пузырь. Стенка полушария состоит из многочисленных длинных клеток, которые одним своим концом конвергируют в сторону мозговой полости и здесь упираются в сильно выпуклый хрусталик, повидимому образованный несколькими прозрачными клетками. Расходящиеся свободные концы ретинальных клеток пигментированы. Глаз занимает асимметричное положение, находясь на правой стороне мозга. Во время метаморфоза личинки глаз атрофируется. Различные попытки гомологизировать глаз асцидий парным глазам или теменному глазу Vertebrata вряд ли можно считать удачными.

У многих асцидий во взрослом состоянии наблюдаются вокруг рта и клоакального отверстия довольно многочисленные красноватые пятнышки. Они имеют вид неглубоких эпидермальных глазных ямок, подстилаемых внутри мезодермальными пигментными клетками. Эти крайне просто устроенные светочувствительные аппараты лишены всякой генетической связи с глазами личинок.

Глаза салпы (*Thaliacea*) весьма своеобразны и притом устроены различно у разных поколений этих животных. У одиночных салпы (кормилок) глаз один и имеет форму лежащей на спинной стороне мозга подковы, которая вогнутостью своей обращена вперед (рис. 135). Наружная сторона всей подковы образована слоем пигментных клеток; внутренняя сторона подковы на большей части своего протяжения состоит из нескольких, приблизительно горизонтальных, ря-

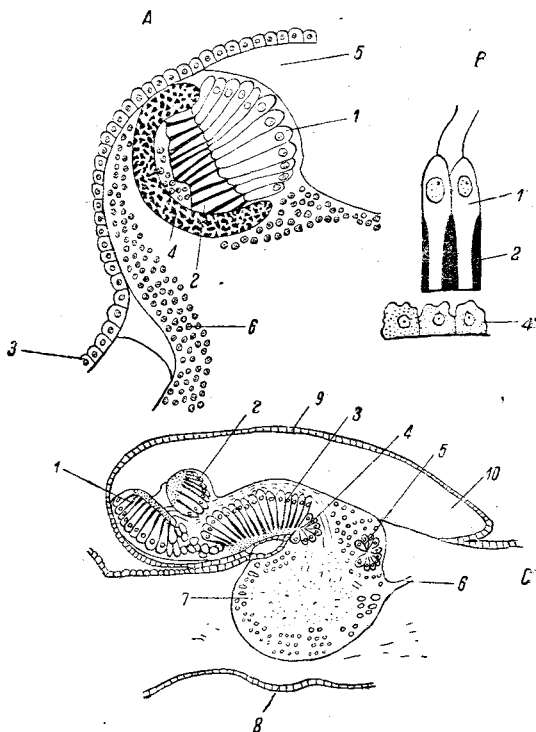


Рис. 135. А — *Cyclosalpa pinnata*, одиночная форма; разрез через левое колено подкововидного глаза; В — схема расположения ретинальных клеток с (черными) рабдомерами и пигментных клеток.

1 — ретинальные клетки; 2 — рабдом; 3 — наружный эпителий; 4 — пигментные клетки 5 — первичная полость тела над ганглием; 6 — ганглиозные клетки мозга.

С — *Cyclosalpa pinnata*, колониальная форма; комбинированный разрез через ганглий и глаза.

1 — передний глаз; 2 — средний глаз; 3 — задний глаз; 4 и 5 — рудиментарные глазки; 6 — нерв; 7 — кора мозгового ганглия; 8 — эпителий глотки; 9 — наружный эпидермис; 10 — первичная полость тела (по Меткаф).

дов клеток, обращенных своими светочувствительными концами наружу, т. е. к пигментной обкладке глаза.

Это ретинальные клетки. На обращенной к пигментной обкладке, стороне этих клеток образуется светочувствительное утолщение — «рабдомер». Рабдомеры соседних клеток сливаются, так что на протяжении всего глаза образуется решетчатый «рабдом». Как видно, эти образования не имеют никакого сходства с частями того же наименования в фасетированных глазах членистоногих. Рабдом обращен к пигментному слою глаза и отверочен от источника света, так что глаза салпы инвертированы. Между пигментными и ретинальными клетками залегает еще слой особых промежуточных клеток. Зрительные нервные волокна поднимаются из мозга к внутренней поверхности глазной подковы.

У цепочных, или половых, особей салпы иногда имеется тоже только один глаз, но нередко он как бы перешнуровывается на две части или же дифференцируется в четыре самостоятельных глаза. Глаз выдается в виде бугра на передней или реже спинной стенке мозга. Интересно, что глаз состоит из двух различно устроенных областей. Каждая область состоит из слоя пигмента и слоя ретинальных клеток. В передней (апикальной) области пигментный слой занимает дорзальное положение, а ретина лежит под ним; в задней (базальной) области отношения этих слоев обратны. Обе области походят, однако, друг на друга тем, что ретинальные клетки их обращены своими светочувствительными концами к пигменту, т. е. весь глаз имеет инвертированное строение. У некоторых салпы в ретинальных клетках имеются своеобразные включения — феозомы.

Иногда внутри мозгового вещества у колониальных салпы (*Cyclosaipa pinnata gregata* по Metcalf, 1918) имеется еще две пары мелких рудиментарных глазков. Развитие глаз колониальных салпы показывает, что они произошли из глаза одиночной формы. Сначала глаз колониальной салпы имеет вид обращенной вогнутостью кпереди подковы. Затем задняя, вогнутая часть подковы испытывает вращение вокруг горизонтальной оси, причем спинная сторона этой части глаза постепенно становится его брюшной поверхностью. Расположение глаз у колониальной салпы способствует восприятию световых лучей, с какой бы стороны они ни падали на животное.

Общее об органах зрения

Как видно из сделанного выше описания органов зрения, последние обнаруживают у различных представителей беспозвоночных большое разнообразие устройства. Постараемся теперь, на основании имеющегося в нашем распоряжении фактического материала, отметить вкратце главные типы строения как органов зрения в целом, так и отдельных частей глаза.

Самый простой в морфологическом отношении тип устройства имеют светочувствительные аппараты *Oligochaeta*, где они состоят

из разбросанных в теле отдельных чувствительных клеток с особой «вакуолью» внутри. Здесь, следовательно, каждый светочувствительный аппарат образован единственным компонентом, чувствительной нервной клеткой. То же следует сказать о некоторых пластинчатожаберных (*Lima*) и об *Enteropneusta*.

Такое же отчасти устройство мы находим и у *Hirudinea*; но здесь, наряду с рассеянными светочувствительными клетками, имеются группы таковых, подостланные или заэкраненные группами пигментных клеток — второй компонент зрительного аппарата. Большой же частью пигментные клетки образуют вокруг ретинальных правильное чашечковидное скопление, или пигментный бокал. К этой же категории могут быть отнесены и глаза *Platodes*, а также некоторых *Polychaeta*.

Однако у громадного большинства беспозвоночных органы зрения идут по иному пути развития, который полнее всего намечен у медуз. Этапы этого пути: глазное пятно, глазная ямка или бокал, глазной пузырь. В большинстве случаев ретина образуется за счет глубокой, обращенной внутрь тела стенки пузыря, тогда как наружная, прилегающая к поверхности тела стенка его становится прозрачной и образует внутреннюю роговицу. Иногда, однако, происходит втягивание наружной половины глазного пузыря во внутреннюю (*Pecten*, главные глаза *Scorpionidea*). Это влечет за собой следующего рода изменения. Глазной пузырь превращается в глазной бокал, но не однослойный, как у медуз, а двухслойный. Полость глазного пузыря исчезает. И, наконец, сетчаткой становится не внутренняя, глубокая, а наружная половина стенки глазного пузыря.

Третий, довольно распространенный тип глаз (некоторые *Polychaeta*, некоторые *Mollusca*, очень многие *Arthropoda*) суть сложные, или фасетированные, глаза. Такие глаза слагаются из очень большого числа омматидиев, построенных, в общем, по типу несколько измененной глазной ямки. Каждый омматидий содержит либо одну ретинальную клетку, либо группу таковых (ретинулу) и более или менее полно изолирован от соседних омматидиев пигментными клетками.

Переходим теперь к рассмотрению отдельных составных частей глаза у различных представителей.

С е т ч а т к а обычно состоит из одного слоя чувствительных клеток. Лишь у насекомых в очень редких случаях она приобретает двухслойный характер; при этом в одних случаях оба этажа ретинальных клеток совершенно самостоятельны (*Agriion*), в других (*Lepisma*) продольная ось чувствительной палочки (рабдома) обеих этажей совпадает. В первом случае предполагают, что нахождение ретинальных клеток на двух разных уровнях имеет значение для видения на разных расстояниях. То же значение приписывается и так называемым побочным сетчаткам некоторых *Mollusca* и насекомых (*Hymenoptera*). Большей частью все эти ямки или вся глубокая половина пузыря состоят из ретинальных клеток. Но у не-

которых *Gastropoda* с вытянутым в трубку глазным пузырем зрительные клетки занимают только самое донышко трубки, а у пауков ретинальные клетки могут образовывать на дне пузыря всего два или несколько рядов.

Ретинальные клетки всегда сильно вытянуты в длину и снабжены световосприимчивым аппаратом: палочкой или каймой из штифтиков. Палочка большей частью представляет собой кутикулярное образование, внутрь которого продолжается чувствительная фибрилла, проходящая через все тело клетки (*Polychaeta* и др.). Каемка из штифтиков толкуется *Nesse* как концевые части многочисленных пронизывающих клетку чувствительных волоконцев. По своему положению в ретиальной клетке световосприимчивый аппарат может быть либо терминальным, либо занимать боковые грани клетки (это особенно часто наблюдается у *Arthropoda*, но также и у некоторых *Polychaeta* и др.). При боковом положении каймы штифтиков последняя чаще всего развивается не на всех, а на одной или двух сторонах клетки. При этом сплошь и рядом отдельные штифтики склеиваются вместе и дают одну «палочку», или рабдомер. У *Arthropoda* рабдомеры нескольких соседних ретиальных клеток часто спаиваются в один рабдом.

Ретинальные клетки у одних животных смотрят своими светочувствительными элементами кнаружи, по направлению к источнику света (неинvertированные или, по терминологии *Versluis* и *Demoll*, эvertированные глаза). У других беспозвоночных ретиальные клетки смотрят соответственными концами внутрь, так что световые лучи проходят сначала через тело и ядро клетки и уже затем попадают на чувствительную палочку (инvertированные глаза). Иногда (часть глаз пауков и скорпионов) эvertированное строение глаз происходит вторично из инvertированного посредством процесса реверсии.

Пигмент глаза. В громадном большинстве случаев пигмент образует одну из обязательных составных частей глаза. Положение пигмента может быть весьма разнообразным. Далеко не редко пигмент имеется в самих ретиальных клетках (часть *Annelides*, *Cephalopoda* и др.). Однако даже в таких случаях в глазу имеются еще особые пигментные клетки. Наиболее часто они лежат на одном уровне с ретиальными, чередуясь с ними и входя в состав стенки глазного бокала или пузыря. Но нередко пигментные клетки образуют и особый слой, подстилающий и обхватывающий собой ретину. Происхождение этого слоя может быть различным. Или это более глубокая половина глазного пузыря, т. е. пигментные клетки эктодермальны, или пигментные клетки имеют, повидимому, мезодермальное происхождение (*Platodes* и некоторые другие); наконец, в исключительных случаях (инvertированные глаза *Aurelia aurita*) пигмент развивается в клетках эндодермы, подстилающих глаз.

Иногда пигментные клетки вполне сформированного глаза выполняют во время развития последнего иные функции. Так, о пигментных клетках сложных глаз *Insecta* думают, что они сначала

выделяют хрусталик, а потом уже уходят вглубь и становятся пигментными.

Роговица. У глаз имеющих характер замкнутого глазного пузыря, наружный эпителий над глазом становится прозрачным и образует роговицу. Клетки роговицы большей частью плоски, и функция последней ограничивается простым пропусканием световых лучей внутрь глаза. Более важное значение приобретает роговица (наружное эпителиальное тело) в глазу *Cephalopoda*, а также у паукообразных и насекомых. Роговица *Cephalopoda* принимает участие в выделении хрусталика. Роговица *Arachnoidea* сильно увеличивается в толщину удлинением своих клеток и образует дополнительный светопреломляющий аппарат — стекловидное тело. Наконец, у некоторых насекомых совокупность клеток роговицы образует собой нечто в роде хрусталика.

Светопреломляющий аппарат глаза. *Хрусталик* представляет собой прозрачное, сильно преломляющее свет тело, имеющее вид или чечевицы, или шара. Происхождение хрусталика варьирует. 1) Хрусталик является участком прикрывающей глаз снаружи кутикулы (*Arthropoda* и др.). 2) Хрусталик образуется внутри глазного пузыря как продукт выделения его стенок (*Polychaeta, Gastropoda*). 3) Хрусталик бывает иногда двойственного происхождения (*Cephalopoda*): часть его образуется внутри глазного пузыря выделением его стенок, другая часть выделяется наружной эктодермой, прикрывающей глаз (наружное эпителиальное тело); обе части, тесно срастаясь, дают один шаровидный хрусталик. До сих пор мы имели дело с хрусталиками не клеточного строения, но иногда он явно состоит из клеток. При этом опять-таки можно различить несколько случаев. 4) Часть клеток наружной стенки глазного пузыря сильно вытягивается и в совокупности своей образует хрусталик (*Charybdea*). 5) Кутикула над глазом остается тонкой, но клетки, подстилающие кутикулу, т. е. клетки роговицы сильно вытягиваются и образуют резко очерченное двояковыпуклое тело — хрусталик (некоторые *Insecta*). 6) У некоторых моллюсков (*Pecten, Cardium*) и насекомых клетки роговицы усиленно размножаются, причем часть их остается на месте, а другая часть уходит под роговицу, ложится между ней и глазным пузырем и образует хрусталик.

Стекловидное тело в глазах типа глазных ямок может представлять собой единственный светопреломляющий аппарат. В глазах типа глазного пузыря чаще всего имеется наряду с хрусталиком, хотя иногда (часть мозговых глаз *Polychaeta*) опять-таки не сопровождается образованием других светопреломляющих сред. В громадном большинстве случаев оно представляет собой продукт выделения стенок глазной ямки или пузыря. Выделяют его либо многочисленные клетки, либо всего одна крупная железистая клетка (*Phyllodoce, Alciopce*). В редких случаях (*Arachnoidea, Myriapoda*) стекловидным телом называют сильно разросшиеся в длину клетки роговицы.

Очень часто глаз обладает одновременно и стекловидным телом

и покоящимся в нем хрусталиком (Polychaeta, Gastropoda и др.). У большинства Arthropoda стекловидного тела нет, но зато в глазу возникает, кроме хрусталика, другой светопреломляющий аппарат, а именно: *хрустальный конус*. Таковой имеется в большинстве сложных, фасетированных глаз Arthropoda. Он залегает под хрусталиком и представляет собой продукт выделения обыкновенно четырех особых клеток, эктодермального происхождения. Конус может рассматриваться как орган, до известной степени заменяющий стекловидное тело.

Отражательная поверхность, *tapetum*. Изредка сетчатка подстилается (*Pecten*) или среди ее клеток вклинивается (*Cloëon*) особое отражающее свет образование—*tapetum*. В одних случаях (Ostracoda) *tapetum* состоит из скопления каких-то мелких чешуек, в других — его образуют прихотливо извитые выросты пигментных клеток.

Гораздо чаще он образован слоем особых клеток (некоторые Insecta, Arachnoidea, *Cardium*), или даже всего одной очень крупной клеткой (*Pecten*). Весьма вероятно, что мы имеем здесь образования разного происхождения, но одинакового физиологического значения.

ОРГАНЫ ЧУВСТВА РАВНОВЕСИЯ И СЛУХА

Как известно, в слуховом лабиринте позвоночных сосредоточиваются не только слуховые функции, но и функции чувства равновесия. Рассматривая беспозвоночных животных и производя над ними соответственные физиологические опыты, можно прийти к выводу, что у многих низших Evertebrata органы, считавшиеся раньше настоящими слуховыми, являются главным образом органами чувства равновесия. Только у высших представителей беспозвоночных присутствие настоящего чувства слуха бесспорно доказано. В общем, можно сказать, что ряд подлежащих рассмотрению органов всегда обслуживает собой чувство равновесия, или статическое, чувство, но нередко, кроме того, и чувство слуха.

Специальные органы слуха и равновесия встречаются значительно реже, чем глаза. Повидимому, настоящее чувство слуха и в действительности присутствует далеко не всегда, чувство же равновесия хотя и должно иметь место повсюду, не всегда обслуживается настолько специализированными органами, что нам удается выделить их из других периферических нервных аппаратов (например тактильных и др.).

Органы слуха и равновесия обнаруживают менее разнообразия в своем строении, чем глаза, и чаще всего относятся к одному из следующих трех типов: 1) *слуховых колбочек*; 2) *слуховых ямок* и 3) *слуховых пузырьков*. Только среди Arthropoda имеются слуховые аппараты, которые нельзя непосредственно свести к одному из упомянутых типов.

У Spongia органы равновесия и слуха совершенно отсутствуют и впервые встречаются только у Coelenterata.

ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ (COELENTERATA)

Органы чувства равновесия встречаются лишь у свободноподвижных Coelenterata, а именно у медуз и у гребневиков.

Классы Hydrozoa и Scyphozoa

Даже и среди медуз далеко не все обладают органами чувства равновесия. А именно, среди Hydrozoa их имеют только Trachylida и Vesiculatae из Leptolida, тогда как Ocellatae лишены их. Среди Scyphomedusae тоже есть группа Lucernariida, лишенная органов данного чувства. Наиболее детальные исследования по органам слуха и равновесия у медуз принадлежат братьям Г е р т в и г а м (1878). С тех пор каких-нибудь обширных сравнительно-анатомических работ на данную тему не появлялось.

Интересно, что в пределах одного класса Hydrozoa органы равновесия развились независимо и в разной форме у Trachylida и у Leptolida.

У трахимедуз органами равновесия служат видоизмененные краевые щупальца (пример повышения органа чувств низшего порядка в орган высшего).

В главных чертах эти органы имеют следующий состав. На краях зонтика между щупальцами, в тесном соседстве с эксумбреллярным нервным кольцом, имеются особые колбовидные выпячивания, состоящие из двух частей: слуховой подушечки, или цоколя, образующего на краю зонтика бугорок, и собственно слуховой колбочки, или булавы, соединенной с подушечкой очень тонким стебельком (рис. 136). Подушечка образована высокими эктодермальными клетками. От свободных концов клеток подушечки отходят длинные, упругие чувствительные волоски, обхватывающие собой слуховую колбочку. Последняя состоит из эпителиальной обкладки, окружающей плотную эндодермальную ось. Ось состоит всего из одного ряда крупных клеток, лежащих друг над другом в виде столбика монет. Самые дистальные из этих клеток наиболее крупны и содержат в себе минеральные конкреции шестигранной формы, но с закругленными гранями. Конкреций либо 2-3 (*Cunina lativentris*), либо чаще одна. Конкреции легко растворимы даже в слабых кислотах, и так как при этом не происходит выделения пузырьков газа, то Г е р т в и г и полагают, что дело здесь идет о конкрециях фосфорнокислой извести. Между эндодермальной осью и наружным эпителием имеется тонкая прослойка мезоглеи. На месте стебелька эндодерма прерывается, и он образован только тонкой пленкой эктодермы и ниточкой мезоглеи. У всего семейства Aeginidae слуховые аппараты являются целиком наружными, представляя собой выросты тела. У Trachypemidae наблюдается тенденция к погружению слуховых колбочек внутрь особого слухового пузырька. Так, у *Aglaura* они еще вполне того же типа, как у Aeginidae. Интересный переход обнаруживает *Rhopalomena*: у молодых особей колбочки совершенно открыты, но

позднее вокруг каждой колбочки появляется кольцевая складка эктодермы, нарастающая на слуховой аппарат и окружающая его в виде чаши; у половозрелого животного края чаши смыкаются над колбой, превращая последнюю в совсем замкнутый слуховой пузырьрек. Покровные клетки колбочки упираются своими длинными волосками в стенки пузыряря.

Еще сильнее изменены и специализированы слуховые аппараты семейства *Geryonidae*. Слуховые пузырьки этих медуз погружаются с поверхности тела в студенистую мезоглею краев зонтика. Строение пузырьков (*Carmarina*, *Liljore*, *Geryonia*) таково, что стенки пузырька состоят из крайне плоских клеток, повидимому чисто обкладочного значения (рис. 137). С верхней стороны в пузырек вдается слуховая колбочка того же характера, как у *Aeginidae*. Однако покровные клетки колбочки здесь лишь на одной из ее сторон снабжены длинными волосками, упирающимися в стенки пузыряря, — это и есть чувствительные клетки аппарата. По двум меридианам пузырька поднимаются, тесно прижавшись к нему, два нерва. Они подходят к стебельку колбочки и далее вступают, очевидно, в связь с ее чувствительными клетками. Происхождение колбочки из эктодермы ясно видно по присутствию стрека- тельных капсул в некоторых из ее эпителиальных клеток. Чувствительный характер тех клеток колбочки, которые снабжены длинными волосками, доказывается мацерационными

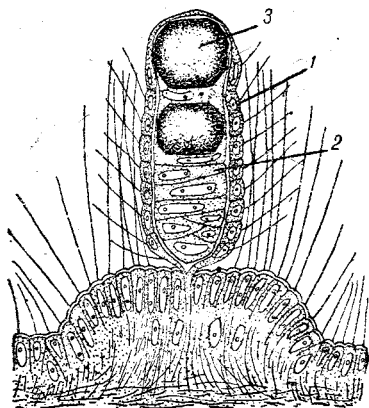


Рис. 136. Орган равновесия медузы *Siphina lativentris*.

1 — эктодермальная обкладка булавки; 2 — эндодермальная ось булавки; 3 — отолиты (по О. и Р. Гертвигам).

препаратами: основание каждой клетки явственно продолжается в нервное волокно.

У медуз (*Vesiculatae*), относящихся к *Leptolida*, органы равновесия лежат на нижней стороне зонтика, и притом вне нервного кольца, помещаясь уже внутри паруса (*velum*). При этом они лишены всякой генетической связи со щупальцами. В самом простом случае (*Mitrosoma annae*) они представляют собой неглубокие ямки на внутренней стороне паруса, над которыми *velum* выпячивается с эксумбреллярной стороны в виде легких бугорков (рис. 138). Среди клеток дна ямки у *Mitrosoma* выделяются 2-3 ряда гораздо более крупных, выпуклых по направлению к полости ямки клеток; общее число которых доходит до 20. Эти ряды клеток лежат параллельно краю зонтика: проксимальный (по отношению к краю зонтика), средний и дистальный ряд. Клетки рядов содержат полость с минеральной конкрецией приблизительно шаровидной формы. Подобные конкреции, составляющие постоянную черту органов рав-

новесия и слуха, называют слуховыми камешками. Иное название их — *отолиты*, в том случае, когда дело идет о настоящих органах слуха, или *статолитах* — в органах только одного чувства равновесия. Для простоты мы будем везде называть их отолитами.

Отолитные клетки *Vesiculatae* могут быть сопоставлены с таковыми *Trachymedusae*, с той разницей, что у *Vesiculatae* они несомненно принадлежат к эктодерме. Параллельно проксимальному ряду отолитных клеток расположен ряд чувствительных клеток, посылающих от своей поверхности лопатовидные выросты, а последние продолжают в дуговидно изогнутые волоски, которые прилегают к поверхности отолитных клеток. Таким образом только

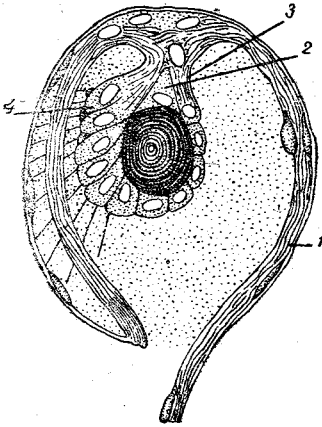


Рис. 137. Статокцист *Carmarina hastata*.

1 и 3 — статический нерв; 2 — статолитная клетка с крупным статолитом; 4 — чувствительные клетки (по О. и Р. Гертвигам).

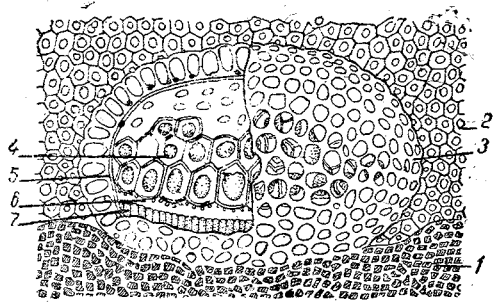


Рис. 138. Вид с плоскости слуховой ямки медузы *Mitrosoma annae*. В левой половине рисунка эпителий паруса, прикрывающий слуховую ямку, удален прочь.

1 и 2 — нормальный эпителий паруса; 3 — вакуолизованные клетки паруса, прикрывающие слуховую ямку; 4 — конкреции (отолиты); 5 — клетки с конкрециями; 6 — перерезанные волоски чувствительных клеток; 7 — чувствительные клетки (по О. и Р. Гертвигам).

проксимальный ряд отолитных клеток находится в непосредственной связи с чувствительными элементами.

У всех прочих *Vesiculatae* открытые слуховые ямки смыканием их краев превращаются в замкнутые пузырьки (*Aequorea*, *Obelia*, *Phialidium*). В общем пузырьки построены по тому же плану, отличаясь лишь числом и расположением отолитов. У *Aequorea* оно варьирует от 1 до 5-6, у *Octorchis* фиксировано на восьми, а у *Obelia* и *Phialidium* отолит имеется в единственном числе.

Иногда отолитные клетки отделены одна от другой промежутками — в таком случае каждая имеет свой палисад из чувствительных клеток. В отличие от *Trachylida* органы равновесия *Vesiculatae* иннервируются и от другого нервного кольца, а именно от субумбреллярного.

Из более новых работ, в которых подробно затрагивается слуховой аппарат медуз, имеется работа *D o u g l a s* (1912) относительно

пресноводной медузы *Limnocoedium*. У последней имеются слуховые пузырьки с колбочкой, состоящей из крупных пузырчатых клеток, одетой нежными эпителиальными и зернистыми чувствительными клетками. Интересно, что в образовании оси колбочки принимает, помимо того, участие энтодермальный вырост. Здесь, следовательно, имеется известное сходство с *Trachylida*. Своеобразная черта *Limnocoedium* — это полное отсутствие отолитов.

Количество органов равновесия у разных гидроидных медуз варьирует очень сильно и может быть подвержено возрастным и индивидуальным колебаниям. Так, у *Aeginopsis*, *Obelia*, *Aglaura*, *Rhopalonema* их всегда 8, у *Carmarina* и *Geryonia* — 12, у *Cunina* и *Mitrocoma* на разных стадиях роста от 4 до 80.

Обращаясь теперь к Scyphozoa, прежде всего следует сказать, что их органы равновесия более приближаются к типу *Trachylida*, ибо находятся на измененных краевых щупальцах и содержат энтодермальные отолитные клетки. Органы равновесия помещаются в *ропалиях*, или краевых тельцах, число которых чаще всего равно восьми и лишь редко повышается до 16.

Ближе всего к трахимедузам стоит *Nausithoe albida*. Каждый ропалий ее представляет собой свободно торчащий вырост края зонтика, в расширенное основание которого входит продолжение одного из радиальных каналов кишечника. Суженный свободный конец ропалия представляет собой слуховую колбочку; он плотный, и в его энтодермальной оси имеется крупная многогранная конкреция. Обкладочные эктодермальные клетки колбочки особенно высоки на ее верхней стороне и снабжены здесь длинными чувствительными волосками. Концы волосков упираются в стенки особой слуховой складки кожи ропалия, которая прикрывает колбочку сверху в виде ковша.

У других сцифомедуз весь ропалий целиком обхвачен в виде трубки особыми лопастными выростами края зонтика (*Pelagia*, *Aurelia*), или лежит в особом вдавлении стенки тела, нише (*Charybdea*). В эктодерме основной части ропалия могут развиваться глаза, тогда как самый конец его занят органом равновесия и отвечает колбочке *Nausithoe*. Этот конец состоит из эпителиальной обкладки и плотной осевой энтодермальной массы, слагающейся из многочисленных клеток. Каждая из последних содержит правильную кристаллическую конкрецию (рис. 139).

Функции органов равновесия медуз. Братья Гертвиги, не колеблясь, называли описанные нами аппараты слуховыми, руководясь, однако, лишь морфологическим их сходством со слуховыми органами других беспозвоночных. Гертвиги везде находят, что закрытые пузырьки происходят от открытых ямок и что характерную черту органов равновесия и слуха образуют чувствительные клетки, с одной стороны, слуховые камешки — с другой. Главная задача слуховых аппаратов заключается в том, чтобы колебания окружающей среды передавались отолитам и приводили их в движение, которое в свою очередь передавалось бы в виде

прикосновения или давления волоскам чувствительных клеток. Это раздражение чувствительных клеток и вызывает в центральной нервной системе появление звуковых впечатлений. В связи с этим прежде всего обеспечивается подвижность частей аппарата, содержащих отолиты (или статолиты), что достигается разными способами. Либо колбочка сидит на крайне тонкой, гибкой ножке (Gryllida), либо стенка слухового пузырька (Vesiculatae), содержащая отолиты, крайне тонка и вибрирует от сотрясений, как барабанная перепонка, приводя в соприкосновение отолитные клетки с чувствительными волосками. Либо, наконец (Mollusca, черви), отолит находится в плавающем состоянии внутри пузырька и при колебаниях среды может легко надавливать на стенки последнего.

При этом и самое раздражение чувствительных клеток обеспечивается разными способами. В одних случаях, и это чаще, чувствительные клетки сидят на стенках пузырька или вокруг основания колбочки, и отолит, сотрясаясь, ударяет об их концы. В других (*Nausithoe*, *Geryonidae*) чувствительные клетки сидят только на самой колбе, и раздражение их производится тем, что увесистая колба, раскачиваясь, ударяется концами волосков о стенки пузырька. Эффект в обоих случаях получается один и тот же. Иногда, повидимому, комбинируются оба способа (*Cunina*, *Aeginopsis*): чувствительные клетки сидят и вокруг колбочки и на ней.

В настоящее время за колбочками и статолитными пузырьками медуз признается исключительно значение органов чувства равновесия. Некоторые авторы сомневаются даже в таковом их значении, говоря, что вырезывание статолитных пузырьков, или статоцистов, у *Vesiculatae* не вызывает никаких изменений в поведении животного — при условии сохранения в целости паруса. Следует, однако, заметить, что в 1903 г. *Hargitt*, исследуя крупных *Rhizostoma*, нашел, что удаление шести ропалиев из восьми влечет за собой наклонение тела в сторону двух оставшихся ропалиев и изменение движения из поступательного в вращательное.

Класс Stenophora

В качестве аппарата равновесия рассматривается аборальный орган (рис. 140), лежащий в центре аборального полюса. Повсюду у *Stenophora* он устроен крайне однообразно. Аборальный полюс

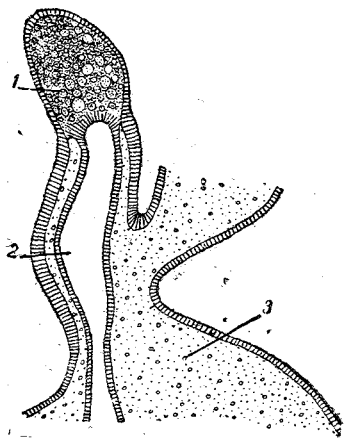


Рис. 139. Краевое тельце медузы *Aurelia aurita*.

1 — статоцист с конкрециями; 2 — радиальный канал, заходящий в основание краевого тельца; 3 — мезоглея зонтика медузы (из Ш е в я к о в а).

сплошь покрыт мерцательным эпителием с мелкими ресничками. У молодой ктенофоры, находящейся еще внутри яичевой оболочки, этот эпителий совершенно однороден. Затем удается почти непосредственно наблюдать, как венчик клеток, опоясывающих аборальный полюс, развивает на себе гораздо более длинные реснички,

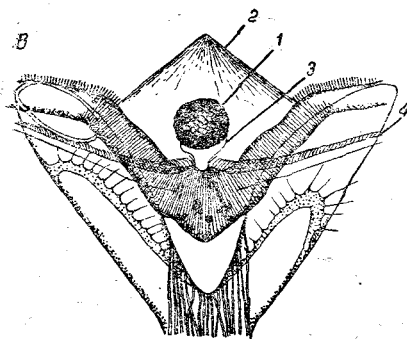
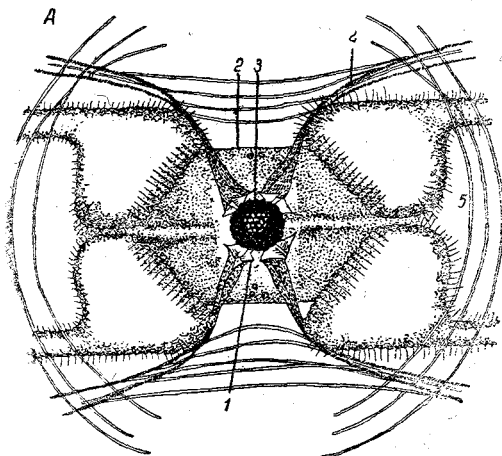


Рис. 140. Аборальный орган равновесия гребневиков (*Callianira*).

А — с верхнего полюса. 1 — пружинка; 2 — край колпачка; 3 — отолит; 4 — мерцательные желобки. В — в профиль. 1 — отолит; 2 — колпачок; 3 — пружинка; 4 — мерцательный желобок (по Хуну).

которые наклоняются над полюсом, склеиваются вместе, наподобие ресниц гребных пластинок, и образуют над самым полюсом нежный, стекловидно прозрачный купол или колокол. Физиологически этот колокол отвечает слуховым пузырькам других беспозвоночных, хотя и образуется иным способом. Одновременно с формированием колпака, внутри его, от ограниченной им эпителиальной площадки поднимаются четыре пучка длинных ресниц, спаивающихся вместе в так называемые пружинки. Они S-образно изогнуты и обращены друг к другу, почти соприкасаясь своими свободными концами. К этому времени в некоторых из эпителиальных клеток аборального полюса показываются округлые конкреции, по видимому из фосфорнокислой извести, которые потом вываливаются в полость колокола, болтаются там некоторое время и затем приклеиваются (вероятно вследствие присутствия на них самих остат-

ков плазмы) к концам пружинки, образуя подвешенный на пружинках сложный статолит. Дальнейшее нарастание статолита происходит в течение всей жизни путем образования и выпадения в полость колокола новых конкреций. С образованием статолита формирование органа равновесия, собственно говоря, закончено. Между ним и меридиональными рядами гребных пластинок устанавливается тесная связь. От основания каждой пружинки идет по

поверхности тела мерцательный желобок, который затем раздваивается и обе ветви вплотную подходят к началу двух ближайших рядов гребных пластинок.

Статолит все время находится в колебательном движении, которое по $С h u n$ вызывается сгибанием и разгибанием пружинок: каждый взмах пружинки при этом передается по мерцательному желобку к соответственным рядам пластинок и вызывает на них волну биения, которая идет от аборального к оральному полюсу. Вследствие этого $С h u n$ принимал аборальный орган за нервный центр, который служит для регулирования движения гребных пластинок, а мерцательные желобки за нервы. При перерезке ребра, на котором сидят гребные пластинки, движение пластинок в течение некоторого времени продолжается только на аборальном отрезке ребра, и лишь впоследствии возобновляется на оральном. При вырезании аборального органа координация действия гребных пластинок нарушается.

ТИП ЧЕРВЕЙ (VERMES)

В противоположность многим другим системам органов, которые испытывают у червей, по сравнению с кишечнополостными, значительное усложнение, их стато- или отоцисты, т. е. слуховые пузырьки, гораздо более однообразны, обнаруживают большую простоту организации и встречаются у сравнительно небольшого числа представителей *Vermes*.

ПОДТИП PLATODES

Среди *Platodes* статоцисты имеются у части *Turbellaria* и всего у одной немертины. Из числа ресничных червей статоцистами обладают довольно многие *Alloeoecoa*, некоторые *Rhabdosoela* (*Catenula* и *Mecynostomum*) и все *Acoela*. Статоцист *Turbellaria*, вероятно, стоит в генетической связи с аборальным органом *Stenophora*, ибо подобно последнему он непарен и лежит на спинной стороне тела, непосредственно над мозгом. Статоцист представляет собой замкнутый пузырек, ушедший глубоко под эпителий.

Однако у личинки *Rhynchoscolex* статоцист открывается особой порой на спинной стороне тела. Гистологическое строение его еще плохо изучено. По некоторым данным он обладает трехслойной стенкой, причем внутренний слой образован чувствительными клетками. Он находится либо в непосредственной связи с мозгом при помощи промежуточного кольцеобразного отдела, либо от него отходят к мозгу два тонких нерва (*Acoela*). В жидкости пузырька, так называемой статолимфе, находится большей частью единственный слуховой камешек, или статолит, состоящий преимущественно из углекислой извести. У *Rhabdosoela* имеется 1—2 дополнительных статолита меньших размеров.

Единственная немертина со статоцистами, *Ototyphlonemertes*, имеет пару замкнутых пузырьков, внедренных в вещество мозга.

У Trematodes, Cestodes, Acanthocephala и Nematodes органы равновесия отсутствуют. Впрочем, у морских нематод из рода *Symplocostoma* описаны два маленьких пузырька, лежащих позади рта.

ПОДТИП ANNELIDES

Среди Annelidesстатоцистами обладают главным образом Polychaeta, об органах равновесия которых имеется подробная работа F a u v e l (1908).

Статоцисты найдены у следующих семейств: Ariciidae, Arenicolidae, Terebellidae, Sabellidae.

Положениестатоцистов. Это парные и метамерные органы, расположенные всегда в передних сегментах. У Ariciidae они лежат в 5—6 сегментах подряд, первый из которых отстоит уже довольно далеко от prostomium. У более высоко дифференцированных Polychaetaстатоцисты ограничиваются одним сегментом. У Arenicolidae это первый (буккальный) сегмент, у Terebellidae и Sabellidae — второй. Обыкновенностатоцисты лежат ближе к спинной стороне тела, но иннервируются от брюшной нервной цепочки.

F a u v e l отличает четыре типастатоцистов у Polychaeta: 1) отокрипты, или простые углубления эпителия, широко сообщающиеся с внешним миром, но лишённые отолитов. Отокрипты имеются только у *Scoloplos armiger*. 2) Отоцисты, сообщающиеся с внешней средой узким каналом. 3) Замкнутые отоцисты, выстланные немерцательным эпителием, с многочисленными отолитами. 4) Замкнутые отоцисты с ресничным эпителием и единственным отолитом.

Последние две категории не имеют, по-моему, принципиальных отличий и могут быть соединены в одну. Первая категория возбуждает еще известные сомнения в смысле толкования ее как органа равновесия.

Отокрипты *Scoloplos* представляют собой парные довольно глубокие ямки (на 4—13 сегментах), которые по своему положению отвечают отоцистам других Ariciidae. Если это и отоцисты, то редуцированные; такая редукция нередко наблюдается у Polychaeta при переходе их во взрослое состояние.

Второй, открытый тип отоцистов очень распространен, встречается во всех четырех поименованных семействах. Это примитивная форма слухового (статического) аппарата, еще не оторвавшегося от покровов (рис. 141). Иногда отоцисты, сначала открытые, с возрастом отшнуровываются от эпителия, становясь замкнутыми (*Arenicola marina*, *Lanice conchilega*, *Amphiglena mediterranea*). Интересно, что в связи с ползающим образом жизни и открытым характером отоциста, полихеты этой группы не образуют отолитов за счет стенок отоциста, но обладают внутри последнего посторонними минеральными тельцами, функционирующими в качестве отолитов. Обыкновенно это мелкие песчинки, а иногда даже обломки иголок кремневых губок.

Там, где отоцисты с возрастом отшнуровываются от кожи, попавшие в них песчинки постепенно облекаются хитиновым выделением стенок отоциста, увеличиваясь от этого в размерах. Такие виды составляют переход к следующим категориям, где отолиты целиком состоят из выделения стенок слухового пузырька. Выделение чаще всего имеет органический, хитиновый характер. У *Muxicola infundibulum* отолиты имеют гораздо более сложное строение. По мнению *F a u v e l*, основанному на опытах подсушивания и растворения, отолит состоит из чередующихся слоев зернистого выделения, более или менее богатого минеральными солями, и слоев хитина.

Третий тип отоцистов по *F a u v e l* встречается только у *Arenicola grubei* и *A. ecaudata*. В них имеется много отолитов, которые находятся в непрерывном движении, толкуются на месте. Ввиду того, что эпителий отоцистов немерцательен, *F a u v e l* полагает, что указанное движение Броуновское.

Наконец, 4-я категория *F a u v e l* встречается часто (*Arenicola cristata*, *Muxicola*, *Chone*, *Euchone* и др.). Единственный крупный отолит этих отоцистов тоже движется, но от биения ресничек эпителия пузырька. Стенки отоциста состоят из одного слоя клеток, ограниченного снаружи базальной перепонкой. У форм мелких или у молодых стадий крупных червей отоцист относительно крупнее, чем у форм больших, а клетки его малочисленнее и плосче. У крупных видов клетки вытягиваются в радиальном направлении, и плоский эпителий превращается в цилиндрический. При помощи метиленовой сини *F a u v e l* мог дифференцировать наряду с мерцательными еще чувствительные клетки. Они имеют веретеновидную форму и продолжают в нервное волокно.

Сравнивая статические органы червей с таковыми *Coelenterata*, можно заметить совсем иное расположение в них отолитов. У *Coelenterata* чаще всего внутри отоциста имеется как бы тяжелый язык колокола, ударяющий по его стенкам; у червей отоцист устроен скорее по типу погребушки.

Различные авторы пытались производить отоцисты *Polychaeta* то от нухальных органов (*S p e n g e l*), то от рудиментарных щетиновых мешков, то от параподиальных усиков (*B é g a n e s k*). *F a u v e l* правильно считает их самостоятельными впячиваниями эпителия, не имеющими особых предшественников.

По своим функциям отоцисты *Polychaeta* вряд ли являются органами слуха, служа скорее для ориентирования животного в пространстве (статическое чувство). Эти органы служат также, вероятно,

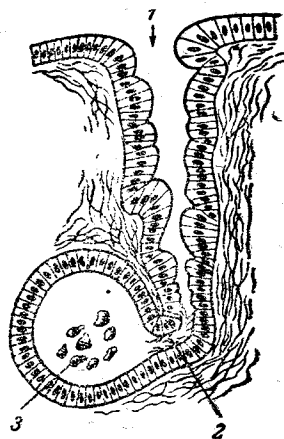


Рис. 141. Продольный разрез через статоцист *Arenicola marina* (*Polychaeta*).

1 — входное отверстие; 2 — реснички эпителия; 3 — статолиты (из Бючли).

в качестве сейсморецепторов, воспринимающих сотрясения почвы и позволяющих червям с необходимой быстротой прятаться в глубь их норок или жилых трубок.

ТИП МОЛЛЮСКОВ (MOLLUSCA)

Amphineura выделяются среди прочих моллюсков полным отсутствиемстатоцистов. Все прочие классы обладают одной парой слуховых пузырьков, расположенных в тесном соседстве с pedalными ганглиями.

Gastropoda. Лучше всего исследованы крупныестатоцисты прозрачных пелагических *Heteropoda*.

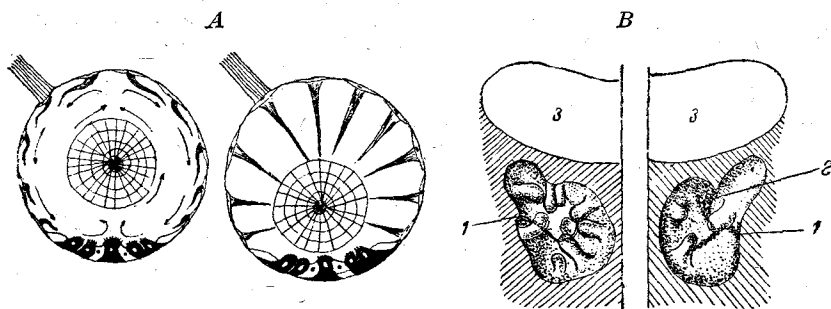


Рис. 142. *A* —статоцист *Heteropoda* (*Pterotrachea*). Слева пучки ресниц находятся в движении и вызывают указанные стрелками токи жидкости встатоцисте; справа пучки ресниц неподвижно выпрямились и прижимают статолит к слуховому пятну (внизу); чувствительные клетки показаны черным; наверху слева кстатоцисту подходит статический нерв (по Ч а х о т и н у); *B* —статоцист *Cephalopoda* (*Sepia*), взрезанный; справа вид пузырька сзади, слева — спереди.

1 —слуховой гребень; 2 —слуховое пятно; 3 —висцеральный ганглий (из Гессе).

Статоцисты *Pterotrachea* (рис. 142) лежат в виде двух светлых пузырьков несколько позади и по бокам от мозговых ганглиев. Нервы кстатоцистам идут от этих ганглиев и вступают в связь с пузырьками на брюшной стороне последних, распадаясь сразу на 12—16 меридиональных нервных тяжей. Последние идут под соединительнотканной оболочкойстатоциста к его спинному полюсу, где находится так называемое слуховое пятно. Эпителийстатоциста на спинном полюсе его имеет иной характер, чем на всем остальном протяжении. Дорзальная частьстатоциста выстлана высоким цилиндрическим эпителием — так называемая *macula*; остальная часть покрыта плоским эпителием, это — *antimacula*. В каждой половине имеются в свою очередь два типа клеток — мерцательные и немерцательные. Мерцательные клетки слухового пятна, или *macula*, высоки, покрыты на свободной поверхности многочисленными мелкими ресничками и имеют чувствительный характер; одна из них, центральная, выделяется своими крупными размерами. Немерца-

тельные клетки *macula* играют роль промежуточных, опорных элементов. Мерцательные клетки *antimacula* имеют совсем иной вид: они плоски, звездчатой формы и от внутренней поверхности их вдаются в статоцист пучок из немногих, но очень длинных ресниц. Самые длинные пучки находятся на брюшном полюсе статоциста, по мере приближения к *macula* пучки укорачиваются. Нормальное положение пучков таково, что они пригнуты к стенке статоциста, находясь при этом все время в легком колебании. От времени до времени они, однако, выпрямляются и в таком случае упираются своими концами в крупный отолит, прижимая его к слуховому пятну (*macula*). В противоположность другим авторам, Ч а х о т и н (1908) считает выпрямленное состояние пучков покоящимся, а согнутое—активным. Промежуточные клетки *antimacula* имеют вид плоского эпителия. Отолит один, но очень велик и правильной шаровидной формы. Он образован преимущественно углекислой известью с небольшой примесью фосфорнокислой; кроме того, имеется общий желтоватый органический субстрат. Отолит имеет очень красивое концентрически слоистое, а также радиально исчерченное строение. В самом центре его, по видимому, замураван отолит личинки, в виде небольшой шаровидной полости, окруженной оболочкой.

Подобно таковым медуз, статоцисты моллюсков еще не являются настоящими слуховыми органами. De la g e (1887) первый в работе над *Cephalopoda* и некоторыми раками подробно обосновал учение о статоцистах как об органах, регулирующих направление движения и чувство равновесия, и с тех пор это мнение общепринято. Ч а х о т и н еще раз проверяет данные De la g e, причем ни свистки, ни звонки, ни стук, производимые рядом с аквариумом, в котором помещаются *Pterotrachea*, не производят на последних никакого эффекта. Даже помещение заключенного в герметический сосуд сильного будильника в аквариум с животными не производит на них никакого впечатления.

Кроме того, И л ь и н (1901) и Ч а х о т и н (1908) производили над статоцистами *Pterotrachea* другие физиологические опыты. И л ь и н говорит, что при экстирпации обоих статоцистов животное теряет способность ориентироваться в пространстве, при односторонней же экстирпации нарушений движения не наблюдается. Ч а х о т и н доказывает еще более важное значение статоцистов: при вырезывании левого статоциста животное начинает вращаться вокруг продольной оси в правую сторону и обратно; кроме того, при этом наблюдаются в слабой степени маневренные движения. Ослепление *Pterotrachea* не влечет за собой дезориентировки. Человек, у которого повреждены оба лабиринта, может еще ориентироваться, пока его глаза открыты; значит, здесь глаза до известной степени заменяют органы равновесия. У *Pterotrachea* же, даже при функционизирующих глазах, экстирпация обоих статоцистов ведет к полной утрате способности ориентироваться в пространстве: животное начинает плавать плавником книзу (нормально плавник торчит вверх), перекидывается через голову и т. п. Впрочем, по новейшим дан-

ным, нарушение нормальных движений у оперированных *Pterotrachea* является в значительной степени результатом шока: через несколько часов после операции движения более или менее выравниваются и регулируются.

Механизм действия статоциста объясняется Ч а х о т и н ы м так. Большую часть времени слуховой камешек находится у центра статоциста, в плавающем состоянии. Находясь в согнутом состоянии, ресничные пучки слегка вибрируют, производя в статоцисте токи жидкости. Последние у верхнего полюса статоциста идут по его стенкам по направлению к нижнему полюсу, здесь они поднимаются к центру пузырька, огибают отолит и вновь доходят до верхнего полюса. Таким образом, отолит держится на восходящей струе этого тока, как стеклянный шарик на вершине бьющего фонтана. Когда же пучки ресниц, успокоившись, распрямляются, то токи лимфы останавливаются — и отолит прижимается торчащими пучками, как своего рода пружинками, к *mascula acustica*. Мерцательные клетки этого слухового пятна являются по Ч а х о т и н у, И л ь и н у и С l a u s единственными чувствительными элементами во всем статоцисте. В момент прикосновения к ним отолита животное получает впечатление, ориентирующее его в пространстве. Затем ресничные пучки *antimascula* снова приходят в действие и статолит отделяется от стенки пузырька. Таким образом *Pterotrachea* как бы своеобразно прислушивается к тому, в каком положении ее тело находится в пространстве, а в промежутках между двумя прислушиваниями движется по раз принятому направлению.

Статоцист *Pterotrachea* представляет собой высшую степень развития органов равновесия у *Gastropoda*. Статоцисты наших наземных и пресноводных брюхоногих, судя по работе W. S c h m i d t (1912), в общем, устроены проще. Они всегда лежат в тесном соседстве с pedalными ганглиями, даже образуют на последних вдавления, хотя и иннервируются от церебральных. Они сферической формы, величина же их наиболее значительна у *Paludina* (из *Prosobranchia*), где она достигает 450 μ ; у *Pulmonata* статоцисты на одну треть, а то и вдвое мельче.

В смысле строения статоцистов *Paludina* обнаруживает наиболее примитивные черты, тогда как наземные голые слизни обладают наиболее дифференцированными органами равновесия. Снаружи статоцист окружен соединительно тканой оболочкой. Сама стенка слухового пузырька состоит из трех родов клеток: гигантских, синцитиальных и пузырчатых. У *Paludina* имеются только первые два сорта, да и то еще мало различающиеся друг от друга. У *Pulmonata* гигантские клетки гораздо крупнее прочих, их всего около 10 штук и они имеют звездчатую форму. Синцитиальные клетки образуют главную часть стенок пузырька. Пузырчатые клетки наполнены крупными вакуолями. Все эти клеточные элементы снабжены мерцательными волосками. Пузырчатые клетки, вероятно, принимают участие в выделении вещества отолита. Отолиты имеются в разном числе, и чем их больше, тем они мельче. У *Paludina* их 200 (в 100 μ),

у *Limnaea stagnalis* — 650—700 (в 12 μ). Отолиты концентрически слоисты, уплощены и могут иметь округлую, яйцевидную или вытянутую форму. Стенки статоциста на всем его протяжении имеют одинаковую толщину, так что слухового пятна, развитого у *Pterotrachea*, нет.

Lamellibranchia. Как и у других моллюсков, статоцисты лежат в ноге, подле педалных ганглиев, а у некоторых форм даже заключены внутри них (*Galeomma*, *Hellya*). У большинства *Protobranchia* (*Nucula*, *Leda*, *Solenomya*), у *Arca* и некоторых *Mylitidae* (*Mytilus*, *Lithodomus*) это просто глубокие впячивания кожи, сообщающиеся с наружной средой при помощи тонкого ка-

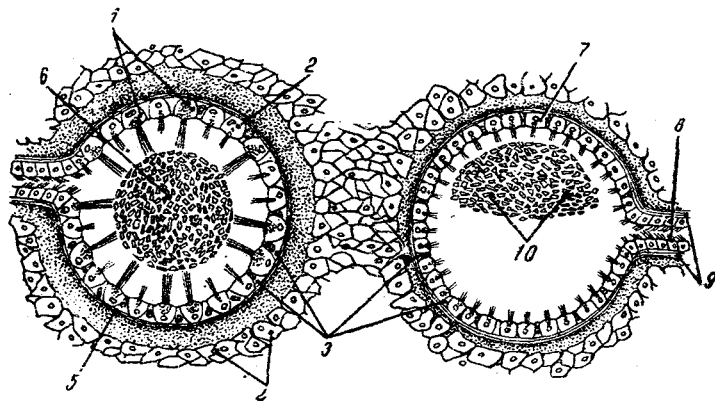


Рис. 143. Статоцисты *Pecten inflexus* левый (налево) и правый (направо).

1 — большие мерцательные клетки; 2 и 7 — малые мерцательные клетки; 3 — промежуточные клетки; 4 — соединительная ткань; 5 — волокна статического нерва; 6 и 10 — отолит; 8 — канал впячивания; 9 — статический нерв (из Бючли).

нала. У взрослых *Yoldia* канал тоже сохраняется, но наружный конец его слепо замкнут. В качестве отолитов служат или посторонние частицы (*Nucula*, *Arca*), или один настоящий отолит (*Leda*).

У прочих *Lamellibranchia* статоцисты являются замкнутыми пузырьками с одним отолитом или со многими мелкими кристаллическими тельцами (*отокониями*), или же с тем и другим одновременно.

Гистология статоцистов подробно разработана Buddenbrock (1915) у *Pecten*. Шаровидные статоцисты *Pecten* (рис. 143) развиты на обеих сторонах тела не вполне одинаково. Левый статоцист (принадлежащий той створке, которая при нормальном положении животного обращена кверху) развит сильнее правого. Эта особенность свойственна, однако, только роду *Pecten*. У некоторых видов *Pecten* статоцист сообщается с наружной средой, и здесь отолитами служат мелкие осколки песчинок; у других видов он замкнут слепо, и в таких случаях отолит, состоящий из углекислой

известии, образуется за счет выделений стенок слухового пузырька. Характер отолитов различен в обоихстатоцистах — в левом имеется один крупный сферокристалл или склеенные в шар частицы кварца, в правом — кучки мелких отокониев или отдельные мелкие частицы песку.

Стенка левогостатоциста состоит из трех сортов клеток: 1) промежуточных, или опорных; 2) мелких мерцательных клеток; 3) крупных мерцательных клеток с длинными пучками ресниц. В правомстатоцисте имеются только опорные и однотипные мерцательные клетки, которые по своей величине и по длине ресниц занимают место, промежуточное между мелкими и крупными мерцательными клетками левогостатоциста. Слуховые нервы, берущие начало в церебральных ганглиях, следуют за ходом выводного каналастатоциста. Достигнув слухового пузырька, нерв правогостатоциста разбивается на несколько меридиональных тяжей (как у *Heteropoda* из брюхоногих). В левомстатоцисте вместо нескольких толстых тяжей имеется густое нервное сплетение из часто перекрещивающихся нервных волокон. По *B u d d e n b r o s k* в левомстатоцисте иннервируются только крупные ресничные клетки; иннервацию правогостатоциста вполне точно проследить не удалось. Опыты *B u d d e n b r o s k* указывают на явную зависимость регуляции движений со стороныстатоцистов. Преобладающее значение имеет при этом левыйстатоцист. Так, при подвешивании *Pecten* на нитке и последующем раздражении его; моллюск проделывает такие же движения, как *Pterotrachea*, у которой вырезан правыйстатоцист. Это зависит здесь, конечно, от нормальной асимметрии развитиястатоцистов у *Pecten*. Вырезывание правогостатоциста не вызывает никаких последствий. Вырезывание левого нарушает координированность движений животного.

Самая асимметриястатоцистов у *Pecten* возникает на почве перемены первичной плоскостью симметрии ее положения из вертикального в горизонтальное и последующего симметричного развития мышц ноги.

Serphalopoda по сложности устройствастатоцистов превосходят даже *Heteropoda*, что можно связать с хищническим и притом весьма подвижным, главным образом, плавающим образом жизни.

Статоцисты сильно сближены и лежат внутри самого головного хряща, под его защитой. Они имеют вид овальных пузырьков, которые у взрослых *Serphalopoda* лишены связи со внешней средой. Однако еще *K ö l l i k e r* нашел, что от пузырька отходит длинный мерцательный канал, так и называемый теперь «*К ё л л и к е р о в с к и м*», который указывает на происхождениестатоциста из впячивания покровов.

Внутренняя поверхностьстатоциста имеет очень причудливые очертания (рис. 142, В) в виде хрящей и бугров, вдающихся в полость пузырька. Это объясняется тем, что в полость пузырька вдаются несколько сосочков соединительной ткани совершенно неопределенного физиологического значения.

Положение и число их постоянны у отдельных родов: от 4 (*Vermis*) до 11 (*Sepia*) и 12 (*Loligo*). Кроме того, имеются места, где эпителий дифференцируется в чувствительный слуховой эпителий, причем одно из этих мест носит характер невысокого гребня (*crista acustica*), тянущегося между тремя из соединительно-тканых сосочков. Наряду с слуховым гребнем имеется еще давно известное статическое, или главное слуховое пятно (*macula statica princeps*), к поверхности которого прикреплен отолит, и открытые *Hamp* - *Harris* два малых слуховых пятна (*maculae neglectae*); поверхности последних покрыты овальными или веретеновидными отокониями. Весьстатоцист выстлан однородным эпителием, за исключением вышеупомянутых мест, где эпителий принимает характер высокого цилиндрического и дифференцируется на два сорта клеток. Во-первых, в нем имеются крупные мерцательные клетки с многочисленными, но мелкими ресничками. К ним подходят волокна слухового или, вернее, статического нерва. Они сидят в несколько рядов вдоль *crista acustica* и покрывают все слуховые пятна, кроме центральной части главного пятна. Мерцательные клетки не соприкасаются между собой, и промежутки между ними заполнены гораздо более многочисленными опорными клетками. Последние тонки, нитевидны, и только у основания и вершины несколько расширяются. Своей подошвой они сидят на хрящевой стенке слуховой капсулы, а свободные концы их, соприкасаясь, образуют так называемую *lamina terminalis*, пронизанную вершинами чувствительных клеток. Эта перепонка (*lamina*) обнаруживает известное сходство с перепонкой Кортиева органа в ухе млекопитающих. Отолит имеет обыкновенно шаровидную форму и тесно прилегает к поверхности главного слухового пятна. Он состоит частью из углекислой извести, частью из органического вещества, причем иногда (*Todaropsis*) неорганические и органические участки очень явственно обособлены. Известковые части отолита состоят из длинных призматических элементов, тесно спаянных между собой. Отолит прикрепляется к слуховому пятну при помощи крупного скопления органического вещества. Пучки ресниц мерцательных клеток входят в ямки этого скопления, и таким образом устанавливается прочная связь. К малым слуховым пятнам прилегают, как сказано, только мелкие отоконии.

Из описания можно видеть, чтостатоцисты *Cephalopoda* несколько отличаются по строению от таковых прочих моллюсков. В функционировании их играют, повидимому, значительную роль токи жидкости, наполняющейстатоцист. Значение вдающихся в полость пузырька сосочков и бугорков заключается, нужно думать, в том, что они влияют на направление вышеуказанных токов при различных оборотах животного.

Именно на *Cephalopoda* в 1887 г. *De la ge* показал статическое значение описываемых органов. Одностороннее вырезываниестатоциста вызывает при плавании, особенно при быстром, вращательные движения. При медленном плавании и ползании движения сохраняют более нормальный вид, что объясняется их регуляцией

в данном случае при помощи зрительных и тактильных ощущений. Одновременное вырезывание глаз истатоцистов ведет к полной дезориентации животных и к их позднейшей гибели, ибо они утрачивают способность принимать пищу.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИХ (ARTHROPODA)

Среди Arthropoda некоторые ракообразные обладают более или менее типичнымистатоцистами, тогда как у прочих членистоногих органы слуха и равновесия либо вовсе отсутствуют, либо построены по своеобразному типу.

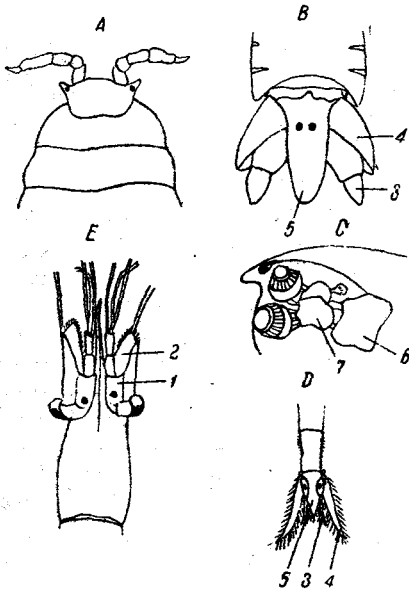


Рис. 144. Положениестатоцистов, обозначенных черными пятнами, у разных раков. А — мокрица *Platyarthrus*; В — *Anthura gracilis* (Isopoda); С — *Ampelisca* (Amphipoda); D — *Leptomysis* (Schizopoda); E — *Palaemon* (Decapoda).

1 и 2 — первые членики антенны; 3 и 4 — эндоподит и экзоподит 5-й пары брюшных ног; 5 — telson; 6 — мозг; 7 — зрительный ганглий (из Гессе).

боковых сосочках головы. Таким образом, положениестатоцистов у раков столь варьирует, что они, очевидно, были приобретены различными формами раков совершенно независимо друг от друга.

Чаще всего это просто впячивания кожи, открыто сообщающиеся с наружной средой посредством щели, реже — совсем отшнуровавшиеся от кожи пузырьки. Так, у низших Decapoda, а именно *Natan-*

Класс Crustacea

Статоцисты Crustacea в общем устроены по тому же образцу, как у Mollusca и Vermes. Распространениестатоцистов ограничено высшими группами (Decapoda, Schizopoda, Isopoda, Amphipoda). Относительно низших раков имеется лишь недостаточно проверенное указание на присутствие каких-то пузырьков в мозгу *Eucalanus* (из Copropoda).

Среди высших раковстатоцисты встречаются в нескольких отрядах, располагаясь чаще всего в головном отделе, а именно у основания первой пары антенн. Однако изредка они находятся и на заднем конце брюшка. Так, у *Anthura* (Isopoda) они помещаются в последнем членике брюшка, а у Schizopoda в ножках предпоследнего сегмента (рис. 144).

У некоторых Amphipoda (*Ampelisca*)статоцисты лежат в голове, впереди мозга; у некоторых мокриц (*Platyarthrus*) — в особых

тия (кроме *Lucifer* и *Sergestes*), мы находим первое, у высших (большинство *Anomura*, *Brachyura*) — второе.

Однако даже у *Brachyura* при каждой линьке линяет и кутикулярная выстилка статоцистов, и они временно сообщаются с внешним миром узкой щелью, которая вскоре после линьки замыкается спаиванием ее краев друг с другом. При линьке выстилки статоциста естественно удаляются и содержащиеся внутри отолиты (а именно песчинки). Взамен их вводятся новые, либо посредством набивания статоцистов песчинками при помощи клешней, либо так, что животное засовывает свой головной конец неоднократно в песок. Полость статоциста имеет в большинстве случаев гладкие стенки, однако у *Brachyura* стенки становятся складчатыми. Среди эпителия статоциста имеются чувствительные клетки с сидящими на них хитиновыми щетинками, чувствительного же характера (рис. 145). Соответственно с отсутствием у *Arthropoda* мерцательных эпителиев реснички, составляющие столь характерную черту строения статоцистов у других типов животных, заменяются рововыми щетинками. В самом простом случае щетинки имеют вид гладких тонких волосков (*Mysis*, рис. 146). У интересной группы *Synsarcida* на верхней половине статоциста имеется ряд щетинок, состоящих из двух отделов: базального и более вадутного, грушевидного дистального. Наконец, чаще всего (у *Decapoda*) щетинки статоцистов принимают двоякоперистое строение.

Что касается отолитов, то они наиболее постоянно встречаются в открытых статоцистах, где ими служат различные посторонние частицы. Последние в некоторых случаях агглютинируются в одну общую массу органическим веществом, которое выделяют кожные железы, открывающиеся на поверхности статоциста.

В эту массу и погружены концы чувствительных щетинок (сравни *Stenophora*). Замкнутые статоцисты у *Decapoda* часто вовсе не содержат отолитов (*Anomura*, *Brachyura*); однако у немногих, обладающих замкнутым статоцистом (*Natantia*), имеется один отолит, выделяемый стенками пузырька. Иногда (у *Schizopoda*) отолит секреторного происхождения встречается и в открытых статоцистах. Это крупная чечевицеобразная масса, слагающаяся из органического ядра, окруженного толстым слоем фтористого кальция (по *H a n s e n*, подтвержденному *B e t h e*). Оtolит покоится на концах чувствительных щетинок. У одного представителя *Schizopoda* (*Hap-*

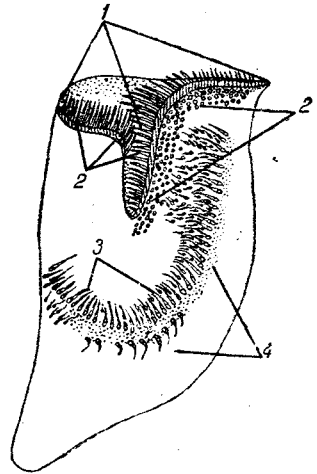


Рис. 145. Статоцист омара (*Homarus*) со спинной стороны; у волосков, расположенных на спинной стороне входного отверстия, изображены только основания (в виде кружков).

1 — входное отверстие; 2 — защитные волоски при входе в статоцист; 3 — чувствительные волоски; 4 — слуховое пятно (из Б ю ч л и).

senomysis) Holt и Tattersal нашли, кроме обычных абдоминальныхстатоцистов, пару ямок на основном членике первой пары антенн. Хотя чувствительных щетинок в этих ямках и нет, но все же имеется возможность приравнивать их

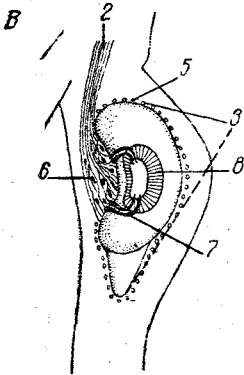
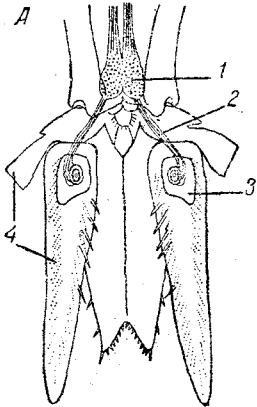


Рис. 146. *Mysis relicta*. А — хвостовой плавник состатоцистами; В —статоцист в последней паре брюшных ног.

1 — последний брюшной ганглий; 2 — статический нерв; 3 —статоцист; 4 — последняя пара брюшных ног; 5 — эпителийстатоциста; 6 — чувствительная ямочка; 7 — чувствительный волосок; 8 —статолит (из Б ю ч л и).

же имеется возможность приравнивать их головнымстатоцистам прочих раков. Если эта гомология установлена правильно, то *Hansenomysis* имеет одновременно два родастатоцистов: унаследованные от предков Schizopoda и находящиеся на пути к редукции — головные, и благоприобретенные в пределах группы Schizopoda — абдоминальные.

Головныестатоцисты иннервируются от головного мозга, абдоминальные — от последнего ганглия брюшной нервной цепочки.

Исследование физиологической деятельностистатоцистов начинается с Delage, который показал, что это органы равновесия. Согласно опытам его над *Mysis* и *Palaemon*, а также Веер (1899) над *Penaeus*, удаление глаз истатоцистов или даже однихстатоцистов вызывает нарушение согласованности движений. Однако достаточно оставить хотя бы одинстатоцист, и движение сохраняет нормальный характер.

Впрочем, Fröhlich (1904) находит, что даже удаление одногостатоциста вызывает у *Penaeus* ряд характерных явлений: опрокинутое на спину животное всегда переворачивается на брюхо одной стороной в случае оперирования левогостатоциста, другой — в случае удаления правого. Характер функционированиястатоцистов определяется остроумными опытами Крейдль (1892), который предлагал только что слинявшим *Palaemon* железные опилки в качестве материала для заполнениястатоцистов и действовал потом на подобные экземпляры магнитом. При этом животное проявляло совершенно определенные движения, а именно: при действии магнита на животное сверху рак старался обратить к магниту брюшную сторону тела, которую он нормально держит книзу, т. е. по направлению

силы тяжести. Этими опытами непосредственно доказывается, что действиестатоциста основано на давлении, которое отолит оказывает на чувствительные волоски.

Необходимость отолита для функционированиястатоцистов подчеркивает Prentiss (1901), по которому личинки омара (*Ho-*

marus), еще не развившие статолита, ведут себя так, как другие раки после вырезывания статоцистов.

В u d d e n b r o s k (1913) устанавливает следующую классификацию раков по характеру их рефлексов равновесия: 1) формы, ориентирующиеся только при помощи статоцистов (*Penaeus*), что особенно свойственно придонным ракообразным; 2) формы, ориентирующиеся только при помощи глаз — *Phronima*, личинки *Squilla* и другие преимущественно планктонные формы; 3) кроме глазного, имеется еще особый «Lagereflex», имеющий то же значение, что и рефлекс, получаемый при посредстве статоцистов. Так, S t e i n e r еще в 1887 г. показал, что через некоторое время после вырезывания глаз и статоцистов животное восстанавливает способность к нормальному движению. К этой группе относятся взрослые *Squilla*; 4) есть формы, у которых присутствуют все три рефлекса (глазной, статоцистный и «Lagereflex») вместе — *Mysis*, *Palaemon*.

Класс Arachnoidea

Несомненные органы чувства равновесия или слуха у паукообразных неизвестны, хотя на их теле и имеются известные органы, которым некоторые авторы приписывают слуховую функцию. Это так называемые слуховые волоски (трихоботрии) Д а л я. Дело в том, что у многих Arachnoidea на разных частях тела (у пауков на ногах, у клещей Oribatidae на головогрудях) распространены особые волоски, колбовидно вздутые и сидящие своим основанием в небольшом бокальчатом углублении покровов. D a h l говорит, что при произведении неподалеку от животного низких тонов на скрипке, трихоботрии явно приходят в вибрирующее состояние, и думает, что они носят характер слуховых аппаратов. В этом мнении Д а л я убеждает опыты Н e n k i n g и В. В а г н е р а, в которых пауки (*Lycosidae*), посаженные в затянутую сеткой коробку, тотчас бросаются к сетке, если за нею поместить жужжащую муху. Прочие исследователи отрицают это, а В а г н е р даже сомневается в способности волосков вибрировать в ответ на звуки скрипки.

Новые опыты P a l m g r e n (1936) дают несколько иное толкование функции трихоботриев. Он наблюдал их у *Tegenaria derhami*, где трихоботрии имеют вид тонких волосков. Они разбросаны в количестве около 200 среди множества других волосков, покрывающих ноги и педипальпы паука. От обыкновенных волосков, неподвижных, трихоботрии отличаются способностью вибрировать при самом легком дуновении воздуха. P a l m g r e n анестезировал пауков эфиром и затем осторожно обрезал им все трихоботрии. После этого он наблюдал реакции как оперированных, так и нормальных пауков на вибрации камертона и на дуновение воздуха. При этом оказалось, что реакция на камертон снижается после обрезывания трихоботриев лишь слегка, но чувствительность к воздушным волнам падает очень сильно. Кроме того, оперированные пауки менее легко и по менее прямому пути способны возвращаться к центру своей ловчей сети, чем

нормальные животные. Все это заставляет P a l m g r e n считать, что трихоботрии являются наиболее чувствительными *осязательными* аппаратами пауков.

Нам думается, что такое же значение имеют и так называемые *псевдостигмы* некоторых клещей, например Oribatidae, которые M i c h a e l и S i g T h o r (1931) расценивают как слуховые аппараты. Псевдостигмы представляют собой пару своеобразно измененных волосков, имеющих колбовидную, пластинчатую или гребенчатую форму. Они сидят на спинной стороне тела, непосредственно позади головного отдела.

Класс Insecta

Органы, заведующие чувством равновесия и слуха у насекомых, устроены по совершенно иному принципу, чем все вышеописанные. Они довольно разнообразны как в своем числе, так и в расположении и строении, так что обычно различают три категории этих аппаратов: хордотональные органы, Джонстоновы органы и тимпанальные органы. Из них наиболее просто устроены хордотональные органы.

1. Хордотональные органы встречаются у самых разнообразных насекомых как на сегментах туловища, так и на конечностях. Примитивность их видна уже из того, что они имеются всегда в большом числе и не так строго локализованы, как тимпанальные.

Чаще всего (например у личинок *Corethra*, у *Tortrix*, *Dytiscus*, *Chironomus*, *Syrphus*) они имеют вид тонких тяжей или, вернее, полых трубок, натянутых, как струна, внутри тела между двумя точками поверхности тела (рис. 147, А). На небольшом расстоянии от одного конца трубки к ней подходит заведующий иннервацией органа нерв, который у места своего проникновения в трубку несет на себе маленькое скопление нервных клеток — ганглий. Короткий отрезок хордотональной трубки называется *лигаментом*, или тяжом, и никаких особенностей строения не обнаруживает. Внутри большого отрезка трубки от каждой клетки ганглия направляется нервное волокно (так называемая «проксимальная хорда» G r a b e r), которое заканчивается внутри трубки очень сложно посредством особого *сколопофора*. Сколопофор представляет собой куполообразный мешочек, обращенный выпуклостью прочь от нервного волокна. Вершина купола снабжена более или менее длинным штифтиком. По числу сколопофоров различают 1-, 3-, 4-, 6- и многосколопофорные хордотональные аппараты. G r a b e r и B o l l e s L e e дают разное толкование сколопофорам. Первый из названных авторов склонен, повидимому, считать весь сколопофор целиком за образование нервного характера. Напротив, B o l l e s L e e большую часть сколопофора принимает за капсуловидную оболочку волокнистого выроста («проксимальная хорда») нервной клетки.

Schön (1911) обнаружил хордотональные органы в голени всех ног у пчел и муравьев (рис. 148). Здесь эти органы лежат в кровяном канале голени. Разница их от вышеописанных заключается прежде всего в том, что орган лишен своего лигаментного отдела и внутренний конец органа прямо подвешен на нерве, тогда как только наружный прикреплен к покровам. Внутри

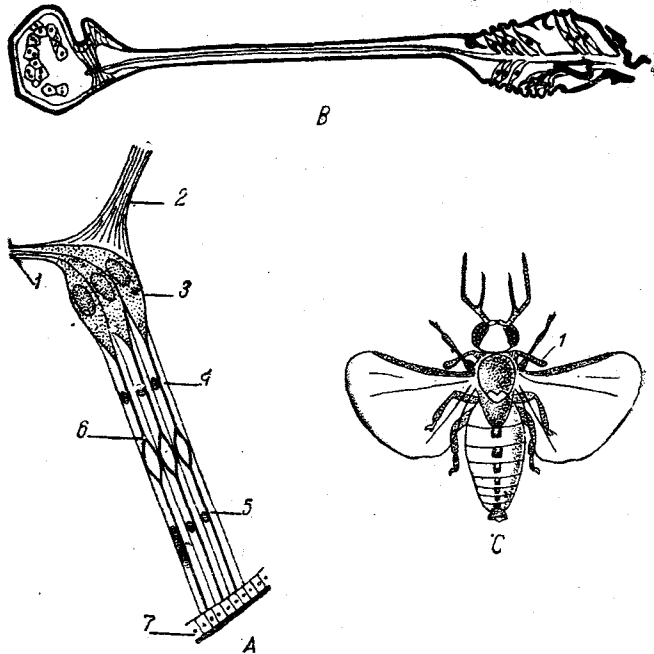


Рис. 147. А — хордотональный орган из 8-го туловищного сегмента *Corethra plumicornis*.

1 — нерв; 2 — подвесочная лента; 3 — сколопофорная клетка; 4 — обкладочная клетка; 5 — покровная клетка; 6 — штифтик; 7 — наружный эпителий (из Бючли).

В — продольный разрез через гальтеру *Tipula*; направо основание гальтеры с чувствительными аппаратами в нем;

С — самец *Elenchinus delphacophilus* (Strepsiptera).

1 — гальтеры (по Ульрих).

голени проходит субгенуальный нерв, образующий в ее начале особый субгенуальный ганглий. От этого ганглия чувствительные клетки продолжают далее в соответственное число коротких нервных волокон, а каждое волокно обхвачено полой, трубковидной обкладочной клеткой. К дистальным концам обкладочных клеток прилегает такое же количество кроющих клеток («Карпенzellen»), внутри которых имеется по полому куполовидному штифтику, вероятно кутикулярного характера. Нервное волокно проходит внутри трубчатой обкладочной клетки вплоть до штифтика, про-

никает в его полость и прикрепляется к его головке. Еще более дистально расположен ярус булавовидных клеток, которые толстыми своими концами соединены с кроющими клетками, а тонкими прикрепляются, образуя один общий пучок, к кутикуле. У кузнечиков этот последний ярус булавовидных клеток отсутствует, так что кроющие клетки непосредственно прикрепляются своими дистальными концами к хитину покровов.

Хордотональные органы в крыльях Insecta найдены до сих пор у бабочек (обе пары крыльев), жуков (задняя пара) и двукрылых (жужжальца). У бабочек хордотональные органы расположены в основных отделах крыльев,

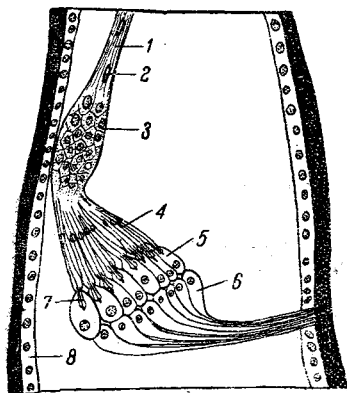


Рис. 148. Субгенуальный хордотональный орган *Formica sanguinea*.

1 — нерв органа; 2 — клеточные ядра внутри нерва; 3 — чувствительные клетки; 4 — булабочные клетки; 5 — колпачковые клетки; 6 — дополнительные клетки; 7 — чувствительные штифтики; 8 — гиподермальный эпителий (по Шён и Эггерсу).

иногда рядом с особыми расширениями трахей, которые быть-может следует считать резонаторами. У двукрылых имеются в жужжальцах два органа, *большой* — на брюшной стороне жужжальца и *малый* — там же. Строение обоих органов напоминает в общих чертах таковое у кузнечиков. Обрезывание одного жужжальца делает полет мухи неловким, отрывание обоих — совсем лишает ее способности летать: подброшенная в воздух муха беспомощно падает вниз.

В общем, хордотональные органы имеют у насекомых следующее распространение. В туловище эти органы имеются у большинства личинок насекомых, но у взрослых найдены лишь в весьма немногих случаях.

Они имеют метамерное расположение, встречаясь в каждом сегменте то в числе одной пары, то в количестве нескольких пар.

Крыловые хордотональные органы имеются в основании крыльев у большинства насекомых (у жуков только в задней паре крыльев).

Ножные хордотональные органы имеются у очень многих личинок насекомых, во взрослом же состоянии главным образом у насекомых с неполным превращением и у Hymenoptera.

В ротовых конечностях хордотональные органы обнаружены лишь у личинок Chironomidae и Dytiscidae.

В антеннах типичные хордотональные органы локализируются обычно в первом и втором членике сяжка.

О функциях хордотональных органов известно весьма мало. Эггерс допускает для этих органов ритмические функции, указывая на ритмичность большинства движений насекомых (особенно летательных движений). Wigglesworth в согласии с Hertweck (1931) считает, что в своей простейшей форме органы служат

для обнаружения внешних напряжений и давлений, которым подвергается тело насекомого, например для обнаружения напряжений у основания крыльев во время полета. Наконец, существует мнение, что многие из этих органов, особенно жужжальца у двукрылых, обладают, кроме того, способностью поднимать деятельность нервной системы, служа для поддержания мышечного тонуса и для повышения кинетической производительности находящихся в действии мышц (Wolsky, 1933).

В настоящее время признают особую категорию органов, вся задача которых сводится к стимулированию нервной системы в определенном направлении. Лучше всего изучено стимулирующее значение механических органов чувств, возбуждающих насекомых к полету. Таковыми являются в первую очередь редуцированные задние крылья, т. е. *жужжальца*, или *гальтеры* Diptera, отрезание которых, как уже давно известно, ведет к нарушению или замедлению полета. Сначала их толковали как органы чувства равновесия, позднее (Buddenbrock, 1919) как стимулирующие аппараты. В основании гальтеров помещается несколько групп чувствительных клеток типа хордотональных органов (рис. 147, В).

Интересно, что гальтеры обнаружены и у другого отряда насекомых, а именно у самцов Strepsiptera (рис. 147, С), где рудиментарной является передняя пара крыльев, производящая такие же качательные движения, как и гальтеры двукрылых. Ulrich (1930) показал, что ампутация передних крыловых рудиментов у самцов Strepsiptera влечет за собой полную утрату способности к полету. Принимается и существование целого ряда других стимулирующих органов, но их морфологический субстрат пока слишком слабо изучен.

2. Джонстоновы органы лежат во втором членике антенн и имеются почти у всех насекомых, в том числе и у Arterygota.

Второй членик антенн расширен и обхватывает собой в виде бокала следующий за ним третий членик (рис. 149). На внутренней поверхности бокаловидного второго членика имеется под гиподермой толстый слой чувствительных палочек, которые своими наружными концами обращены к полости бокала. Каждая палочка имеет вид сильно за-

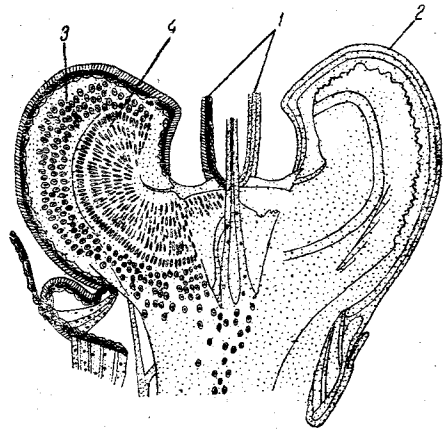


Рис. 149. Продольный разрез через второй (2) и третий (1) членики антенн самца *Mochlonyx culiciformis*.

3 — ганглиозные клетки; 4 — слой чувствительных палочек. Из рисунка видно, что вся внутренность чашеобразного второго членика (2) заполнена антеннальным нервом (посредине) и Джонстоновым органом (из Ланга).

остренного конуса, к поверхности которого тесно прилегают два овальных ядра. Эти палочки представляют собой концевые аппараты Джонстонова органа. Внутрь от них располагается слой перекрывающихся нервных волокон, а еще глубже слой ганглиозных клеток. Часть волокон волокнистого слоя сообщает ганглиозные клетки с чувствительными аппаратами, другая часть входит в мощный антеннальный нерв усика. Концевые аппараты Джонстонова органа являются, очевидно, измененными клетками эпидермиса.

По существу Джонстонов орган построен как бы из значительного числа тесно сближенных хордотональных органов, от которых и ведет свое происхождение. Сложность строения Джонстонова органа варьирует. У *Diptera* он обладает наиболее сложным устройством.

Еще *Johnston* полагал, что данные органы являются слуховыми. *Maueg* (1874) пытался экспериментально обосновать это предположение. Он показал на живых самцах *Culex*, что некоторые волоски антенн приходят в сильную вибрацию, если рядом производить камертоном те же тоны, которые производит жужжащая самка комара. Поэтому *Maueg* думает, что Джонстоновы органы помогают самцу комара отыскивать в темноте самку. *Eggers* (1924) более правильно считает, что органы служат у комаров вообще для восприятия жужжащих тонов полета себе подобных.

3. Тимпанальные органы возникают из хордотональных таким путем, что соответственно местам прикрепления одного полюса сколопофорных клеток кутикула превращается в барабанную перепонку (*tympanum*). Последняя окружена рамкой более плотного хитина, на которой и натянута. Барабанная перепонка обычно прилегает своей внутренней стороной к одному из расширенных участков трахей. Вследствие этого перепонка может беспрепятственно вибрировать, когда на нее падают звуковые волны.

Лучше всего выражены тимпанальные органы у прямокрылых, причем у саранчовых (*Acridiidae*) они встречаются на первом членике брюшка, у кузнечиковых же (*Locustidae*) — на голених передних ног. У *Acridiidae* пара тимпанальных органов, расположенная по бокам основания брюшка (рис. 150, А), устроена следующим образом. Снаружи орган состоит из тонкой, эластичной и растяжимой барабанной перепонки, натянутой на хитиновую рамку. У мексиканского *Rhymaleo centurio* перепонка совсем открыта и лежит на одном уровне с остальными покровами. У *Macrostethus grossus* она несколько погружается под общий уровень покровов, а у *Stenobothrus viridulus* лежит уже в глубине особого кожного выпячивания, барабанного кармана, сообщающегося с наружной средой узкой щелью. Наружная поверхность перепонки гладкая, внутренняя образует несколько вдающихся внутрь хитиновых утолщений: желобовидное тельце, сосочковидное, стебельковидное и грушевидное тельце. Желобовидное тельце служит для помещения особого органа чувств, вероятно обонятельного, а прочие — для прикрепления разных частей тимпанального аппарата. Невольно напрашивается мысль о сравнении этих хитиновых утолщений с слуховыми косточками среднего уха позвоночных.

Нервы к тимпанальным органам идут от третьего грудного ганглия. Каждый нерв продолжается в концевой нервный аппарат, который затем прикрепляется к хитиновым тельцам перепонки. Сам нервный аппарат очень походит на чувствительную часть хордотональных органов, только более мощно развитую. Он состоит из пакета чувствительных клеток, проксимальные концы которых связаны с слуховым нервом. Дистальные концы чувствительных клеток охвачены ярусом обкладочных клеток, а дистальные полюсы обкладочных клеток соединены с ярусом кроющих клеток (Karpencellen), которые, наконец, прикрепляются к хитиновым утолщениям барабанной перепонки. Каждая чувствительная клетка продолжается в дистальном направлении в волоконце, которое проходит сквозь обкладочные клетки внутрь кроющих, и там окружается очень сложно устроенной капсулой — штифтиком.

У *Locustidae* на передних голених имеется по две узких щели, ведущих в два барабанных кармана (рис. 150, В и 151). Каждый карман имеет вид несколько сплющенного мешочка, одна из плоских стенок которого (наружная) обращена к боковой поверхности голени, другая (внутренняя) обращена в сторону центральной оси голени и, следовательно, к внутренней стенке соседнего кармана. Эта внутренняя стенка кармана тонка и представляет собой барабанную перепонку, наружная же утолщена и называется барабанной крышечкой. Между обоими барабанными перепонками проходят два

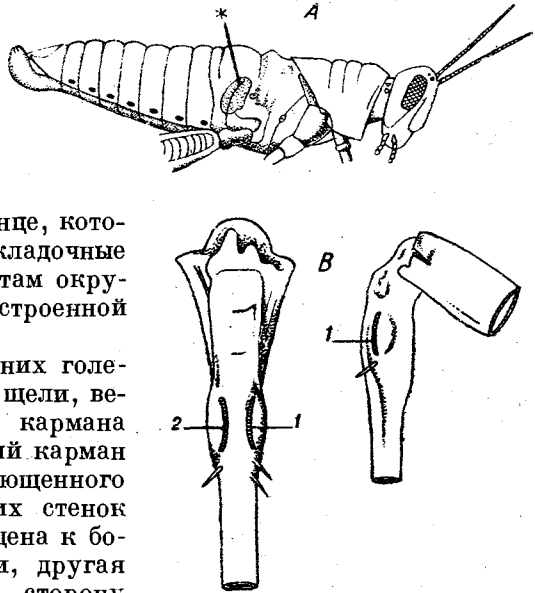


Рис. 150. А — саранча сбоку; звездочкой отмечен тимпанальный орган на первом брюшном сегменте; В — голень кузнечика спереди (налево) и слева (правый рисунок).

1 и 2 — наружное отверстие левого и правого тимпанального органа.

трахейных ствола голени (резонаторы?). Отличительный признак тибциальных нервных аппаратов, это — веерообразное расположение их чувствительных элементов в одной плоскости, тогда как у *Aspidiidae* они, как мы видели, образуют общий пакет. *Schwa be* (1906) находит в тимпанальном аппарате три отдельных скопления чувствительных клеток, или органа: субгенуальный, промежуточный и слуховой гребень (*crista acustica*). Субгенуальный орган лежит над барабанными перепонками. Его клетки располагаются под кожей в виде подковы, концы которой смотрят книзу, внутрь. Своими свободными концами чувствительные клетки этого органа вдаются в со-

ответственное число кроющих клеток («Endschläuche» по терминологии Schwahe), которые сильно вытянуты в длину, и прикрепляются своими концами к задней стенке голени.

Промежуточный орган состоит из двух групп чувствительных клеток, лежащих несколько ниже субгенуального органа. В общем, он имеет то же устройство, что и субгенуальный.

Наконец crista acustica стоит в прямой связи с тимпанальной трахеей. Ее чувствительные клетки лежат длинным вертикальным рядом вдоль переднего края голени, а соответственный ряд кроющих клеток упирается концами в стенку трахейного ствола голени.

Все три органа иннервируются веточками субгенуального нерва, волокна которого подходят к основаниям чувствительных клеток органов.

Сходные тимпанальные органы и на том же месте имеются у сверчковых (Gryllidae). Leaeh описывает аналогичные органы на спине у *Macrocorixa* между среднегрудью и заднегрудью.

Кроме прямокрылых, тимпанальные органы в настоящее время констатированы у многих других насекомых. На сегментах груди органы имеются у многих водяных клопов и бабочек. В члениках брюшка тимпанальными органами обладают цикады и многие бабочки (Geometridae, Pyralididae). В первом брюшном сегменте Geometridae имеется пара полусферических тел, полых внутри (рис. 152, C). В полость органа ведет отверстие, находящееся на передней стенке первого брюшного сегмента. Таким образом, орган представляет собой глубокое впячивание покровов. Остальная часть передней поверхности органа, не занятая отверстием, затянута тонкой барабанной перепонкой, поддерживаемой полукруглой хитиновой рамой. Перепонку пересекает на две части толстая хитиновая дуга. Орган иннервируется от брюшной нервной цепочки при помощи двух нервов: один идет к центру барабанной перепонки, другой — к хитиновой дуге и проходит к натягивающим перепонку мышцам. Чувствительная часть каждого органа состоит из четырех сколопофорных комплексов.

Функция тимпанальных органов. Способность Orthoptera слышать доказывается косвенно уже тем, что многие из них регулярно производят звуки, служащие для приманивания другого пола или для других целей. Однако вопрос: служат ли именно тимпанальные органы для восприятия слуховых ощущений — остается еще не вполне решенным. Graber утверждает, что кузнечики слышат и по удалении тимпанальных органов. Radl (1905) приходит относительно слуха насекомых к следующим выводам. Произведение чистых и простых тонов не вызывает со стороны насекомых ответной реакции, однако, возможно, что насекомым слышны некоторые шумы; так, тона, похожие на стрекотанье кузнечиков или на царапанье напильника по стеклянной палочке, воспринимаются ими. Стрекотанье Orthoptera и цикад служит для выражения известного внутреннего состояния, как пение у птиц. Насекомые слышат, но их чувство слуха несравненно проще такового у по-

звоночных. Их слух, по мнению Radl, представляет собой утонченное мускульное чувство, в пользу чего говорит и возможность произвести хордотональные органы от некоторых мышечных пучков, имеющих у *Insecta*.

В 1901 г. Regen произвел над кузнечиками *Thamnotrizon* интересные опыты, показывающие, что тимпанальные органы суть действительно органы слуха. Наблюдая чириканье компании этих прямокрылых, Regen замечает, что концерт начинается одним музыкантом; потом и другие вступают своими голосами в паузы между нотами первого, так что вследствие такого чередования одновременно слышна всегда лишь одна нота. Если обрезать музыкантам обе передних голени, то правильность концерта сразу нарушается. Чириканье идет более вяло, ведется очень немногими членами компании, и музыканты чирикают невпопад. Это свидетельствует в пользу слухового значения тимпанальных органов. Однако тот же Regen в 1912 г. гораздо менее определенно высказывается о значении тимпанальных органов у *Liogryllus*. Так, с одной стороны, он находит, что удаление тимпанальных органов, повидимому, не мешает животному слышать. С другой стороны, Regen в той же работе приводит длинный ряд данных, показывающих, что только самки, обладающие тимпанальными органами, идут на стрекотанье самца.

В последние годы Wever и Grau (1933) проверили новыми электро-физиологическими методами слуховые способности прямокрылых.

При этом они нашли, что сверчки реагируют на звуки с частотой колебаний от 300 до 8000 в секунду, тогда как у кузнечиков (*Amblycorypha*, *Pterophylla*) слуховые границы шире: от 800 до 45 000 колебаний в секунду. Таким образом, кузнечики в состоянии различать гораздо более высокие тона, чем человек.

В общем, в основе всех хордотональных и тимпанальных органов лежит одна и та же слуховая сенсилла, подвергающаяся у разных

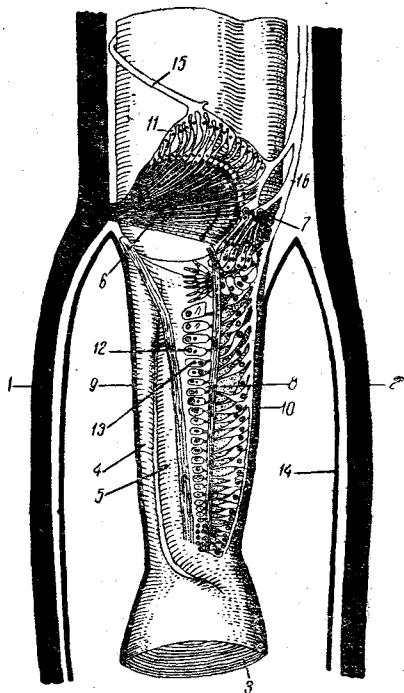


Рис. 151. Тимпанальный орган из голени кузнечика (*Decticus*).

1 и 2 — наружная кутикула; 3 — трахея; 4 — наружная и 5 — внутренняя трахейные ветви; 6 — субгенитальный орган; 7 — промежуточный орган; 8 — слуховой гребень; 9 и 10 — наружная и внутренняя барабанные перепонки; 11 — чувствительные клетки субгенитального органа; 12 — концевые клетки слухового гребня; 13 — чувствительные штифты; 14 — внутренний слой слуховой раковины; 15 — субгенитальный нерв; 16 — тимпанальный нерв (из Холодковского).

насекомых различным изменениям. Веглесе различает три главных типа таковых. Первый тип характеризуется тем, что каждая



Рис. 152. А и В — распределение чувствительных окончаний на крыле насекомого. На рис. В изображен при большем увеличении участок рис. А, показанный стрелкой. С — схема тимпанальных органов в первом сегменте брюшка пяденицы (*Geometridae*).

1 — наружное отверстие; 2 — продольные мышцы брюшка; 3 — хитиновая дуга; 4 — барабанная перепонка; 5 — брюшная нервная цепочка; 6 — тимпанальный нерв; 7 — нерв, идущий к опорной рамке барабанной перепонки (из Элтрингема).

чувствительная клетка сенсиллы подходит вплотную к гиподерме своим чувствительным окончанием; обращенный к кутикуле конец клетки охвачен одной или двумя обкладочными клетками, которые, в свою очередь, вдвигаются своими наружными концами в гиподермальные клетки (рис. 153, А). Второго типа (рис. 153, В) отличается от первого тем, что гиподермальная клетка сенсиллы вытяги-

вается вглубь, под гиподерму, в виде булавы и тем отодвигает обкладочную клетку сенсиллы от гиподермы. Третий тип состоит в том (рис. 153, С), что гиподермальная клетка совсем отделяется от кутикулы, уходит вглубь и образует нечто вроде шапочки (кроющая клетка) на конце обкладочной клетки. Если мы примем во внимание вышеупомянутые наблюдения *Schön* (1911) над хордонотональными органами в голених *Hemiptera*, то получим четвертый тип сенсилл, состоящий не из трех, а из четырех этажей клеточных элементов. Возможно, что эти органы можно произвести от органов второго типа следующим образом. По мере углубления гиподермальной клетки в сенсилле второго типа под кутикулу в образовании сенсиллы принимает участие одна из соседних гиподермальных клеток; она сохраняет поверхностное положение и дает булавовидную клетку в органах, описанных *Schön*.

Интересно, что у некоторых водных насекомых наблюдаются органы

чувства равновесия, до известной степени напоминающие статоклисты и статокрипты других беспозвоночных. Так, у живущих в воде личинок мух *Ptychoptera* на 10-м и 11-м члениках брюшка, под небольшими выпуклостями хитиновой кутикулы лежат две пары тонкостенных пузырьков, содержащих по 2-3 шарика хрящевидной консистенции, играющих роль статолитов. К пузырьку подходит крупная чувствительная клетка. Точный способ функционирования этих органов не выяснен, но, очевидно, они помогают образуемой задним концом брюшка дыхательной трубке находить путь к поверхности воды, т. е. к воздуху.

Очень оригинальным устройством обладают статические аппараты водяных клопов *Nepidae*. У личинок водяных скорпионниц (*Nepa*) на нижней стороне члеников брюшка имеется 4 пары глубоких впячиваний покровов, расположенных по ходу двух брюшных дыхательных бороздок, заполняющихся воздухом. Край этих ямок оторочены чувствительными щетинками. При наклонном положении брюшка воздух дыхательных бороздок поднимается кверху и скапливается преимущественно в той паре ямок, которая при данном положении животного находится выше других. Вследствие этого кроющие чувствительные волоски данных ямок выгибаются от давления воздуха наружу, тогда как в других ямках с пониженным давлением воздуха, наоборот, пригибаются внутрь. Животное нормально устанавливается так, чтобы самая передняя пара ямок занимала верхнее положение. Следовательно, при таком положении животное направлено головой косо кверху и при своем поступательном движении выползает на поверхность воды для захватывания нового запаса воздуха. Иначе говоря, животное обнаруживает отрицательный геотаксис. При поворачивании личинки *Nepa* головой книзу (например на укрепленной под водой дощечке в виде качелей), она тотчас же делает обратный поворот и снова устанавливается головой кверху. Существенным отличием аппаратов *Nepidae* от ранее описанных статических ямок является прежде всего то, что непосредственным раздражителем чувствительных клеток служат здесь не статолиты, а пузырек воздуха. Кроме того, для правильного функционирования подобных аппаратов необходимо наличие по меньшей мере двух пар ямок, так как статические ощущения вызываются в данном случае неравномерным распределением воздуха в передних и задних ямках брюшка.

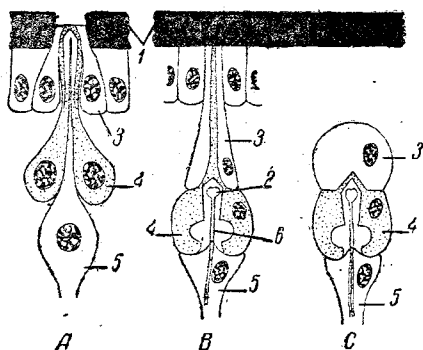


Рис. 153. Разные типы слуховых сенсилл у насекомых.

1 — кутикула; 2 — первое окончание; 3 — гиодермальная (кроющая) клетка; 4 — обкладочная клетка; 5 — чувствительная клетка; 6 — чувствительное нервное волокно (по Берлезе).

ТИП ПГЛОКОЖИХ (ECHINODERMATA)

Среди Echinodermata, которые вообще бедны органами чувств, достоверныестатоцисты найдены лишь у некоторых голотурий, преимущественно из группы Apoda. А именно Ваг (1864) нашел, что у *Synapta digitata* и *S. inhaerens* по бокам от каждого радиального нерва в том месте, где последний покидает известковое окологлоточное кольцо, имеются два пузырька (рис. 154), которые он принял за слуховые органы. Телл (1877) и другие обнаружили, чтостатоцистами обладает и другое семейство голотурий, а именно глубоководные

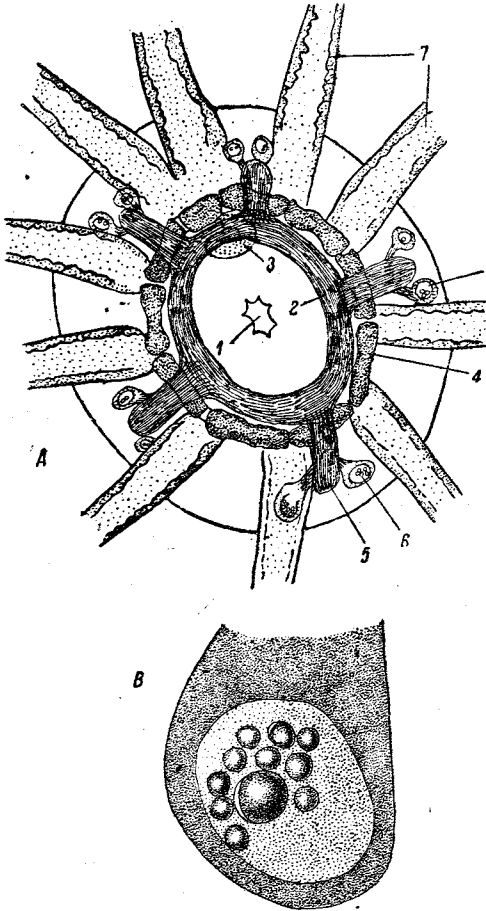


Рис. 154. А — головной конец *Rhabdomolgus ruber* с переднего полюса.

1 — рот; 2 — нервное кольцо; 3 — каменный канал; 4 — известковые пластинки; 5 — радиальный нерв; 6 —статоцисты; 7 — щупальца.

В —статоцист *Leptosynapta bergensis*; С — сферидий морского ежа.

Черным закрашена известковая масса сферидия; 2 — эпителий; 3 — известковый стебелек; 4 — мускулатура сферидия; 5 — кольцевой ганглий сферидия; 6 — суставной бугорок сферидия (из Ланга).

Elpidiidae. Притом числостатоцистову Elpidiidae более значительно, а распределение их менее равномерно. Так, у *Kolga hyalina* оба

радиальных нерва бивнума, т. е. верхней стороны тела, несут (как и у *Synaptidae*) по паре статоцистов. Средний брюшной радиальный нерв вовсе лишен статоцистов, но зато каждый из двух боковых нервов брюшной стороны снабжен на своем протяжении 26 статическими пузырьками. У *Elpidia incerta* число статоцистов еще более велико (до 40 штук на каждом из боковых нервов брюшной стороны).

Статоцисты лежат в подкожной соединительной ткани, причем стенка их состоит из однослойного кубического эпителия. Пузырек сидит как бы на стелелке, который представляет собой статический нерв. У некоторых *Elpidiidae* (*E. incerta*) стелелек отсутствует, ибо статоцист вплотную прилегает к радиальному нерву. У *Elpidiidae* пузырек содержит несколько десятков или даже более сотни типичных мелких статолитов, легко растворяющихся в разных кислотах. У *Synaptidae* по *Seimon* вместо настоящих статолитов в пузырьках имеются нежные, вакуолеобразные включения. Они хорошо видны только на живых объектах и находятся в постоянном колебательном движении. При действии кислот, сулемы и спирта эти включения лопаются, причем ясно видно, что каждое включение состоит из более плотной стенки и жидкого содержимого.

Веснер (1909) окончательно показал, что вышеупомянутые пузырьки представляют собой клетки, столь сильно вздутые благодаря присутствию в них особого включения, что ядро их принимает форму плоского диска. Включение внутри отолитной клетки твердое, но состоит не из углекислой извести, ибо растворяется в кислоте без выделения газа. У *Leptosynapta bergensis* в каждом статоцисте находится до 20 отолитных клеток, у *Rhabdomolgus* всего до восьми.

Статоцисты закладываются еще в личиночном возрасте у ауррикулярии.

Кроме того, у *Echinoidea* имеется род образований, принимаемых за видоизмененные статоцисты, это *сферидии* (рис. 154, С). Сферидиями называются небольшие образования, похожие на маленькие известковые иглы и с шаровидно вздутым свободным концом, состоящим из особенно плотной углекислой извести. Вследствие этого каждый сферидий принимает вид булавы. Булава обтянута обыкновенным мерцательным эпителием без специальных чувствительных клеток. Однако у основания сферидия имеется субэпителиальное кольцо из ганглиозных клеток. Сферидии помещаются нередко в значительном количестве на амбулакральных пластинках, на оральной части панциря.

Сферидии в покоящемся состоянии обращены своим булавовидным вздутием прямо книзу. При изменении морским ежом своего нормального положения сферидии отклоняются в сторону и оказывают давление на вышеуказанное нервное кольцо, ориентируя животное в пространстве.

ТИП ХОРДОВЫХ (CHORDATA)

Статоцисты известны у *Copeledata*, у кормилки, или бесполой особи *Doliolum*, и у личинок *Ascidiae*; у взрослых асцидий статические пузырьки атрофируются.

Интересно, что мы находим у *Tunicata* два различных типа строения статоцистов: один у *Doliolum*, другой у личинок асцидий. Статоцисты *Copeledata*, еще плохо исследованные, приближаются, вероятно, к таковым личинок асцидий.

У кормилок *Doliolum* имеется единственный статоцист, строение которого сходно с строением соответственных органов у червей, моллюсков и иглокожих. Статоцист *Doliolum* характеризуется совершенно асимметричным своим положением на левой стороне тела, между третьим и четвертым мускульными обручами.

Он представляет собой замкнутый однослойный пузырек, от которого идет длинный статический нерв к надглоточному ганглию. Эпителиальная выстилка пузырька несколько утолщается в том месте, где от него отходит нерв, образуя здесь род слухового пятна (*macula acustica*). Эпителий пузырька лишен чувствительных волосков или ресничек. В полости статоциста находится единственный, прилегающий к слуховому пятну статолит.

Статоцист личинок асцидий развивается на дне их мозгового пузыря. Одна из клеток дна мозгового пузыря очень сильно разрастается и выпячивается в его полость в виде тонкостебельчатой груши. Тупой свободный конец груши заполнен крупными зернами черного пигмента, тогда как в суженном основном конце грушевидной клетки помещается ее ядро. Эту клетку называют *статолитной*, а зерна пигмента (точнее химически не исследованного) представляют собой очевидно конкреции, гомологичные настоящим статолитам. Основание статолитной клетки окружено чувствительными клетками, несущими «слуховые волоски». Эти волоски по *K u r f e r* упираются своими свободными концами в статолитную клетку. По *K u r f e r* совокупность чувствительных клеток образует на дне мозгового пузыря род слухового гребня (*crista acustica*). *S e e l i g e r* не нашел у исследованных им личинок асцидий подобного возвышения. Очень интересно, что описанный аппарат чрезвычайно напоминает своеобразные слуховые колбы многих гидроидных медуз (*Trachylida*). И здесь статический орган устроен по принципу колокола, в котором роль языка колокола играет статолитная клетка, ударяющая своим телом о прилегающие к ней чувствительные волоски.

У *Copeledata* статоцист тоже лежит в виде небольшого пузырька в самой толще мозгового ганглия.

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Несмотря на то, что половая система связана с самой основной функцией организма, а именно с размножением, в смысле филогенетическом она сплошь и рядом дает плохую опору для различения соседних групп организмов благодаря своему чрезвычайному и, до известной степени, бессистемному разнообразию. Половая система часто является одним из очень константных и важных видовых или родовых признаков, особенно в отношении наружных половых органов. Но, в пределах больших групп, закономерности строения половой системы очень часто нарушаются. Примером может служить распространение гермафродитизма. Почти в каждой группе животных, наряду с преобладающим типом половой системы, раздельнополым или гермафродитным, имеются исключения противоположного типа. Среди Chaetopoda — Polychaeta раздельнополы, а Oligochaeta гермафродитны; среди вообще раздельнополых раков Cirripedia гермафродитны и т. д. Такие же сильные различия наблюдаются и в других отношениях, притом часто в пределах даже небольших групп, например отрядов.

Далее, однако, в общей части мы постараемся показать, что вышеуказанная бессистемность разнообразных форм половой системы лишь кажущаяся. На самом деле и в отношении половой системы удастся наметить ряд последовательных, закономерно связанных между собой этапов ее развития, которые достаточно хорошо увязаны с филогенией отдельных групп животного царства. Половая система складывается из двух главных компонентов, *половых желез*, или *гонад*, к которым в громадном большинстве случаев (кроме Diploblastica) присоединяются их выводные пути, или *половые протоки*.

ТИП ГУБОК (SPONGIA)

Половая система губок устроена необычайно просто, мало превышая в этом отношении организацию некоторых колониальных Protozoa (*Volvox*). Губки гермафродитны и протерандричны, т. е. мужские половые клетки развиваются у них ранее женских. Половые клетки образуются из амебоидных клеток мезоглеи, или археоцитов. Археоцит, путем усиленного роста, превращается в яйцо, которое сохраняет свои амебоидные свойства и не выделяет какой-либо обо-

лочки (рис. 155). Рост яйца идет за счет богатых питательным материалом питающих клеток. Эти клетки захватываются и перевариваются яйцом. Кругом растущего яйца группируются амебоидные клетки, образующие у большинства губок (кроме *Calcarea*) род фолликула. Мужские половые клетки образуются тоже из археодитов. Спермии образуют в мезоглее маленькие кучки, главным образом близ наружной поверхности губки. Повидимому, каждая кучка формируется последовательным делением одной первоначальной клетки. Вся кучка

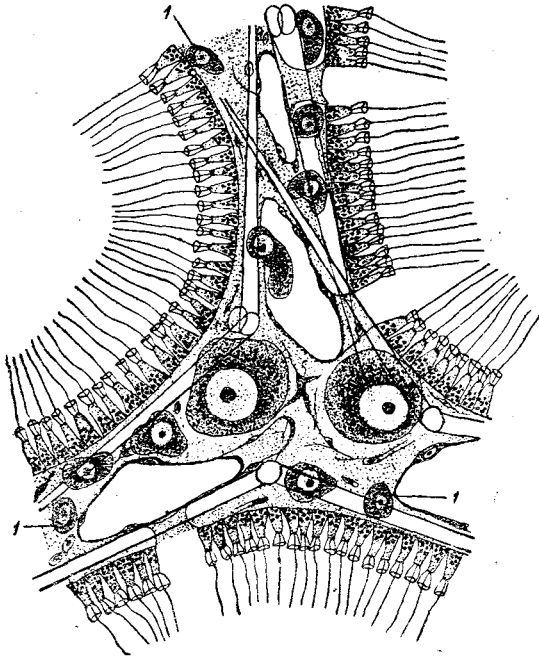


Рис. 155. *Sycandra raphanus*, разрез через несколько жугтиковых каналов с лежащей между ними мезоглеей. В мезоглее лежат скелетные иглы и ооциты (1) на разных стадиях роста (из Коршельта).

Псевдоподия передает живчика в яйцевую клетку и потом втягивается, а ядро живчика сливается с ядром яйца.

Получающиеся из яиц еще внутри мезоглеи матери, зародыши прорывают стенку ближайшей жугтиковой камеры или отводящего канала, выступают в парагастральную полость и оттуда выводятся через *osculum* наружу.

ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ (COELENTERATA)

Половые клетки не принадлежат к одному из зародышевых пластов, но могут залегать у различных кишечнополостных то в эктодерме (*Hydrozoa*), то в эндодерме (все прочие группы). Полипоидное

облекается одной крупной клеткой, играющей роль фолликула. Происхождение этой клетки недостаточно выяснено; возможно, что она обособляется в результате первого деления первичной половой клетки. Яйца лежат большей частью по соседству с жугтиковыми камерами. Яйца разбросаны поодиночке.

Очень интересны процессы оплодотворения у некоторых морских губок (по *Denby*). Живчики проникают вместе с водой в жугтиковые камеры и там заглатываются наподобие пищи хоаноцитами. Жгутник живчика при этом исчезает, живчик доходит до основания хоаноцита, который посылает от себя псевдоподию к близлежащему яйцу.

поколение подтипа Cnidaria сплошь и рядом (большинство Hydrozoa, сцифистомы Scyphozoa) не развивает в себе половых продуктов, которые формируются лишь в медузоидном. Однако Hydrida и Anthozoa, сохраняющие в течение всей жизни полипоидный характер, представляют в этом смысле исключение. У Hydrida половые клетки выклиниваются из эктодермы и ложатся между ней и базальной перепонкой. Семенники образуют небольшие вздутия ближе к ротовому полюсу гидры, женская гонада развивается более базально, в виде крупных отдельных яйцеклеток (рис. 156).

При оплодотворении живчики выходят наружу сквозь эктодерму, отыскивают особь гидры с созревшими яйцами, проникают через ее эктодерму к яйцам и оплодотворяют их.

Овариальные зачатки сперва многоклеточны, но одна клетка (будущая яйцевая) принимает амебоидную форму и получает преобладание над другими, поглощая их. Отделение яиц от материнского организма происходит различными способами. У *Hydra vulgaris* эктодерма развивающегося зародыша выделяет вокруг него шиповатую оболочку — эмбриотеку, после чего эмбрион просто отваливается от матери.

Pelmatohydra oligactis (рис. 156, C—E) сокращается, расширяется и как бы садится на субстрат, пока все яйца не прикоснутся к нему. Затем гидра снова вытягивается, а яйца остаются прикрепленными к субстрату. Наконец, у *Hydra circumcincta* зародыш при помощи амебоидного движения сползает с тела матери, после чего одевается эмбриотеккой. Число одновременно развивающихся яиц достигает 10—15.

Хотя яйца гидр и одиночны, но поглощение яйцевой клеткой соседних более мелких элементов дает основание предполагать, что у гидр имелись раньше многоклеточные яичники, все клетки которых,

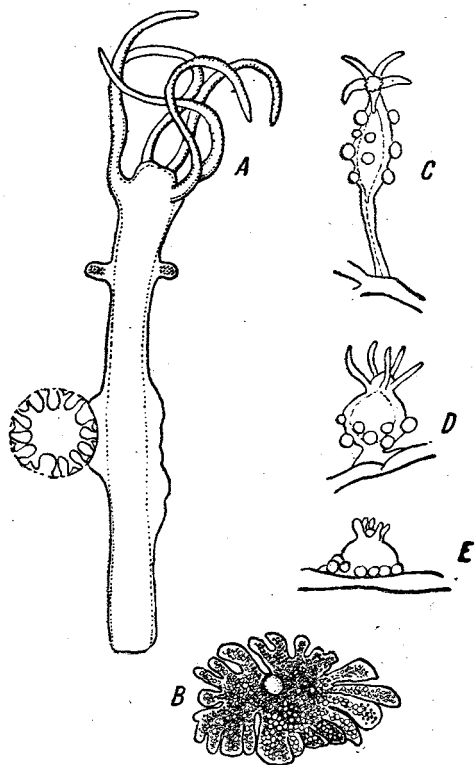


Рис. 156. А — *Hydra vulgaris* с двумя семенниками и яйцом, окруженным эмбриотеккой; В — *Chlorohydra viridissima*, яйцевая клетка с псевдоподиеобразными отростками; С — Е — *Pelmatohydra oligactis*, разные стадии откладки яиц (из П. Ш у л ь ц е).

кроме одной, утратили значение яиц и приобрели вспомогательную питающую функцию.

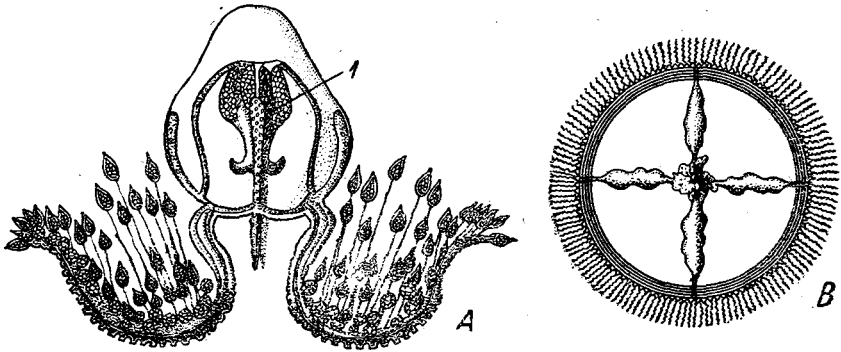


Рис. 157. Два типа расположения гонад у гидроидных медуз. А — *Gemmaria sagittaria* — гонады (1) на ротовом хоботке; В — *Thaumantias eschscholzi* — гонады на радиальных каналах субумбреллы (из Делляжа).

Часть Hydrida гермафродитна (*Chlorohydra*), другие представители их раздельнополы (*Pelmatohydra*).

У колониальных Hydrozoa, обладающих чередованием поколений, гонады в типичных случаях образуются лишь в медузах и имеют радиальное расположение. Большею частью они лежат на нижней стороне зонтика, под радиальными каналами *Leptomedusae* и *Trachymedusae* (рис. 157) или на хоботке (*Anthomedusae* и

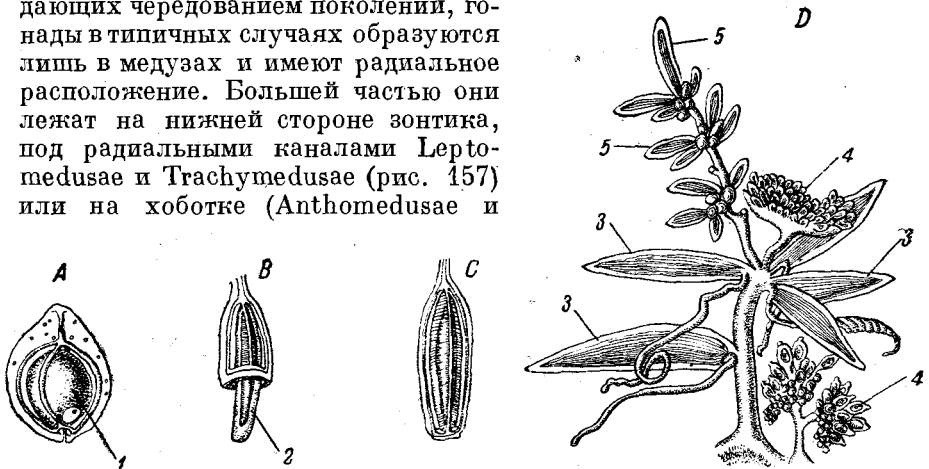


Рис. 158. Половые медузоиды Siphonophora. А — женский медузоид *Forskalia* с одним яйцом (1); В и С — мужские медузоиды *Hippopodius luteus* и *Agalma okeni* с несущим семенники ротовым хоботком (2); D — половая кисть гонофоров *Forskalia*;

3 — цистозоиды; 4 — женские прикрепленные медузоиды; 5 — мужские медузоиды (по Мозер).

Narscomedusae). Такая локализация, повидимому, указывает на питание гонад за счет притока к ним питательных веществ через

стенки ротового хоботка, где либо сохраняют свое радиальное положение, либо сливаются вокруг хоботка в сплошное кольцо. Медузы раздельнополы. Семенники или яичники образуют на стенке тела явственные выпячивания. Простой прорыв наружной эктодермы освобождает половые продукты.

Число гонад варьирует в зависимости от числа радиальных каналов.

Дело обстоит сложнее у тех Hydroidea, где медузоидное поколение более или менее подавлено и переходит в состояние гонофоров или споросаков. Первый этап редукции поколения медуз составляют прикрепленные медузоиды, развивающие в себе половые продукты,

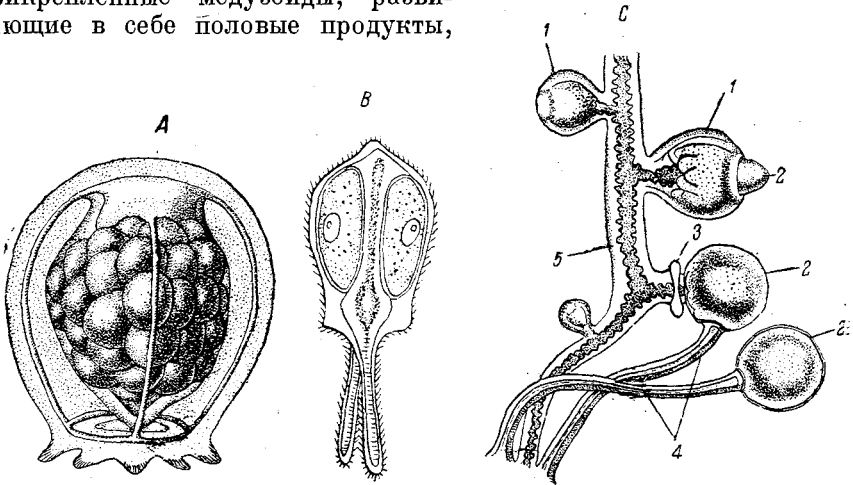


Рис. 159. *A* — *Stylactis hooperi*, редуцированная женская медуза; *B* — *Dicoryne*, свободный сильно модифицированный споросак; *C* — *Myriothela phrygia*.

1 — споросак; 2 — выходящее из споросака единственное яйцо; 3 — остаток споросака; 4 — дополнительные бластостили, которыми подхватываются и вынашиваются яйцевые клетки; 5 — ветка колонии полипа (*A* — по Зигерфосу, *B* и *C* — из Деляжа).

не отрываясь от колонии полипов. У прикрепленных медузоидов ротовое отверстие замкнуто, так что их питание происходит через стебелек за счет колонии. Таковы медузоиды Siphonophora (рис. 158). Их половые продукты развиваются в стенках ротового хоботка, причем в женских медузоидах развивается всего одно яйцо; мужские и женские медузоиды Siphonophora располагаются отдельными группами на образующих их бластостильях. Интересно, что в стенках женских медузоидов развивается богатая сеть эндодермических каналов, доставляющих развивающейся из яйца личинке питательный материал. У многих Leptolida редукция медузоидов прогрессирует, что выражается в том, что полость субумбреллы остается замкнутой, не прорываясь наружу; развивающиеся в замкнутом же ротовом хоботке половые продукты для выхода наружу должны пройти не только сквозь эктодерму хоботка, но и через нижнюю стенку субумбреллы. Редукция медузоида приводит к исчезновению щупалец,

глазков, так что медузоид превращается в споросак. Споросак представляет собой простой булавовидный мешок, набитый половыми продуктами. Он как бы отвечает замкнутому ротовому хоботку редуцированного медузоида. Совершенно особый характер имеют споросаки *Dicoryne* (рис. 159, B). Они покрываются ресничками, отрываются от колонии и плавают в виде овального мешка с двумя щупальцевидными придатками.

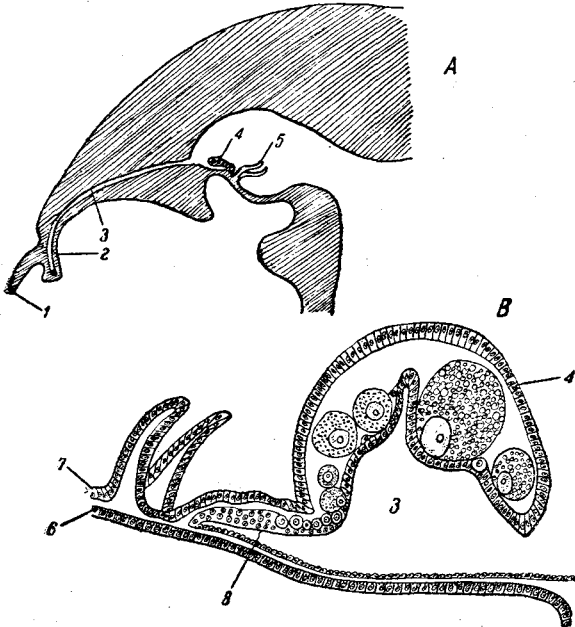


Рис. 160. А — схема вертикального разреза через сцифомедузу (*Scyphomedusae*); изображена лишь одна половина разреза, конец ротового стебелька не нарисован; В — женская гонада *Aurelia aurita* при большем увеличении.

1 — краевая лопасть зонтика; 2 — роналий; 3 — радиальный канал; 4 — половая железа; 5 — гастральные филламенты; 6 — эктодерма; 7 — эндодерма; 8 — скопление зачатковых клеток (из Коршелята).

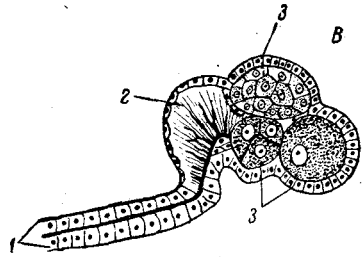
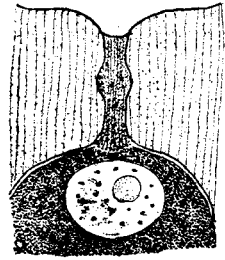
него наблюдается много поглощенных им клеток. Повидимому, и здесь, подобно *Hydra*, мы имеем дело с редукцией ранее сильнее развитого яичника.

Медузоиды или гонифоры *Siphonophora* развиты весьма различно. У *Calycophorida* они имеют вид хорошо сформированных прикрепленных медузоидов с радиальными каналами и слепо замкнутым ротовым хоботком, в стенках которого образуются половые продукты. Сильнее всего развиты медузоиды у *Chondrophorida*, где они даже снабжены рудиментами щупалец. Такие медузоиды *Chondrophorida* отрываются от сифонофоры и долгое время плавают

Очень оригинальные изменения испытывают споросаки у *Myriothela phrygia* (рис. 159, C). На бластостиле *Myriothela* образуется один споросак с единственным яйцом. При созревании яйца последнее выдавливается стенками споросака наружу, но сразу подхватывается особым дополнительным бластостилем («clasper» *Allman*), который прикрепляется к яйцу своей концевой присоской. На конце дополнительного бластостилия яйцо дробится и образует молодого полипа, или «актинулу». Физиологическое значение бластостилия не выяснено. Хотя в споросаке *Myriothela* лишь одно яйцо, но внутри

свободно, пока в них созревают половые продукты (стадия *chryso-mitra*). Медузоиды и гонофоры раздельнополы.

У Scyphozoa (рис. 160) устройство гонад приблизительно таково же, как у гидроидных медуз, только расположение их может быть несколько иное. Впрочем, у большинства Scyphozoa гонады, в числе 4—8, лежат, как и у гидромедуз, на субумбрелле соответственно четырем интеррадиальным каналам гастроваскулярной системы. Они лишь скрыты глубже внутри тела, непосредственно прилегая к радиальным каналам. Под каждой половой железой субумбрелла образует глубокое вдачивание — субгенитальную ямку. Повидимому, ямки служат для облегчения доступа воды, содержащей кислород, к гонадам, которые в противном случае были бы отделены от окружающей медузу воды толстым слоем мезоглеи. Выведение половых клеток совершается прорывом стенок интеррадиальных каналов, через рот. Интересно, что у сидячих медуз *Lucernariida* каждый из многочисленных мешочков, из которых состоит половая железа, сообщается при помощи тонкого канала с гастральной системой.



У всех Anthozoa (рис. 161) гонады развиваются на желудочных септах, образуя сравнительно небольшие гроздевидные набухания на свободных краях септ, ниже глотки. В самых простых случаях (многие *Ostosorallia*) все перегородки несут по половой железе, у других форм гонадами снабжены только определенные септы (у *Pennatularia* только пара так называемых латеро-дорзальных септ). Иногда даже не все особи колонии плодущи. Так, у *Pennatularia* бесплодными являются мелкие сифонозоиды, которые сидят вокруг плодущих центральных полипов. У *Hexacorallia* дело может обстоять еще сложнее. Так, молодые, недавно сформировавшиеся перегородки более поздних циклов еще лишены гонад. С другой стороны, и наиболее старые септы первого цикла быстро становятся стерильными, имея гонады только у молодого животного. Следовательно, гонады обычно имеются лишь на септах средней величины и возраста. Половые клетки развиваются под эндодермой септ, образуя более или менее крупные скопления. Интересно, что развивающиеся яйца

Рис. 161. А — поперечный разрез через септу актинии *Sargatia parasitica* для показа ницы ооцита, который посылает между эпителиальными клетками эндодермы питающий стебелек к гастральной полости; В — поперечный разрез септы *Alcyonium palmatum* с яичником в ней.

1 — эндодерма септы; 2 — мускульный валлик; 3 — яйца на разных стадиях развития (из Коршельта).

Актиниария приходят в связь с гастральной полостью, посылая к ней сквозь кишечный эпителий особый *питательный конус*, т. е. *конусообразный* плазматический отросток. Яйца откладываются в гастральную полость, где у актиний происходит все развитие вплоть до образования молодых актиний, которые выталкиваются наружу через рот матери. У *Ceriantharia* плодущие и бесплодные септы более или менее правильно чередуются, у *Antipatharia* гонады развиваются

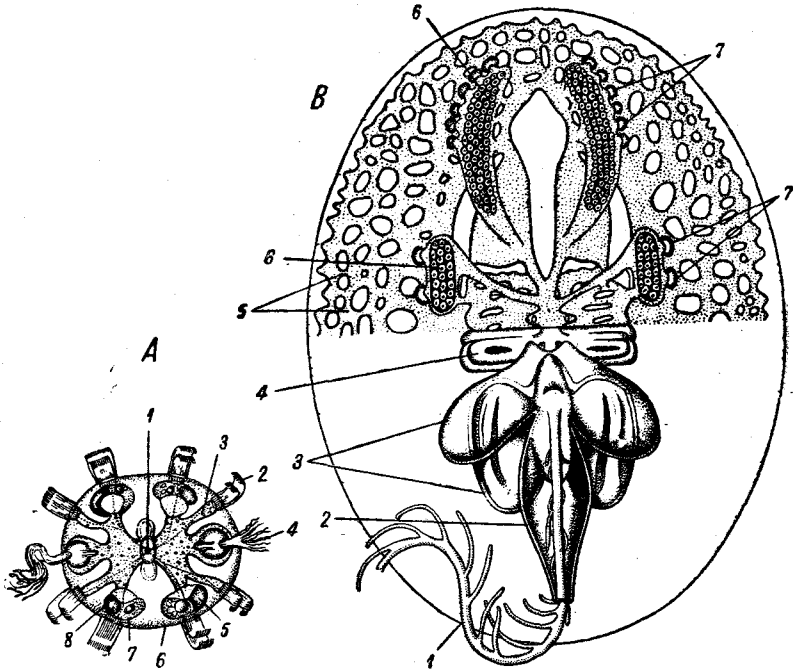


Рис. 162. А — молодая *Bolinopsis vitrea* (Stenophora), вид с аборального полюса. 1 — аборальный орган чувств; 2 — гребные пластинки; 3 — радиальные каналы третьего порядка; 4 — щупальца; 5 — семенники; 6 — яичники.

В — *Coeloplana becki*, схематичное изображение организации.

1 — щупальце; 2 — влагалище щупальца; 3 — вздутия у основания щупальца; 4 — глотка; 5 — сетевидный кишечник; 6 — яичники; 7 — семенники (А — по Кюкенталю, В — по Комаи).

только на двух больших латеральных септах. Кораллы обычно разделенополю.

Гребневики (Stenophora, рис. 162, А), образующие подтип Аспидария, обладают гермафродитной половой системой. В наиболее примитивных случаях (Cydippidae) половые железы лежат в виде длинных колбасовидных тел по бокам каждого меридионального канала, причем по одну сторону от канала всегда развивается яичник,

по другую — семенник; всего имеется 8 яичников и 8 семенников, которые расположены так, что в двух соседних меридиональных каналах на обращенной друг к другу стороне каналов всегда лежат одноименные (т. е. либо мужские, либо женские) гонады. У группы *Lobata* каждая гонада разбита в продольном направлении на несколько самостоятельных участков, а у *Stenoplana* и *Coeloplana* то же самое явление наблюдается лишь на семенниках, тогда как яичники остаются цельными. У большинства *Stenophora* выведение половых продуктов происходит через рот, т. е. сохраняется характерная для *Coelenterata* примитивная черта отсутствия специальных половых протоков. Однако у *Stenoplana* и *Coeloplana* такой способ выведения половых клеток сохраняют лишь яичники, тогда как каждый семенник приобретает от 1 до 3 особых коротких семепроводов. Для *Coeloplana becki* (рис. 162, В) Котмэйер описывает, кроме этих половых протоков, еще восемь рядов тонких канальцев, которые внедряются над яичниками с поверхности тела в глубь мезоглеи и заканчиваются слепыми ампулами, в которых часто содержится семя. Котмэйер считает эти образования за семеприемники, служащие для принятия чужих живчиков при перекрестном оплодотворении. Таким образом, ползающие aberrantные гребневики обнаруживают несомненные прогрессивные черты усложнения половой системы.

ТИП ЧЕРВЕЙ (VERMES)

В типе червей половая система имеет у разных групп столь разнородный характер, что для всего типа нельзя дать какой-либо общей схемы строения. В общем, можно лишь сказать, что у низших червей половая система является более сложно устроенной, обладает сложной системой специальных выводных протоков и характеризуется внутренним оплодотворением. Напротив, у высших, вторичнополостных червей устройство половой системы весьма просто, и для выведения половых продуктов служат в громадном большинстве случаев не специальные половые протоки, а выводные каналы выделительной системы, метанефридии.

О причинах этого явления мы будем говорить далее, а пока ограничимся констатированием вышеуказанных отношений. Переходя от типа к подтипам червей, можно сказать, что один общий план строения имеется у плоских червей, другой у *Nemathelminthes* с некоторыми прилежащими группами и третий у *Annelides* и *Vermidea*.

ПОДТИП PLATODES

В основу рассмотрения половой системы *Platodes* следует взять класс *Turbellaria*, от которого происходят прочие два класса паразитических плоских червей. Половая система всех плоских червей, за весьма редкими исключениями, гермафродитна и отличается большой сложностью строения.

Класс Turbellaria

В отдельных деталях половая система Turbellaria очень варьирует, даже в пределах отдельных отрядов.

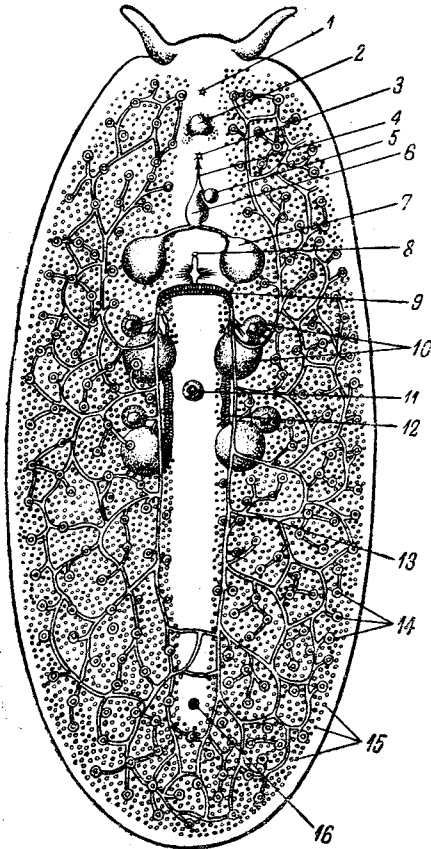


Рис. 163. Половой аппарат *Oligocladus* (*Polyclada Cotylea*).

1 — рот; 2 — мозг с мозговыми глазами; 3 — мужское половое отверстие; 4 — penis; 5 — vesicula granulorum; 6 — семенной пузырь; 7 — лозные «семенные» пузыри; 8 — женское половое отверстие; 9 — матка; 10 — железы матки; 11 — присоска; 12 — соединительные каналы между яйцеводами и маткой; 13 — яйцеводы; 14 — яичники; 15 — семенники; 16 — группа клеток у заднего конца средней кишки (по Лангу).

достаточное количество желтка. У прочих турбеллярий наступает дифференцировка яйцевых клеток в яичнике на собственно яйца, способные к развитию, и на abortивные яйца, или желточные клетки, которые служат лишь для питания развивающихся из яйцевых кле-

т. Г о н а д ы. В простейшем случае, каковой воплощается у Polyclada (рис. 163) и части Acoela, гонады обоих полов имеют характер многочисленных мелких фолликулов, рассеянных в паренхиме. Этот тип строения нам кажется наиболее примитивным.

Такой же характер сохраняют семенники Acoela и Alloecoela и Triclada.

С другой стороны, яичники части Acoela, Alloecoela и Triclada, а у большинства Rhabdocoela гонады обоих полов обнаруживают иной, олигомерный тип строения, находясь в числе одной, реже двух пар. Обычно олигомерный тип следует считать производным от полимерного. Есть, однако, случаи (семенники и желточники части Rhabdocoela), когда цельные гонады вторично принимают сначала лапчатую, а потом полимерную, фолликулярную форму.

Наконец, у некоторых Acoela олигомеризация женской половой системы может доходить до слияния обоих яичников воедино, а у некоторых Rhabdocoela сливаются оба семенника, или же один из них атрофируется.

Дифференцировка яичников и желточников. У более примитивных групп ресничных червей, а именно у Polyclada, а также у части Acoela яичники состоят из совершенно равноценных яиц: все они способны к развитию и содержат в себе достаточное количество желтка.

ток зародышей, сами же к развитию неспособны. У *Gnosonesima* (Alloeosoela) яйцевые клетки, хотя и образуют в себе желток, но после созревания окружены фолликулярными клетками, содержащими желток и играющими роль желточных клеток. Далее у отдельных Асоела в яичниках наблюдается деление на известные зоны, причем в одних из них формируются яйцевые, в других — желточные клетки. Это разграничение является первым шагом к полному разделению гонад, которые до сих пор играли двойственную роль гермовителляриев, на собственно яичники (гермари) и желточники (вителлярии).

У *Triclada* среди многочисленных женских желез только одна пара сохраняет характер яичников, тогда как все прочие целиком превращаются в мелкие фолликулярные желточники. У *Curtisia simplicissima* среди желточных клеток сохраняются еще места яйцевые, которые указывают на прежнюю роль желточников.

При оценке женской половой системы *Rhabdosoela* и *Alloeosoela* *Bresslau* исходит из тетрамерного типа строения гонад, т. е. из первоначальных двух пар гермовителляриев, сходящихся своими выводными путями. При этом на ряде примеров *Bresslau* показывает, что у разных видов отдельные участки этого тетрамерного комплекса могут испытывать различную судьбу. В одних случаях передняя пара гермовителляриев превращается в яичники, а задняя — в желточники; в других — наоборот (рис. 164).

Иногда желточники остаются парными, но один из яичников или из желточников редуцируется, или же они сливаются воедино (*Мо-*

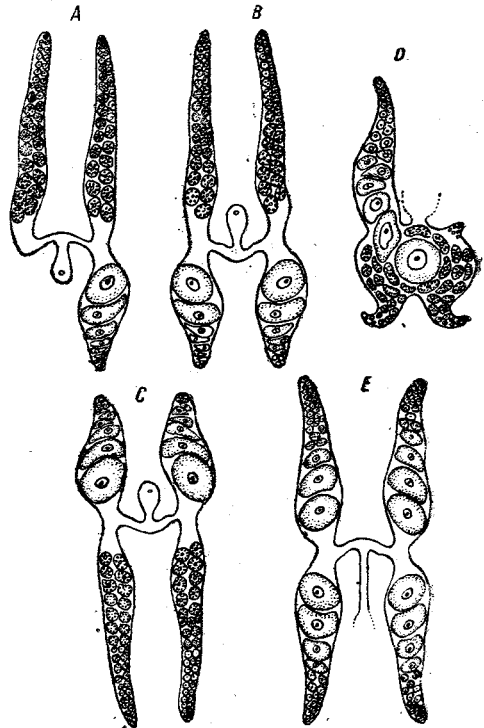


Рис. 164. Схема для выведения олигомерных женских гонад из гонад тетрамерного типа у *Rhabdosoela* и *Alloeosoela*. Все типы гонад происходят от одного основного типа *E*, с четырьмя одинаково развитыми яичниками. *A* — тип *Protoplanella*: превращение двух передних гонад в желточники, атрофия одной из задних гонад; *B* — тип большинства морских *Rhabdosoela*: превращение двух передних гонад в желточники; *C* — тип *Paravortex*: превращение двух задних гонад в желточники, атрофия одной из передних гонад; *E* — основной тип (по Рейзингеру).

noophorum striatum) — происходит олигомеризация тетрамерного строения. Вместе с тем, часть женской половой системы, отвечающая гермариям, более или менее сильно отделяется от желточников и приобретает самостоятельные выводные пути (яйцевые и желточные протоки), как это имеет место у большинства Rhabdocoela и Alloeo-coela.

Выводные пути. Разнообразие строения половых протоков Turbellaria настолько велико, что трудно поддается сведению к каким-нибудь общим схемам. Очень сложную картину женских выводных путей дает полимерная половая система Polyclada (рис. 163, 165). Многочисленные, разбросанные в паренхиме яичники посылают от себя тонкие яйцеводы, сначала плотные, потом полые. Мы будем называть их яйцеводами 1-го порядка, и они отвечают семявыносящим каналам (*vasa efferentia*) мужской системы. Яйцеводы 1-го порядка сливаются в каналы более крупного калибра, которые

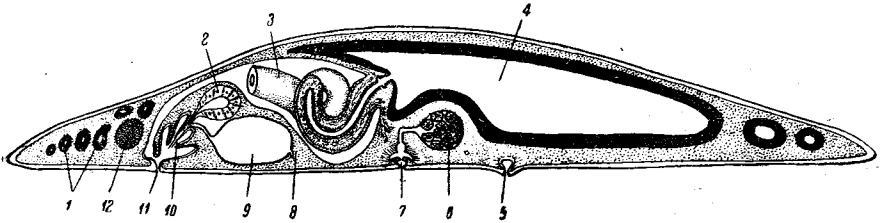


Рис. 165. Сагиттальный разрез через *Stylostomum ellipse* (Polyclada), схема. 1 — передние ветви кишки; 2 — зернистая железа; 3 — глотка; 4 — желудок; 5 — присоса; 6 — матка; 7 — женское половое отверстие; 8 — впадение семепровода; 9 — впадение семепровода в семенной пузырь (9); 10 — конец penis, который может высовываться через рот (11); 12 — мозг (по L a n g.).

Wilhelm i называет соединительными ходами, но которые проще можно обозначать как яйцеводы 2-го и 3-го порядка, образующие целое сплетение. Эти протоки, наконец, впадают в длинные мешковидные маточные каналы, набитые яйцами. Таких маток с каждой стороны одна или несколько, но в конце концов они с каждой стороны сливаются в одну матку. Обе главных матки, еще раз сливаясь, дают яйцевой проход. Следовательно, женские протоки Polyclada образуют сложную систему постепенно сливающихся и соответственно с этим уменьшающихся в числе каналов, которые при помощи яйцевого прохода открываются в особый мешковидный карман, а последний, в свою очередь, впадает в женскую клоаку, сообщающуюся с внешней средой отверстием немного позади мужского полового отверстия. Помимо всех перечисленных частей, в упомянутый карман открываются многочисленные скорлуповые железы, иногда обладающие одним общим протоком. Впрочем, в последнее время имеется основание думать, что так называемые скорлуповые железы играют лишь второстепенную роль при выработке яйцевых оболочек у Polyclada. Женская клоака нередко расширяется и служит для введения penis.

В общем, женская половая система *Triclada* (рис. 166) напоминает таковую *Polyclada*, с той разницей, что только пара яичников сохраняет свое первичное значение, прочие же превращаются в желточники, а протоки их соответственно становятся особыми желточными протоками, впадающими в два яйцевода. Иногда собственно яйцеводы и желточные протоки сливаются в общий непарный женский половой канал (*ductus communis*), который обычно дифференцируется на несколько различного значения отделов. Число и назначение женских половых отверстий тоже варьирует. Так, иногда (*Anonymus* среди *Polyclada*, *Baicalaretia* среди *Allooscoela*) женские протоки служат лишь для выведения яиц, тогда как совокупление происходит путем введения семени прямо под кожу, или путем импрегнации. У большинства турбеллярий одно и то же половое отверстие служит и для выхода яиц и для совокупления, причем penis вводится либо прямо в концевую часть полового протока, обладающую утолщенными стенками, либо в особое выпячивание половой клоаки — совокупительную сумку (*у Triclada*).

Однако, наряду с этим, у некоторых турбеллярий существуют и отдельные женские совокупительные отверстия, в отдельных случаях весьма разнообразные. Так, например, у некоторых *Acoela* (рис. 167), *Allooscoela* и *Rhabdosoela* имеется обособленная от остальной половой системы сумка, открывающаяся самостоятельно наружу. У некоторых *Acoela* (*Aphanostoma*) и *Rhabdosoela* она представляет собой слепой мешочек, у других (*Polychoerus*) снабжена несколькими «наконечниками» в виде хитинизированных трубочек, ведущих в глубь паренхимы по направлению к яичникам.

У *Rhabdosoela* наконечник сумки, если таковой имеется, ведет в особый проток, соединенный с яйцеводом или с семеприемником. Этот проток нередко получает особое название (*ductus spermaticus*), но по функции он отвечает влагалищу (*vagina*).

У некоторых *Acoela*, *Allooscoela* и *Rhabdosoela*, наконец, имеет место упрощение (первичная простота?) женского выводного аппарата,

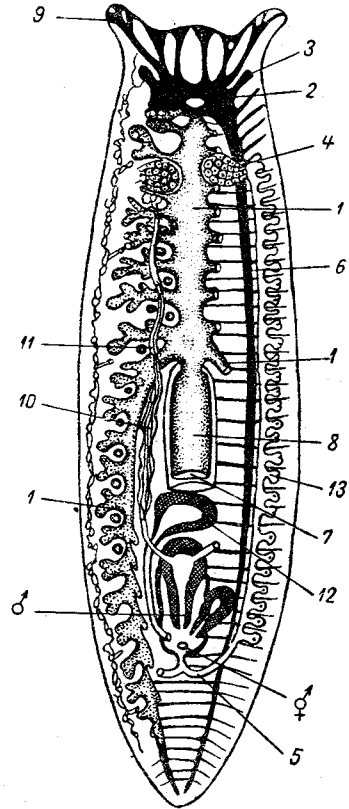


Рис. 166. Схема организации *Triclada*.

1 — ветви кишечника; 2 — мозговой ганглий; 3 — глазки; 4 — яичник; 5 — яйцевод; 6 — продольный нервный ствол; 7 — рот; 8 — глотка; 9 — щупальца или уши; 10 — семепровод; 11 — семенник; 12 — матка; 13 — желточники; ♂ — мужской совокупительный аппарат, открывающийся в половую клоаку, которая соединяется с внешней средой общим половым отверстием (♀) (по Г р а ф ф у).

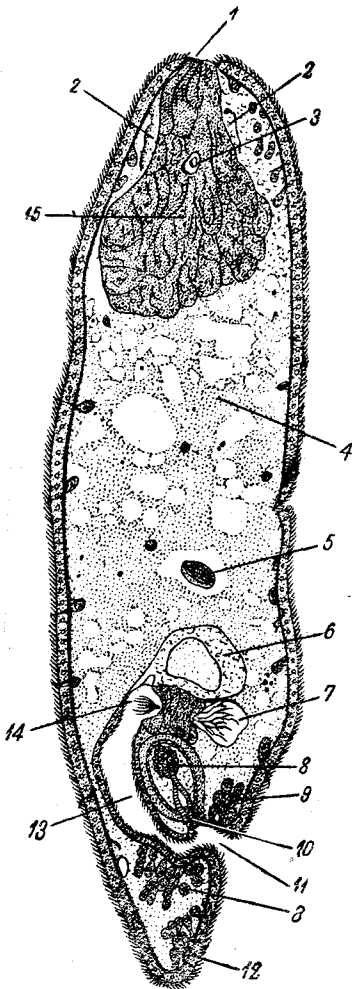


Рис. 167. *Otocoelis rubropunctata* (Ascoela), сагиттальный разрез.

1 — выход лобных желез наружу; 2 — скрытый под железами ганглий; 3 — статоцист; 4 — центральная паренхима; 5 — проглоченная пища; 6 — оболочка яичника; 7 — полость, отвечающая ductus spermaticus; 8 — семенной пузырь; 9 — атриальные железы; 10 — penis; 11 — общее половое отверстие; 12 — хвостовые (клеящие) железы; 13 — горло совокупительной сумки; 14 — сперма в сумке; 15 — лобные железы (по Граффу).

в виде полного его исчезновения. В таких случаях женских половых путей вообще нет, семя вводится под кожу, а откладка яиц происходит либо через рот, либо через стенки тела. У *Bresslaulla* и выведение яиц и введение спермы при копуляции происходит, по видимому, через рот.

Весьма интересной биологической особенностью части Rhabdocoela (*Phaeocosora*, рис. 168) и наземных Triclada является присутствие особого канала (ductus genito-intestinalis), сообщающего семеприемник с кишкой. Нахождение спермиев в задней кишке говорит, что этот канал служит для освобождения семеприемника от избытка семени. Избыточное семя при этом, быть может, утилизируется как питание. В некоторых случаях в кишку отводятся избыточные желточные клетки.

Steinböck и Reisinger считают это соединение остатком приспособления, при котором ранее яйца выводились через рот.

Мужские половые пути имеют характер тонких семевыносящих канальцев (vasa efferentia), несущих семя из фолликулярных семенников; канальцы затем сливаются чаще всего в два канала большего калибра — семепроводы. Семепроводы сливаются в общий мускулистый семеизвергательный канал. Конец семеизвергательного канала обычно превращается в различного устройства совокупительный орган. Если последний представляет собой простое сосочковидное выпячивание стенки тела, то его называют penis (penis), если же он носит характер способной вворачиваться трубки, то его принято называть циррусом (cirrus). Конец совокупительного органа большей частью снабжен хитинизированным оружием, очень сильно варьирующим в разных группах турбеллярий. Генезис этого вооружения

удаётся поставить в связь с кожными шипами, т. е. с органами, первоначально не имеющими половой функции. Эти органы имеют

у большинства Turbellaria характер вооруженных многоклеточных железок, *грушевидных органов*, которые могут иметься в очень большом числе и покрывают всю брюшную сторону тела. У большинства турбеллярий часть грушевидных органов используется для половой функции. Соответственно с множественным первоначальным характером грушевидных органов и совокупительный мужской аппарат у части турбеллярий сохраняет множественность. Так, у Polyposthiidae (Polyclada) из многих грушевидных органов, расположенных на брюшной стороне тела, в некоторые открываются семевыносящие протоки, и каждый такой грушевидный орган пре-

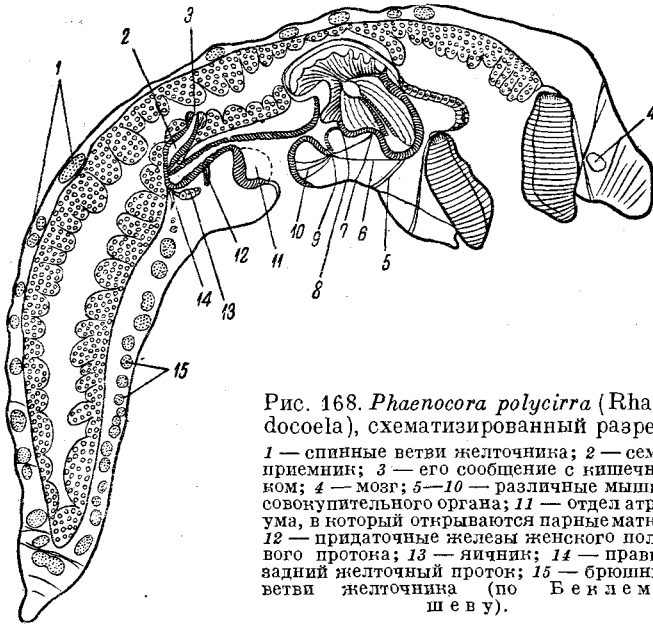


Рис. 168. *Phaenocora polycirra* (Rhabdocoela), схематизированный разрез.

1 — спинные ветви желточного; 2 — семяприемник; 3 — его сообщение с кишечником; 4 — мозг; 5—10 — различные мышцы совокупительного органа; 11 — отдел атриума, в который открываются парные матки; 12 — придаточные железы женского полового протока; 13 — яичник; 14 — правый задний желточный проток; 15 — брюшные ветви желточного (по Беклемшеву).

вращается в совокупительный (рис. 169). У *Anonymus* (Polyclada) с каждой стороны имеется до 15 таких грушевидных органов, превращенных в совокупительные аппараты. У *Pseudoceros* (Polyclada) происходит олигомеризация совокупительных аппаратов и их остается всего одна пара, а у многих поликлад совокупительный орган делается непарным.

Такую же картину можно установить и для части Triclada и Rhabdocoela. Среди Acoela у *Childia groenlandica* (рис. 170) имеется пара вооруженных грушевидных органов, в каждый из которых впадает по семевыносящему протоку, а у каспийского *Achoerus ferox* роль совокупительного органа выполняет один из железистых шипов, пронизанный семенизвергательным каналом. Этот шип резко превосходит по величине остальные имеющиеся шипы, не связанные с половой функцией.

Происходящие из грушевидных органов совокупительные аппараты (рис. 171) имеют обычно характер мышечного пузыря (bulbus),

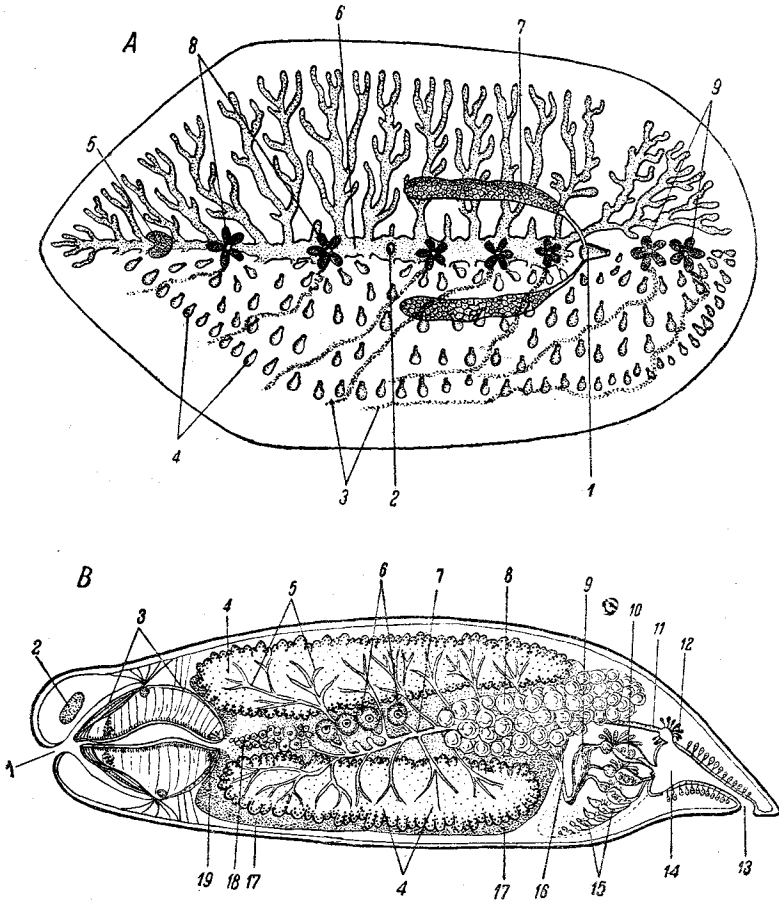


Рис. 169. А — *Polyosthifer affinis* (Polyclada). Внизу изображены многочисленные «зернистые железы» (4) и большие семенные каналы (3), вверху — ветви кишки.

1 — влагалище; 2 — рот; 5 — мозг; 6 — главный ствол кишки; 7 — матка; 8 и 9 — мужские совокупительные аппараты (их всего семь) (по П а л о м б и).

В — *Multipeniata batalanense*, анатомия.

1 — рот; 2 — мозг; 3 — глотка; 4 — желточники; 5 — желточные протоки; 6 — оплодотворенные яйца; 7 — левый яйцевод; 8 — левый семенник; 9 — семенной пузырь; 10 — функционирующий penis; 11 — непарный концевой отдел яйцеводов; 12 — скорлуповые железы; 13 — половое отверстие; 14 — половая клоака; 15 — запасные penis; 16 — семяпровод; 17 — вишка; 18 — яичник; 19 — задний сфинктер глотки (по Н а с о н о в у).

снабженного хитинизированным наконечником (penis). Железы грушевидного органа тоже идут на службу к половой системе, и секрет их, скопясь в мышечном пузыре, образует так называемую vesicula granulorum.

Во многих случаях, однако, мужской совокупительный аппарат Turbellaria имеет форму, не сводимую к грушевидным органам, хотя последние и могут принимать некоторое участие в формировании аппарата. Так, у некоторых Acoela в районе мужского полового отверстия имеется два или несколько грушевидных органов, не служащих для выведения семени (*Convoluta*, *Oligochoerus*); у *Boninia mirabilis* (Polyclada) мягкий пенис окру-

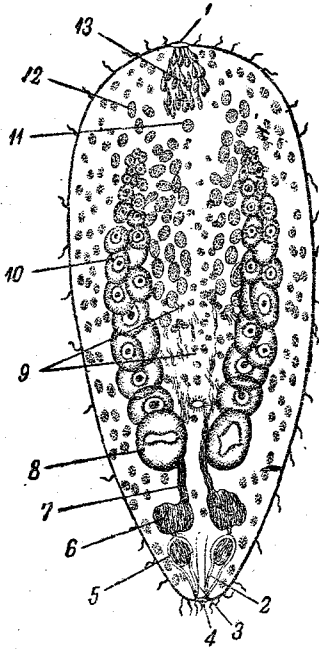


Рис. 170. *Childia groenlandica* (Acoela).

1 — отверстия лобных желез; 2 — стилет правого копулятивного органа; 3 — женский атриум (совокупительный канал); 4 — половое отверстие; 5 — семенной пузырь; 6 — лобный семенной пузырь; 7 — семепроводы; 8 — зрелые яйцеклетки; 9 — пищеварительная паренхима; 10 — яичники; 11 — статист; 12 — семенники; 13 — лобные железы (по Gr aff).

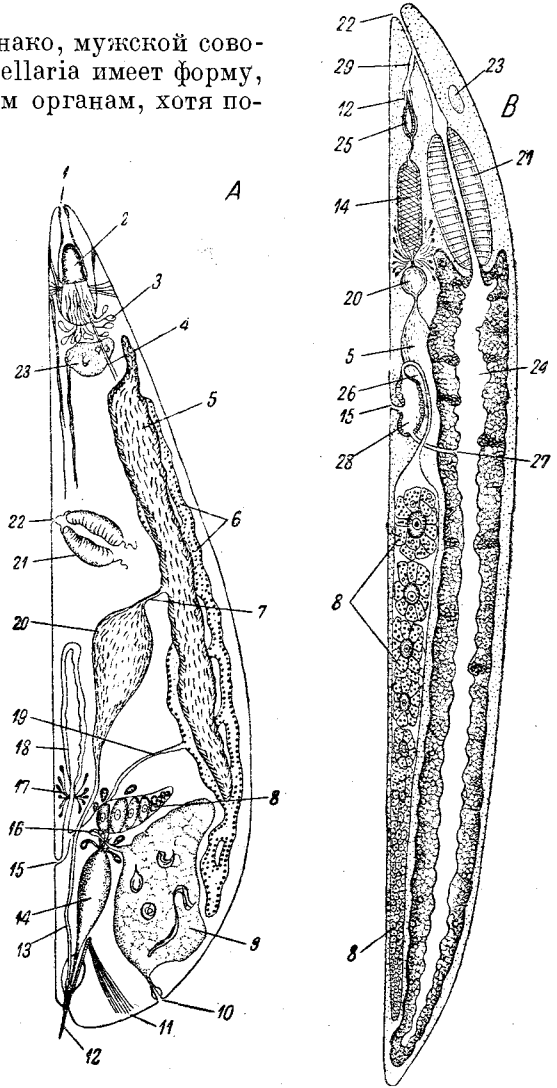


Рис. 171. А — *Gyatrix hermaphroditus* (Rhabdosoela) [схема организации, вид слева, кишечник не изображен]; В — *Prorhynchus stag-nalis* (Alloecoela).

1 — отверстие хоботка; 2 — хоботок; 3 — хоботковые железы; 4 — репратор хоботка; 5 — семенник; 6 — желточник; 7 — семепровод; 8 — яичник; 9 — совокупительная сумка; 10 — отверстие влагалища; 11 — репратор стилета; 12 — стилет; 13 — семенозащитный канал; 14 — vesicula granulorum; 15 — женское половое отверстие; 16 — ductus spermaticus; 17 — железы матки; 18 — матка; 19 — желточный проток; 20 — семенной пузырь; 21 — глотка; 22 — рот; 23 — мозг; 24 — кишка; 25 — penis; 26 — яйцевод; 27 — ductus genito-intestinalis; 28 — женский атриум; 29 — мужской половой канал (А — по Рейзингер, В — по Швейнбок).

жен кольцом грушевидных органов, открывающихся в мужское преддверие, но не служащих для выведения спермы. У *Discocoelis* многочисленные мелкие, невооруженные грушевидные органы покрывают поверхность большого мягкого пениса. У некоторых *Rhabdosoela*, наконец, рядом с функционирующим пенисом имеется целая серия запасных (рис. 169, B).

Разнообразие мужских совокупительных аппаратов еще увеличивается благодаря наличию у многих форм твердых частей, развивающихся за счет базальной перепонки эпителия пениса; эти хитинизированные части играют большую роль в систематике *Rhabdosoela*. Совокупительный орган обычно помещается в особой полости, мужском преддверии; преддверие же открывается или прямо наружу — и тогда мужское отверстие вполне самостоятельно — или же впадает вместе с женскими половыми протоками в общее впаивание стенки тела — половую клоаку. Мужское отверстие лежит на брюшной стороне тела, и только у немногих *Rhabdosoela* (*Notandropora*) оно находится на спине. Оплодотворение в самых простых случаях совершается посредством подкожной *импрегнации*, причем одна особь вонзает свой вооруженный пенис на любом месте тела в кожу другой особи. Сперма попадает в паренхиму и оттуда живчики активно добираются до женской половой системы. Так дело обстоит у многих *Acoela* и *Polyclada*, а также у некоторых *Rhabdosoela* и морских *Triclada*. Однако у большинства *Turbellaria* наблюдается настоящее оплодотворение с введением обоими копулирующими особями их пенисов в женские половые пути партнера. Отметим, что в половой системе *Turbellaria* прежде всего наблюдается тенденция уменьшения числа отдельных частей полового аппарата: яичников, семенников, совокупительных аппаратов. Быть может первичная множественность половых органов может найти частичное объяснение в происхождении *Turbellaria* от *Stenopora*, где гонады обычно имеют множественный характер. С другой стороны, как мы увидим, от полового аппарата *Turbellaria* имеется ряд переходов к половой системе паразитических плоских червей.

Класс Trematodes

Подобно турбелляриям сосальщики имеют очень сложную гермафродитную половую систему. Редкие отклонения от гермафродитного строения разобраны в разделе, специально трактующем этот вопрос. Детали строения половой системы у различных представителей сосальщиков настолько варьируют, что следует ограничиться лишь рассмотрением общей схемы с несколькими дополнительными замечаниями.

Женская система сосальщиков (рис. 172) устроена следующим образом: непарный яичник посылает от себя типичный тонкий яйцевод, который, однако, скоро вздувается в резко отграниченный мешочек — *оотип*. В него впадают многочисленные одноклеточные железки, совокупность которых составляет железу Мелиса и служит для наполнения матки особым водянистым секретом. От оотипа от-

ходит длинная извитая матка, открывающаяся наружу в половую клоаку рядом с мужским отверстием. До сих пор дело обстоит просто, и мы можем рассматривать все эти части, как продукты дифференцировки сначала простого яйцевода. Он частично превратился в матку, начальная часть матки дифференцировалась в оотип, а концевой отдел матки имеет несколько иное строение, получает название *метратерм* и может быть приравнен влагалищу. Так же понятно и значение желточников, которые имеют вид либо немногих крупных цельных образований, либо многочисленных мелких гроздевидных железок, впадающих парой собирательных желточных протоков в оотип. Желточники суть измененные яичники.

Нечто совершенно новое представляет *Лауреров канал*, сообщающий коротким путем оотип Trematodes с внешней средой и открывающийся обычно на спинной стороне тела, над оотипом. У некоторых сосальщиков наблюдалось введение пениса в Лауреров канал и копуляция через него, почему Лауреров канал толковали ранее как влагалище. Однако в настоящее время констатировано, что гораздо чаще оплодотворение происходит через матку, а Лауреров канал служит, повидимому, у *Digena* для удаления из оотипа наружу избытка желтка или живчиков. Можно думать, что значение при копуляции в смысле введения в него penis Лауреров канал получил лишь вторично. Оотип окружен большим количеством одноклеточных желез, которые раньше называли скорлуповыми, а теперь предпочитают совокупность их обозначать индифферентным термином «железы Мелиса». Делают это потому, что скорлупа яиц образуется за счет капелек особого вещества, выделяемого желточными клетками, железа же Мелиса может играть в этом процессе лишь подчиненную роль.

У *Monogenea* матка, служа для выведения яиц, не служит для оплодотворения, Лаурерова канала нет, а имеется специальное влагалище, берущее начало обычно от места соединения друг с другом обоих желточных протоков. Влагалище или простое на всем своем

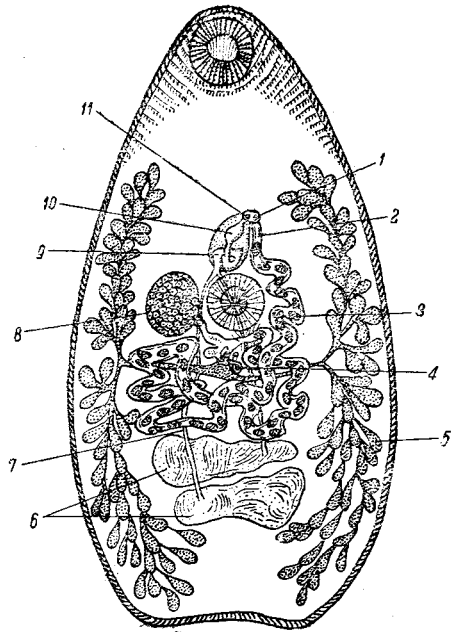


Рис. 172. *Opisthioglyphe ranae* из кишечника лягушки.

1 — женское половое отверстие; 2 — влагалище; 3 — матка; 4 — Лауреров канал; 5 — желточники; 6 — два семенника; 7 — семепровод; 8 — яичник; 9 — циррусов мешок; 10 — циррус; 11 — мужское половое отверстие (по Лооссу).

протяжении, или же оно раздваивается (рис. 173, *C*) и открывается двумя отверстиями на брюшной стороне или по бокам тела.

У многих Monogenea (рис. 174) женская система при помощи непарного протока ductus vitello-intestinalis, отходящего от места соединения желточных протоков с яйцеводом, сообщается с кишечником. Это параллельное Turbellaria своеобразное приспособ-

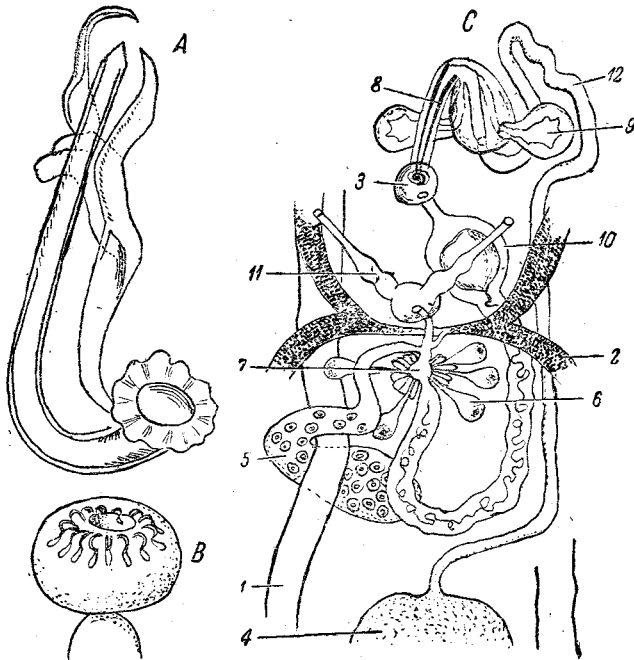


Рис. 173. *A* — *Dactylogyrus similis* (Monopisthodiscinea), хитиновый копулятивный аппарат; *B* — *Dactylocotyle denticulatum*, циррус с кольцом хитиновых крючков; *C* — *Merizocotyle diaphanum*, схема центральной части половой системы.

1 — кишечник; 2 — желточные протоки; 3 — atrium (половая клоака); 4 — семенник; 5 — яичник; 6 — большие скорлуповые железы, пронизывающие слой медных скорлуповых желез; 7 — оотип; 8 — хитиновый копулятивный орган; 9 — резервуар простатической железы; 10 — матка; 11 — влагалище; 12 — семенпровод (из Кюкенталья).

собрание служит, повидимому, для тех же целей, т. е. для выведения в кишечник избытка семени и желточных клеток, которые утилизируются в кишечнике.

Матка у большинства Monogenea пряма, коротка и содержит одновременно одно или немного яиц.

У Digenea отступления от общего типа строения женской системы выражаются прежде всего в изменении формы яичника, который может становиться лопастным, трубковидно вытянутым (*Didymozoonidae*) или ветвистым (*Fasciola*, рис. 175). У желточников наблю-

дается обратное явление, а именно: они могут утрачивать фолликулярное строение и становятся лопастными (некоторые Gorgoderidae), состоящими всего из нескольких долек или даже цельными (Didymozoonidae и Hemiuridae).

Нередко у Digenea имеются приспособления, служащие для хранения полученного при копуляции семени. Для этого служит либо местное расширение самого яйцевода, либо особый вдающийся в яйцевод мешочек — семеприемник (resertaculum seminis).

Мужская половая система у Monogenea обнаруживает обычно большое количество семенников (от 30 до 200),

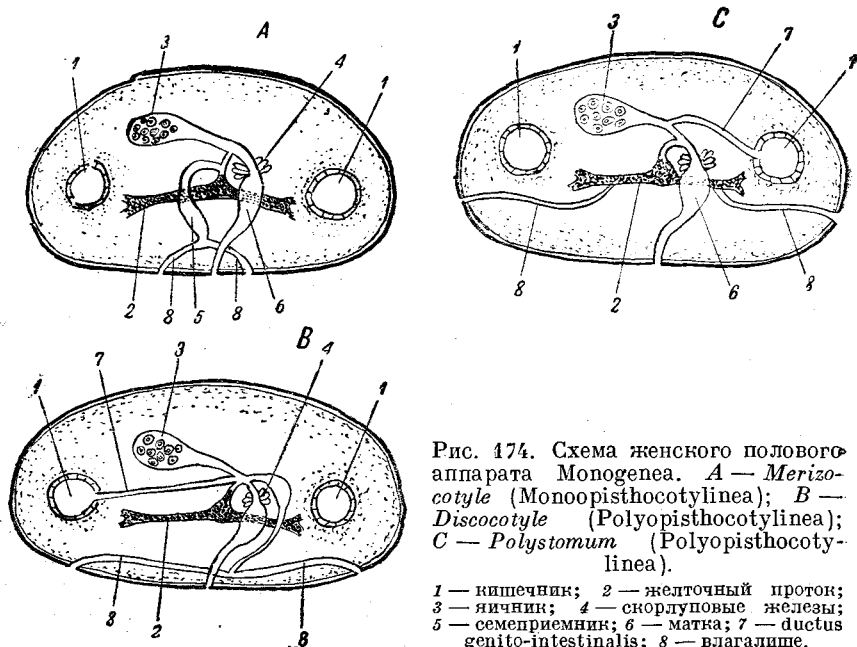


Рис. 174. Схема женского полового аппарата Monogenea. А — *Merizocotyle* (Monoopisthocotylinea); В — *Discocotyle* (Polyopisthocotylinea); С — *Polystomum* (Polyopisthocotylinea).

1 — кишечник; 2 — желточный проток; 3 — яичник; 4 — сосательные железы; 5 — семеприемник; 6 — матка; 7 — ductus genito-intestinalis; 8 — влагалище.

хотя иногда их число снижается до 2 (у Tristomidae) или даже до 1 (*Polystomum*, Gyrodactilidae и др.). У Digenea число семенников чаще всего равно двум, реже одному (Monorchidae, часть Aspidogastriidae). Еще реже семенники являются множественными (*Decemtestis*, рис. 176, часть Gorgoderidae, Schistosomatidae). Первоначальное количество семенников, можно думать, было множественным. В пользу этого говорит, с одной стороны, большое число их у Monogenea, которые менее изменены паразитизмом, чем Digenea. С другой стороны в семействе Gorgoderidae наибольшим количеством семенников обладают те формы, которые паразитируют в самых древних хозяевах, а именно акулах; напротив, Gorgoderidae амфибий имеют меньшее число семенников. Таким образом, мужские половые железы сосальщиков обнаруживают явление олигомеризации. Следует, однако, заметить, что в некоторых частных случаях множественность

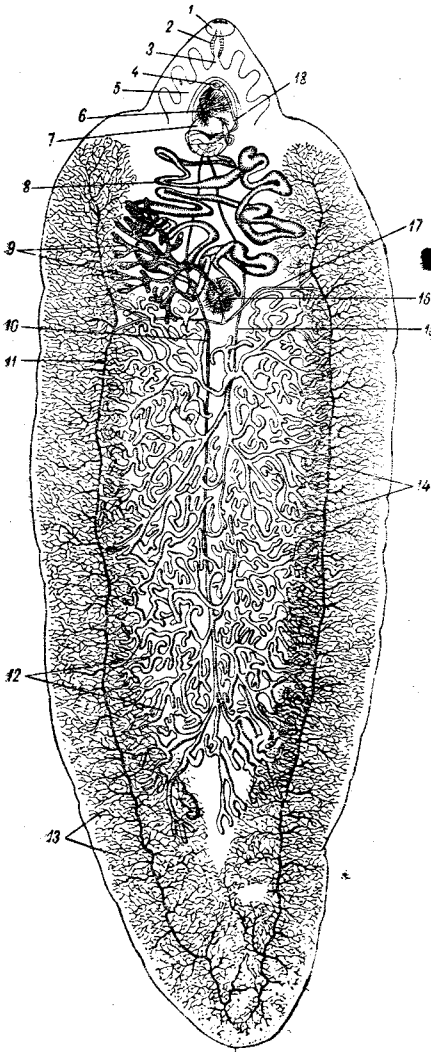


Рис. 175. *Fasciola hepatica*. Общий вид половой системы с брюшной стороны.

1 — ротовая присоска; 2 — глотка; 3 — пищевод; 4 — наружное половое отверстие; 5 — кишечник; 6 — копулятивный орган; 7 — брюшная присоска; 8 — матка; 9 — яичник; 10 — семенпровод заднего семенника; 11 — главные продольные желточные каналы; 12 — задний семенник; 13 — желточные фолликулы с отходящими от них желточными канальцами; 14 — передний семенник; 15 — семенпровод переднего семенника; 16 — комплекс скорлуповых желез; 17 — поперечный желточный проток; 18 — метратерм (из Зомера).

семенников может возникать вторично, как об этом свидетельствуют aberrantные раздельнополюе Schistosomatidae. Быть может, вторична множественность семенников и у *Gorgodera*, где девять семенников взрослого животного происходят расщеплением двух семенников церкарии.

● От семенников отходят семевыносящие протоки, которые сли-

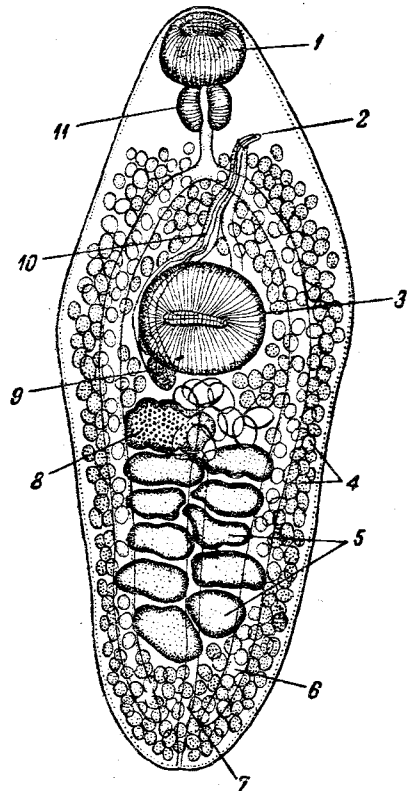


Рис. 176. *Decemtestis goniistii* с десятью семенниками.

1 — ротовая присоска; 2 — пиррус; 3 — брюшная присоска; 4 — желточники; 5 — семенники; 6 — ветвь кишечника; 7 — главный протонефридальный канал; 8 — личник; 9 — семенной пузырь; 10 — семевыводящий канал; 11 — глотка (по Ямагути).

ваются в общий семепровод, а семепровод продолжается в семенизвергательный канал, залегающий внутри копулятивного органа. Совокупительный аппарат устроен у Monogenea и Digenea по двум разным принципам: у первых по типу penis, у вторых — по типу вворачивающегося cirrus. В свою очередь у Monogenea мы встречаем две разновидности пениса. Проще он устроен у Polyopisthocotylinea, где имеет вид бугорка, или выпячивания, усаженного на вершине венчиком мелких крючков. Такой пенис напоминает до некоторой степени грушевидные органы турбеллярий. Интересно, что такого же типа penis имеется и у одного рода Monopisthodiscinea, а именно у *Gyrodactylus*.

У прочих Monopisthodiscinea (*Dactylogyrus Tetraonchus* и др.) пенис устроен совсем по иному. Здесь мускулистый семенизвергательный канал продолжается в хитиноидную трубку весьма различной и причудливой формы, которая и служит в качестве копулятивного органа (рис. 173, А).

У Digenea обычно имеется невооруженный циррус, представляющий собой как бы концевую, ввораченную часть семенизвергательного канала. Большой частью семенизвергательный канал, циррус и семенной пузырь окружены резко отграниченной от паренхимы мускулистой муфтой — *циррусовым мешком*, который может, однако, и отсутствовать.

Иногда наблюдается редукция копулятивного органа (у *Udonella* среди Monogenea, Paramphistomidae, Holostomidae среди Digenea). В таких случаях животные или переходят, быть может, к самооплодотворению (*Udonella*), или же развивают особую совокупительную сумку (*bursa copulatrix*), которая заменяет собой циррус.

Мужские половые протоки снабжены целым рядом дополнительных образований, содействующих копуляции. Таков резервуар для накопления семени, *семенной пузырь*, представляющий собой обычно местное расширение семепровода, причем иногда таких пузырей образуется на пути семепровода не один, а два. В семенизвергательный канал впадают особые предстательные железы и т. д.

Способ открывания половых протоков наружу подвержен у сосальщиков большим вариациям. У Monogenea мужской проток и матка открываются в общую половую клоаку, которая лежит в передней трети тела, медианно, на брюшной стороне. Влагалище или влагалища открываются наружу, как мы видели, независимо от половой клоаки.

У Digenea мужское и женское половые отверстия тоже лежат в глубине более или менее выраженной общей ямки — клоаки. Интересно, что у большинства Heterophyidae клоака резко обособляется от паренхимы и принимает вид округлой, мускулистой *половой присоски*, в значительной мере уподобляясь по строению обоим типичным присоскам.

Отверстие половой клоаки большей частью лежит вентрально и медианно, между ротовой и брюшной присосками. Оно, однако,

может смещаться в разных направлениях. У *Prosthogonimus*, *Pleurogenes*, *Zoogonus* отверстие смещается на боковой край тела, а у *Prosthogonimus* вместе с тем и вперед, к ротовой присоске. Напротив, у *Gasterostomidae*, *Urogonimus* (рис. 177) и др. отверстие лежит на

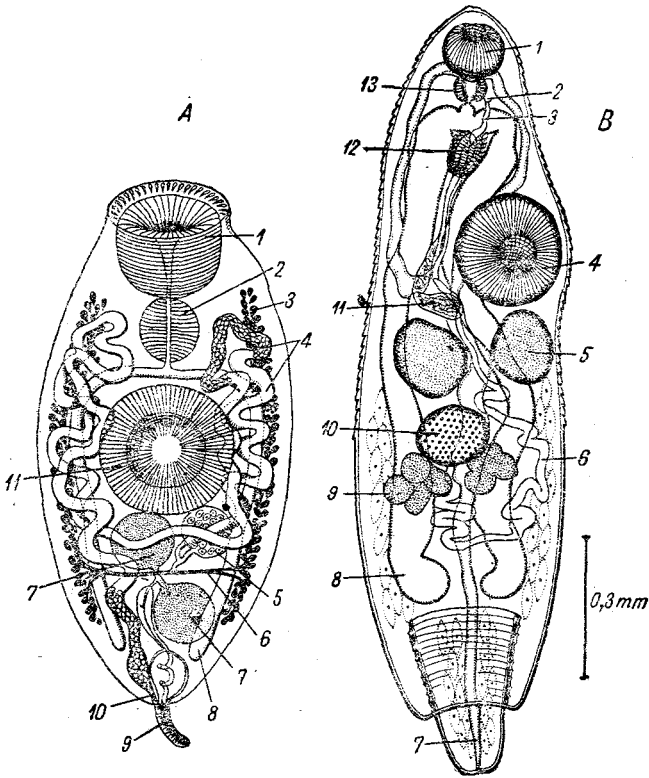


Рис. 177. А — *Urogonimus macrostomus*.

1 — ротовая присоска; 2 — глотка; 3 — желточники; 4 — матка; 5 — яичник; 6 — желточный проток; 7 — семенники; 8 — конец кишечной ветви; 9 — циррус; 10 — женское половое отверстие; 11 — брюшная присоска.

В — *Dinosoma apogonis* (Hemiuridae).

1 — ротовая присоска; 2 — половое отверстие; 3 — половой проток; 4 — брюшная присоска; 5 — семенники; 6 — матка; 7 — мочевой пузырь; 8 — кишечник; 9 — желточники; 10 — яичник; 11 — семенной пузырь; 12 — предстательная часть мужского полового протока; 13 — глотка (А — из Кюкенталя, В — по Ямагути).

самом заднем конце тела, а у *Strigeidae* — даже на спинной стороне тела, впереди терминальной выделительной поры.

В очень редких случаях гермафродитизм заменяется у сосальщиков почти полной (*Didymozoonidae*) или полной (*Schistosomatidae*) раздельнополостью (см. подробнее стр. 412).

У партеногенетических поколений Trematodes половая система крайне проста. В спороцистах мы имеем просто скопление партеногенетических яиц в полости спороцисты. У редий эта полость сообщается с внешней средой коротким, иногда мерцательным каналом (рис. 178), так что церкарии выходят наружу через отверстие этого канала.

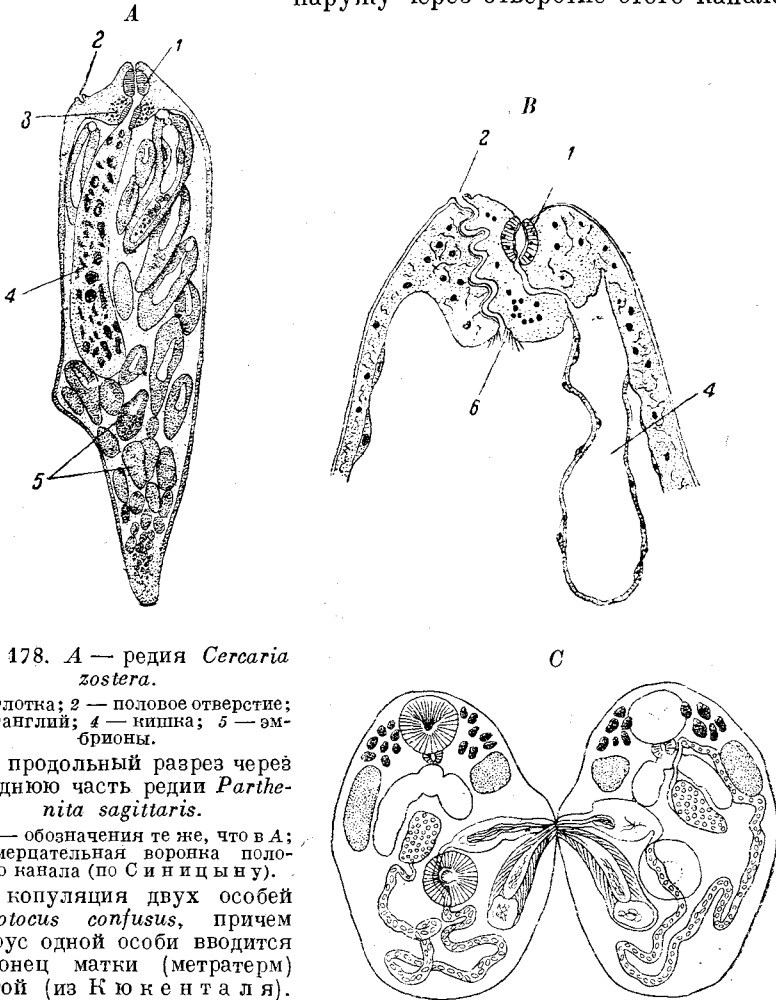


Рис. 178. А — редия *Cercaria zostera*.

1 — глотка; 2 — половое отверстие; 3 — ганглий; 4 — кишка; 5 — эмбрионы.

В — продольный разрез через переднюю часть редии *Parthenita sagittaris*.

1—4 — обозначения те же, что в А; 6 — мерцательная воронка полового канала (по Синицыну).

С — копуляция двух особей *Prosotocus confusus*, причем циррус одной особи вводится в конец матки (метратерм) другой (из Кюкентля).

Итак, у сосальщиков мы имеем половой аппарат большой сложности, устроенный, в общем, по образцу такового турбеллярий. Отдельные черты половой системы (разница в отношении устройства копулятивного органа, в отношении влагалища и Лаурерова канала и т. д.) показывают, что Monogenea и Digenea произошли от турбеллярий независимо друг от друга.

Класс Cestodes

Ленточные черви обнаруживают новые вариации строения того же основного типа половой системы, каким обладают турбеллярии.

Половой аппарат гермафродитен, причем лишь у очень немногих цестод (*Cestodaria*, *Saryophyllaeidae*) он имеется в единственном числе. У громадного большинства ленточных глист, в связи с более или менее явственным расчленением их тела, половой аппарат стано-

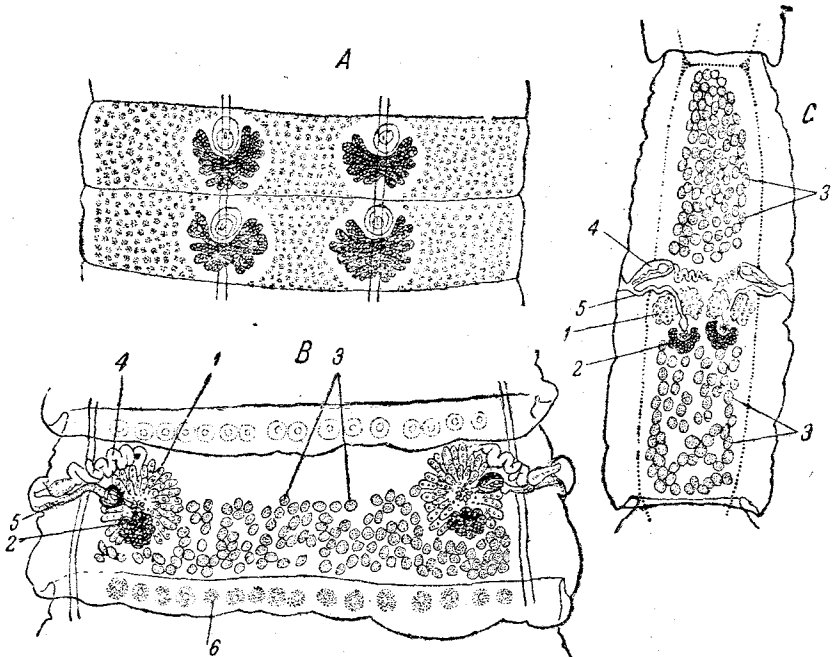


Рис. 179. Членики ленточных глист с удвоенным половым аппаратом. А — *Diplogonoporus grandis* (Pseudophyllidea), два зрелых членика; В — *Moniezia expansa* (Cyclophyllidea); С — *Dipylidium caninum* (Cyclophyllidea).

1 — яичник; 2 — желточник; 3 — семенники; 4 — совокупительный орган и семепровод; 5 — влагаллице; 6 — межчлениковые железы (из К ю к е н т а л я).

вится множественным, повторяясь в каждом членике. Наконец; имеется немало Cestodes (рис. 179), принадлежащих разным группам, у которых происходит умножение половых аппаратов в пределах каждого членика (*Dipylidium*, *Moniezia*, *Diplogonoporus* и др.), причем развиваются в члениках по два латерально расположенных набора половых органов. Каждый набор состоит из приблизительно тех же мужских и женских половых частей, которые имелись у Trematodes.

Женский половой аппарат весьма разнообразен, так что трудно дать общую схему. Двухлопастной яичник, лежащий большей частью близ задней границы проглоттиды, посылает от себя

короткий яйцевод, от которого прежде всего отходит узкое влагалище. Влагалище открывается обычно рядом с мужским протоком в половую клоаку и часто образует на своем пути местное расширение — семеприемник. Между тем яйцевод продолжается за место соединения с ним влагалища, и вместе с желточным протоком впадает в оотип. Желточный проток слагается путем слияния из желточных канальцев меньшего калибра, берущих начало от гроздевидных желточников. Последние либо разбросаны во множестве на протяжении всего членика (*Tetrarhynchidea*) в его периферической паренхиме, либо сосредоточены в виде двух полос по бокам проглоттиды (*Proteocephalus* и др.), либо тесно прилегают к задней стенке членика, находясь позади яичника (*Taeniadae*).

Оотип *Cestodes* слабо выражен и окружен хорошо развитыми скорлуповыми железками. Оотип продолжается в матку, которая в наиболее первичном виде представляет собой более или менее извитой канал, сообщающийся отверстием с внешней средой (*Pseudophyllidea*, рис. 180, редко у *Tetraphyllidea* и *Tetrarhynchidea*). Матка открывается в таких слу-

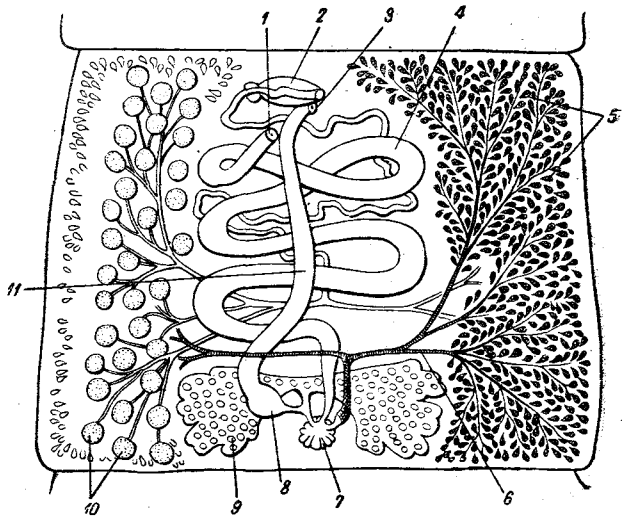


Рис. 180. Членик *Diphyllbothrium latum* с хорошо развитой половой системой.

1 — отверстие матки; 2 — циррусов мешок; 3 — отверстие влагалища; 4 — матка; 5 — желточники; 6 — желточные протоки; 7 — оотип; 8 — семеприемник; 9 — яичник; 10 — семеники; 11 — влагалище (из Кюкенталя).

чаях на плоской стороне члеников. Чаще же матка не имеет наружного отверстия (*Cyclophyllidea*, часть *Tetraphyllidea* и *Tetrarhynchidea*), и тогда яйца выводятся из нее наружу просто разрывом стенок членика или же на нескольких преформированных местах по медиане плоской стороны проглоттиды (многие *Tetraphyllidea* и *Tetrarhynchidea*); у *Cyclophyllidea* первичная форма матки особенно сильно меняется, становясь мешковидной (рис. 181), принимая вид направленного вперед слепого и снабженного боковыми ветвями канала или распадаясь на систему отдельных независимых маточных капсул; каждая капсула содержит одно или несколько яиц.

Наконец, у некоторых *Cyclophyllidea* (*Idiogeninae*, *Paruterinae*) созревающие яйца не остаются в матке или в ее обособившихся участках, т. е. маточных капсулах, но воспринимаются особым *парутерин-*

ным органом (рис. 182, А). Это расположенное впереди матки, резко отграниченное от паренхимы волокнистое образование, внутрь которого яйца постепенно выдавливаются из матки. Иногда парутеринных органов может быть по несколько в одном членике.

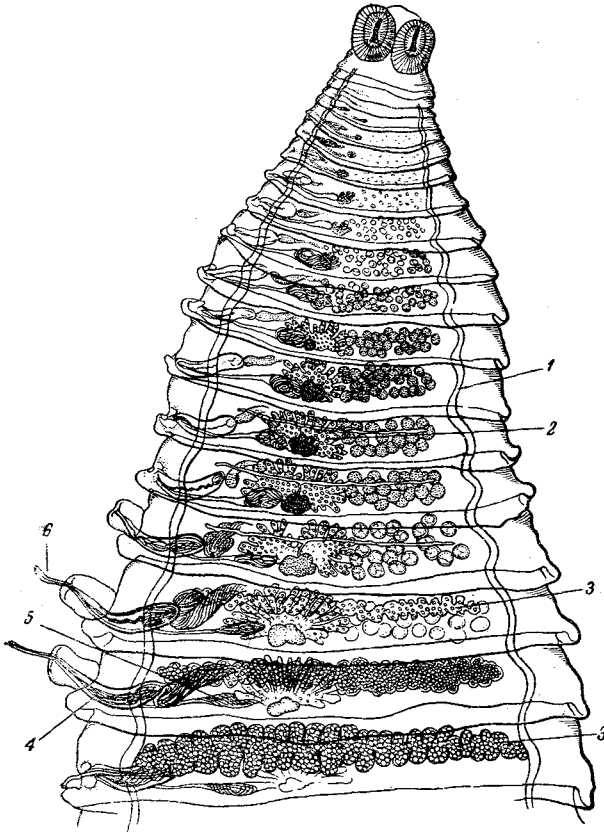


Рис. 181. Цепочка *Paraplocephala mamillana*, состоящая из головки и серии члеников с половой системой на разных стадиях зрелости.

1 — боковой выделительный канал; 2 — яичник; 3 — матка; 4 — циррусов мешок; 5 — семеприемник; 6 — вывороченный наружу циррус (из Кюментала).

Мужская половая система содержит обыкновенно многочисленные фолликулярные семенники, количество которых может достигать 1000 (*Taenia saginata*), лишь в редких случаях это количество понижается до трех (*Hymenolepis*), до двух (*Diorchis*) или даже до одного (*Harporaxis*). Расположение семенников варьирует. У *Tetraphyllidea*, *Tetrarhynchidea*, *Pseudophyllidea* и у *Taeniidae* из *Cyclophyllidea* они лежат впереди яичника, у прочих же *Cyclophyllidea* всегда позади последнего, или же изредка вокруг женской гонады. Семевыносящие каналцы семенников собираются в один, обыкновенно сильно извитой семепровод, который направляется к циррусову мешку, содержащему в себе циррус и одно-

клеточные предстательные железы. Сильно извилистая часть семепровода служит для накопления семени и заменяет собой семенной пузырь, который дифференцирован лишь у весьма немногих цестод. Семепровод обыкновенно сопутствует влагалице: у *Cyclophyllidea*, *Tetraphyllidea* и *Tetrarhynchidea* оба канала открываются на боковом крае членика в половую клоаку. Только у значительной части *Pseudophyllidea* циррус и влагалище открываются на одной из плоских сторон членика, которую произвольно называют брюшной.

Копулятивный орган имеет характер выворачивающегося цирруса, иногда очень короткого, иногда имеющего вид длинной, усаженной шипиками трубки. Циррусов мешок базальным своим концом далеко вдаётся внутрь членика, иногда (например у некоторых *Proteocephaliidae*) почти достигая его противоположного края.

О редких у *Cestodes* случаях перехода к раздельнополости (*Gynandrotaenia*, *Dioicocestus* (см. стр. 412)).

Общее о половой системе плоских червей

Половые железы всех *Platodes* в наиболее примитивном состоянии носят фолликулярный характер. Этот характер сохраняется семенниками у большинства турбеллярий (кроме почти всех *Rhabdosoela*), у наименее измененных паразитизмом *Monogenea* среди сосальщиков и почти у всех *Cestodes*. Женские гонады менее консервативны. Они сохраняют множественный характер лишь там, где не произошло дифференцировки их на собственно яичники (гермарию) и желточники (вителлярии), т. е. у *Polyclada*. У всех прочих *Platodes* совершается олигомеризация гонад до двух или до одной, но не путем атрофии части их, а посредством превращения большей части гонад

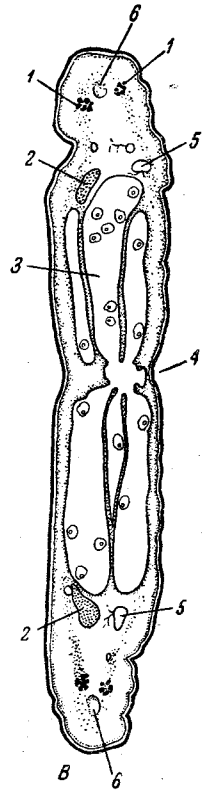
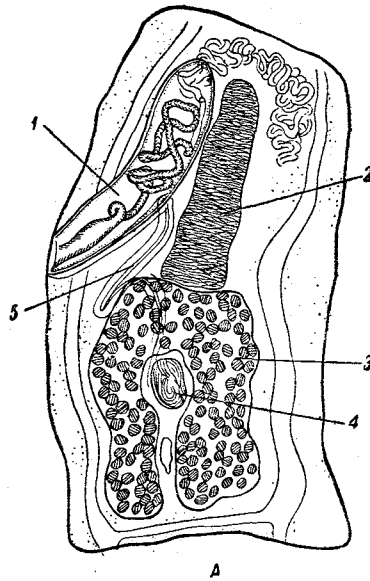


Рис. 182. А — зрелый членик *Idiogenes otidis*. 1 — циррусов мешок; 2 — парутеринный орган; 3 — матка; 4 — семяприемник; 5 — влагалище.

В — поперечный разрез через зрелый членик *Orphio-taenia tonnigi*, обращенный брюшной стороной направо.

1 — желточники; 2 — семенники; 3 — матка; 4 — место будущего прорыва матки; 5 — выделительный канал; 6 — боковой нерв (из Кюкенталя).

в желточники. Желточники большей частью сохраняют фолликулярное строение, хотя во всех группах *Platodes* есть случаи большей или меньшей олигомеризации их. Следует заметить, что некоторые авторы (например *Вгесслау*) склоняются скорее в сторону принятия первичной малочисленности гонад у *Turbellaria*, а *Фухманн* высказывает такое же мнение и о *Trematodes*,

в пользу чего свидетельствует предполагаемое происхождение их от *Rhabdocoela*.

Много споров вызывало установление гомологий между отдельными частями женских выводных путей у различных групп *Platodes*.

Наиболее распространенным является, пожалуй, мнение, выражаемое в нижеследующей табличке:

<i>Turbellaria</i>	<i>Monogenea</i>	<i>Digenea</i>	<i>Cestodes</i>
Влагалище или ductus spermaticus	влагалище	Лауреров канал	влагалище
Женский половой проток (ductus communis)	матка	матка	матка
ductus genito-intestinalis	ductus genito-intestinalis	—	—

Есть, однако, авторы, которые придерживаются иного толкования.

Looss выставляет соображения, по которым матка *Cestodes* соответствует Лаурерову каналу; в пользу этого говорит, например, положение ее отверстия на одной из плоских сторон членика позади отверстия половой клоаки. В таком случае влагалище *Cestodes* гомологично матке сосальщиков, как можно видеть и из того, что оно обычно является спутником мужского полового протока. Вместе с тем Looss, Goto и Odhner находят у *Monogenea* гомолог Лаурерова канала в лице ductus genito-intestinalis.

Вернее, однако, что у *Digenea* матка приняла на себя функцию влагалища, а последнее превратилось в Лауреров канал или даже вовсе исчезло.

Что касается мужских половых путей, то заслуживает внимания большое многообразие копулятивных органов. Копулятивные аппараты разного происхождения имеются даже в пределах одного и того же класса, почему установление гомологий между аппаратами разных групп очень затруднительно. Так, в пределах *Turbellaria* имеются циррусы и пенисы. Среди сосальщиков *Monogenea* обладают пенисом, а *Digenea* — циррусом. Мало того, среди самих *Monogenea* развитие пениса идет в двух направлениях: в сторону образования сложной хитиновой трубки у *Monopisthodiscina* и сосочка с венчиком крючков у *Polyopisthocotylinea*. Дело усложняется еще тем, что даже в пределах одного подотряда *Monopisthodiscina* пенис может быть устроен по обоим, встречающимся у *Monogenea*, типам: у *Dactylogyrus* хитиновая трубка, у *Gyrodactylus* — сосочек с крючками. Таким образом, копулятивный орган *Platodes* обнаруживает большое разнообразие и отсутствие далеко идущих гомологий. Было бы интересно, если бы удалось проследить происхождение сосочковидного пениса *Monogenea* от грушевидных органов турбеллярий.

ПОДТИП NEMATHELMINTHES И ДРУГИЕ ПЕРВИЧНОПОЛОСТНЫЕ ЧЕРВИ

Относящиеся к данной категории группы червей характеризуются раздельнополостью и наличием внутреннего оплодотворения. В остальном половая система разных классов обнаруживает большие различия.

Класс Nematodes

Нематоды, как правило, раздельнополы, причем в большинстве случаев у них наблюдается внешний половой диморфизм. Этот диморфизм касается как размеров, так и формы тела. Самцы мельче самок. Так, например, у *Parascaris equorum* максимальная длина самца 28 см, самки — 37 см, у *Strongylus vulgaris* самец имеет 16 мм, самка — 24 мм длины, у *Trichinella spiralis* самцы — 1,5 мм, самки — 3-4 мм длины. Особенно велико различие в размерах в таких случаях, когда полное разрастание женского полового аппарата начинается лишь после оплодотворения. Так, у ришты (*Dracunculus medinensis*) длина самки достигает 1 м, тогда как длина самца всего 4 см. У паразитирующей в крысах *Trichosomoides crassicauda* сильные различия в размерах приводят к совершенно aberrантным половым отношениям. Карликовый самец живет как бы в качестве паразита внутри половой системы несравненно более крупной самки. Форма тела самки, в общем, является более простой, чем у самца. Задний конец тела самца, функционирующий при копуляции, обнаруживает целый ряд усложнений строения.

Задний конец самки прямой, тогда как у самца он часто бывает загнут на брюшную сторону. Задний конец самца несет особые чувствительные сосочки, отсутствующие у самки. Он может образовывать двукрылую или воронкообразную сумку, способствующую копуляции. Наконец, из анального отверстия самца высовываются особые, характерные для мужского пола совокупительные стилеты, или спикюлы.

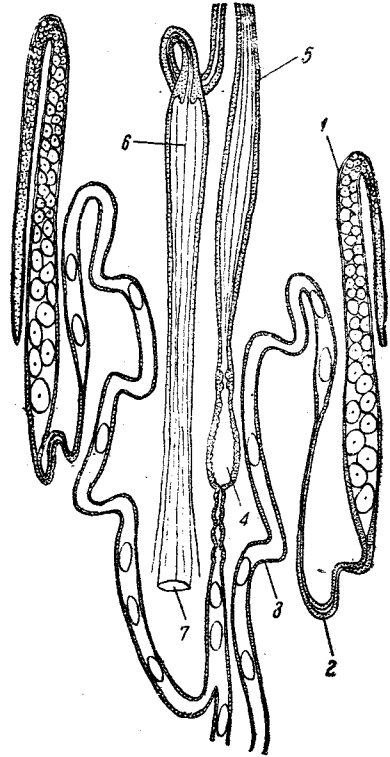


Рис. 183. Женская половая система *Macracis monhystera* (Oxyuridae).

1 — яичник; 2 — яйцевод; 3 — матка; 4 — предматка; 5 — влагалище; 6 — преддверие; 7 — половое отверстие (по Раутеру).

Половая система нематод имеет обыкновенно трубчатую форму; половой аппарат носит характер более или менее длинной трубки, отдельные участки которой имеют разное строение и разную функцию.

Женская половая система. Основное число гонад — одна пара. В виде редких исключений, мы имеем либо уменьшение числа яичников до одного, либо увеличение вплоть до 12. Каждый яичник продолжается в длинную трубку, начальная часть которой

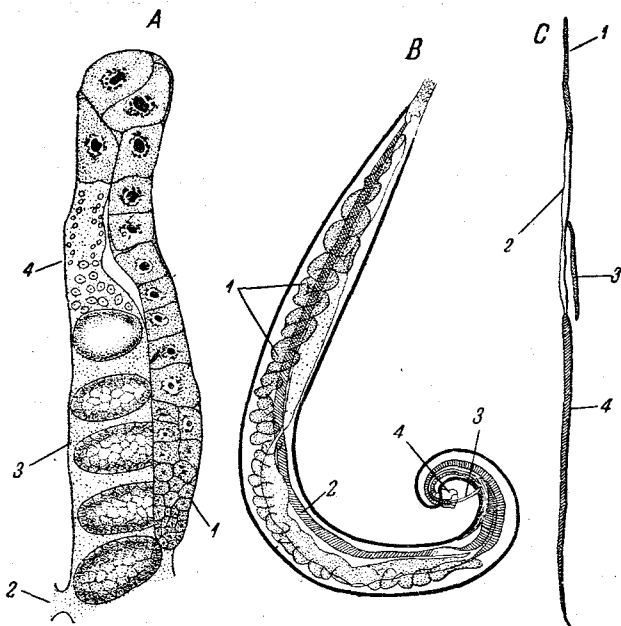


Рис. 184. А — *Rhabditis aberrans*, передняя половая трубка.

1 — зародышевые клетки яичника; 2 — женское половое отверстие; 3 — матка с яйцами; 4 — отдел, отвечающий яйцеводу и содержащий сперму.

В — *Trichuris suis*, вид самца сбоку.

1 — семенник; 2 — кишечник; 3 — спикула; 4 — клоака.

С — *Cylicolaimus*, схема мужской половой системы.

1 — передний семенник; 2 — семепровод; 3 — задний семенник; 4 — семенной пузырь и семисвергательный канал (из Кюкенталя).

представляет собой яйцевод, последующая же — матку (рис. 183). Самое начало яйцевода нередко (например у *Ascaris*) образует легкое расширение — *семенприемник*. Матки сливаются в один общий, значительно более узкий, чем матка, выводной проток, *влагалище*, который открывается наружу на брюшной стороне тела непарным половым отверстием. Положение отверстия весьма варьирует, так как последнее отодвигается либо к переднему концу (например *Proleptus*, *Diocetophyte renale*) или к заднему (например *Dracunculus*), или, наконец, находится в средней части тела (большинство случаев).

Большей частью половая трубка или согнута в виде колена на месте перехода яичника в яйцевод (*Euplata*, *Chromadorata*, часть *Anguillulata*, рис. 184, А) или же (*Monhysterata*, большинство паразитов) яйцевод лежит на одной прямой оси с яичником. Яичник имеет плотное строение, особенно в своей начальной части, которая заполнена массой мелких зачатковых клеток. При наличии двух яичников очень часто, но не всегда, наблюдается такое их положение, что один из них лежит в передней, другой в задней части тела, а свя-

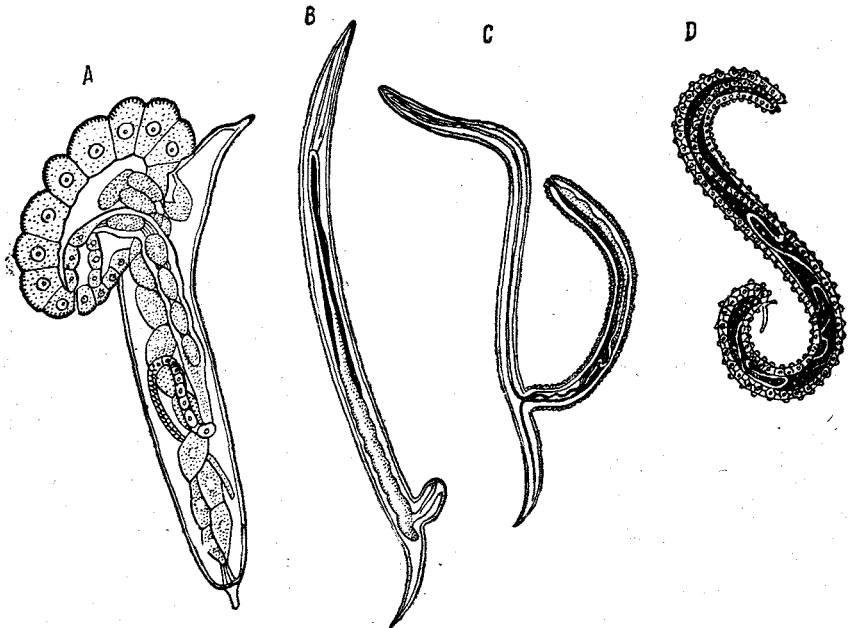


Рис. 185. А — *Atractonema gibbosum*, взрослая самка с вывернутой маткой. В—D — *Sphaerularia bombi*; В — молодая самка с начинающимся выпячиванием матки; С — матка выпятилась и втянула внутрь себя гонады; D — взрослая самка на нижнем конце громадной разросшейся матки (из Ф и л и пье в а).

занные с ними половые трубки сходятся по направлению к среднему отделу тела, где и впадают во влагалище. Интересно, что при редукции одного из яичников может сохраняться рудимент соответственной матки, который в таком случае функционирует в качестве семеприемника. У многих паразитических форм, обладающих большой плодовитостью, половые трубки во всех своих отделах, кроме влагалища, сильно вытягиваются, многократно извиваясь и оплетая собой кишечник.

Паразитический образ жизни приводит иногда к чрезвычайному развитию половой системы. Так, у *Atractonema gibbosum* (рис. 185) наполненная яйцами матка выворачивается из полового отверстия наружу. У *Sphaerularia bombi* матка разрастается столь сильно,

что само животное принимает вид небольшого придатка к огромной заполненной яйцами матке (рис. 185, D).

Мужская половая система чаще женской отстает от парного основного типа, так как у большинства нематод сохраняется лишь один семенник (рис. 184, B). У свободных форм он мешковиден, у паразитических — имеет вид плотной трубки. Если семенников два, то один из них торчит вперед, другой отогнут назад (рис. 184, C), если же один, то сохраняется лишь передний.

Только что описанное расположение двух семенников, равно как и двух яичников у самок, объясняется сильной вытянутостью и суженностью тела нематод, вследствие чего обе гонады не могут разместиться симметрично на одном уровне.

Семенник продолжается в трубчатый половой проток, начальная часть которого несколько вздувается и получает название *семенного пузырька*. Пузырек продолжается в более или менее длинный семепровод, а семепровод — в мускулистый семенозвергательный канал. Последний тянется под кишечником по направлению к заднему концу тела и там открывается снизу в заднюю кишку, так что анальное отверстие служит и для выведения семени. Сперми Nematodes лишены жгутиков и обладают слабым амебодным движением.

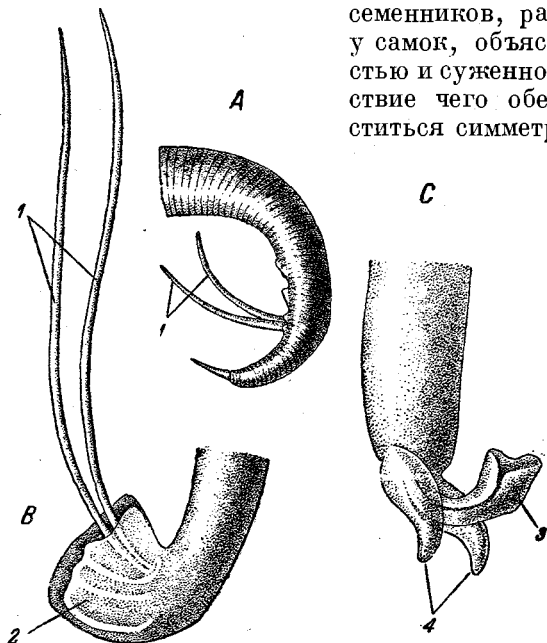


Рис. 186. Мужской половой аппарат Nematodes. A — *Aspidocephalus scoleciformis*; B — *Strongylus longegaginatatus*; C — *Trichinella spiralis*.

1 — спикулы; 2 — половая бурса; 3 — выпяченная клоака; 4 — анальные придатки (из Мейзенгеймера).

Копулятивный аппарат нематод (рис. 186) имеет довольно сложное строение, причем сама копуляция осуществляется отчасти введением половых частей самца во влагалище самки (*иммиссионный тип*), отчасти обхватыванием полового отверстия самки задним концом тела самца. Чаще копуляция происходит соприкосновением половых отверстий, но у целого ряда Strongylata у самца по бокам порошницы развивается сначала две складки кожи, которые постепенно разрастаются в двулопастную сумку, которая служит для обхватывания женского полового отверстия. Обхватывание изолирует половые пути от внешней среды и обеспечивает переход семени

в женскую половую систему. У некоторых форм (*Syngamus trachea*) прикрепление происходит так прочно, что самец и самка неделями остаются вместе, и ранее принимались за двойные уродства.

У *Diocotophymata* на заднем конце тела самца образуется нечто вроде глубокой воронки или колокола-сумки, которой обхватывается половое отверстие самки.

У громадного большинства нематод копуляция облегчается наличием двух спикул, которые закладываются на дне особых спикулярных мешков, лежащих над задней кишкой. Спикулы имеют роговую консистенцию и высовываются из порошницы самца. При копуляции они вводятся в половое отверстие самки и служат для его расширения. Большей частью спикулы парны и симметричны, хотя нередко приобретают асимметричное строение, а иногда (*Capillaria*, *Philometra* и др.) остается всего одна спикула. Спикулы служат у *Nematodes* важным систематическим признаком. Интересно, что иногда (*Ichtyonema*) спикулы принимают желобовидное строение, складываются вместе и служат для проведения семени в женскую систему, иначе говоря выполняют роль *penis*.

У некоторых нематод есть еще добавочное образование, *pylek* (*gubernaculum*) весьма разнообразной формы.

Как разносторонни изменения полового аппарата в пределах одного класса, показывают самцы *Trichinella*, у которых нет ни спикул, ни сумки. Зато у них весь концевой отдел клоаки выворачивается в виде мощного колокола, который целиком вводится во влагалище самки. Иначе говоря, мы переходим у *Trichinella* к империонному копулятивному аппарату.

Движением копулятивного аппарата заведует довольно сложная система мышц: *спикулярные мышцы*, двигающие самими спикулами, и *бурсальные мышцы*; последних может быть до нескольких десятков.

Оплодотворение внутреннее, причем после него яйцо одевается тонкой желточной оболочкой, выделяемой самой яйцевой клеткой. К этой оболочке часто присоединяется вторая, выделяемая половыми путями самки.

У многих *Filariata* желточная оболочка растягивается по мере роста зародыша, и молодая личинка остается заключенной в ней, как в футляре, и может двигаться вместе с ней. Такие личинки носят название микрофилярий.

У ряда нематод яйца способны развиваться без оплодотворения, как это имеет место у многих свободноживущих форм (*Dorylaimus*, *Mononchus*, многие *Anguillulata*). Гермафродитизм встречается у нематод редко, главным образом у некоторых свободноживущих видов (см. стр. 413).

Общее о половой системе нематод. В общем половая система имеет довольно однотипный характер и обладает полным набором наиболее существенных частей полового аппарата, обнаруживая, однако, большую бедность различными дополнительными железами.

Правда, у некоторых нематод найдены одноклеточные или многоклеточные железы, впадающие в семенозвергательный канал, но это очень редкое явление.

Класс Acanthocephala

Скребни раздельнопо-
лы, причем самцы обычно
несколько мельче самок.

Женская поло-
вая система (рис.
187, А, С) устроена сле-
дующим образом: типич-
ные парные яичники бы-
вают только у молодых
самок и лежат внутри так
называемого лигамента,
пересекающего полость
тела в продольном направ-
лении. По мере роста жи-
вотного яичники распада-
ются на кучки яиц (яйце-
вые комки), прорывающие
лигамент и плавающие в
полости тела. Яйца опло-
дотворяются, еще входя в
состав яйцевых комков, а
затем отрываются от них
и постепенно попадают в
выводной аппарат. Послед-
ний состоит из маточного
колокола, двух узких
яйцеводов, матки и влага-
лица, открывающегося на
заднем полюсе тела. Мат-
очный колокол имеет ши-
рокое переднее входное
отверстие, два маленьких
задних, ведущих в яйце-
вод, и спинное. Колокол
совершает плотательные
движения и захватывает
яйца и яйцевые комки из

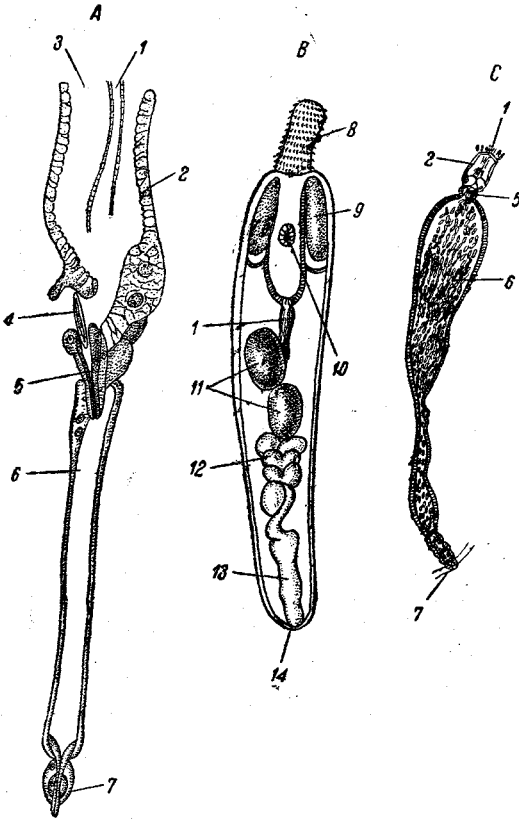


Рис. 187. Половая система Acanthocephala. А — женский половой проток скребня; В — схема строения самца *Acanthocephalus*; С — женские половые органы *Bolbosoma balaenae*. 1 — лигамент; 2 — маточный колокол; 3 — переднее отверстие колокола; 4 — спинное отверстие колокола; 5 — яйцевод; 6 — матка; 7 — женское половое отверстие; 8 — хоботок; 9 — лемниск; 10 — ганглий; 11 — семенники; 12 — цементные железы; 13 — половая бурса; 14 — мужское половое отверстие (А — по Кайзеру, изменено, В — из Догеля, С — по Мейеру).

полости тела. Только зрелые яйца, принявшие узкую, веретеновидную форму, проходят через яйцеводы в матку. Яйцевые комки возвращаются через достаточно широкое спинное отверстие колокола в полость тела. Таким образом, колокол служит для сортировки половых продуктов. Матка имеет вид широкой объемистой трубки, а влага-

лице коротко и слабо развито соответственно малым размерам мужского копулятивного сосочка самцов скребней. Итак, у скребней происходит отрыв полового протока от яичников и, в соответствии с этим, выработка особого участка яйцевода, маточного колокола, служащего для захвата, сортировки и дальнейшего препровождения яиц.

Мужская половая система (рис. 187, В). Самец имеет два овальных семенника, расположенных один за другим или несколько наискось. Они посылают от себя по семепроводу, которые сливаются в общий семеизвергательный канал. В этот канал впадает разное, но определенное количество (чаще всего шесть) одноклеточных цементных желез, секрет которых служит для замыкания женского полового отверстия после совершившейся копуляции. Число желез служит для некоторых родов скребней хорошим систематическим признаком. Так, например, у рода *Leptorhynchoides* из кишечника осетровых имеется восемь цементных желез.

Конец семеизвергательного канала открывается в объемистое выпячивание заднего конца тела, *половую сумку* (*bursa*), которая при копуляции выворачивается в виде колокола, обхватывающего задний конец тела самки. На дне сумки имеется небольшой сосочек — *repis*. У рода *Corynosoma* действие сумки усиливается тем, что ее внутренняя поверхность усажена загнутыми крючками. Это остатки общего крючкового покрова тела, но получившие специально совокупительное значение, как показывает отсутствие крючков на заднем конце самок *Corynosoma*. Задний конец тела копулировавших самок одет колпачком буроватого вещества — секрета цементных желез. В тех редких случаях (*Macracanthorhynchus*, *Oncicola* и др.), когда скребни обладают протонефридиями, последние открываются в протоки половой системы.

Классы Rotatoria, Gastrotricha, Kinorhyncha

Половой аппарат этих мелких первичнополостных червей до известной степени сходен, хотя у каждой группы и имеются некоторые особенности. Все эти формы, кроме части Gastrotricha, раздельнополы, причем коловратки обладают резким половым диморфизмом.

Половые железы (рис. 188) в основном имеют парный характер, хотя у большинства Rotatoria и некоторых Gastrotricha обе гонады могут сливаться воедино. Такое слияние легко доказывается у коловраток тем, что в непарной половой железе отряда Monogononta имеется восемь ядер желточного синцития, а в парных железах отрядов Seisonidea и Bdelloidea — всего по четыре. У коловраток яичник более сложного строения, чем у других классов, так как состоит из двух частей: собственно яичника, или гермария, и желточника. Яичник коловраток представляет собой синцитий с постоянным для каждого вида числом ядер. К яичнику тесно прилегает синцитиальный же желточник, причем оба они окружены

тонкой общей оболочкой. Как сказано, число ядер в желточнике у разных коловраток варьирует: 4, 8, 32 (*Asplanchna*), сотни (*Acyclus*).

Выводной аппарат яичников имеет вид коротких трубок, составляющих непосредственное продолжение гонад. Яйцеводы остаются на всем протяжении парными лишь у *Kinorhyncha*, где они открываются самостоятельными отверстиями на тринадцатом зоните у заднего конца тела.

У коловраток и гастротрих, даже при парности гонад, яйцеводы сливаются воедино и открываются в особое впячивание покровов — клоаку (у *Rotatoria*) или в совокупительную сумочку (*Gastrotricha*).

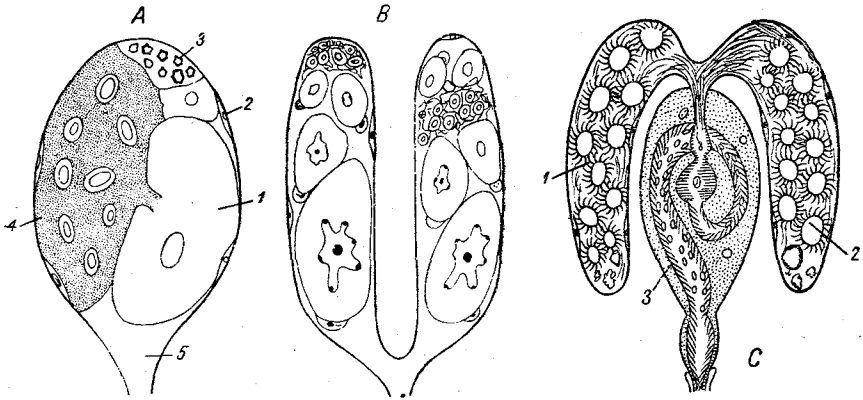


Рис. 188. Половой аппарат *Rotatoria*.

А — женская система *Monogononta*; В — женская система *Digononta*. 1 — яйцо; 2 — оболочка гонады; 3 — яичник; 4 — желточник; 5 — яйцевод. С — мужской половой аппарат *Seisonidea*. 1 — живчики, сидящие на особых клетках — цитофорах (2); 3 — семяпровод (из Зенкевича).

У живородящих коловраток (*Asplanchna*) яйцевод функционирует в качестве матки.

Коловратки характеризуются резким половым диморфизмом. Их карликовые самцы появляются только в периоды полового размножения и для многих коловраток, например для целого отряда *Vdelloidea*, пока вообще неизвестны.

В редких случаях (*Proales*) самцы отличаются от самок лишь меньшими размерами и некоторой редуцией кишечника. Гораздо чаще у самцов наблюдается далеко идущая редукция ряда органов. Сильно редуцируется нога, коловращательный аппарат, а в особенности пищеварительная система. Исчезает рот, глотка с жевательным аппаратом и желудочные железы. У самцов сидящих видов (*Stephanoceros* и др.) сильно изрезанные края коловращательного аппарата сглаживаются, а передний конец тела приобретает вид простого мерцательного купола. В выделительной системе большей частью (кроме *Asplanchna*) исчезает мочевой пузырь, а иногда (*Pedalion*

и др.) протонефридии исчезают, повидимому, целиком. Наиболее сильно редуцированные самцы (*Polyarthra*, *Triarthra*) достигают всего 40—50 μ длины.

Семенник у *Rotatoria* один (кроме *Seisonidea*, где их два); он сообщается при помощи мерцательного выводного протока с наружной средой на заднем конце тела. Конец канала большей частью кутикюляризован и может выщипываться и выщипываться, образуя подвижный пенис (рис. 189). Интересно, что общее число живчиков очень ограничено, по *White* у не превышает 300. Таким образом, здесь число сперматозоидов более или менее отвечает числу микрогамет, которые образуются из одной мужской генеративной клетки у *Volvox*.

ПОДТИП ANNELIDES

Половая система сегментированных целомических червей в своем исходном примитивном виде отличается большой простотой, как это мы видим у *Polychaeta*. У более или менее специализированных форм, каковы *Oligochaeta* и *Hirudinea*, половая система усложняется, причем у пиявок даже вырабатывается настоящее внутреннее оплодотворение.

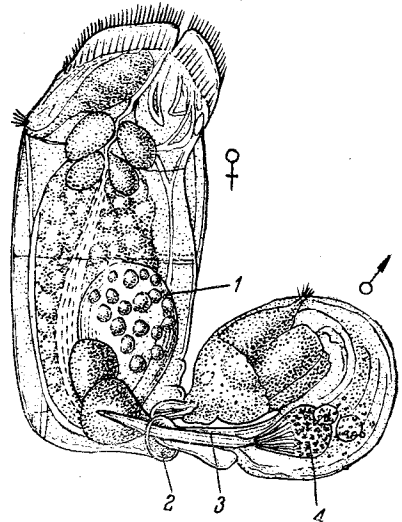


Рис. 189. Копуляция у коловратки *Diglena catellina*.

1 — яичник; 2 — отверстие влоани самки; 3 — копулятивный орган самца; 4 — семенник (по Веберу).

Классы *Polychaeta* и *Oligochaeta*

Наиболее примитивные отношения наблюдаются у *Polychaeta*, где выводными протоками для половых продуктов служат метанефридии (типа нефромиксиев).

Исходной формой расположения гонад у всех *Polychaeta* следует признать наличие пары гонад в каждом сегменте, начиная с первого посторального, причем гонады возникают за счет лежащих в самом перитонеуме или под ним первичных половых клеток, или нецитов. При размножении нецитов возникают местные набухания перитонеального эпителия (рис. 190), которые и образуют гонады. Чаще всего гонады лежат латеро-вентрально, у основания параподий, хотя положение гонад внутри сегмента варьирует.

Однако уже у первичных кольчатых червей (*Archannelides*) половая система не вполне подчиняется описанной схеме. Например у *Protodrilus*, по данным *Заленского*, зачатки гонад имеются,

правда, во всех сегментах, но в передних 12 они никогда не достигают половой зрелости. Иначе говоря, червь разделяется на передний бесполой и задний половой участки. У других *Polychaeta* область распространения в теле гонад все более и более суживается.

Так, возьмем группу довольно примитивных *Polychaeta*, а именно *Capitellidae*. Гонады развиваются у них только в заднем, или абдоминальном, отделе; в переднем, торакальном, отделе только последние 1—2 сегмента несут стерильные зачатки гонад. О семенниках даже трудно говорить, ибо их зачатки, не успевая сформироваться, отрываются, и половые продукты доделывают свое развитие в полости тела. Гонады развива-

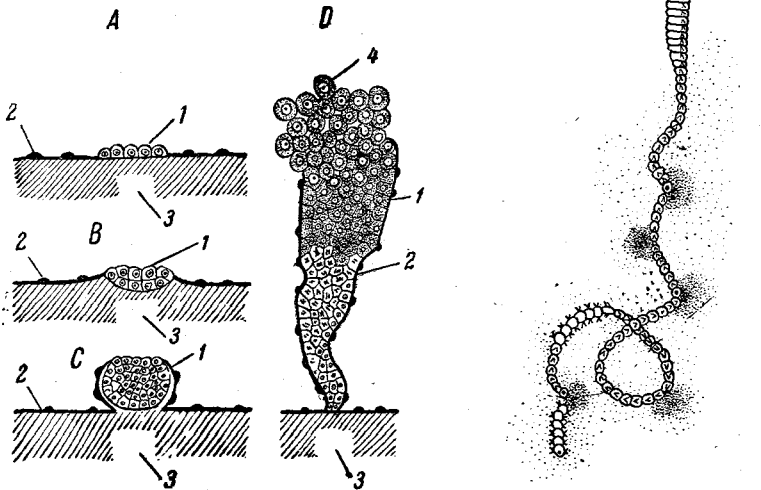


Рис. 190. *A — D* — схема строения и развития яичника *Amphitrite rubra*. 1 — развивающийся из перитонеума (2) яичник; 3 — стенка тела; 4 — отрывающиеся яичника зрелые яйца.

E — Eunicis fucata, или червь палоло, опоражнивающий свои половые продукты в окружающую воду. (*A — D* — по Э. Мейеру, *E.* — из Мейзенгеймера).

ются у *Capitellidae* либо на стенке нижнего отдела целома, на так называемой *Genitalleiste*, либо (у *Dasybranchus*) на продольном брюшном мезентерии.

У других *Polychaeta* гонады развиваются на мезентериях, на септах, на перитонеуме кровеносных сосудов. При этом перитонеум сильно разрастается. Преимущественное развитие гонад в задней половине тела — явление, широко распространенное у *Polychaeta* и ведущее у некоторых форм к эпитокии, т. е. к отделению задней части тела, в виде особого полового индивида, от передней бесполой кормилки.

Большинство *Polychaeta* раздельнополо, но некоторые формы гермафродитны. При этом гермафродитизм бывает спорадическим

(*Ophryotrocha*, *Nereis dumerili*) или же постоянным (*Hesion*e, *Lycastes*, *Spirorbis*, *Protula*, *Amphicore* и др.). Обычно яичники лежат в передних, семенники в задних абдоминальных сегментах. Впрочем, у *Hesion*e, *Tyrrhena* и *Sabella* каждая гонада гермафродитна. Очень любопытные отношения показывает *Syllis coruscans*, у которого сначала можно отличить переднюю темную женскую часть и задний мужской отдел. Но позднее задняя часть отделяется и становится самостоятельным животным, так что червь делается однополом.

Выведение половых продуктов совершается обычно у Polychaeta через метанефридии, либо через обыкновенные, либо через специфически измененные. Однако такие отношения носят, повидимому, вторичный характер. Исследования G o o d r i c h и других позволяют предполагать, что у предков Polychaeta на каждый сегмент приходилось две пары независимых каналов: пара протонефридиев с соленоцитами и пара коротких *половых воронок*, т. е. половых протоков. В таком виде отношения в настоящее время нигде не сохранились. Известное приближение к этой картине имеется у Capitellidae, где в некоторых сегментах, наряду с половыми воронками, мы находим парные нефридии, но не закрытые, а с небольшой воронкой, или нефростомом на внутреннем кольце. Половые воронки имеют вид сплюсненной с боков урны, или колокола, и открываются у передней границы соответственных сегментов, по боковой линии тела на особых бугорках. Воронки выстланы внутри мерцательным эпителием, а снаружи одеты перитонеумом. Бугорки у самок во время периода размножения сильно выдаются, разбухая, вследствие развития в них железистых клеток (сравни clitellum Oligochaeta). Воронки имеют различное распределение. У *Capitella capitata* половые воронки есть лишь в восьмом торакальном членике, у *Notomastus lineatus* в 9—12-м торакальных, у *N. benedeni* — во 2—6-м абдоминальных сегментах, у *Dasybranchus* — в 13—14-м торакальных и в 1—50-м абдоминальных сегментах.

У *Dasybranchus* во всех сегментах с половыми воронками имеются и не зависящие от них нефридии, у многих *Notomastus* половые воронки одним своим крылом приходят в связь с нефростомом нефридия. У *Capitella* в единственном несущем воронку сегменте нефридии отсутствуют. E i s i g находил половые воронки у обоих полов набитыми семенем, что говорит в пользу их функционирования у самцов в качестве семенного пузырька, у самки — в качестве приемника.

У ряда Polychaeta половые воронки теряют собственное наружное отверстие и прирастают сбоку к протонефридиальным каналам (Goniadidae, Phyllodocidae). Еще чаще при таком прирастании протонефридиальная ветвь с соленоцитами атрофируется, и тогда половая воронка служит как бы надставкой к чуждому ей по происхождению протонефридиальному выводному каналу.

Наконец, может получиться еще одна комбинация. Протонефридий сохраняет типичный протонефридиальный характер или полу-

чает на конце маленький нефростом, а половая воронка утрачивает наружное отверстие и превращается в пластинчатый или веерообразный «ресничный орган» (*Glyceridae*, *Nephtyidae*).

Ясно, что в тех случаях, когда половые воронки самостоятельны и снабжены отверстием, половые клетки выводятся через них, и мы имеем перед собой настоящие *половые протоки*, т. е. яйцеводы или семепроводы. Там, где половые воронки сохраняют сообщение с внешней средой, прирастая к протонефридиальному каналу, половые продукты выводятся опять-таки через них, но половые протоки уже получают двойственную функцию: о них можно говорить, как о *мочеполовых каналах*. При превращении половых воронок в ресничный орган черви, обладающие замкнутым внутри протонефридием,

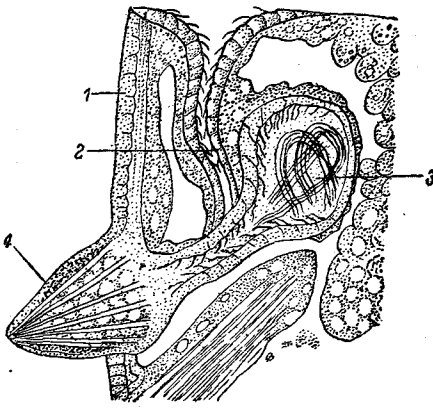


Рис. 191. Часть мужского полового сегмента *Saccocirrus papilloecus*.

1 — стенка тела; 2 — нефридий; 3 — семенной пузырь; 4 — выпячивающийся копулятивный орган (penis) (по Гудричу).

опоразнивают половые клетки разрывом стенок тела, тогда как виды, у которых нефридий снабжен нефростомом, используют для этого нефридий. Здесь, следовательно, для выведения половых продуктов служит *мочевой канал*, принявший на себя новую функцию. Следует заметить, что не всегда осуществляется тот путь, который теоретически возможен. Так, у *Protodrilus*, обладающих открытиями в целом нефридиями, через них выводятся лишь живчики; у самок же половые сегменты так набиваются яйцами, что стенки тела лопаются, и яйца выводятся наружу.

Лишь в очень редких случаях, как у архианнелиды *Di-*

nophilus, задняя пара нефридиев, повидимому, прирастает к семенникам самца, образуя семепроводы с вздутиями — семенными пузырьками. Итак, у *Polychaeta* функции выведения половых клеток переходят в конце концов к нефромиксиям или даже к чистым нефридиям.

Наконец, некоторые представители *Polychaeta* из сем. *Capitellidae*, лишенные половых протоков, опоразнивают половые клетки наружу через местные разрывы стенки тела. В пределах группы *Polychaeta*, в виде редких исключений, можно обнаружить и первые шаги, ведущие к выработке внутреннего оплодотворения.

Наиболее простые отношения этого рода имеются, например, у *Saccocirrus* (рис. 191). Простота заключается в слабом развитии копулятивных приспособлений, а также в том, что половые протоки самца и самки устроены весьма однотипно. У обоих полов это слабо видоизмененные метанефридии. У самца метанефридий образует

местное расширение (*vesicula seminalis*) и открывается на вершине небольшого конического сосочка, стенки которого богаты железистыми клетками. Аналогичные расширения метанефридиев самки играют роль семеприемников (*resertaculum seminis*). Сосочки многих сегментов самца одновременно вводятся в метанефридиальные отверстия самки и осуществляют внутреннее оплодотворение. Так же, приблизительно, дело идет у некоторых *Hesionidae*, например у *Microphthalmus*.

Половое размножение *Polychaeta* происходит так, что как самцы, так и самки опоражнивают свои половые продукты в окружающую воду, где и протекает оплодотворение яиц и дальнейшее их развитие. Исключения из этого правила редки. Так, среди бродячих *Polychaeta*, а именно у некоторых *Syllidae* (*Sphaerosyllis*, *Pionosyllis* и др.) яйца рядами приклеиваются к боковым поверхностям половых сегментов или кучками пристают к циррам параподий и остаются в таком положении вплоть до полного развития зародыша. В другом семействе, у *Polynoe cirrata*, яйца, окруженные густой слизью, тысячами помещаются под элитрами на спинной стороне животного. Наконец, у некоторых *Serpulidae*, например *Spirorbis*, одна из превращенных в жабры палпы может испытать дальнейшую специализацию и превратиться в выводковую капсулу.

У довольно многих *Polychaeta Errantia* ко времени полового размножения животные испытывают более или менее значительные изменения, примером чего могут служить так называемые *эпитокные* формы *Nereidae* и *Syllidae*. Модификации подвергаются плодущие сегменты, которые в виде *эпитокной части* резко отличаются от остального *атокного участка* животного. Эпитокной становится обыкновенно задняя половина червя, причем ее изменения сказываются в более сильном развитии параподий и щетинок, в сильной рудиментации кишечника, цветовых отличиях и т. д. Увеличение глаз и превращение параподий в весла связано с переходом к планктонному образу жизни половозрелых стадий. Модификации могут быть столь сильными, что половозрелые эпитокные особи в прежнее время считались за самостоятельные роды: эпитокная *Heteronereis* для рода *Nereis*, *Heterosyllis* для рода *Syllis* и т. д. При этом мужские и женские особи видоизменяются в несколько разных направлениях, результатом чего является половой диморфизм эпитокных особей.

У части видов *Nereis* и у *Dodecaceria concharum* эпитокния сочетается с гетерогонией, т. е. чередованием различно усроенных поколений. А именно у таких полихет различают две половозрелых формы, одну донную, неизмененную, и другую планктонную, эпитокную. Особенно сложен жизненный цикл *Platynereis dumerili* (рис. 192), по исследованиям Н е т р е л м а н н. У этого вида имеется прежде всего ползающая атокная форма, которая может размножаться, не обнаруживая полового диморфизма, в атокном же состоянии и дает ползающих личинок.

Однако та же форма может давать начало и планктонным личинкам, из которых возникают два сорта эпитокных форм: либо

короткие *Heteronereis*, либо длинные *Heteronereis*. Из яиц этих форм могут, повидимому, снова формироваться атокные экземпляры. Здесь, следовательно, мы имеем комбинацию трех разных поколений: атокного и двух эпитокных.

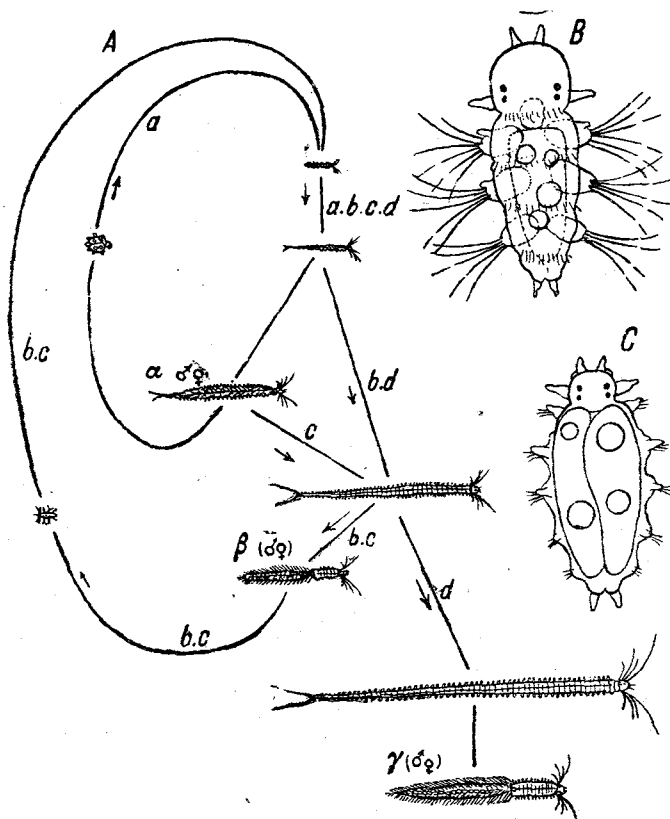


Рис. 192. А — жизненный цикл *Platynereis dumerili*.

α — атокная форма типа *Nereis*; β — малая форма типа *Heteronereis*; γ — большая форма типа *Heteronereis*. Ход развития: а — с неридогенной ползающей личинкой, выходящей из отложенных в жилой трубке яиц; b — с планктогенной личинкой, выходящей из отложенных в планктоне яиц; с — диссогония, т. е. двукратное половое размножение, сначала в атокной (α) стадии, затем в стадии малой *Heteronereis* (β); d — развитие, дающее большую форму *Heteronereis* (γ). Судьба происходящих от нее планктонных личинок еще неизвестна, но, вероятно, такова же, как в b.

В — планктогенная личинка с тремя дефинитивными сегментами;
С — неридогенная личинка с четырьмя сегментами (из Гемпельмана).

От эпитокных форм, целиком переходящих в планктонное состояние при наступлении половой зрелости, можно перейти к таким видам, у которых задний, приспособленный к плаванию, эпитокный отдел отрывается от переднего, всплывает и рассеивает половые продукты. Передний участок остается на дне и, вероятно, регенери-

рует оторвавшиеся сегменты. Сюда относится ряд видов *Eunice* (рис. 193), в том числе знаменитый «палоло» Тихого океана, эпитокные участки которого периодически в громадных количествах поднимаются со дна и роятся в поверхностных слоях воды.

Наконец, у многочисленных видов семейства Syllidae отрывание эпитокного участка тела превращается в процесс бесполого размножения. На границе атокного и эпитокного участков передний конец заднего отдела развивает посредством преждевременной регенерации зачаток мозга, глаза, антенны и пальцы. Таким образом, отрывающийся впоследствии эпитокный участок получает характер самостоятельной эпитокной особи (*Autolytus cornutus*, рис. 193 и др.). Такой процесс бесполого размножения, приводящий к образованию половых особей, иногда обозначают особым термином *шизогамии*. Процессы шизогамии обнаруживают у Syllidae большое разнообразие. Так, у *Autolytus longeferiens* атокный червь не только отделяет от себя терминальным почкованием половые особи двух сортов (мужские и женские), но впоследствии и сам развивает на себе характерные плавательные щетинки и переходит в эпитокное состояние. У *Myrianida fasciata* (рис. 194) и *Autolytus prolifer* атокная особь последовательно отпочковывает за счет своего заднего конца целую цепочку (до 29 штук) маленьких половых особей, которые лишь впоследствии отрываются от атокного животного. Наконец, у *Syllis ramosa*, живущей в губках, половые почки вырастают от атокной особи в стороны под прямым углом, а у *Trypanosyllis misakiensis* на заднем конце образуются целые букеты маленьких, лишенных кишечника дочерних особей, которые представляют собой половые индивиды. Все эти разнообразные картины являются вариациями одной и той же темы, а именно эпитокного образования половых особей.

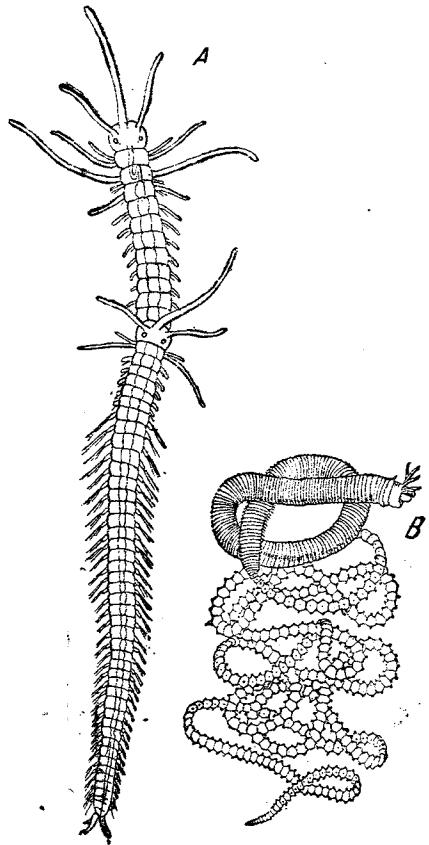


Рис. 193. А — *Autolytus cornutus*, особь, находящаяся в состоянии деления; В — *Eunice viridis*, тихоокеанский «палоло»; за широкой передней атокной частью животного следует узкая эпитокная, которая и представляет собой так называемого «палоло» (из К ю к е н т а л я).

Половая система *Oligochaeta* обладает многими особенностями, первая из которых заключается в гермафродитизме всех малощетинковых червей. Гонады сосредоточиваются у *Oligochaeta* в небольшом числе сегментов. Чаще всего имеется одна пара яичников и две пары семенников, число которых иногда (*Lamprodrilus satyriscus*) может, однако, возрастать до четырех пар. Половые железы

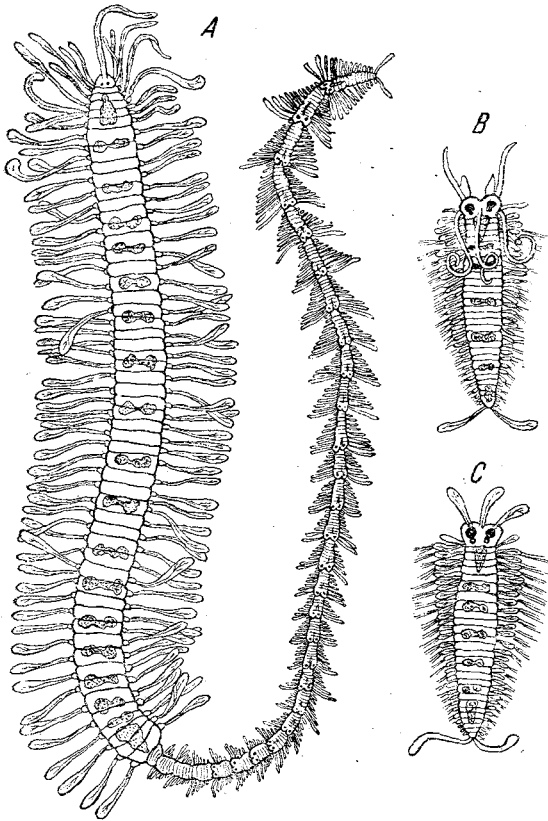


Рис. 194. *Myrianida fasciata*. А — основная особь с образующимися за ее счет 29 дочерними половыми зооидами; В — мужская половая особь; С — женская половая особь (из Кюкенталя).

представляют собой такие же разрастания перитонеального эпителия, как и у *Polychaeta*. Большой частью каждая пара гонад содержится целиком в одном сегменте, но у *Agriodrillus* семенники разрастаются из своего сегмента в несколько последующих.

Для более конкретного представления о половой системе целиком рассмотрим сначала такую дождевых червей (рис. 195) с тем, чтобы позднее заняться наблюдаемыми от общей схемы отклонениями. На 10-м и 11-м сегментах тела червя залегают две пары семенников. Образующиеся в них, но еще не вполне сформированные живчики поступают в особые семенные мешки. Это мешковидные объемистые выпячивания перитонеального эпителия, прикрывающие собой семенники. Мешки служат местом, где живчики созревают и накапливаются. Против

каждого семенника имеется по мерцательной воронке, которые продолжают в выводные протоки. Оба протока каждой стороны соединяются в один семепровод, открывающийся на брюшной стороне 15-го сегмента.

Женская половая система состоит из одной пары яичников в 13-м сегменте и двух коротких ворончатых яйцеводов, наружные отверстия которых лежат на 14-м сегменте. Кроме того, к женской системе

относятся еще две пары глубоких кожных впячиваний, или ямок, на брюшной стороне 9-го и 10-го члеников. Эти ямки, не имеющие никакого сообщения с полостью тела, служат в качестве семеприемников при перекрестном оплодотворении.

Наконец, косвенное отношение к половой системе имеют еще многочисленные кожные железы, образующие на поверхности тела

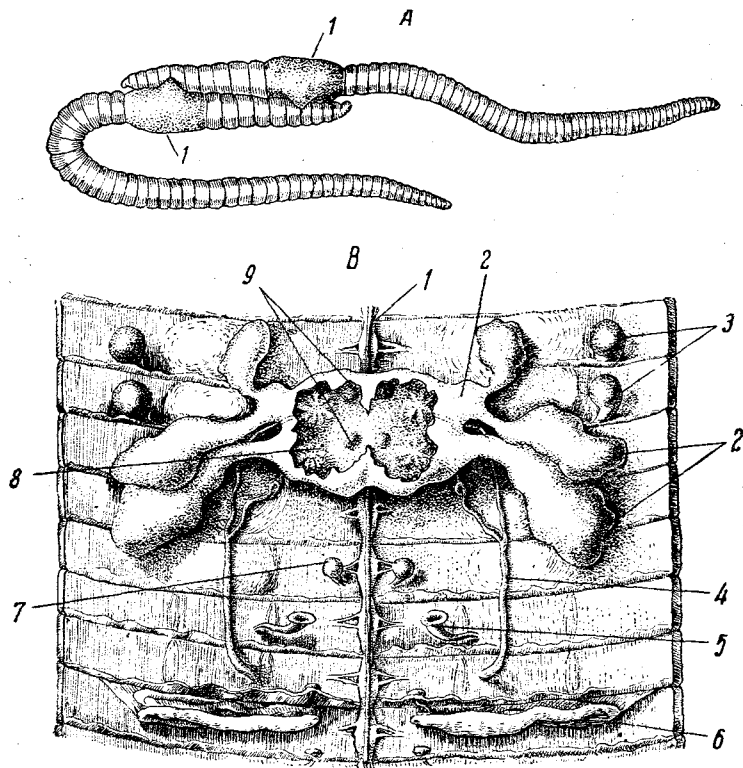


Рис. 195. А — пара копулирующих дождевых червей.

1 — поясок (clitellum).

В — половой аппарат дождевого червя.

1 — червная цепочка; 2 — семенные мешки; 3 — семеприемники; 4 — семепроводы; 5 — яйцеводы; 6 — нефридии; 7 — яичники; 8 — воронки семепроводов; 9 — семенники (из Ж а м а).

на протяжении 31—35-го сегментов кольцевидное утолщение — поясок (clitellum). Они выделяют слизь, которая окружает дождевых червей во время копуляции и служит потом для образования яйцевого кокона. Оплодотворение перекрестное, причем два животных прикладываются брюшными сторонами, будучи обращены головами друг другу навстречу. Слизь, выделяемая поясками червей, одевает тело обоих червей одновременно в виде двух футляров, или муфт. Под защитой муфты семя движется по особым временно обра-

зующимся продольным кожным бороздкам к наружным отверстиям семеприемников партнера. После захвата семени семеприемниками черви резким толчком отрываются друг от друга, оставляя пустую муфту. Откладка яиц и самое оплодотворение их имеют место значительно позже. Червь выделяет вокруг средней части своего тела слизистую муфту, в которую и откладываются яйца. Затем муфта сдвигается с червя прочь через его головной конец. Во время прохождения муфты мимо 9-го и 10-го сегментов семеприемники выдавливают в муфту находящееся в них чужое семя, которым яйца и оплодотворяются. Наполненная яйцами муфта смыкается на обоих концах, уплотняется и превращается в пергаментный яйцевой кокон.

Переходя к оценке половых протоков у *Oligochaeta*, вообще следует сказать, что они построены по типу нефридиев, а у древнейших олигохет сем. *Aeolosomatidae* даже несомненно являются мета-нефридиями, несколько изменившими свою функцию.

Семепроводы начинаются мерцательной воронкой, отвечающей нефростому, и продолжают в мерцательный же канал, который открывается в следующем за семенниками сегменте. Так обстоит дело в более примитивных случаях — у *Archiloligochaeta* по *Mischaelson*. У многих других олигохет происходит смещение выводного отверстия, причем это смещение может происходить либо впереди — и тогда весь семепровод целиком лежит в сегменте семенников (*Lumbriculidae*) или же назад (например у *Lumbricidae*).

У *Lumbriculidae*, соответственно с увеличением числа семенников, число семепроводов тоже возрастает до двух, реже трех и даже четырех пар. Нередко в пределах того же семейства наступает частичное слияние обоих семепроводов каждой стороны, dochодящее даже до полного исчезновения одной пары их. Повидимому, результатом подобного слияния являются и семепроводы дождевых червей (*Lumbricus*) с двумя парами воронок (рис. 195).

Иногда (*Phraeoryctes*) семепроводы открываются прямо на поверхности тела, но чаще в небольшое впячивание покровов — преддверие. Нередко вдающийся в преддверие конец семепровода пронизывает небольшой пенис весьма разнообразного устройства. Сравнительно слабое развитие пениса, наряду с его большим разнообразием говорят, нам думается, о том, что пенис *Oligochaeta* представляет собой новообразование, возникшее независимо у различных членов этой группы. Пенис может быть втяжным и не втяжным, чисто мускульным и снабженным хитиновой трубочкой и т. д. С концом семепроводов связаны особые предстательные железы.

Женские протоки, или яйцеводы, в общем, тоже удерживают форму нефридиев. Они короче семепроводов и, начинаясь воронкой в одном сегменте, открываются наружу в следующем. Оба яйцевода могут испытывать значительные осложнения, особенно в сем. *Eudrilidae*; на них получают особые выпячивания, или семенные кармашки и т. д.

Распределение частей полового аппарата в теле червя обнаруживает у различных *Oligochaeta* некоторые

интересные закономерности, вскрытые Michaelson. В общем, можно сказать, что по направлению от более древних и примитивных форм к более новым и специализированным происходит перемещение половых органов и их протоков из более передних сегментов тела в более задние (рис. 196). Так, у самых примитивных семейств группы Archiologochaeta а именно у Aeolosomatidae и Naididae весь комплекс половых органов, т. е. семенники, яичники, их протоки и семенные мешки, сосредоточены в 5—7-м сегментах тела. У Enchytraeidae (то же из Archiologochaeta) семеприемники остаются в 5-м сегменте, но прочие органы лежат в 11—13-м сегментах. У Tubificidae (то же из Archiologochaeta) уже весь половой комплекс помещается в 10—12-м сегментах.

Дальнейшее отступление полового комплекса кзади мы находим у менее примитивного подотряда Neoligochaeta. Так, среди них у видов семейства Lumbriculidae расположение полового аппарата таково же приблизительно, как у некоторых Archiologochaeta, а именно он лежит с 10 по 13-й сегмент. Но у Phraeogryctidae все основные части полового аппарата (кроме семеприемников, находятся уже в 10—14-м сегментах, у Lumbricidae в 10—15-м сегментах, а у Acanthodrilidae даже в 10—18-м члениках, вследствие сильного отодвигания назад мужских половых отверстий. Вместе с тем, у некоторых семейств Neoligochaeta половой аппарат вторично несколько распространяется вперед за счет образования двух или трех пар семеприемников вместо одной. Соответственно с этим семеприемники перемещаются здесь в некоторые впереди расположенные сегменты (часто в 7—9-й).

По сравнению с Polychaeta малощетинковые черви обнаруживают явный шаг по направлению к внутреннему оплодотворению. У них имеется копуляция, имеется передача семени при помощи пениса в другую особь, но настоящего внутреннего оплодотворения еще не наступает. В самом деле, семя остается в семеприемниках,

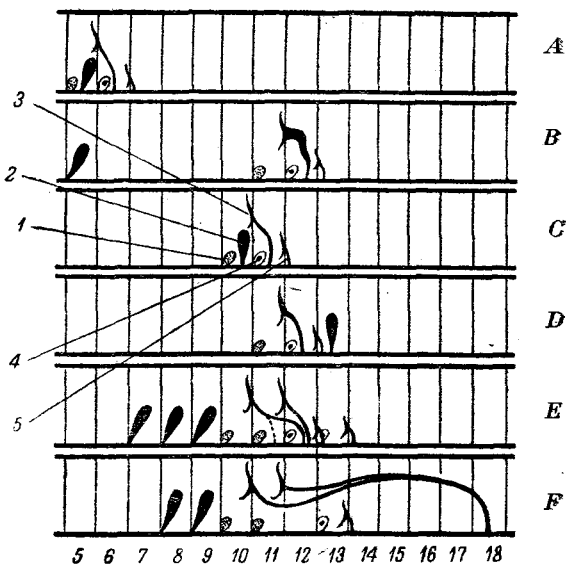


Рис. 196. Расположение половых органов у различных семейств Oligochaeta, схема. Цифры внизу обозначают порядковые номера сегментов тела. А — Naididae; В — Enchytraeidae; С — Tubificidae; D — Lumbriculidae; E — Phraeogryctidae; F — Acanthodrilidae. 1 — семенники; 2 — семеприемники; 3 — первая пара семепроводов; 4 — яичник; 5 — яйцевод (по Michaelson).

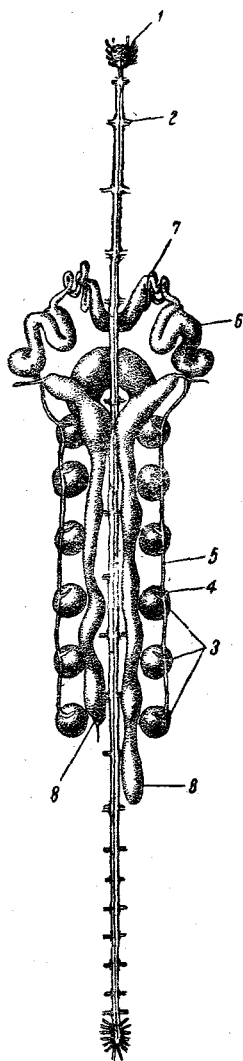


Рис. 197. Половой аппарат и нервная система *Haementeria parasitica*.

1 — окологлоточная ганглиозная масса; 2 — ганглии брюшной кишки; 3 — семенники; 4 — семявыносящие протоки отдельных семенников; 5 — общий семяпровод; 6 — семенной пузырь; 7 — семяизвергательный канал; 8 — яичники с их боковыми слепыми выростами (по У и т м е н у).

которые не имеют сообщения с женской половой системой, и яйца оплодотворяются в слизистой муфте, т. е. вне тела животного, семенем, вытекающим из семяприемников. В связи с тенденцией к внутреннему оплодотворению происходит усложнение полового аппарата и снабжение его специальными выводящими протоками.

Класс Hirudinea

В классе пиявок до известной степени продолжается эволюция той линии развития половой системы, которая началась у *Oligochaeta*. Общее расположение частей гермафродитного полового аппарата таково же, как у *Oligochaeta* с той разницей, что семяприемники исчезают и оплодотворение осуществляется через женские половые пути.

Женская половая система. У всех пиявок имеется по одной паре яичников, представляющих собой простые округлые или длинные, петлевидно изогнутые мешки (рис. 197), внутри которых имеется по различному, но определенному для каждого вида числу очагов образования яйцевых клеток. Scriban и Autrum приравнивают яичникам именно эти очаги, и тогда число женских половых желез сильно возрастает. Однако мы считаем такое толкование мало целесообразным, так как при его применении как женские, так особенно мужские гонады утрачивают всякую метамерность расположения.

Яичники продолжают в две несколько более узких трубки — матки, а матки переходят в два яйцевода: яйцеводы или открываются непосредственно во влагалище, или же предварительно сливаются в общий яйцевод большего калибра (*Arhynchobdellida*). Конечная часть яйцевода окружена тканью особой белковой железы, протоки которой впадают в яйцевод.

Влагалище всех пиявок представляет собой непарную мускулистую, открывающуюся по медианной брюшной линии трубку. Только у *Protocleipsis sexoculata* оба яйцевода независимо открываются прямо наружу, хотя и

в общую ямку эпителия, что должно иллюстрировать первоначальные отношения полового аппарата.

Интересную особенность половой системы встречаем мы у тех пиявок (большинство *Ichthyobdellidae*), которые при копуляции впрыскивают семя прямо под кожу партнера (рис. 198). Оказывается, что для втыкания сперматофора с семенем на брюшной поверхности тела имеется в таких случаях особая *копулятивная площадка* (*agea copulatrix*), а от нее по направлению к яичникам ведет пара соединительно-тканых тяжей — проводящая ткань, по которой живчики пробиваются для оплодотворения яиц.

Мужская половая система начинается большей частью 2—6 парами семенников (рис. 197). Однако нередко число семенников может быть более значительным.

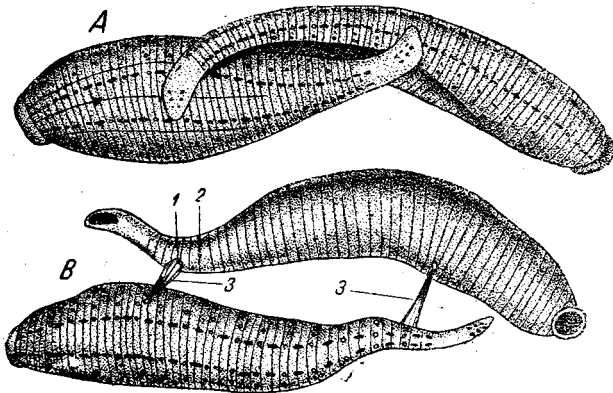


Рис. 198. Процесс оплодотворения у пиявки *Glossosiphonia complanata*.

1 — мужское половое отверстие; 2 — женское половое отверстие; 3 — сперматофор, прикрепляемый к партнеру (по Б р у м п т у).

Так, среди *Herpobdellidae* одни формы имеют 10—12 семенников, тогда как другие (*Herpobdella*, *Trocheta* и др.) даже 30—90 маленьких семенных фолликулов с каждой стороны тела. Следует отметить, что у многих видов число семенников подвержено небольшим индивидуальным вариациям, например у *Hirudo medicinalis* число их изредка вместо 9 пар может равняться 10 парам. Кроме того, у некоторых видов наблюдается несколько асимметричное расположение семенников правой и левой стороны.

Семенники посылают от себя тонкие семевыносящие протоки, которые с каждой стороны сливаются в общий семепровод. Конечные отделы обоих семепроводов несколько расширяются и образуют вместилище для семени — *семенной пузырек*. Однако этот участок семепровода лишь в редких случаях (*Piscicola*) сохраняет прямое направление, обычно же он более или менее изгибается (*Cystobranchus*) или же, удлиняясь, скручивается в сложный клубок—

эпидидимис (рис. 199). Следовательно, эпидидимис пиявок представляет вытянутый и скрученный в клубок семенной пузырь.

За семенным пузырьком семяпровод продолжается в семяизвергательный канал, обладающий кольцевой мускулатурой и в большинстве случаев обильно снабженный железами.

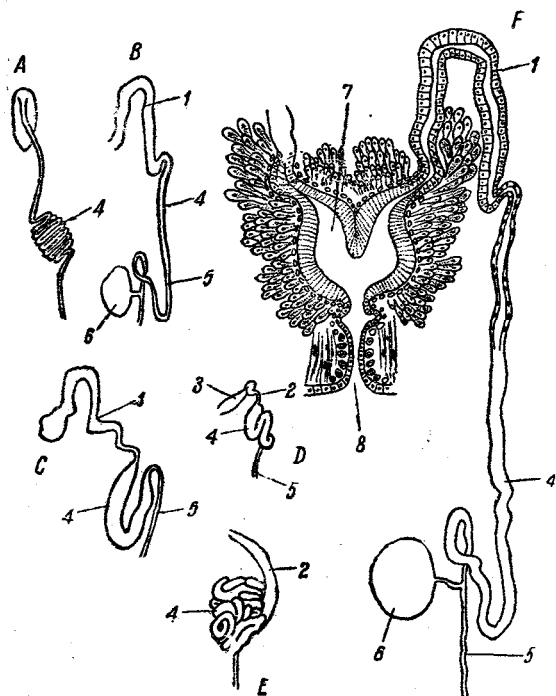


Рис. 199. Детали строения мужского полового аппарата пиявок. А — *Callobdella lophii*; В — *Piscicola geometra*; С — *Cystobranchus respirans*; D — *Haementeria parasitica*; E — *Hirudo medicinalis*; F — *Piscicola geometra* при большом увеличении.

1 — железистый канал; 2 — семяизвергательный канал; 3 — часть сперматофорного кармана; 4 — семенной пузырек; 5 — семяпровод; 6 — семяники; 7 — сперматофорный карман; 8 — мужское половое отверстие (А—Е — по Ау трум, F — по Брандес).

дел половых путей — мужскую клоаку, содержащий совокупительный аппарат. Соответственно двум типам оплодотворения, при помощи пениса или при помощи сперматофоров, копулятивный аппарат может иметь двойное устройство.

У *Rhynchobdellida* клоака образует короткую, выпячивающуюся сумку; такое же приблизительно строение обнаруживают и *Herpobdellidae* среди челюстных пиявок. У прочих *Arhynchobdellida* вздутые концы обоих семяизвергательных протоков, соединяясь, впадают

Среди пиявок у *Acanthobdella* обособленных желез нет, но стенки d. ejaculatorius содержат рассеянные железистые клетки. У прочих *Hirudinea* железистый аппарат постепенно усложняется. Вг и р т (1896, 1898) устанавливает следующие типы: 1) все железы заключены в стенке d. ejaculatorius, внутри от его мускульной обкладки (*Pontobdella*, *Branchelion*); 2) железы лежат в дубликатуре мускулатуры d. ejaculatorius; 3) часть желез выступает за пределы мускульной обкладки, часть остается внутри нее; 2) вся масса железистых клеток лежит снаружи от мускульного слоя, образуя более или менее значительные комплексы — «придаточные железы», или *prostata* по терминологии Ока (*Piscicola*, *Cystobranchus*).

Наконец, оба семяизвергательных канала впадают в непарный от-

в мускулистый, способный сильно вытягиваться пенис, который лежит внутри связанного с ним рыхлой соединительной тканью пенисового мешка и снабжен на свободном конце особой головкой.

У пиявок, лишенных пениса, семя при оплодотворении закладывается в особые сперматофоры (рис. 200), выделяемые стенками семеизвергательных каналов и имеющие довольно плотную, кожистую консистенцию. Соответственно парности семеизвергательных каналов сперматофоры обычно имеют вид двойного веретена или двойной бутылки, соединяющихся в общую базальную пластинку, состоящую из особой цементной массы. Этой пластинкой сперматофоры прикрепляются животным при копуляции к стенке тела партнера. Сперматофоры прикрепляются обоими партнерами взаимно, либо на копулятивной площадке, либо на любом месте тела, а у *Haementeria* вводятся, как правило, в женское половое отверстие. Живчики затем проникают из сперматофоров через покровы пиявки в ее паренхиму и там активно добираются до женской половой системы, а опустевшие сперматофоры отваливаются. У *Arhynchobdellida* (кроме *Herpobdellidae*) оплодотворение осуществляется при помощи пениса, вводимого в женское половое отверстие.

Положение половых отверстий у пиявок значительно более постоянно, чем у *Oligochaeta*. Мужское отверстие лежит впереди женского, обычно на брюшной стороне 10-го сегмента, тогда как женское — на 11-м. Иногда, однако (у многих *Herpobdellidae*), и мужское отверстие сдвигается на 11-й метамер. Положение половых отверстий напоминает больше всего отношения, имеющиеся среди *Oligochaeta* у *Lumbriculidae*.

Соседние с половым отверстием кольца во время полового периода несколько припухают и отвечают пояску (*clitellum*) малоцветинковых червей. В единичных случаях сегменты, снабженные половыми отверстиями, могут отличаться от прочих по окраске. Так, у *Callobdella lophii* мужской сегмент имеет красную поперечную полосу.

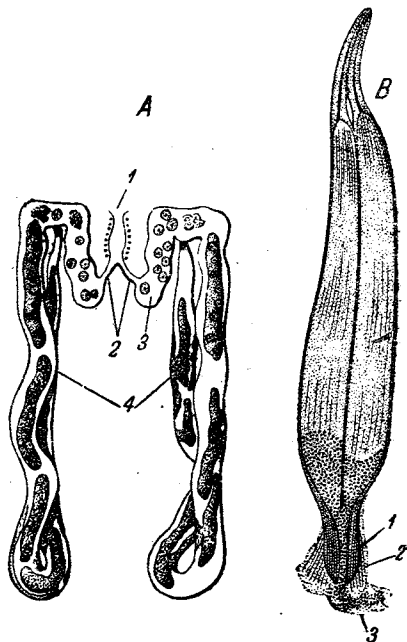


Рис. 200. А — женский половой аппарат *Herpobdella*.

1 — влагалище; 2 — яичники; 3 — матка; 4 — яичники.

В — *Haementeria parasitica*, только что отложенный и наполненный живчиками сперматофор. Сперматофор двураздельный.

1 и 2 — внутренний и наружный слой стенки сперматофора; 3 — зернистый секрет (из Кюкенталя).

Классы Echiurida, Gephyrea, Bryozoa и Brachiopoda

Все относящиеся сюда формы, несмотря на то, что они относятся к двум разным подтипам *Vertebrata*, имеют в своей половой системе много общего. У всех гонады не метамерны и представляют собой разрастания перитонеального эпителия, а выводными протоками их в основном служат метанефридии, не имеющие непосредственной пространственной связи с половой железой.

Echiurida раздельнополы. Гонады у обоих полов имеют вид продольного непарного

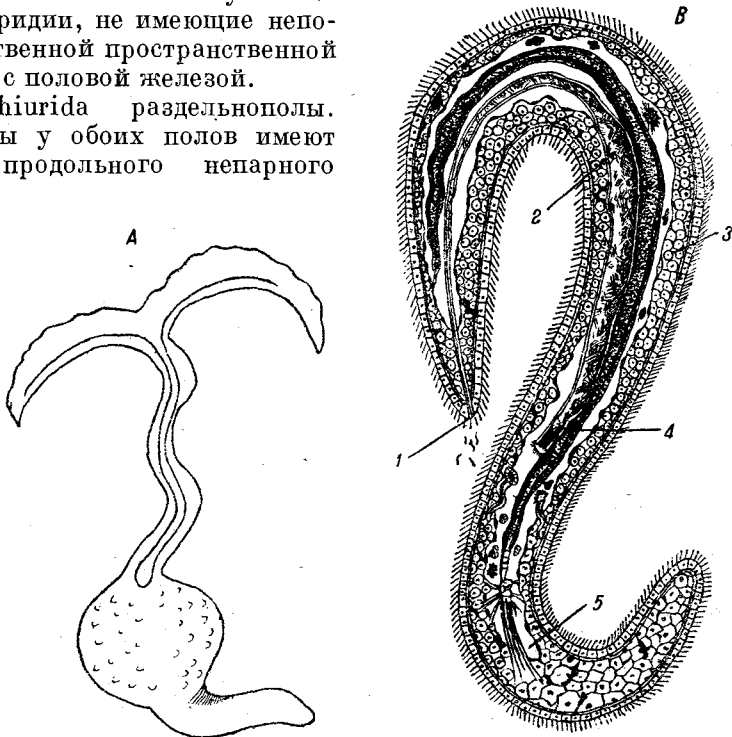


Рис. 201. А — самка *Bonellia* с раздвоенным хоботом, у основания которого лежит ротовое отверстие; натуральная величина; В — самец *Bonellia viridis*.

1 — половое отверстие с выходящими наружу живчиками; 2 — нефридий, измененный в половой проток; 3 — развивающиеся на стенке полости тела живчики; 4 — рудимент кишки; 5 — полость тела. Сильно увеличено.

брюшного валика, лежащего под задней кишкой, по бокам особого мезентерия, в котором проходит питающий гонады кровеносный сосуд. Отсюда половые клетки попадают в полость тела, откуда выводятся через метанефридии, в которых яйца выдерживаются в течение известного времени. Половой диморфизм имеется только у *Bonellia*. Самцы *Bonellia* (рис. 201) имеют карликовый характер (1—2 мм), сильно редуцированы и живут наподобие паразитов в нефридиях самки. Самец сплошь покрыт ресничками и не имеет ни рта, ни порошицы, ни кровеносной системы; нефридий у самцов один. Группы живчиков, возникающие за счет

перитонеального эпителия, подхватываются воронкой нефридия и скопляются в его вздутом среднем отделе, образующем род семенного пузырька. Концевой отдел нефридия очень тонок, пронизывает окологлоточное кольцо и открывается на переднем полюсе самца, функционируя в качестве семеизвергательного канала. *Baltzer* и другие полагают, что выводной отдел нефридия представляет со-

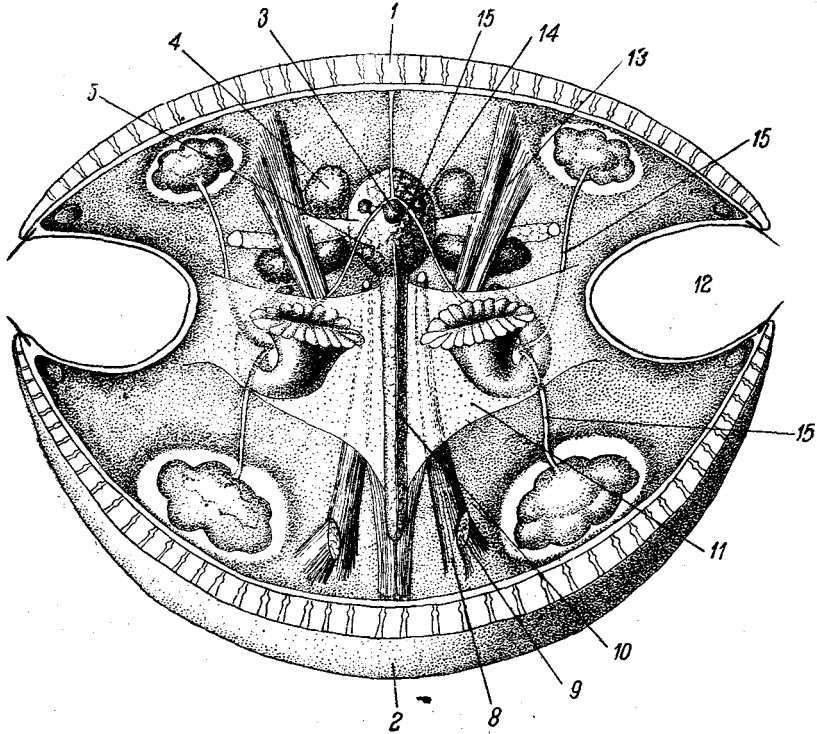


Рис. 202. Схема поперечного разреза через тело *Brachiopoda*.

1 — спинная створка; 2 — брюшная створка; 3 — сердце; 4 — печень; 5 — желудок; 8 — мышцы, раскрывающие раковину; 9 — мышцы, вращатели раковины; 10 — кишечник; 11 — поперечный мезентерий; 12 — часть полости раковины; 13 — мышцы-замыкатели; 14 — дополнительные сердца; 15 — кровеносные сосуды, несущие кровь к четырем половым железам; между боковыми вырезами внутри тела видны две воронки нефридиев (из Догеля).

бой, на самом деле, переднюю кишку, с которой нефридий вторично вступил в связь. Если это так, то половая система самца *Bonellia* содержит в себе три разнородных компонента: половой (спермии), выделительный (нефридий) и пищеварительный (передняя кишка) — все три, подчиненные одной функции.

У *Gephyrea* имеется пара гонад, развивающихся за счет перитонеума у основания брюшных ретракторов; половые продукты попадают в полость тела, а оттуда выводятся через пару нефридиев наружу. Совершенно таков же характер отношений у *Brachiopoda* (рис. 202), где имеются две пары гонад, развивающихся на стенках

целома на спинной и брюшной стороне тела; для выведения половых продуктов служат 1—2 пары нефридиев. У мшанок половые продукты выводятся в большинстве случаев какими-нибудь обходными путями. Однако у части Gymnolaemata на переднем конце тела дорзально от рта располагается особый *интергентаккулярный орган*, служащий для выведения яиц у женских особей; у мужских он отсутствует. Это короткий, но широкий канал, открывающийся одним

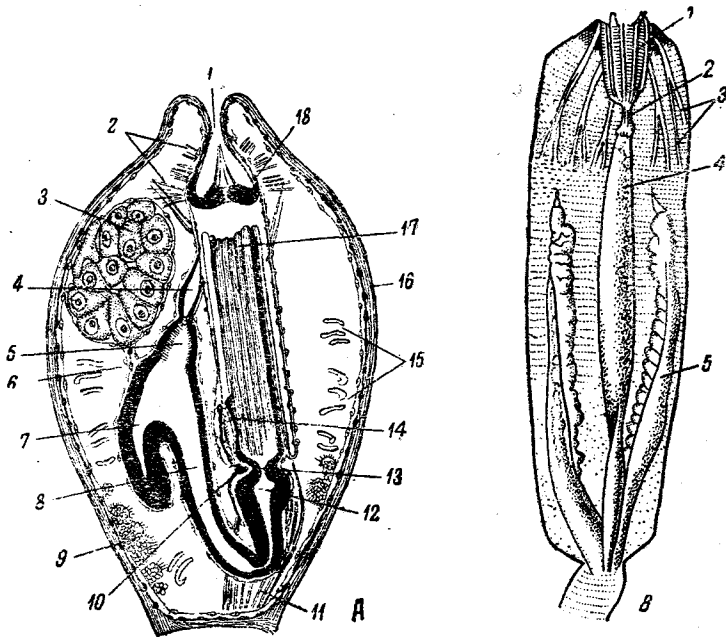


Рис. 203. А — *Alcyonidium albidum* (Bryozoa Gymnolaemata), втянутая в свой цистид особь.

1 — отверстие втягивания особи; 2 — мышцы стенки тела; 3 — яичник; 4 — прямая кишка; 5 — задняя кишка; 6 — канатик; 7 — желудок; 8 — пищевод; 9 — семенник; 10 — ганглий; 11 — мышцы ретракторы; 12 — глотка; 13 — рот; 14 — интергентаккулярный орган; 15 — мышцы стенки тела; 16 — оболочка цистид; 17 — втянутые щупальца; 18 — диафрагма.

В — вскрытый представитель Priapulida (*Halicryptus*).

1 — глотка; 2 — пищевод; 3 — ретракторы переднего конца тела; 4 — кишечник; 5 — половой проток с расположенными на нем половыми железами.

концом наружу, другим — в полость тела. Гомологичность этого канала метанефридиям, допускаемая некоторыми авторами, не может считаться доказанной. Сами гонады Bryozoa дают пример диффузной половой системы. Половые клетки их возникают за счет перитонеального эпителия, причем живчики образуют скопления вокруг или у основания канатика (брыжейка желудка). Развитие яиц происходит у разных мшанок весьма различно. У части Bryozoa яйца образуют небольшие кучки, которые можно приравнять яичникам (рис. 203). Но чаще яйца развиваются поодиночке и лежат

между перитонеумом и наружным эпителием. При этом нередко в одной особи мшанки развивается всего одно яйцо. Таким образом, получается диффузная женская половая система. Самый простой и напоминающий губок способ выведения половых продуктов заключается в том, что из яиц в полости тела развиваются мерцательные личинки, которые продырявливают стенку тела и выходят наружу (*Cylindroeicum*). Гораздо чаще особь с оплодотворенными яйцами гибнет, распадается, и тогда яйца выталкиваются из хитиновой оболочки мшанки, подрастающей изнутри путем почкования новой особью.

У пресноводных *Phylactolaemata* личинки не вызывают гибели материнской особи, но переходят через соединительные отверстия в соседние особи, пока не достигнут какою-нибудь недавно погибшего зооида, через который и выходят наружу. У *Phylactolaemata* дело, однако, усложняется тем, что яйца вынашиваются в особых сумочках, *ооцилях*. У верхнего полюса особи, под перитонеумом развивается одно яйцо. Между яйцом и венчиком щупалец эктодерма образует глубокое впячивание, постепенно отшнуровывающееся и образующее пузырек, одетый снаружи слоем перитонеума. Этот пузырек, повидимому, приходит в контакт с фолликулярной оболочкой яйца и воспринимает последнее в свою полость. Вместе с тем, внутренняя эктодермальная выстилка ооциля или вышеназванного пузырька дегенерирует, так что зародыш оказывается внутри простого перитонеального мешочка. Отсюда он потом прорывается в целом и отыскивает себе пути наружу. Ооцили представляют собой результат изменения *овицеллы* морских *Gymnolaemata*. Наконец, у многих *Bryozoa Gymnolaemata* нормальная особь отпочковывает у своего переднего конца очень измененную особь — овицеллу, — которая остается в широком соединении с материнским индивидом (рис. 204). Овицелла лишена щупалец, пищеварительного канала и большинства внутренних органов, но снабжена довольно крупным отверстием, сообщающим ее полость с внешней средой. Созревающие в нормальных особях яйца поступают поодиночке в овицеллу и развиваются там в личинку, которая выходит наружу через отверстие овицеллы.

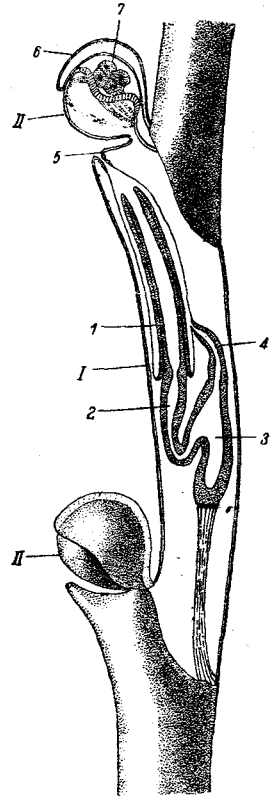


Рис. 204. Кусок ветви колонии *Bugula sabatieri*, посредине в сагиттальном разрезе. I — нормальная втянутая особь; II — ооциля.

1 — щупальца нормальной особи; 2 — ее пищевод; 3 — ее желудок; 4 — задняя кишка; 5 — отверстие впячивания нормальной особи; 6 — крышечка ооциля; 7 — развивающийся внутри ооциля зародыш (по К а л в е).

Укажем для полноты, что абдоминальные поры, через которые выводятся половые продукты, у *Cyclostomata* относятся к этой же категории.

Можно думать, что у предков мшанок существовал такой же способ выведения половых продуктов, как у прочих *Vermidea* (т. е. через метанефридии).

В связи с колониальным образом жизни, который влечет за собой ряд биологических и морфологических особенностей — замена гибнущих индивидов новыми, бесполое размножение, выработка нескольких сортов особей у полиморфных мшанок — старый способ выведения половых клеток у разных *Bruzoa* заменился несколькими различными новыми способами, которые указаны в нашем описании.

ДОПОЛНЕНИЯ К ТИПУ ЧЕРВЕЙ

Класс *Nemertini*

Несмотря на то, что немертины, по сходству многих черт организации, нередко ставятся в системе рядом с плоскими червями, половая система их устроена по совершенно иному типу. Различие заключается не только в том, что *Nemertini* раздельнополы, но и в том, что половая система их отличается крайней простотой.

Половая система их состоит из многочисленных, более или менее симметрично расположенных по бокам кишечника мешочков. Последние лишь ко времени созревания половых клеток сообщаются с внешней средой при помощи коротких, обладающих эпителиальной выстилкой протоков. Вполне ли они облитерируют во время половой паузы, достоверно не выяснено. Оплодотворение наружное, но у некоторых глубоководных планктонных немертин самцы обладают парой боковых отростков в передней трети тела, которые быть может служат для копуляции. Эти планктонные немертины (*Nectonemertes* и др.) дают единственный пример внешнего полового диморфизма у данной группы животных.

Простота половой системы немертин видна не только из отсутствия у них внутреннего оплодотворения, копулятивных органов и сложных дифференцировок в половых протоках, но и из временного характера половых путей.

А priori вполне возможны случаи, когда большую часть времени гонады слепо замкнуты, но к периоду половой зрелости они снабжаются выводными каналами, которые затем облитерируют до следующего полового периода.

Один из редких случаев, относящихся к этой категории, представляют собой, повидимому, немертины.

Класс *Priapulida*

Priapulida (рис. 203, B) раздельнополы, причем наиболее интересной особенностью их половой системы является соединение половых протоков с протоками протонефридиев в мочеполовую систему,

как это имеет место у *Acanthoserpala*. Имеется две вытянутых в длину гонады с многочисленными побочными выпячиваниями, или разветвлениями. Вдоль всей гонады тянется по направлению кзади мочеполовой канал, в который поступают половые продукты и открываются пучки протонефридиальных соленоцитов. Оба канала открываются независимо друг от друга близ заднего конца тела. Гонады подвешены к стенке тела при помощи продольных мезентериев. Полового диморфизма нет.

Непосредственное продолжение гонад в половые протоки и сочетание последних с протонефридиями указывает скорее в сторону родства *Priapulida* с низшими червями, тогда как целомический характер полости тела сближает их с высшими *Vermes*.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИХ (ARTHROPODA)

Половая система всех членистоногих обладает рядом характерных признаков.

Членистоногие, как правило, раздельнополы. Этот признак охватывает собой целиком громадное большинство представителей этого громадного по числу видов типа животных. Только в отряде *Cirripedia* большинство видов гермафродитны, среди *Decapoda* и *Isopoda* есть несколько гермафродитов, а, кроме того, в отряде двукрылых насекомых (*Diptera*) имеется гермафродитный род *Termitoxenia*.

Раздельнополость *Arthropoda* часто выражается и в наличии ясного полового диморфизма. Другая общая для членистоногих особенность заключается в том, что все они обладают внутренним оплодотворением и соответственно с этим хорошо развитым копулятивным аппаратом, устроенным весьма разнообразно. Очень часто для копуляции служат специально видоизмененные конечности. Гонады обладают собственными половыми протоками, составляющими непосредственное продолжение половых желез. Переходим к рассмотрению половой системы отдельных классов членистоногих.

ПОДТИП BRANCHIATA

Класс Crustacea

Ракообразные, за весьма редкими исключениями, раздельнополы. Гермафродитизм встречается лишь у *Cirripedia*, паразитических *Isopoda* и у отдельных видов *Decapoda*. Среди *Crustacea* у некоторых паразитических *Isopoda* (*Сymothoidae*) имеются гермафродитные гонады с частично локализованными мужскими и женскими частями и с одной парой семепроводов и одной парой яйцеводов (рис. 205). Даже среди высших раков (*Decapoda*) Спичаков нашел у *Lysemata seticaudata* (рис. 206), что его грушевидные гонады состоят из крупной передней женской части и маленькой задней мужской части, которые непосредственно переходят одна в другую. Каждая часть обладает своей парой половых протоков. У ряда *Decapoda*

такой гермафродитизм находится, повидимому, на стадии угасания: от одной части половой железы, мужской или женской, остается лишь рудимент. Так, самка *Gebia major* имеет только нормальный женский половой аппарат; самцы же обладают гонадой, передняя половина которой — функционирующий семенник, задняя же — нефункционирующий яичник. О половой системе *Cirripedia* будет речь в разделе, посвященном гермафродитизму (стр. 414).

Гонады. Типично раки обладают одной парой гонад, но нередко обе гонады соединяются или узким мостиком (*Coropoda*), или сливаются задними своими участками, принимая трехлопастную форму (*Decapoda*), или же совершенно сливаются воедино.

Большей частью гонады имеют простую овальную форму. Однако у некоторых групп они могут более или менее ветвиться или принимать гроздевидный характер (часть *Cirripedia* и др.). Известную особенность представляют парные семенники *Ostracoda*, в особенности *Cypridae*. Живчики *Cypridae* достигают громадной длины — до 6 мм, — будучи самыми длинными спермиями в животном мире и превышая в 10 раз длину самого рачка. Соответственно с большой длиной живчиков семенники сильно вытягиваются, заходят в мантийные складки, подстилающие раковину, и часто закручиваются в крутую спираль.

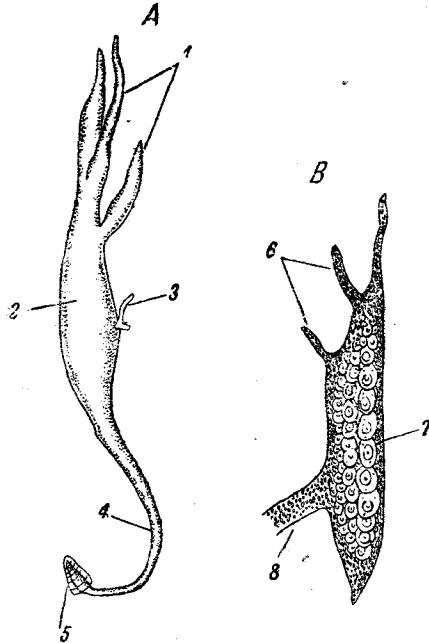


Рис. 205. Половой аппарат *Sphaeroma rugicauda* (*Isopoda*). А — самец; В — самка; изображены лишь гонады одной стороны тела.

1 — доли семенника; 2 — семенной пузырь; 3 — рудимент яичника; 4 — семяизвергательный канал; 5 — penis; 6 — рудименты семенника; 7 — яичник; 8 — яйцевод (по Лейхманн).

Половые протоки раков всегда парны и в общем устроены весьма просто. Таково, например, устройство яйцеводов у всех почти раков, вплоть до *Decapoda* (рис. 207).

Это короткие прямые трубки, открывающиеся наружу чаще всего у основания 5-й пары грудных ног. Однако стенки их обильно снабжены железистыми клетками. Секрет их служит, повидимому, для разных целей: для приклеивания яиц к телу самки, для растворения цемента, спаивающего спермии.

Однако у *Brachyura* концевой отдел яйцеводов расширяется во влагалище, а у *Lucifer* даже образует особый семеприемник. Просто устроены яйцеводы у *Amphipoda* и многих *Isopoda*. Впрочем, у *Asel-*

Isis и др. яйцеводы образуют местное расширение, семеприемник. Особенностью некоторых *Hemioniscidae* является наличие двух пар яйцеводов. У *Cladocera* два простых яйцевода открываются по бокам брюшного отдела тела. У прочих низших раков выводной аппарат устроен сложнее.

К этому типу относится половая система *Copepoda* (рис. 208). Мы имеем у них парный или непарный небольшой яичник. При помощи почти незаметных, вследствие небольшой длины, яйцеводов он сообщается с двумя

громадными, нередко ветвистыми матками, которые переходят в узкие железистые концевые каналы. Вполне приравнивать их к влагалищам неправильно, ибо они не служат для введения *penis* при копуляции. Стенки этих концевых отделов женского пути выделяют цемент, спаивающий яйца в яйцевые мешки. Быть может правильнее было бы именовать концы обоих маток метратермами, как это делается для *Trematodes*. Отверстия метратермов лежат на 1-м брюшном сегменте. На том же половом сегменте имеется 1 или 2 особых копуляторных отверстия. Они ведут в парную или непарную, высланную хитином сперматеку (семеприемник). От сперматеки идут соединительные каналы к метратермам. Сперматека *Copepoda* интересна по двойственности своей функции: она служит не только для хранения семени, но и для копуляции. У *Cirripedia* каждый из двух яйцеводов расширяется в так называемый *atrium*, где яйца одеваются скорлупой и который, собственно, отвечает матке. *Atrium* сообщается с внешней средой при помощи влагалища. Нечто вроде этого имеется и у части *Branchiopoda*. У самцов семепроводы тоже иногда имеют вид простых, не дифференцированных на участки каналов (*Cumacea*, часть *Decapoda*), но большей частью они состоят из нескольких отделов, причем начальная часть их носит железистый характер.

Среди низших *Crustacea* наиболее развит железистый аппарат

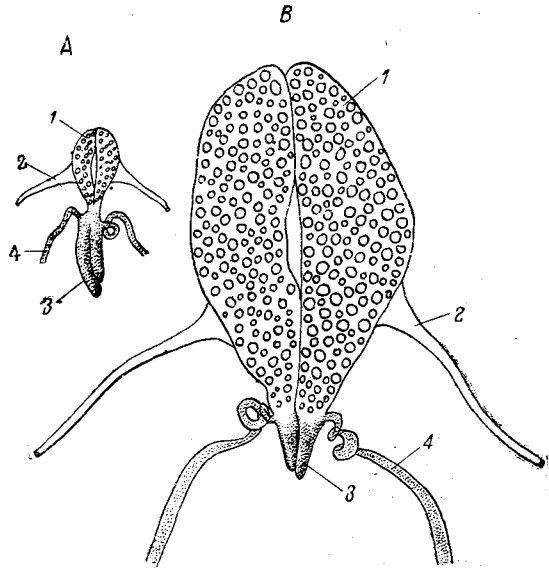


Рис. 206. Гермафродитный половой аппарат *Lysmata seticaudata*. А — стадия преобладания мужской зрелости; В — стадия преобладания женской зрелости.

1 — яичник; 2 — яйцевод; 3 — семеник; 4 — семепровод (из Мейзенгеймера).

у *Сорерода*; их семепровод слагается из тонкой начальной части, более широкой средней, где спермии собираются и склеиваются в сперматофоры, и еще более широкой концевой, где оканчивается формирование сперматофоров.

У *Crustacea*, *Decapoda* средняя часть семепровода более широка и обладает железистыми стенками, у *Lucifer* даже на протяжении двух различных участков. В общем, железистый аппарат *Crustacea* слабо развит.

У *Isopoda* средний отдел семепровода несколько раздувается в семенной пузырьке.

Совокупительный аппарат хорошо развит у ракообразных и может быть устроен по двум главным типам. В одних случаях для оплодотворения служат специальные выпячивания стенки тела — penisы; в других в качестве копулятивного аппарата действуют видоизмененные конечности. К собственно

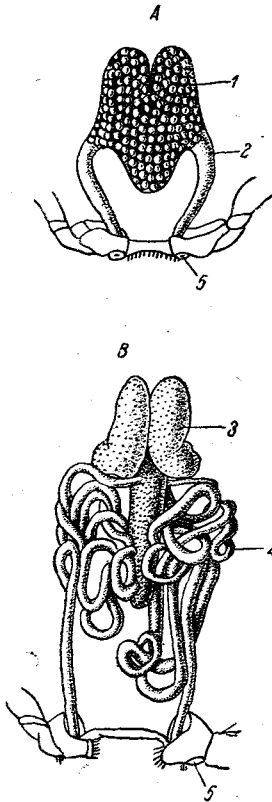


Рис. 207. Половая система речного рака (*Potamobius*).

A — самка; *B* — самец.
1 — яичник; 2 — яйцевод; 3 — семенной; 4 — семепровод; 5 — половые отверстия.

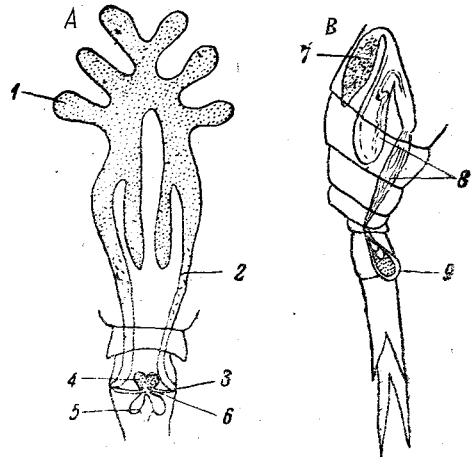


Рис. 208. Половая система *Cyclops*. *A* — самка; *B* — самец.

1 — яичник; 2 — яйцевод; 3 — отверстие яйцевода; 4 — семеприемник; 5 — сперматофоры; 6 — совокупительное отверстие; 7 — семенной; 8 — семепровод; 9 — сперматофор (из Ланга).

совокупительному аппарату нередко присоединяются органы, придерживающие самку во время полового акта — хватательные аппараты (рис. 212).

У некоторых раков копулятивный аппарат вообще отсутствует, как, например, у *Сорерода*, у части *Cladocera*. У других *Cladocera*, у *Branchiopoda*, у *Ostracoda* края мужских половых отверстий вытягиваются в цилиндрическое выпячивание (*Daphnella*), чем легче

достигается половое отверстие. Несомненный penis имеется у одного представителя паразитических Isopoda (Entoniscidae, *Priapion*, рис. 209); это длинный непарный вырост 7-го грудного сегмента. Особенного развития penis достигает у Cirripedia, где задний конец брюшка вытягивается в длинную, частью втяжную трубку с мужским отверстием на конце.

Второй тип копулятивных органов—видоизмененные конечности—обнаруживает целый ряд раков; начиная с Copepoda. У многих (рис. 210) семейств Copepoda 5-ая пара грудных конечностей видоизменяется. При этом интересно, что правая и левая конечность изменены совершенно различно, применительно к разным функциям их во время копуляции. У правой ноги эндоподит почти совсем редуцирован, экзоподит же превращается в мощный хватательный крючок, которым придер-

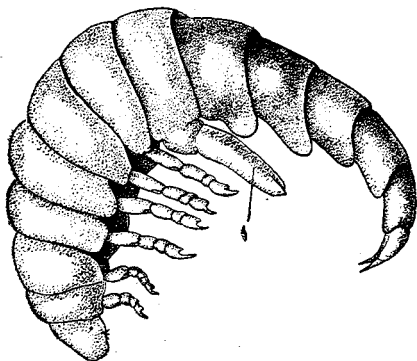


Рис. 209. Самец *Priapion fraissei*.

1 — копулятивный орган (из Мейзенгеймера).

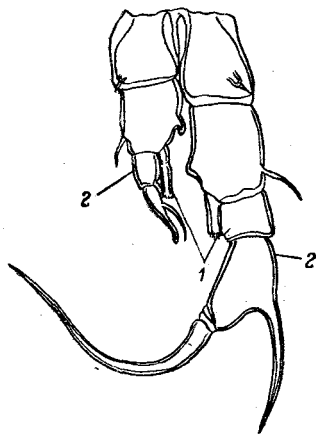


Рис. 210. *Diaptomus zacharias*, пятая пара торакальных ног, развитая у самца асимметрично.

1 — внутренние ветви обеих ног; 2 — наружные ветви (по Шмеллю).

живается тело самки. В левой ноге экзоподит и небольшой эндоподит образуют деликатный пинцет, которым захватывается выступающий из мужского отверстия сигарообразный сперматофор. Пока правая нога придерживает самку, левая переносит семя к женским семяприемникам; она представляет собой настоящую гоноподию, тогда как правая — хватательный аппарат. Здесь (Calanidae, Centropagidae), следовательно, применяется принцип подхватывания гоноподиями спермы и перенесения его к женскому отверстию.

Но у высших раков (Isopoda, Decapoda) гоноподии приближаются к penis обычного типа, превращаясь в трубки, проводящие сперму из семяизвергательного канала в женское отверстие (рис. 211). Лучше всего копуляция изучена у речных раков (*Cambarus*, *Potamobius*). Мужские отверстия лежат на 8-м грудном сегменте. Первая пара брюшных ножек самца превращается в твердые, негнущиеся стержни, по которым пробегает извитая продольная бороздка.

Вторая пара брюшных ног слабее изменена, несет членистый экзоподит и членистый эндоподит; но основной членик эндоподита превращается в обызвествленную палочку с особым треугольным выростом. Во время копуляции 2-я пара брюшных ног упирается своими треугольниками в ноги 1-й пары, подпирая их сзади. В то же время семя из мужских отверстий изливается в бороздку передних брюшных ножек и переносится ими к женским отверстиям самки.

Следует заметить, что при копуляции всегда пускаются в дело только брюшные ножки одной стороны тела. Интересно, что семя не

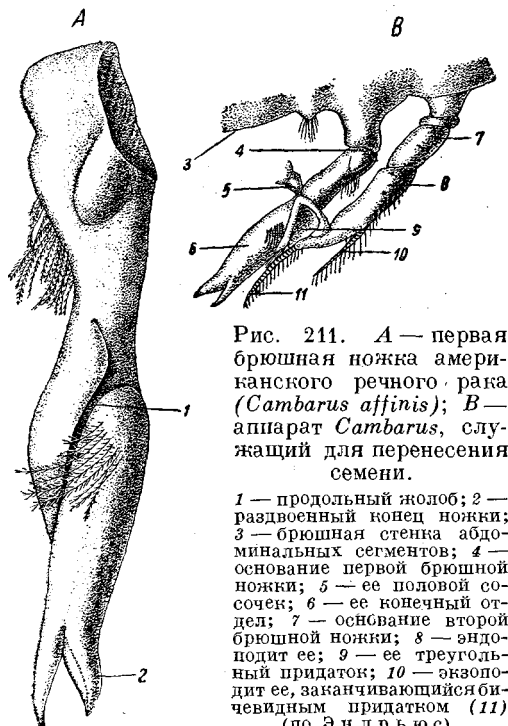


Рис. 211. А — первая брюшная ножка американского речного рака (*Cambarus affinis*); В — аппарат *Cambarus*, служащий для перенесения семени.

1 — продольный желоб; 2 — раздвоенный конец ножки; 3 — брюшная стенка абдоминальных сегментов; 4 — основание первой брюшной ножки; 5 — ее половой сосочек; 6 — ее конечный отдел; 7 — основание второй брюшной ножки; 8 — эндоподит ее; 9 — ее треугольный придаток; 10 — экзоподит ее, заканчивающийся бичевидным придатком (11) (по Э и Д р ь ю с).

вводится в женское отверстие, а приклеивается к брюшной стороне 8-го грудного сегмента самки, где застывает в виде молочнобелых твердых натеков. Значительно позднее самка, приступая к кладке яиц, подгибает свое брюшко на брюшную сторону и образует замкнутое пространство, в которое выделяет из половых путей особую светлую жидкость. Эта жидкость обладает способностью растворять белый цемент, склеивающий живчики. Тогда в вышеупомянутое замкнутое пространство откладываются яйца, которые и оплодотворяются освобожденными из цемента спермиями. Те же, приблизительно, отношения имеются у омаров, у многих креветок.

У *Idoteidae*, у мокриц среди *Isopoda* для передачи семени тоже служит вытянутый в длинный желоб вырост 2-й пары брюшных ножек.

Хватательные аппараты, содействующие при совокуплении, вырабатываются далеко не у всех раков, причем ими служат чаще всего видоизмененные конечности. Мы уже видели подобное изменение одной из торакальных ног 5-й пары у части *Soropoda*. У тех *Soropoda*, у которых 5-я пара торакальных ног рудиментарна, для обхватывания самки служат сильно измененные антеннулы или, реже (*Isokerandria*), 2-я пара челюстных ножек. У части *Branchiopoda* (*Anostraca*) для прикрепления к самке служат антенны, принимающие нередко своеобразную разветвленную форму оленьих рогов (рис. 212). Однако, кроме антенн, у тех же видов участие в схва-

ывании самки принимают особые так называемые фронтальные парные придатки на голове самца. Они имеют сложную гофрированную форму и могут скручиваться (в покоем состоянии) и выпрямляться. Эти придатки имеют происхождение, не зависящее от конечностей. У самцов *Cladocera* прикрепительную роль играют крючковидные торакальные конечности 1-ой пары. У *Mysidacea* для придерживания самки во время копуляции служат, повидимому, несколько

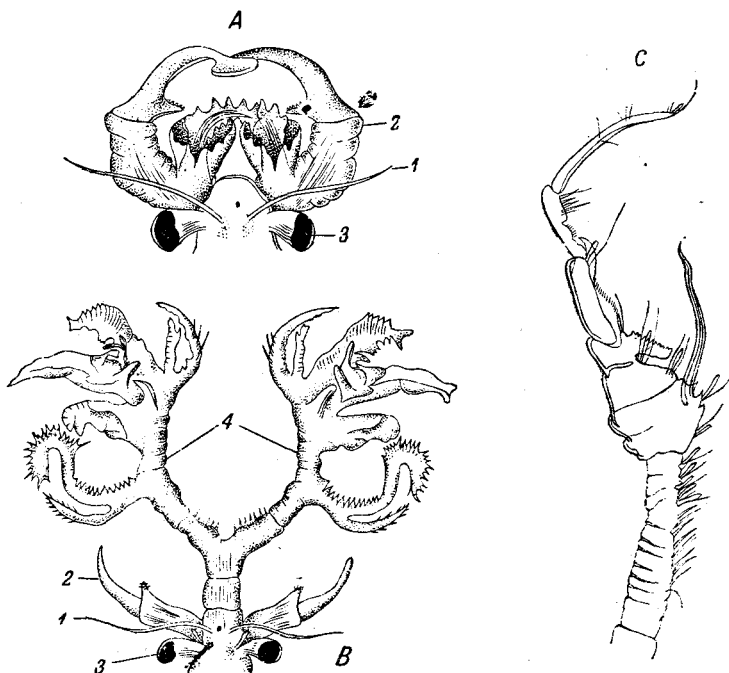


Рис. 212. А — голова *Chirocephalus bairdi* с измененными антеннами вторыми (2); В — голова *Dendrocephalus cervicornis*.

1 — антенны первые; 2 — антенны вторые; 3 — глаза; 4 — фронтальный отросток.

С — *Pontella* (Copepoda), хватательная антенна самца (из Кюкенталя).

удлиненные конечности брюшка, а у *Cumacea* — антенны или грудные конечности, у *Isopoda* — брюшные ножки и т. д. Принимая столь часто участие в копуляции, естественно, конечности в некоторых случаях (*Copepoda*, *Decapoda*) превращаются в настоящие копулятивные органы.

Приспособления к заботе о потомстве. Такие приспособления весьма распространены у раков. В одних случаях они выражаются в том, что выходящие из женских отверстий оплодотворенные яйца приклеиваются секретом половых желез к брюшным конечностям (*Decapoda*) или склеиваются (*Copepoda*)

в парные или непарные яйцевые мешки, подвешенные к половым отверстиям. У *Cladocera* (рис. 213) для вынашивания яиц служит пространство между спинной поверхностью брюшка и раковиной — выводковая камера. У многих *Cladocera* (*Daphnidae*, *Bosminidae*) покоющиеся, или зимние, яйца получают дополнительную защиту, так как вокруг них образуется особая двустворчатая оболочка,

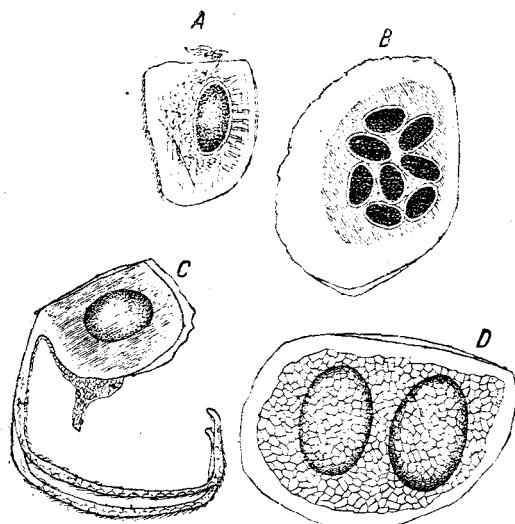


Рис. 213. Эфиппальные образования различных *Cladocera*. *A* — примитивный эфиппий *Alona tenuicaudis*; в качестве оболочки для зимних яиц служат обе створки раковины целиком; *B* — эфиппий *Eurycercus lamellatus*, для защиты яиц служит лишь мало измененной раковины; *C* — эфиппий *Leydigia acanthocercoides*; эфиппием служит лишь небольшой, отделяющийся от раковины участок последней, который сильно изменен и пигментирован; продолжением эфиппиума служат отрывающиеся вместе с ним и покрытые шипиками края раковины, которыми эфиппии легко прицепляются к ногам водоплавающих птиц; *D* — настоящий эфиппий *Moina macroscopa*, содержащий две яйцевых камеры с яйцом в каждой из них (из Кюкенталля).

По своему значению, а отчасти и по строению стенок эфиппиум напоминает защитные приспособления покоящихся стадий некоторых других пресноводных организмов: геммулы бодяг, стабобласты мшанок.

У *Cirripedia* вынашивание яиц совершается в мантийной полости материнского организма, а у целого ряда высших раков (*Mysidacea*, *Isopoda*, *Amphipoda*) яйца вынашиваются на брюшной стороне

эфиппиум, формирующаяся за счет раковины материнского организма. В самых простых случаях (*Acantholeberis*, *Alona tenuicaudis*) самка при откладке зимних яиц линяет, причем две створки раковины старого панциря целиком выполняют роль эфиппиума, окружая отложенные яйца. У других (*Chydoridae* и *Bosminidae*) при откладке яиц большая краевая часть старых створок отламывается по преформированным линиям, так что для хранения яиц служат только спинные участки обеих створок. Наконец, у *Daphnidae* за счет спинных участков старой раковины образуется сложная двустворчатая оболочка — настоящий эфиппиум, — обладающая очень толстыми стенками, в которых имеются многочисленные воздушные камеры, заполненные газом (рис. 213, *D*).

Эфиппиум *Daphnidae* представляет собой уже специально дифференцированный участок раковины.

груди, под особыми пластинчатыми отростками грудных конечностей, *оостегитами* (рис. 214). Совокупность оостегитов может образовать хорошо обособленную выводковую сумку (*marsupium*). У некоторых *Isopoda* забота о потомстве продолжается и после вылупления молоди из яйца. Так, у *Arcturidae* молодые животные прицепляются к антеннам матери, которая в течение некоторого времени таскает их с собой. У *Porcellio wagneri* самка строит под камнями гнездо из листьев, в котором она остается с молодью на некоторый срок.

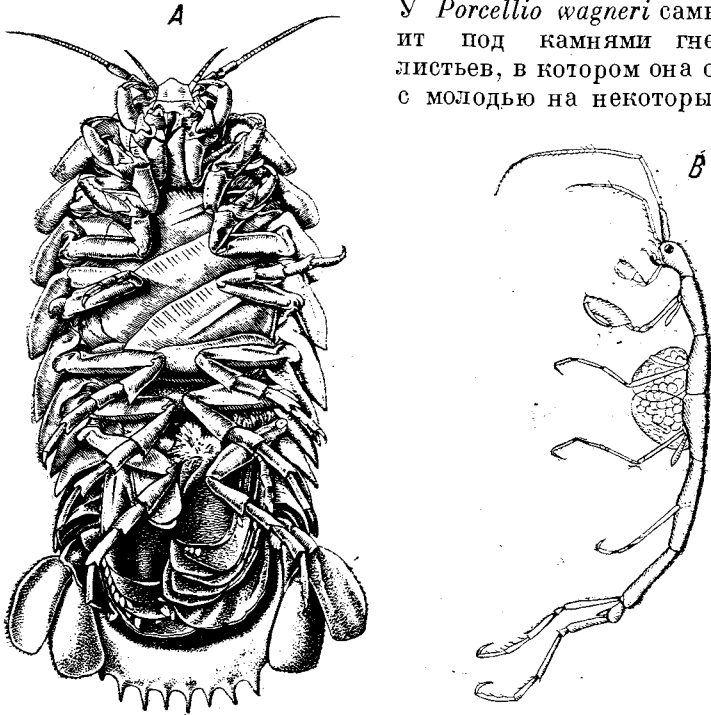


Рис. 214. А — беременная самка *Bathynomus giganteus* (*Isopoda*) с брюшной стороны. Между грудными ножками видна образованная оостегитами выводковая сумка; В — *Proto centricosa* (*Amphipoda*) с выводковой сумкой на брюшной стороне груди (из Кюкенталля).

Очень активный характер носит забота о потомстве у некоторых изопод. Самка откладывает большую кучку икры, а затем подхватывает ее челюстными ножками и таскает ее с собой до 3 месяцев, переворачивая от времени до времени, чтобы обеспечить споласкивание яиц свежей водой.

Класс Palaeostraca

Современные представители ракоскорпионов, а именно мечехвосты (*Xiphosura*) обладают весьма своеобразным строением половых желез. Животные раздельнополы, причем самец внешним образом

отличается от самки тем, что одна или две пары посторальных конечностей вместо клешней снабжены когтями. Эти когти служат самцу для придерживания самки во время копуляции.

Как яичники, так и семенники характеризуются сетевидным строением (рис. 215). Два яичника имеют вид сетевидно разветвленных трубок; разветвления обоих яичников анастомозируют между собой. Яйцеводы коротки и в своей конечной части образуют кармановидное расширение. Женские отверстия лежат по бокам от срединной брюшной линии у основания брюшка, будучи прикрыты оперкулярной пластинкой.

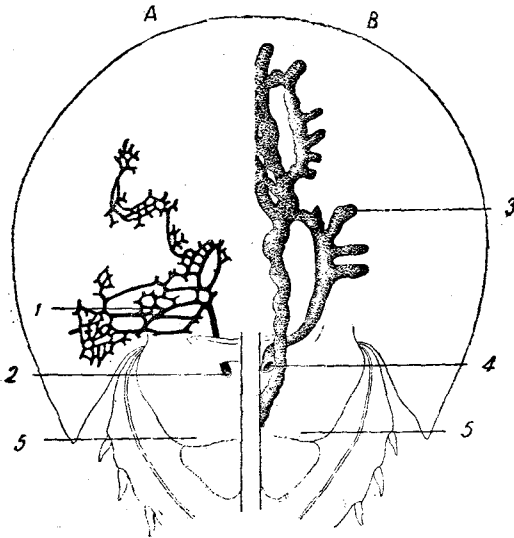


Рис. 215. Половая система мечехвоста (*Limulus*). А — правая половина тела самца; В — левая половина тела самки.

1 — семенник; 2 — мужское половое отверстие; 3 — яичник; 4 — женское половое отверстие; 5 — жаберная покрывка (operculum) (из Лейкарта).

Оба семенника состоят из большого количества рассеянных в теле фолликулов, которые сидят на разветвленных и анастомозирующих семепроводах. Положение мужских отверстий таково же, как и женских. Специальные копулятивные органы отсутствуют, и сама копуляция не сопровождается внутренним оплодотворением. Самец располагается на самке, придерживая ее когтями своих передних ног. Оба животных выпускают в это время половые продукты из своих половых отверстий, причем самка взмахами своих брюшных ног создает ток воды, которым увлекаются как яйца, так и живчики.

Таким образом оплодотворение яиц происходит у *Xiphosura* вне тела самки, в окружающей морской воде.

Класс Arachnoidea

Класс паукообразных довольно однотипен в отношении устройства гонад (кроме *Scorpionidea*) и их половых протоков (рис. 216), но обнаруживает большое разнообразие в смысле устройства копулятивного аппарата и самого способа оплодотворения. Все паукообразные раздельнополы и часто обладают резко выраженным половым диморфизмом. Самцы обыкновенно мельче самок (например у пауков, у многих клещей), но среди клещей имеются примеры, когда самец массивнее самки (многие *Analgina*). Нередко самец имеет несколько иную окраску, чем самка (клещи, пауки), а иногда

самец, в качестве вторичных половых признаков, обладает особыми отростками на теле (Analgina), показывает гипертрофическое развитие некоторых ходных ног (Analgina) и т. п. У некоторых пауков (*Argiopa*, *Nephila*) самец настолько мельче самки, что можно говорить

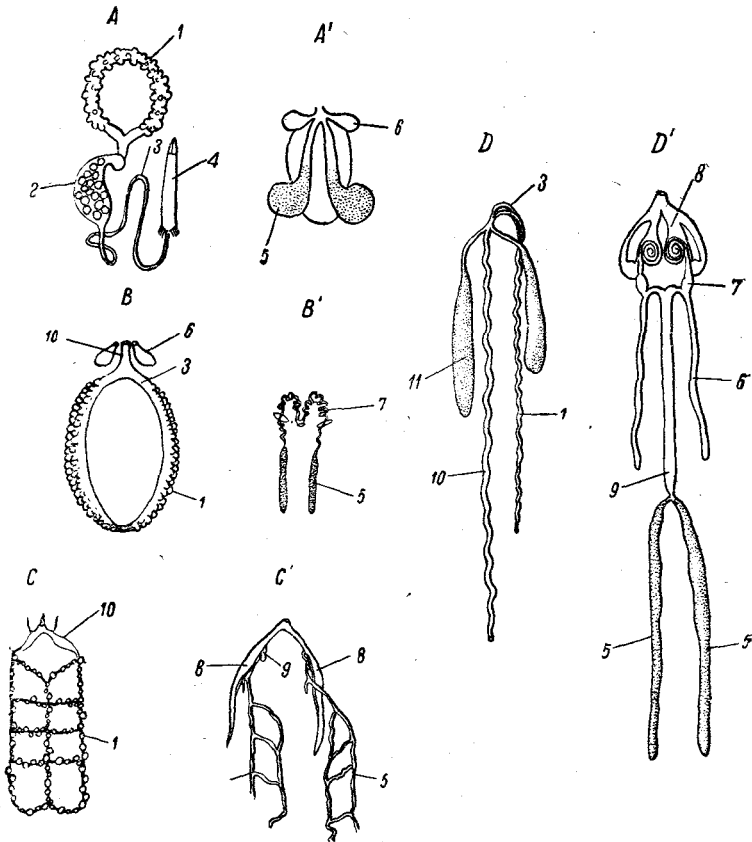


Рис. 216. Половые органы паукообразных. А и А' — самка и самец *Phalangium opilio*; В и В' — самка и самец паука; С и С' — самка и самец *Scorpio occitanus*; D и D' — самка и самец *Pentastoma taenioides*.

1 — яичник; 2 — матка; 3 — яйцевод; 4 — яйцеклад; 5 — семенник; 6 — дополнительные железы; 7 — семепровод; 8 — penis; 9 — семенной пузырь; 10 — влагалище; 11 — семеприемник (из Ланга).

о карликовых самцах (у *Nephila* самец по объему в 1000 раз меньше самки). У самцов пауков сем. Theridiidae на спинной стороне головогруды имеются причудливые отростки, отсутствующие у самки.

Отметим, что у самцов *Phalangium cornutum* и клещей *Trombidium* в семенниках местами наблюдаются кучки яиц — намек на гермафродитное состояние говад.

Гонады *Arachnoidea* (рис. 216) у обоих полов имеют в отношении своей формы большей частью сходное строение, в чем как бы сказывается общий план строения известных групп паукообразных. Имеется одна пара половых желез, нередко испытывающих вторичное слияние в непарный орган. Следы парного происхождения, однако, и в таких случаях ясно видны как в строении самой гонады, так и в облигаторной парности половых путей. В общем, у более примитивных представителей *Arachnoidea* половые железы имеют более вытянутую форму, отчасти, но не вполне, в соответствии с вытянутостью самого животного. Гонады помещаются всегда в брюшке. По форме гонад паукообразных можно с некоторым основанием разбить на три группы.

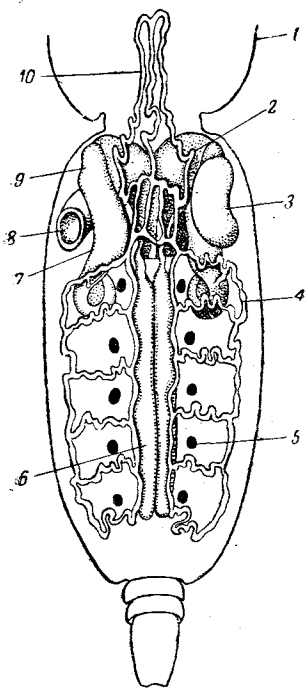


Рис. 217. *Mastigoproctus proscorpio* — мужской половой аппарат.

1 — головогрудь; 2 — uterus internus masculinus; 3 — семенной пузырь; 4 — спинная железистая трубка; 5 — селевой dorso-ventральный мускул; 6 — семенники; 7 — закрученный слепой мешок семенного резервуара; 8 — взрванный семенной пузырь; 9 — семенной резервуар; 10 — головогрудный отдел спинных железистых трубок (по Бернер).

повторяющая строение яичника скорпионов. Замечательно любопытные черты имеются в мужском половом аппарате некоторых *Pedipalpi* (*Mastigoproctus*, рис. 217). Их семенники имеют типичный для *Pedipalpi* вид двух длинных продольных трубочек, кпереди переходящих в семепроводы, каждый из которых расширяется в объемистый семенной пузырек. И вот, в этот последний впадают с каждой стороны протоки двух длинных, залегающих в брюшке трубочек,

Сетевидные гонады характеризуют отряд *Scorpionidea*, а также самцов некоторых *Pseudoscorpionidea* и, быть может, самцов некоторых *Pedipalpi*. У скорпионов каждый семенник состоит из двух длинных трубок, связанных между собой 3—4 поперечными анастомозами. Кпереди обе трубки каждого семенника сливаются в семепровод. Исходная форма гонад самок *Scorpionidea* такова же, но, вследствие слияния друг с другом внутренних трубок обоих яичников, женская гонада становится непарной и получает вид трех продольных трубок, соединенных поперечными комиссурами. Как на продольных, так и на поперечных стволах яичника сидят в виде многочисленных выпячиваний созревающие яйца.

У большинства *Pseudoscorpionidea* семенник имеет вид простого непарного мешка. Однако у *Chernes* и *Neobisium* он образован тремя короткими продольными трубочками, которые соединены друг с другом 3 или (у *Neobisium*) 4 поперечными перемычками, т. е. получается картина,

которые соединены между собой шестью поперечными перемычками. В этой системе трубок содержится жидкий секрет неизвестного значения, поступающий при оплодотворении в семеприемники самки. Невольно бросается в глаза необычайное сходство расположения загадочных трубок с семенниками *Scorpionidea*. Правда, от передней поперечной комиссуры между трубками отходят три коротких продолжения в головогрудь, но главная часть системы трубок отвечает по положению двум парам семенных стволов скорпионов с их перекладинами. Трудно сказать, от чего зависит такое сходство, но не хочется думать, что здесь имеет место простое, случайное совпадение в строении органов разного морфологического значения. Правда, у *Trematodes Digenea* мы встречали уподобление строения половой клоаки структуре присоски, т. е. прикрепительного аппарата. Очень соблазнительна мысль, что загадочные трубки *Mastigoproctus* представляют собой первоначальные семенники *Pedipalpi*, утратившие свою первоначальную функцию, тогда как функционирующие семенники отщепились от их медианных трубок, в тесном соседстве с которыми они располагаются.

Трубчатые гонады свойственны главным образом *Solpugidea* и в меньшей мере *Pedipalpi*. Парные гонады у самок *Solpugidea* образуют два длинных мешка, прилегающих к боковым стенкам брюшка, у самцов семенники имеют вид двух пар длинных и тонких трубок, вытянутых и извитых почти в такой же степени, как половые трубки нематод. Хотя отходящие от трубок протоки образуют четыре самостоятельных пузырька и хотя *Kästner*, 1933, говорит о четырех семенниках у *Solpugidea*, нам кажется более правильным приравнивать каждую половую трубку лишь одной половине семенника скорпионов. У скорпионов обе трубки семенника соединяются перемычками, у *Solpugidea* таких перемычек нет — в этом вся разница. У *Pedipalpi* как яичники, так и семенники сильно вытянуты в продольном направлении, хотя далеко не в такой степени, как у самцов *Mastigoproctus*.

Компактные гонады имеются у всех прочих *Arachnoidea*. Парные или непарные гонады этого типа нередко имеют простую грушевидную или шаровидную форму (самки некоторых пауков, оба пола у многих клещей). В тех случаях, когда гонады вытягиваются более сильно, они загибаются свободными концами друг к другу навстречу, сливаются и дают непарную подкововидную гонаду (самки *Araneina*, *Phalangidea* и некоторых клещей, самцы *Phalangidea* и части клещей). Вообще, как для этой, так и для 1-й категории можно отметить тенденцию гонад паукообразных к формированию воздушных арок: парные гонады соединяются, но не вполне, а при помощи перекидных комиссур.

Яйца образуют на яичниках большинства паукообразных выдающиеся в полость тела выпячивания, наподобие ягод и лишь при достижении полного созревания подаются внутрь и поступают в яйцеводы. Иногда при этом (*Nemastoma* по А. Р и м с к о м у - К о р с а к о в у) яйца разных размеров располагаются на поверхности яичника в опре-

деленном порядке, а на месте упавших в яйцевод и выведенных яиц остаются своеобразные рубцы вроде «желтых тел» яичников млекопитающих.

Половые протоки паукообразных всегда парны, устроены сложно и снабжены различными дополнительными железами. Концевые отделы протоков, однако, соединяются и открываются наружу на брюшной поверхности первых члеников брюшка.

Женские протоки у *Scorpionidea* устроены сравнительно просто. От яичника направляются вперед два яйцевода, которые сразу сильно вздуваются и служат для вынашивания зародышей, так как скорпионы живородящи. Женское отверстие лежит на 2-м членике брюшка.

У самца скорпионов оба семепровода открываются общим отверстием на том же месте, где у самки лежит женское отверстие. В концы семепроводов впадают два семенных пузырька и два длинных мешковидных пениса.

Парный яичник пауков нередко сливается в непарную, подковообразную гонаду. Два коротких яйцевода сливаются во влагалище, отверстие которого помещается при основании брюшка, на его нижней стороне. У всех *Araneina* имеется парный или непарный семеприемник, который часто приобретает известную самостоятельность, как у *Copropoda*. Например, у *Theridium*, *Epeira* два семеприемника, в виде стебельчатых кармашков, открываются по бокам женского полового отверстия; в них и вводится при копуляции семя. Каждый из семеприемников связывается с влагалищем при помощи особого соединительного протока. Наиболее разнообразны отношения у клещей. Так, наряду с парными половыми путями, у некоторых клещей, например *Gamasidae*, обладающих непарными гонадами, половой проток с самого начала непарен. Далее, половое отверстие, в связи с концентрацией всего тела смещается кпереди, так что у самок оно иногда располагается между основаниями передней пары ног. Интересно, что такое смещение может быть у некоторых *Tugoglyphidae* прослежено в течение индивидуальной жизни животного. У *Trichodactylus* личинка перед последней линькой имеет зачаток полового отверстия между основаниями последней пары ног, тогда как у взрослой самки оно лежит на уровне второй пары ног. Любопытные отклонения наблюдаются у клещей в устройстве семеприемников. Большей частью семеприемник представляет выпячивание полового протока (например у *Gamasidae*). Однако у некоторых клещей семеприемник пространственно отделен от остальной женской половой системы. У *Trichodactylus* семеприемник лежит на заднем конце тела, открываясь наружу позади порошицы. Внутри тела семеприемник сообщается двумя каналами с яичниками. У некоторых *Gamasidae*, сложно построенный семеприемник с одной стороны сообщается с яичником, а с другой стороны двумя каналами открывается наружу у основания 3-й пары ног.

У многих *Arachnoidea* непарный отдел яйцеводов вздувается в матку, где происходит вынашивание яиц или детенышей (*Phalangida*, часть клещей).

Копулятивный аппарат имеет у разных *Arachnoidea* весьма различное развитие, соответственно с чем акт оплодотворения принимает порой весьма причудливые формы. У самцов *Pseudoscorpionidea* копулятивные органы отсутствуют и оплодотворение по К е w протекает у *Chernes* следующим образом. Самец прижимается брюшком к земле и сажает на субстрат кучку спермиев, смешанных с секретом семепроводных желез; затем самка подходит к тому же месту, тоже прижимается к земле и подхватывает каплю спермы своим половым отверстием. У *Chernes cyrneus* (рис. 218) процесс усложняется. Самец и самка становятся друг против друга, причем самец хватается своими клешнями клешни самки. Далее самец сажает на землю стебельчатый сперматофор с каплей семени на вершине, п-

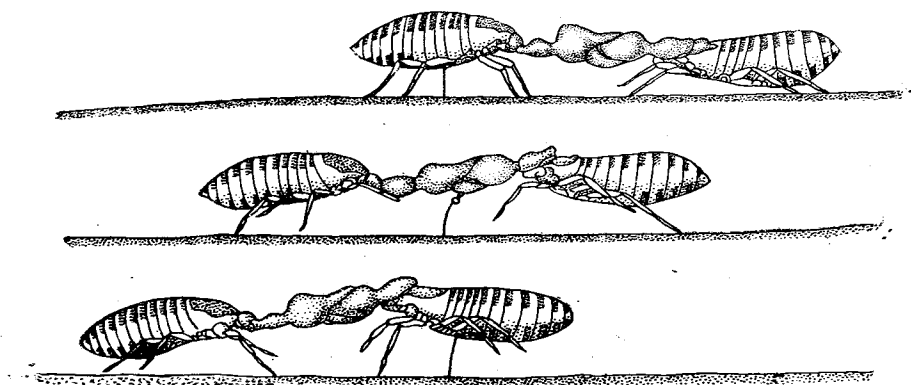


Рис. 218. *Chernes cyrneus*, три последовательных фазы спаривания, самец слева (по Кью).

тится назад и тянет самку за собой, пока она своим половым отверстием не окажется над сперматофором. Тогда края отверстия захлопываются, как бы проглатывая семя. Эта процедура в течение нескольких часов повторяется через каждые 8—10 минут. Такое же отсутствие копулятивных аппаратов наблюдается и у *Solpugidea*. Во время копуляции самец *Galeodes* предварительно резким нападением приводит самку в своего рода обморочное состояние, а затем запикивает подобранное из своего полового отверстия семя в женское отверстие поочередно правой и левой хелицей; после этого он зажимает хелицами края женского отверстия, чтобы семя не могло вылиться.

Самец клеща *Ixodes ricinus* сначала откладывает у женского отверстия самки сперматофор с живчиками и, держа его хоботком, вдвигает стебелек сперматофора во влагалище. После этого либо сперматофор затягивается внутрь действием мускулатуры влагалища, или внутрь влагалища засасывается его содержимое.

В перечисленных примерах функционируют еще неспециализированные конечности, которые было бы неправильно называть гонопо-

диями. Первые намеки на образование гоноподий имеются у некоторых клещей, например у Hydrachnidae (*Piona*): у самца концевой членик 3-й пары ходных ног снабжен особыми крючками, при помощи которых забирается семя для введения во влагалище.

У пауков (*Araneina*, рис. 219) отсутствующий при мужском половом отверстии копулятивный орган функционально заменяется ори-

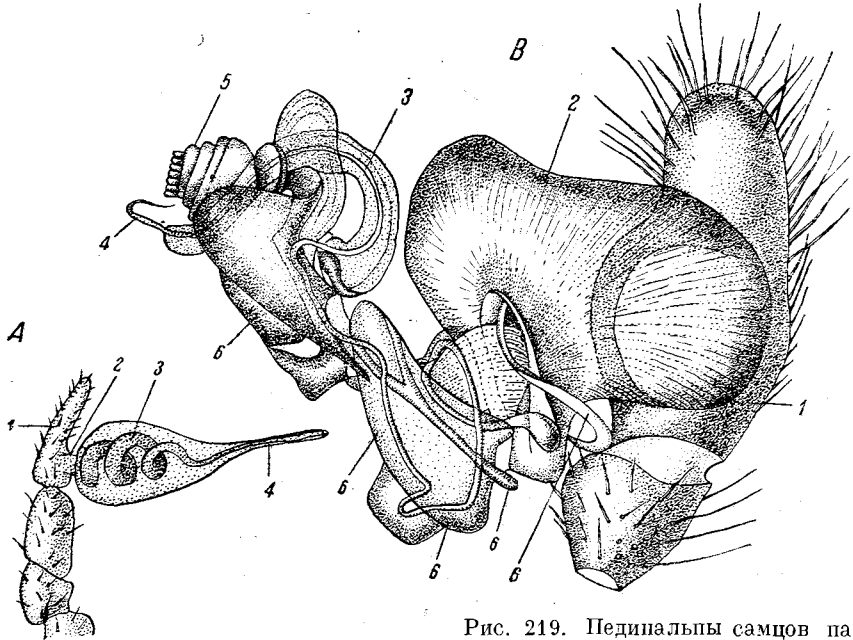


Рис. 219. Педипальпы самцов пауков. А — *Segestria sexoculata*; В — *Linyphia triangularis*; С — самец *Liobunum* (Phalangidea) с высунутым копулятивным органом и вывороченной половой сумкой.

1 — последний членик педипальпы; 2 — haematodocha; 3 — семенной канал; 4 — копулятивный конец аппарата; 5 — retinasculum, хитиновая спираль, служащая для прикрепления копулятивного аппарата к женскому половому отверстию; 6 — различные хитиновые части аппарата, имеющие разное назначение (А — по Вагнеру, В — по Остерло, С — из Мейсенгейзера).

гинально устроенными педипальпами. Последний членик щупальцевидных педипальп самца в самом простом случае (*Segestria*) образует бутылковидный вырост, вытянутый в длинный полый, открытый на конце носик (embolus). Канал носика ведет внутрь выроста и заканчивается там слепо. Но у многих пауков, например у *Linyphia*, этот аппарат достигает невероятной сложности. К концевому членику педипальпы сбоку примыкает прежде всего складчатый, раздувающийся кровью пузырь, а затем еще несколько причле-

няющихся к пузырю последовательных участков; последний из них заканчивается тонким острием. Все эти части пронизаны длинным каналом, вздутым на своем слепом конце. Близ свободного конца бокового выроста последний снабжен особой выдающейся из него хитиновой спиралью, которая служит для временного прикрепления всей аппаратуры к женскому отверстию.

Можно было бы думать, что самец просто зачерпывает семя из своего полового отверстия своими педипальпами, но на самом деле происходит нечто совершенно иное. Самец прядет сначала до этого особую маленькую паутинную сеть. *Limyrphia* проводит сначала три сходящихся в одной точке горизонтальных нити, а потом угол между двумя из них заполняется густой сетью. Самец *Agelena* оставляет в своей обычной сети овальное окно, а один край его заполняет сходящимися в одной точке радиальными паутинными нитями. Самцы некоторых *Tetraneumones* (по Петрункевичу) устраивают четырехугольный горизонтальный гамак. Далее самец выпускает на сеточку капли спермы, а снизу подставляет под сеть свои педипальпы. Просачивающееся через сеть семя втягивается в отверстие embolus силами капиллярности. Изготовление предбрачной сети наблюдается даже у бродячих Lycosidae и Drassidae, которые не строят жилых сетей.

Во время копуляции конец совокупительного придатка педипальпы вводится в женское отверстие.

Интересно, что и среди пауков, у которых обычно оплодотворение производится педипальпами, имеется одно американское семейство (*Cryptostemmatidae*), в котором у самцов тарзальные членики 3-й пары ходных ног очень сильно изменены, несомненно представляя собою гоноподии. У *Pedipalpi* при мужском половом отверстии имеется могущий слегка выпячиваться через него парный отросток, называемый пенисом. Однако функция этого отростка неизвестна и соответствие его пенису остается под сомнением.

Скорпионы обладают при конце каждого из половых протоков длинным пенисом.

Наконец, в некоторых группах паукообразных имеется настоящий пенис непарного характера. Так, у части клещей и всех *Phalangidea* (рис. 219, C) конец мужского протока залегает внутри длинной, заостряющейся трубки. У *Phalangium cornutum* концевой кусок трубки подвижно сочленен с базальным и обладает специальным мускулом. У самцов многих клещей (*Analgina*, *Hydrrachnidae* и др.) по близости от мужского отверстия имеются особые половые присоски, очевидно участвующие в акте копуляции.

Итак, переход к наземному образу жизни предков *Arachnoidea* внес много нового в устройство их копулятивных аппаратов. У раков или копулятивные органы отсутствовали, или имелись парные пенисы, или же в оплодотворении принимали участие конечности, соседние с мужским половым отверстием. У паукообразных специаль-

ные пенисы встречаются сравнительно редко, конечностей, расположенных рядом с половым отверстием, нет. В соответствии с этим, очень часто важную роль при копуляции играют головогрудные конечности (хелицеры, педипальпы, или же передача семени совершается каким-нибудь еще более аберрантным способом (*Pseudoscorpionidea*).

Класс Pantopoda

Все Pantopoda раздельнополы и обладают половым диморфизмом. Диморфизм выражается в более слабом развитии у самок 3-й пары конечностей, или так называемых яйценосных ножек. У трех семейств из десяти эти ножки вообще отсутствуют у самок.

Гонады парны, лежат в грудном отделе тела над кишечником и несколько сливаются своими задними концами. Оригинальной чертой Pantopoda является прежде всего то обстоятельство, что гонады заходят из туловища в два проксимальных членика ног, на которых помещаются и половые отверстия. Последние лежат на 2-м членике ног, помещаясь у самок большей частью на всех ходных конечностях, у самцов же не на всех. Однако в семействе *Ruspogonidae* и у рода *Rhynchothorax* (сем. *Tanustilidae*) половые отверстия в обоих полах имеются только на последней паре ног. Ввиду того, что *Ruspogonidae* и *Tanustilidae* представляют собой сильно специализированных пантопод, следует считать, что у Pantopoda в течение их эволюции произошла олигомеризация половых отверстий. Оплодотворение у Pantopoda, судя по всему, наружное. Самец и самка прикладываются друг к другу своими брюшными сторонами, причем самка выпускает густую массу яиц, а самец — семя. Оплодотворенные яйца наматываются самцом на его яйценосные ножки и вынашиваются им до выхода шестиногих личинок. В некоторых случаях (*Boegeonymphon*, *Pallene* и некоторые другие) личинки и после вылупления остаются на самце и прodelывают на нем до конца свой метаморфоз. Таким образом у Pantopoda забота о потомстве падает на долю мужского пола.

Класс Tardigrada

Тихоходки раздельнополы. Гонада непарна и лежит под кишечником. Обычно половые протоки у самца парны; у самок один из яйцеводов исчезает. Редукцию одного яйцевода ставят в связь с крупными размерами яиц Tardigrada, препятствующими одновременному выведению яиц по двум путям. Половые протоки открываются в заднюю кишку.

ПОДТИП ТРАСНЕАТА

Все Tracheata представляют собой членистоногих, перешедших к наземному образу жизни, с чем связана обязательность внутреннего оплодотворения и некоторые другие черты их половой системы.

Класс Protracheata

Самцы Protracheata обычно несколько мельче самок. Гонады их парны и имеют простую овальную или продолговатую форму (рис. 220). Половые протоки, представляющие собой видоизмененные нефридии предпоследнего туловищного сегмента, тоже парны, но испытывают в одном или в двух местах слияние, становясь непарными. Парные яичники впадают сначала в непарный отдел яйцевода, образующий два довольно крупных выпячивания — семеприемники. Затем непарный отдел расщепляется на два яйцевода, которые вскоре расширяются в пару маток. В матках не только вынашиваются яйца, но у некоторых Protracheata происходит даже прикрепление зародышей к стенке матки и питание их за счет стенок матки при помощи образования, напоминающего плаценту. Матки соединяются в короткое влагалище, которое открывается наружу на предпоследнем сегменте. Отметим, однако, что у некоторых видов Protracheata дело усложняется образованием особого яйцеклада.

Мужские половые пути парны на всем своем протяжении, кроме концевого отдела, образующего непарный семенизвергательный канал и непарный семенепровод. Каждый семенник посылает от себя семявыносящий канал (vas efferens), в самом начале вздувающийся в семенной пузырек. Кроме того, каналы сильно скручиваются и изгибаются, образуя нечто вроде эпидидимиса. Семевыносящие каналы сливаются вместе в семенепровод. Специальный копулятивный аппарат отсутствует. Семя передается, будучи заключено в крупный булыковидный сперматофор, прямо из мужского отверстия в женское.

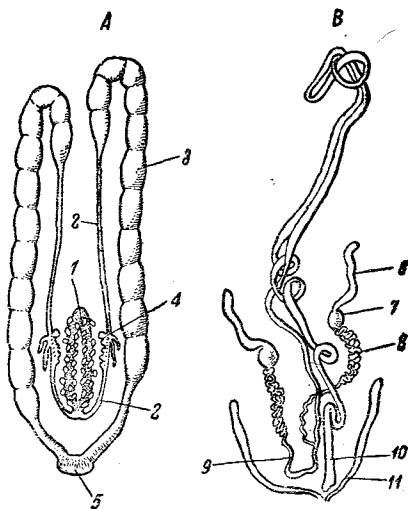


Рис. 220. Половой аппарат *Peripatoides novae-zelandiae*. А — самка; В — самец.

1 — яичник; 2 — яйцевод; 3 — матка; 4 — семеприемник; 5 — женское половое отверстие; 6 — семенник; 7 — семенной пузырек; 8 — epididymis (начальный извитой отдел семенепровода); 9 — семенепровод; 10 — семенепровод; 11 — дополнительные железы (из С и о д г р а с с а).

Класс Myriapoda

Половая система играет весьма важную роль в вопросе о классификации и филогении многоножек. Именно на основании главным образом структуры половой системы представители многоножек многими авторами относятся к двум различным классам: Progoneata (= Diplopoda + Paupoda + Symphyla) и Opisthgoneata (= Chi-

loroda + Insecta). Хотя мы и не придерживаемся этого мнения, считая, что связи между всеми многоножками более тесны, чем между насекомыми и Chilopoda, но все же нельзя отрицать, что по типу строения половой системы Myriapoda образуют две группы, одна из которых ближе к насекомым, чем другая.

Полы у многоножек раздельны, причем в строении некоторых пар туловищных ножек нередко обнаруживается половой диморфизм. У самцов мадагаскарского рода *Sphaerotherium* из Glomeridae на гоноподиях дифференцируются особые органы стрекотания.

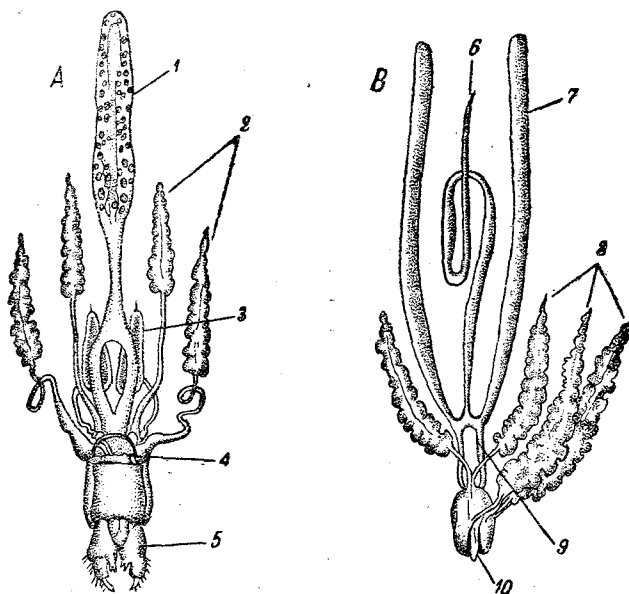


Рис. 221. Половая система *Lithobius forficatus* (Chilopoda)
А — самки; В — самца.

1 — яичник; 2 — дополнительные железы; 3 — семяприемник; 4 — копулятивная сумка; 5 — гоноподия; 6 — семенник; 7 — семенной пузырь; 8 — мужские дополнительные железы; 9 — семяпроводы; 10 — репис (из К ю к е н т а л я).

Г о н а д ы первично парны, хотя и испытывают большей частью вторичное слияние. Полную парность сохраняют только семенники некоторых многоножек. Яичники некоторых Chilopoda (*Lithobius*, рис. 221 и др.) и Diploroda частично сливаются, тогда как у прочих многоножек первичная парность гонад доказывается лишь парной закладкой их из мезодермы, а также во многих случаях и парностью их выводных путей. Форма гонад разнообразна, но в общем вытянута в длину, чего и можно было ожидать при удлинненной форме тела самих животных. У Chilopoda имеется иногда до 12 пар продолговатых семенных фолликулов.

Половые протоки. Гонады непосредственно продолжаютя в половые протоки. У *Chilopoda* половой проток или на всем своем протяжении непарен (*Geophilus*) или же временно раздваивается, огибая заднюю кишку и затем вновь становясь непарным (*Lithobius*). У *Paucipoda* женский проток непарен по всей длине. Мужской проток *Paucipoda* интересен в том отношении, что сначала он парен (соответственно двум парам семенников), затем переходит в длинный непарный семепровод, но последний на конце вновь раздваивается, образуя два семеизвергательных канала и пениса. Наконец, у *Diplopoda* (рис. 222) половые протоки могут быть парными на всем своем протяжении, но чаще их проксимальные, близкие к гонадам участки сливаются, так что парными остаются только половые отверстия и прилежащие к ним отделы половых путей. Половые протоки обнаруживают у обоих полов разнообразные вспомогательные приспособления, как-то дополнительные железы и семенные пузырьки у самцов, цементные железы и семеприемники у самок. Положение половых отверстий позволяет наметить среди *Mylriapoda* две группировки. У одних многоножек парные (*Diplopoda* и *Paucipoda*) или непарные (*Symphyla*) отверстия лежат у переднего конца туловища, обычно на границе 2-го и 3-го туловищных сегментов. Но у *Chilopoda* непарное половое отверстие помещается на предпоследнем, или половом, сегменте тела. У многих *Mylriapoda* (*Paucipoda*, *Diplopoda*) концы мужских половых протоков изменяются в мускулистые семеизвергательные каналы, залегающие каждый внутри довольно просто устроенного сосочкообразного пениса. Однако очень часто участие в копуляции принимают конечности сегментов соседних с половым отверстием, причем нередко роль их в передаче семени в женскую систему становится решающей. В половые протоки впадает несколько пар дополнительных желез.

Особенно интересно протекает оплодотворение у рода *Orthochordeuta* (*Diplopoda*, рис. 223). Прежде всего сперма выступает в виде колбасовидной вязкой массы из мужских отверстий, лежащих у основания 2-й пары ножек. Изгибая тело, самец воспринимает семя в особые бедренные мешочки 8-го сегмента. Далее начинается деятельность задней пары ног 7-го сегмента. Это пара мощных щипцов, снабженных тонкими бичевидными придатками. Бичи выделяют из особой железы густой секрет, который переносится на щипцы и образует

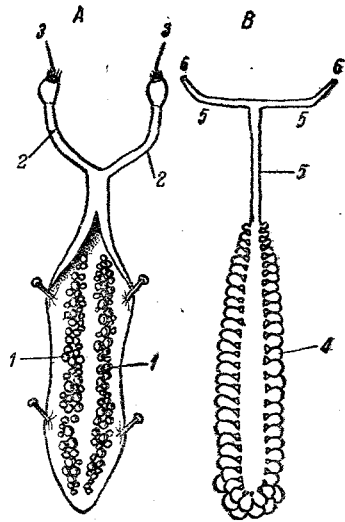


Рис. 222. Половые органы *Glomeris marginata* (*Diplopoda*)
А — самка; В — самец.

1 — яичник; 2 — яйцевод; 3 — женское половое отверстие; 4 — семенной; 5 — семепровод; 6 — мужское половое отверстие (по Лангу).

на их концах парный полый купол. Далее щипцы наклоняются к 8-му сегменту, а бедренные кармашки последнего выворачиваются наружу под давлением крови и передают сперму в полые куполы, которые смыкаются и образуют сперматофоры. Наконец, вступает в действие передняя пара ног 7-го сегмента. Эти гоноподии сливаются в мощный и длинный крючок, которым сперматофоры подхватываются и переносятся к женскому отверстию. Таким образом, здесь совокупительная функция разлагается на две пары ног: 7-я задняя — с подготовительной ролью и 7-я передняя — с окончательной.

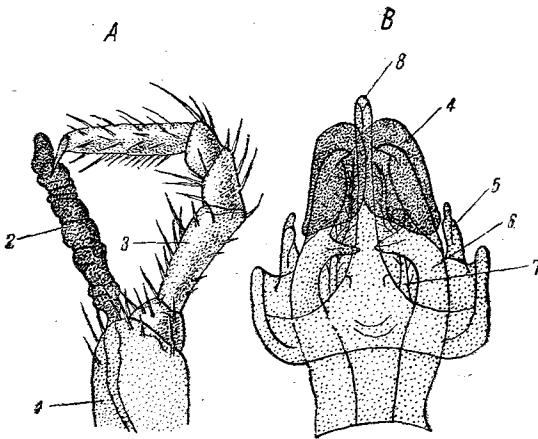


Рис. 223. Chordeumidae (Myriapoda), аппарат, служащий для перенесения семени. А — конечность второго сегмента самца *Orthochordeuma pallida* с выступающей из семепровода (1) массой семени (2); 3 — конечность; В — обе пары гоноподий 7-го сегмента самца *Orthochordeuma germanicum*.

4 — сперматофор в виде полого конуса; 5 — передние гоноподии; 6 — задние гоноподии; 7 — их бичевидный отросток; 8 — крючковидный вырост передних гоноподий (по Ф е р х е ф ф.).

саяющихся непосредственно половой системы, у насекомых необычайно разнообразны вторичные половые отличия. По степени различия между полами можно распределить насекомых по нескольким линиям и в несколько категорий, смотря по тому, относятся ли различия к размерам, окраске, форме тела и его придатков и т. д. Следует, однако, помнить, что различия, принадлежащие нескольким направлениям, часто сочетаются в одном и том же насекомом, т. е. самец может отличаться от самки и по размерам, и по форме тела, и по окраске и т. д.

1. Наружный половой диморфизм отсутствует. У многих клопов, жуков, бабочек и насекомых других групп вторичных половых отличий не замечается.

Иногда мы имеем картины, напоминающие процесс оплодотворения у некоторых паукообразных: оплодотворение осуществляется при помощи ротовых конечностей. У *Glomeris* (Diplopoda) самец забирает мандибулами семя из своих половых отверстий и переносит его к половым отверстиям самки.

Класс Insecta

Эта громадная группа разделяется на отдельные группы членистоногих нередко очень ясно обнаруживает весьма разнообразный половой диморфизм. Помимо различия в первичных половых признаках, ка-

2. Различия в размерах. В этом отношении можно подобрать длинный ряд примеров увеличивающегося различия самцов от самок по величине.

Интересно, что в пределах одного класса насекомых различие между полами в размерах вырабатывалось в двух различных направлениях.

а) Самки крупнее самцов. Такие отношения наблюдаются в большинстве случаев.

Большие размеры и большая массивность самок вызывается в значительной мере более сильным развитием яичников и крупной величиной яиц. Примеры этого рода различий имеются в самых различных отрядах насекомых. Самцы нередко несколько мельче самки у клопов, явно мельче самки у многих шелкопрядов, муравьев и т. д.

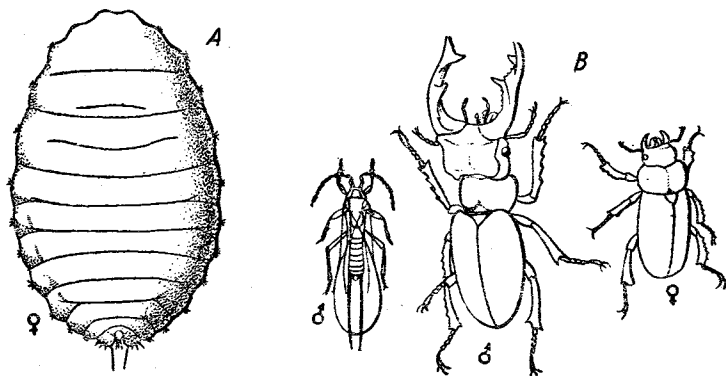


Рис. 224. Крайние примеры полового диморфизма у насекомых. А — червец *Pseudococcus citri*; В — жук *Lucanus cervus* (из Вера).

В отдельных случаях разница в размерах доходит до того, что можно говорить о карликовых самцах. Так дело обстоит, например, у кокад *Dactylopius vitis* — самец в пять раз меньше самки, у *Pseudococcus citri* (рис. 224) и некоторых других. Иногда разница в размерах, сначала незначительная, становится большей после оплодотворения, когда самка переполняется развивающимися яйцами. Подобную картину мы имеем у термитов, где оплодотворенная самка, или «царица», может достигать почти 10 см, тогда как до оплодотворения она, подобно самцу, имеет всего 1—2 см.

б) Самки мельче самцов. Такие отношения встречаются реже, но тем не менее самцы значительно крупнее и массивнее у ряда жуков (*Lucanus*, рис. 224, *Oryctes*, рис. 226), у некоторых перепончатокрылых.

3. Различия в окраске особенно часты у форм, обладающих яркой и пестрой окраской, например у бабочек, хотя нередко и у других насекомых. В одних случаях диморфизм ограничивается ничтожными различиями в положении и развитии пигментных пятен, например у *Pieris brassicae*, где самки обладают лишними двумя

черными пятнами на белом фоне крыльев. У других форм дело доходит до того, что самец и самка не имеют ничего общего в своей расцветке и были иногда ранее относимы даже к разным родам (некоторые *Ornithoptera* Зондского архипелага). Самец обычно обладает более яркой и светлой расцветкой. Голубые самцы *Lysaenidae* гораздо ярче скромных, бурых самок, а самец *Euchloë cardamines* резко отличается от чисто белой самки яркооранжевыми дистальными половинами своих передних крыльев.

Указанные различия в окраске зависят большей частью от разного распределения пигмента, но иногда (*Apatura*) самцы обладают на крыльях особыми призирующими чешуйками. Более скромную окраску самок рассматривают как покровительственную, т. е. как приспособление, служащее для особой защиты того пола, который является носителем потомства и имеет поэтому особую важность для сохранения вида.

Известны отдельные случаи, когда более яркой и пестрой окраской обладают не самцы, а, наоборот, самки, но подобные соотношения возникают большей частью на почве мимикрии. А именно у таких форм (*Papilio dardanus*, *Perrhybris malenka* и другие белянки Ю. Америки) самец сохраняет более скромную древнюю окраску, свойственную данному семейству (например белый цвет у белянок), тогда как самка становится «подражателем» какой-нибудь иммунной «модели» из другого семейства, обладающей яркой предупреждающей окраской. Следовательно, и здесь конечным значением окраски самки является предохранение женского пола от опасности. Наконец, у целого ряда тропических дневных бабочек наблюдается половой полиморфизм окраски, причем такие виды обладают обычно одной формой самца и 2—3 разными формами самок (*Papilio dardanus*, *P. hector* и др.).

Различия в окраске обоих полов имеются у многих стрекоз. Например брюшко у самца *Agriion puella* небесно-голубое, у самки же темнобронзовое, у *Calopteryx virgo* самец обладает голубым телом и темносиними крыльями, самка зеленым телом и бурными крыльями. У других групп насекомых разные различия в окраске обоих полов встречаются реже.

4. Различия в форме тела и его придатков. С точки зрения сравнительной анатомии эти различия являются наиболее существенными, так как они касаются не размеров, не пигментации, а самой структуры организма. Такие различия могут быть двух разных типов, так сказать количественные, или же и качественные. В первом случае дело идет о разной степени развития одного и того же признака, имеющегося у обоих полов. Во втором, о наличии у одного из полов таких признаков, которые у другого вообще отсутствуют.

1) *Количественные отличия* носят у самки несколько различный характер. Если мы построим известную схему нормального для того или иного отряда насекомых строения, то у самки половые отличия будут заключаться в недоразвитии некоторых признаков этой схемы,

т. е. будут носить отрицательный характер, тогда как у самца наблюдается гипертрофия тех или иных признаков схемы.

а) Недоразвитие признаков. Самец имеет нормальное строение, самка в некоторых отношениях недоразвита. Чаще всего различия этого рода выражаются в редукации крыльев у самки. Известными примерами этого рода являются некоторые пяденицы с более (*Erannis defoliaria*) или менее (*Operophtera brumata*) редуцированными крыльями, некоторые шелкопряды (*Orgyia antiqua*, рис. 225) с рудиментацией крыльев у самки, целое семейство бабочек чехлоносок (*Psychidae*) с бескрылыми, личинкоподобными самками. Кроме того, редукация крыльев у самок известна для некоторых жуков (*Lampyrus* и др.), для целого отряда *Strepsiptera*, паразитическая, бескрылая самка которых остается на всю жизнь в теле хозяина (чаще всего пчел *Andrena*), выставив наружу лишь конец брюшка. Партеногенетические самки тлей, самки червецов тоже обычно бескрылы. У разных членов этой категории редукация крыльев наступает в разные моменты жизни и разным способом (Федотов). У *Psychidae*, отличающихся сильной деградацией, имагинальные диски крыльев закладываются, но затем как бы разглаживаются и исчезают, не давая зачатка крыла. У *Operophtera brumata* зачатки крыльев сначала имеют приблизительно одинаковые размеры в куколках самок и самцов, но затем в куколках самок дистальная часть уже сложившегося зачатка крыла подвергается дегенерации, и крыло очень сильно уменьшается в размерах, принимая вид короткой и узкой пластиночки. Наконец, третий тип бескрылых самок может быть в тех случаях, когда самка представляет собой неотеническую, получившую способность размножаться половым путем личинку. Замечательный пример этого рода дает один яванский жук, самец которого имеет вид нормального крылатого небольшого жучка, тогда как гораздо более крупная самка задерживается на последней личиночной стадии и в таком состоянии оплодотворяется. Иногда явления редукации или недоразвития, кроме крыльев, затрагивают и другие органы

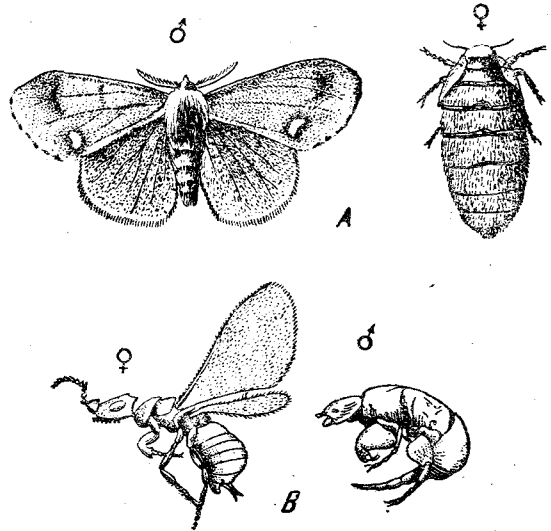


Рис. 225. Половой диморфизм в развитии крыльев у насекомых. А — *Orgyia antiqua*; В — *Blastophaga grossorum* (Hymenoptera) (из Вебера).

самок. У самок чехлоносок (Psychidae) большей частью неразвиты сяжки и ноги; то же следует сказать о самках Strepsiptera.

Несравненно реже редукция крыльев происходит не у самки, а у самца. Таковы короткокрылые самцы некоторых веснянок (*Perla cephalotes*, *Taeniopteryx trifasciata* и др., самки которых обладают нормальной длины крыльями. У водяного наездника *Prestwichia* только самки обладают крыльями и служат для заселения новых водоемов. Однако всего дальше идет явление редукции у так называемых «фиговых оплодотворителей» из Chalcidida (*Blastophaga*, рис. 225, В и др.). У них крылья у самца совершенно отсутствуют, антенны укорочены (3—9 члеников, у самок чаще всего 12 члеников), глаза мельче, чем у самок, а средние ноги иногда (мадагаскарский *Kradibia cowani*) сохраняются лишь в виде пары крошечных двучленистых рудиментов. До известной степени переход к такому рода половому диморфизму составляют некоторые южноамериканские «фиговые оплодотворители», которые обладают двумя формами самцов. Одна — крылата и напоминает самок, другая — бескрыла и столь своеобразна, что ранее относилась к особому роду.

Во всех рассмотренных до сих пор нами случаях морфологические признаки находятся в ясной связи с большей или меньшей физиологической активностью каждого пола, особенно в период половой деятельности. Менее активные, остающиеся иногда в течение всей жизни на одном месте (Psychidae, Strepsiptera, *Orgyia*, рис. 225) самки испытывают редукцию органов движения, так что вся задача отыскивания партнера перед копуляцией ложится на долю самцов. Подобное разделение труда вызвало у самцов многих насекомых явление обратного порядка, относимого к следующей категории.

б) Гипертрофия, или переразвитие, органов, служащих для отыскивания самки. Иногда эта гипертрофия макроскопически даже почти незаметна и обнаруживается лишь при самом детальном исследовании. Так, например, у самца майского жука на антенне насчитывается 50 000 обонятельных аппаратов, а у самки всего 8000; у пчелиной матки в сложном глазу имеется около 5000 омматидиев, а у трутня, т. е. самца — 13 000. Однако чаще, в связи с функцией отыскивания самки, у самца явственно достигают гораздо более сильного развития органы чувств: сяжки с их обонятельными аппаратами, глаза. Более сильное развитие сяжков очень часто встречается у бабочек (сяжки самца гребенчатые или перистые, самки же простые щетинковидные), у некоторых жуков (многие самцы Cerambycidae, обладающие более длинными усиками) и др. Джонстоновы органы антенн сильнее развиты у самцов Culicidae, чем у самок.

«Гипертрофия» глаз известна для самцов многих Diptera (Simuliidae), а у некоторых Diptera (*Bibio* и др.) и Ephemeroidea (*Cloëon* и др.) каждый разросшийся глаз самца подразделяется на два функционально несколько различных глаза. Однако и здесь могут быть, хорошо биологически объяснимые, примеры обратного свойства. У мух *Volucella*, откладывающих яйца в гнезда шмелей, самки имеют гораздо сильнее развитые глаза, чем самцы.

К той же категории количественных различий типа гипертрофий относится много примеров усиленного развития некоторых частей тела самцов, примеров, которые не могут быть объяснены с точки зрения естественного отбора. Таково, например, сильное увеличение челюстей у самцов некоторых жуков (*Lucanus*), сетчатокрылых (*Corydalis*), перепончатокрылых (*Synagris*), крайнее удлинение передних ног у некоторых жуков (*Acrocinus longimanus*), расширение (и яркая окраска) голеней у самцов некоторых стрекоз (*Libellula*, *Platycnemis pennipes*) и т. п. Ввиду того, что эти органы лишь в редких случаях (*Lucanus*) употребляются самцом в качестве оружия при борьбе за самку, их считают половыми украшениями, выработавшимися на почве полового отбора.

2) Качественные отличия заключаются в выработке у одного из полов таких органов, которые у другого пола вообще отсутствуют.

2) Качественные отличия заключаются в выработке у одного из полов таких органов, которые у другого пола вообще отсутствуют.

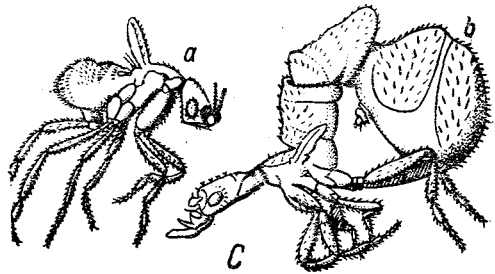
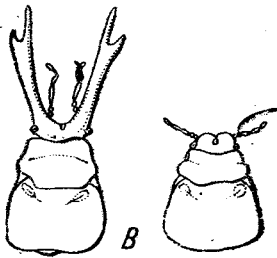
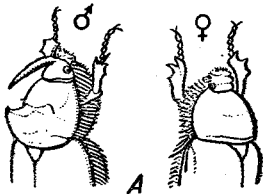


Рис. 226. А — передняя половина тела *Oryctes nasicornis*, самца и самки; В — передний конец клопа *Elaphoezygum götzei*, самца и самки; С — мужская (а) и женская (b) половая фаза мухи *Termitozenia* (из Вебера).

Сюда относится прежде всего ряд половых украшений самца, имеющих вид рогов, которые вырастают на голове или на переднегруды животного. В нашей фауне такие рога встречаются у некоторых жуков (*Oryctes nasicornis*), некоторых Staphilinidae, в тропиках у некоторых клопов (*Elaphoezygum götzei*, рис. 226), а в особенности у жуков из семейства Dynastinae.

Сюда же относятся различные хватательные аппараты, служащие для облегчения копуляции, но не связанные с половой сферой. Таковы присоски на передних ногах самца у плавунцов, крючки на антеннах у некоторых Mallophaga (*Goniodes*) и т. д.

Наконец, к этой же категории можно отнести и различные органы приманивания другого пола во время полового периода. Чаще всего эти аппараты выражены в виде пахучих желез разного строения и расположения. Присутствием таких желез особенно характеризуются бабочки, причем обычно секрет выделяется одноклеточными

кожными железами, расположенными у основания особых душистых чешуек или волосков. Чешуйки представляют собой аппарат, служащий для лучшего испарения и распространения запаха. Главное отличие душистых чешуек заключается в сильном увеличении клетки — образовательницы чешуйки, которая не только образует чешуйку, но и служит для выделения душистого секрета. Сама чешуйка имеет внутри губчатое строение и впитывает секрет, а для лучшего испарения аромата служит система пор, пронизывающих чешуйку. Душистые волоски и чешуйки большей частью имеются только у самцов (многих Pieridae, рис. 227, Hesperidae) и потому получили название мужских — «андроконии».

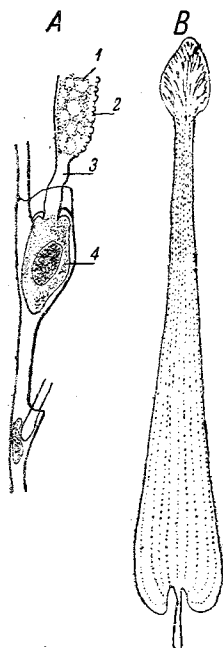


Рис. 227. А — часть разреза через крыло брюквенницы (*Pieris napi*); альвеолы и клетки-образовательницы обыкновенной (внизу) и душистой (вверху) чешуйки. 1 — основная часть душистой чешуйки; 2 — поры; 3 — стебелек; 4 — клетка образовательница.

В — андроконий самца брюквенницы (по Иллигу).

Однако впоследствии они в некоторых случаях были обнаружены и у самок. Обычно они сидят на крыльях, гораздо реже на конечностях (*Herpialus hecta*, *Pechipogon barbalis*, рис. 228); у *Danaidae* имеются на заднем конце брюшка два глубоких впачивания, усаженных душистыми волосками. Особые душистые железы без волосков имеются на заднем конце брюшка у самок некоторых бабочек (*Orgyia*, *Bombyx mori*).

5. Гермафродитизм, как явление до известной степени диаметрально противоположное половому диморфизму, у насекомых отсутствует. Единственный пример настоящего гермафродитизма представляет термитофильная мушка из сем. Phoridae, *Termitoxenia* (рис. 226, С). Это насекомое в начале своей имагинальной жизни функционирует как самец, затем оно значительно вырастает, развивает яичник и становится живородящей самкой.

У некоторых насекомых имеется своего рода рудиментарный гермафродитизм. А именно, у некоторых веснянок (*Perla marginata*) самки нормальны, но у самцов, помимо парных функционирующих семенников, имеется непарное скопление не способных к дальнейшему развитию яйцевых трубочек.

Половые железы насекомых (рис. 229), как правило, имеются в числе одной пары, но в отдельных редких случаях наблюдаются следы первоначального их метамерного расположения. Во вполне зрелых яичниках такое расположение сохраняется лишь у немногих *Arterygota* (*Jaryx*), а для семенников — у *Lepisma* и *Machilis*. У этих насекомых гонады имеют вид нескольких пар коротких трубочек, впадающих друг за другом в оба яйцевода или семе-

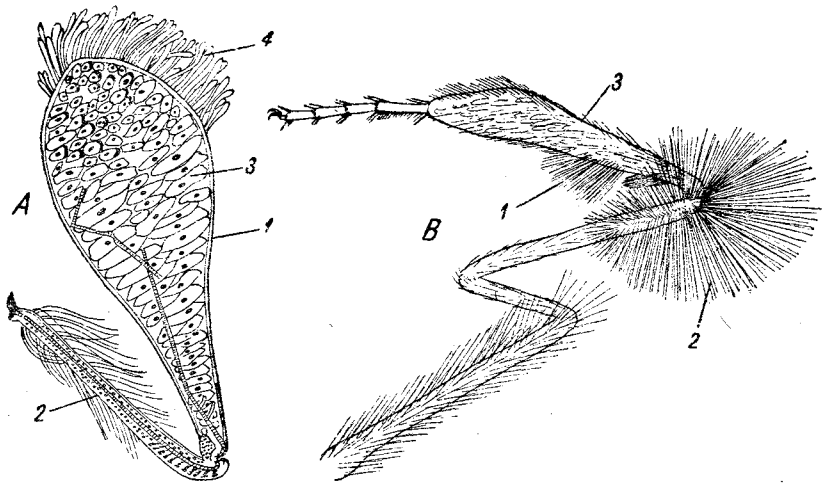


Рис. 228. *A* — задняя нога самца бабочки *Hepialus hecta*.
 1 — голень; 2 — бедро; 3 — железистые клетки; 4 — душистые волоски.
B — нога бабочки *Pechipogon barbalis*.
 1—3 — пучки душистых волосков (*A* — по Дегенеру, *B* — по Иллигу).

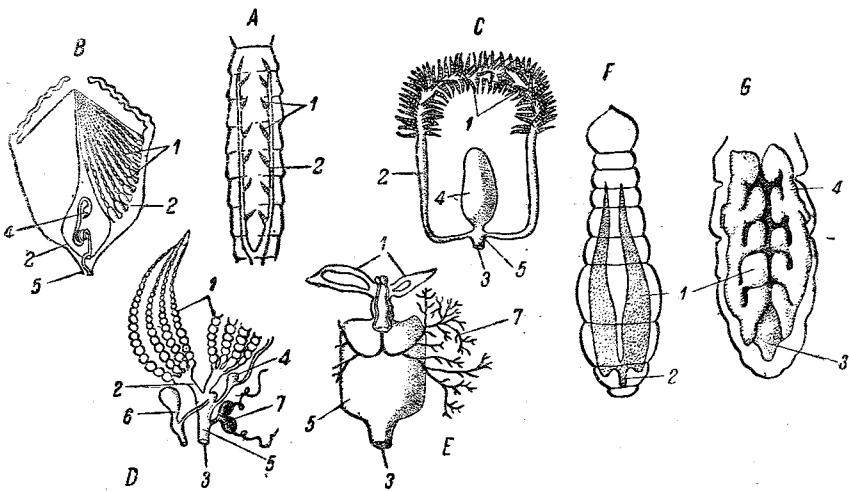


Рис. 229. Половые органы насекомых. *A* — *Japyx*; *B* — *Acridiidae*; *C* — *Plecoptera*; *D* — *Lepidoptera*; *E* — *Glossina*.
 1 — яичник; 2 — яйцевод; 3 — женское половое отверстие; 4 — семеприемник; 5 — влагалище; 6 — совокупительная сумка, сообщающаяся посредством канала с семеприемником; 7 — дополнительные железы (из Вебера).
F — самец *Anurida maritima* (Apterygota) с семениками (1) и семенозвергательным каналом (2); *G* — брюшко *Podura aquatica* (Apterygota) с семениками (1), семенным пузырем (3) и семепроводами (4).

провода. Обыкновенно же половые трубочки сближаются с каждой стороны вместе, образуя по одной общей гонаде.

Женские гонады. Каждый яичник насекомых состоит обычно из нескольких, веерообразно расположенных яйцевых трубок, одетых соединительно-тканой оболочкой и сидящих на яйцевом, как пальцы на руке. Свободный конец каждой яйцевой трубочки

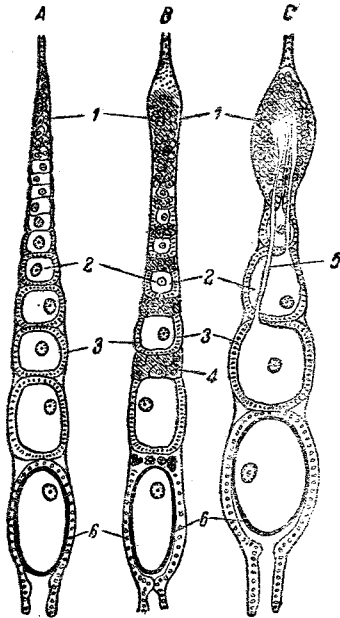


Рис. 230. Три главных типа яичников насекомых. А — паноистический; В — мероистический политрофный; С — мероистический телотрофный.

1 — зачатковая зона (в С вместе с тем и питательная камера); 2 — яйцевые клетки; 3 — яйцевые фолликулы; 4 — питательная камера; 5 — питательные тяжи, идущие от общей питательной камеры к отдельным яйцеклеткам; 6 — оболочка яйца (хорион) (по Коршельту).

состоит из множества мелких, недифференцированных зачатковых клеток, а вся остальная часть ее поделена на яйцевые и питательные камеры, вроде узлов и междоузлий в злаковом стебле. Каждая яйцевая камера состоит из яйца, окруженного фолликулярным эпителием. Питательные камеры состоят из групп клеток, похожих на яйца, но не развивающихся и потребляемых соседней яйцевой клеткой. Число клеток в питательной камере варьирует от одной (*Forficula*) до многих. По мере созревания яйца размеры его питательной камеры уменьшаются, вследствие частичного потребления ее содержимого яйцом. Перед выходом яйца в яйцевод фолликулярный эпителий выделяет вокруг яйцевой клетки оболочку с отверстием (микропиле), служащим для проникновения живчика. Таким образом, яичник насекомых представляет собой гермо-вителлярий с разграничением желточных и яйцевых участков. Часто можно даже морфологически установить высасывание питательных клеток яйцевыми: ядро яйца иногда посылает в сторону соответственной питательной камеры псевдоподиеобразные выросты, говорящие о живом обмене между яйцом и камерой. Интересно, что у ряда *Insecta* имеются и различные модификации описанного типа (рис. 230). Так, у *Rhynchota* имеется так называемый *телотрофический* тип строения, при котором субтерминальная часть яйцевой трубочки занята общим скоплением желточных клеток, а далее по направлению к выходу из яичника следует подряд несколько яйцевых камер. Отдельные камеры соединяются с желточным скоплением толстыми желточными плазматическими шнурами.

Наконец, у ряда насекомых (*Orthoptera*) встречается так называемый *паноистический* тип, который, повидимому, является наиболее примитивным из всех. В данном случае все зачатковые клетки,

иногда даже морфологически установить высасывание питательных клеток яйцевыми: ядро яйца иногда посылает в сторону соответственной питательной камеры псевдоподиеобразные выросты, говорящие о живом обмене между яйцом и камерой. Интересно, что у ряда *Insecta* имеются и различные модификации описанного типа (рис. 230). Так, у *Rhynchota* имеется так называемый *телотрофический* тип строения, при котором субтерминальная часть яйцевой трубочки занята общим скоплением желточных клеток, а далее по направлению к выходу из яичника следует подряд несколько яйцевых камер. Отдельные камеры соединяются с желточным скоплением толстыми желточными плазматическими шнурами.

поступающие в яйцевую трубочку из ее верхушечной части, превращаются в яйца, окружаясь фолликулами. Это показывает, что яйцевые клетки могут обходиться и без желточных, привлекая к себе питательные вещества осмотическим путем из окружающей полости тела. Весьма вероятно, что участие в питании яиц принимает фолликулярный эпителий. Это тем более правдоподобно, что у ряда насекомых фолликулярный эпителий сильно разрастается и вдавливается глубокими складками в яйцо.

Итак, гермо-вителлярии насекомых снабжены двоякого рода питательными клетками: желточными и фолликулярными. Модификацию более обычного типа парных яичников представляют подковообразные яичники веснянок (*Plecoptera*) и *Sialidae*. У них передние концы обоих яйцеводов сливаются, получается как бы поперечная полая трубка, от которой и торчат вперед многочисленные овариальные трубочки, а назад идут по бокам два яйцевода. Другой случай непарности яичников дают такие формы, как *Phylloxera*, у которых остается всего одна овариальная трубочка, сидящая на непарном яйцеводе.

Минимальное количество яйцевых трубочек, отвечающих одному яичнику, равняется одной (*Glossina*), максимальное — нескольким тысячам (термиты). Для большинства видов насекомых это число является константным.

Парные, сложно устроенные яичники ведут в два яйцевода, которые сливаются и дают влагалище. Влагалище у низших насекомых значительно короче, чем у высших. Во влагалище открывается особый слепой замкнутый мешок, который часто называется *сперматекой*, но который отвечает семеприемнику. То это округлый пузырь на полой ножке (*Mylabris*), то спирально закрученная улитка (царица термитов) и т. д. Спермии забираются в семеприемник, повидимому, при помощи собственных активных движений. Семеприемник тем крупнее, чем большее количество яиц подлежит оплодотворению после однократной копуляции. Такова, например, пчелиная матка, оплодотворяемая всего один раз в течение своей многолетней (до 5 лет) жизни. Половой аппарат насекомых нередко усложняется наличием дополнительных желез неизвестного значения.

У многих насекомых описанная нами выше картина дополняется развитием особой совокупительной сумки (*bursa copulatrix*). Помимо семеприемника, влагалище снабжено еще одним слепым выпячиванием, которое служит лишь для введения в него penis. Очень интересны отношения у некоторых *Lepidoptera*, где отверстие совокупительной сумки лежит рядом с женским половым отверстием, т. е. рядом с влагалищем. В таких случаях имеется особый соединительный канал, служащий для проведения семени из сумки во влагалище и семеприемник.

Мужские половые железы и их протоки (рис. 231). Устройство их в типичном случае таково: 2 семенника, 2 семепровода, впадающих в непарный *d. ejaculatorius*, который принимает в себя две длинных трубчатых аксессуарных железы. Железы нередко больших размеров, чем все прочие части полового аппарата.

Иногда, например у *Mylabridae*, число желез доходит до трех пар. Выделения желез имеют, по видимому, разное назначение. Каждый семенник большей частью состоит из нескольких фолликулов, которые до известной степени соответствуют яйцевым трубочкам самок. Соответствие выступает в тех редких случаях (*Lepisma*, *Machilis*), когда фолликулы сохраняют более или менее метамерное расположение, подобно яйцевым трубочкам *Jaryx*.

Однако далеко нередко каждый семенник может быть цельным, состоя как бы из одного фолликула. Впрочем, иногда такая цельная

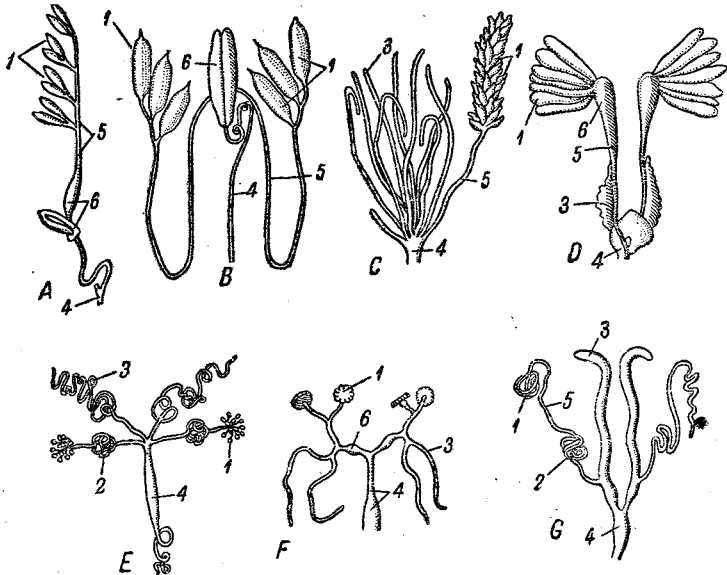


Рис. 231. Мужской половой аппарат различных насекомых. А — *Lepisma*; В — *Tetrophthalmus* (Mallophaga); С — *Tettix* (Orthoptera); D — *Pyrrhocoris* (Rhynchota); E — *Lucanus* (Coleoptera); F — *Nyctolobius* (Coleoptera); G — *Dytiscus* (Coleoptera). В А и С один из семенников опущен.

1 — семенники; 2 — эпидидимис; 3 — дополнительные железы; 4 — семенивергательный канал; 5 — семепровод; 6 — семенной пузырь (из В е б е р а).

форма семенника лишь кажущаяся и зависит от того, что все образующие семенник фолликулы окружены общей соединительно-тканной оболочкой. Оба семенника у некоторых насекомых (некоторые бабочки, *Plecoptera*) могут сливаться — получается непарное образование. У *Plecoptera* этот непарный семенник имеет форму подковы, подобно яичнику самок веснянок, что говорит нам об известном единстве плана строения половой системы у данного отряда насекомых.

Семепроводы насекомых могут образовывать семенные пузырьки, получающиеся двумя разными способами. Первый, наиболее распространенный в животном царстве, заключается в образовании семепроводом местного расширения. Второй, менее частый, мы находим,

например, у ряда жуков (*Lucanus*, *Dytiscus* и др.). Здесь сильно вытянувшийся в длину семепровод на известном протяжении скручивается в густой клубок, *эпидидимис*, причем этот участок семепровода и служит для накопления семени.

К о п у л я т и в н ы й а п п а р а т очень варьирует в деталях строения. Главную его часть составляет непарный, выдающийся на 9-м членике брюшка *penis* с половым отверстием на конце. Кроме того, вспомогательную роль при копуляции играют различного вида происхождения придатки на конце брюшка, получившие название *гоноподиев*, *гонопофизов*, *парамеров* и т. п.

Наиболее простые отношения среди насекомых показывают некоторые *Orthoptera*, где выступающий из мужского отверстия сперматофор без каких-нибудь совокупительных приспособлений вводится в женское отверстие. В качестве исходного пункта при возникновении настоящих совокупительных органов наземных *Arthropoda* можно считать простую хитиновую трубку, в виде надставки на конце семепровода. У бескрылых *Thysanura* это небольшой сосочек, кото-

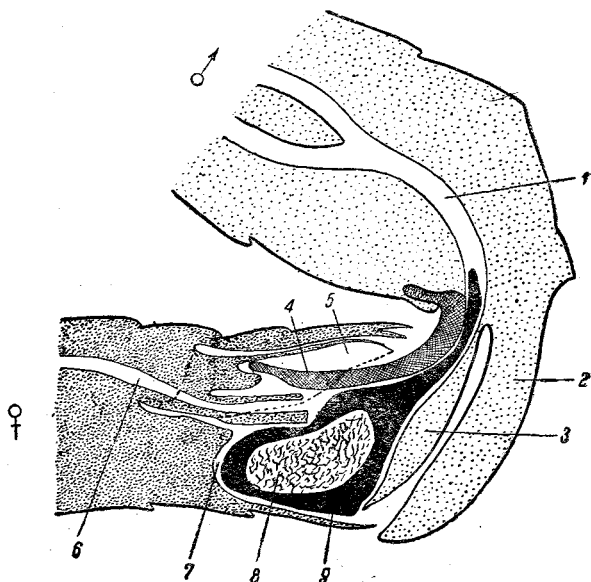


Рис. 232. Схематический разрез через задние концы тела двух копулирующих плавунцов (*Dytiscus marginalis*).

1 — семепровод; 2 — парамеры; 3 — мембрана, прикрывающая желоб *penis*; 4 — хитиновый стержень *penis*; 5 — яйцевклад самки; 6 — влагалище; 7 — сперматофорный нарман; 8 — масса спермы; 9 — склеивающая масса сперматофора (по Б л у н к у).

рый, однако, у таких форм, как *Machilis*, развивается в двучленистую цилиндрическую трубку. Нечто подобное, в большей или меньшей степени развития, встречается у многих *Mantodea*, *Acridioidea*, *Blattoidea*, *Collembola*. Ряд усложнений совокупительного аппарата обнаруживают жуки. Прекрасно исследовал В л и н с к половой аппарат *Dytiscus marginalis* (рис. 232). *Penis* имеет вид прочного, выдолбленного на спинной стороне желобовидно хитинового стержня, который сверху прикрыт гораздо более нежной крошащей мембраной: получается, в общем, подобие расширяющейся к своему свободному концу трубки. Мембрана двуслойна, и между двумя слоями может накапливаться кровь, отчего мембрана разбухает. Весь этот аппарат

вводится при копуляции не во влагалище, а в особое вдавление задних сегментов брюшка самки — сперматофорный карман. Таким образом, копулятивный орган *Dytiscus* состоит из двух частей: твердой, направляющей при введении в карман, и мягкой, набухающей от крови. Те же компоненты в различных комбинациях встречаются и у прочих жуков. Из бесконечного разнообразия этих аппаратов приведем еще два примера. У *Lucanus cervus* довольно толстая и прочная трубка расширяется в пузырь, сквозь который проходит семенозвергательный канал, продолжающийся в необычайно длинный закрученный бич; на конце бича лежит мужское отверстие.

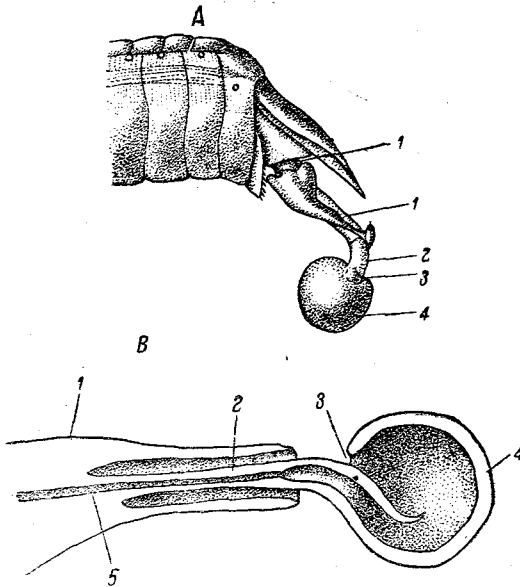


Рис. 233. А — задний конец тела самца майского жука сбоку; В — схематический продольный разрез конца копулятивного органа майского жука.

1 — копулятивный орган (penis); 2 — стебелек концевого пузыря (4); 3 — половое отверстие; 5 — семенепровод (по Б о а с у).

Что касается до парамеров, то они могут либо находиться в тесной связи с пенисом и закладываться совместно с ним, либо они более или менее удалены от копулятивного органа. Они могут иметь форму крючков, клещей и т. д., а по своему происхождению в некоторых случаях, но не всегда, являются рудиментарными конечностями задних сегментов брюшка; таковы, например, изменяющиеся в парамеры *styli* (*Ephemera*) и *cerci* (*Odonata*).

А б е р р а н т н ы й т и п к о п у л я ц и и наблюдается у стрекоз (*Odonata*), где копулятивные аппараты отстоят далеко от полового отверстия (рис. 234). Мужское отверстие лежит на заднем конце брюшка и прикрыто небольшими клапанами. На 2-м и 3-м сегментах брюшка находится, кроме того, сложно устроенный *семенепредатчик*

закрученный бич; на конце бича лежит мужское отверстие.

У майского жука (рис. 233) массивная, членистая трубка *penis* на самом конце вздувается в большой шаровидный пузырь, который содержит в себе расширенный конец полового протока. Тут форма копулятивного аппарата отчасти объясняется положением жуков при копуляции: самец откидывается назад и свешивается головой вниз, держась за самку только введенным в ее половую систему *penis*. При таком положении раздутый пузырь прочно удерживает *penis* в женских половых путях. Те же, приблизительно, отношения имеются и у других насекомых (*Lepidoptera*, *Hymenoptera*).

В виде парных выростов, содержащих в себе семенные мешки, вытянутые в тонкий выводной канал, особые боковые лопасти и т. д. Семепередатчики представляют собой своеобразные выросты сегментов, отнюдь не гомологичные, например, рудиментарным брюшным конечностям. Самец сначала подгибает свое брюшко вперед и наполняет спермой семепередатчик. Затем щипцами заднего конца брюшка самец хватается самку сверху за шею и в течение известного времени оба насекомых летают вместе. Далее самка стано-

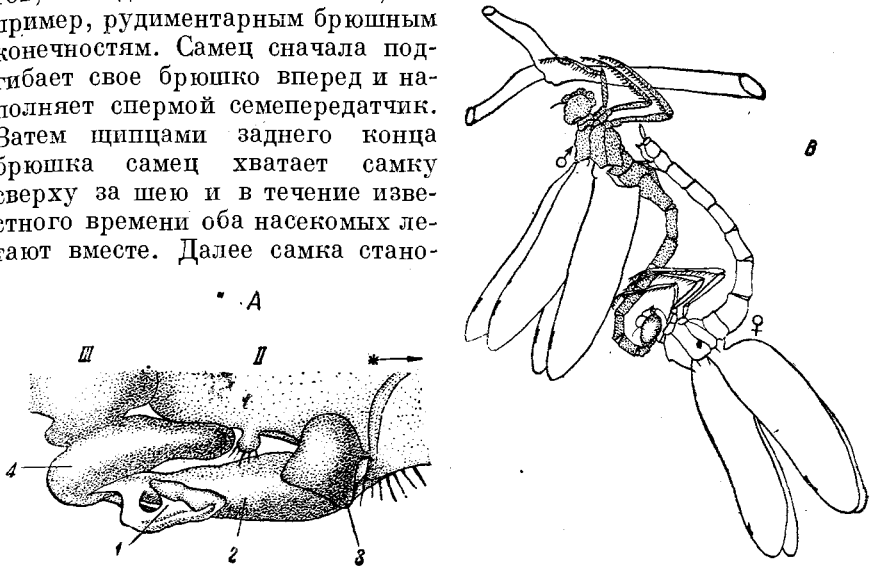


Рис. 234. А — переносящий семя аппарат стрекозы *Agrion minimum*. II и III — соответственные сегменты брюшка. 1 — крючковидный вырост переносителя семени (2); 3 — боковые кроющие пластинки; 4 — семенной пузырь. Стрелка обращена по направлению к голове (по Б а к г о ф ф у). В — копуляция у стрекозы *Aeschna grandis*; светлая самка, затемнен самец (по Г о р н б е р г е р у).

вится активной, обхватывает конечностями брюшко самца и подгибает задний конец своего брюшка с половым отверстием к семепередатчику. Тогда последний вводится в женское отверстие и вносит в него сперму.

ТИП МОЛЛЮСКОВ (MOLLUSCA)

Половая система моллюсков обнаруживает значительное разнообразие. Размах колебаний в ее структуре, начинаясь с форм, лишенных всяких органов оплодотворения и не имеющих специальных половых протоков, заканчивается моллюсками с чрезвычайно сложно построенной половой системой, не уступающей по сложности половому аппарату плоских червей.

Класс Amphineura

В пределах данного класса более примитивным является без сомнения подкласс Placophora, тогда как подкласс Aplousophora (*Selenogastres*) состоит из животных, во многих отношениях сильно

специализированных. Однако по структуре половой системы Aplасорфога обладают более простой организацией (рис. 235). Лишь немногие из Aplасорфога раздельнополы (*Chaetoderma*), все прочие гермафродитны. У *Chaetoderma* гонада непарна, у прочих половые железы имеют вид двух длинных, параллельно лежащих над кишкой мешков. Живчики формируются на боковых сторонах каждой гонады, тогда как яйца — на медианной стороне. Гонады открываются парой (даже у *Chaetoderma*) коротких протоков в перикардий и непосредственной связи с внешней средой не имеют.

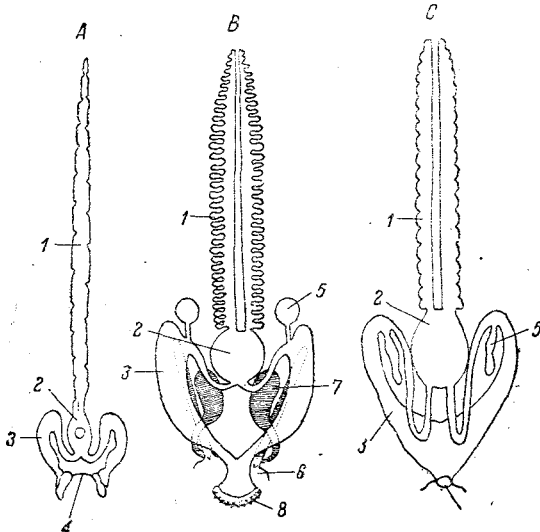


Рис. 235. Мочеполовая система Aplасорфога. А — *Chaetoderma nitidulum*; В — *Neomenia carinata*; С — *Rhopalomenia acuminata*.

1 — гонада; 2 — перикардий; 3 — нефридий; 4 — клоака; 5 — семеприемник; 6 — «тяжевидный орган»; 7 — его железа; 8 — копулятивный орган (из Л а н г а).

яется и во взрослом состоянии. Гонада лежит между кишечником и сердцем. Самым главным отличием Пласорфога от Aplасорфога является наличие у них пары половых протоков, открывающихся не в перикардий, а, независимо от почек, в мантийную полость, несколько впереди выделительных отверстий. Половые протоки коротки и просто устроены. Лишь у некоторых видов семепроводы образуют местное расширение — семенной пузырек, а яйцеводы приобретают на некотором протяжении железистое строение. Иногда дело доходит в яйцеводах даже до дифференцировки особых придаточных желез, выделяющих слизь, обволакивающую яйца.

Иногда для Пласорфога отмечается половой диморфизм, выражающийся в несколько иной окраске мягких частей тела.

Копулятивных органов нет и оплодотворение внешнее. Однако

Наружу из перикардия половые клетки выводятся при помощи пары нефридиев. Эти нефридии испытывают, соответственно с выполняемой ими функцией, некоторое изменение; а именно: у большинства *Neomeniidae* дуговидный нефридий образует от себя большое слепое выпячивание — семеприемник.

Пласорфога, как правило, раздельнополы, за исключением *Lepidochiton raymondi*, который является протерогиническим гермафродитом. Половая железа одна, но закладывается она в виде парного образования, а у рода *Nuttalochiton* парность гонады сохра-

у некоторых видов наблюдается забота о потомстве (вынашивание яиц в мантийной полости — *Ischnochiton immittor*, *Lepidochiton raymondi*), а у *Chiton viviparus* дело доходит даже до живорождения, т. е. этот вид обладает внутренним оплодотворением.

В общем, половая система всех Amphineura характеризуется большой простотой.

Интересно, что половые пути Amphineura дают косвенные доказательства происхождения Solenogastres от Placophora. У Placophora и у всех высших моллюсков половые протоки и отверстия всегда являются парными и широко расставленными. Причиной этому вне всякого сомнения служит наличие на брюшной стороне тела ноги, которая мешает соединению выводящих протоков в непарный отдел, или, по крайней мере, мешала ему в прошлом (Cephalopoda). Защитники независимости происхождения Solenogastres от Placophora утверждают, что брюшной желобок Solenogastres не является рудиментом ноги Placophora: ноги у Solenogastres никогда не было. В таком случае можно было бы ожидать у Solenogastres слияния концов частей половых протоков (нефридиев), тем более, что у Chaetodermatidae сама половая железа становится непарной. Однако эти протоки или остаются парными, или же (у *Chaetoderma*) становятся непарными посредством не слияния протоков, а атрофии одного из них. Это обстоятельство говорит в пользу наличия ноги у родоначальников Solenogastres, которое и препятствовало соединению протоков обеих сторон тела их свободными концами.

Класс Gastropoda

Первичное состояние брюхоногих — раздельнополое, как можно видеть из сравнения их с другими классами моллюсков и из того обстоятельства, что большинство представителей примитивного отряда Prosobranchia раздельнополы. Однако все Opisthobranchia и Pulmonata, а также и некоторые Prosobranchia (*Puncturella noachina*, *Valvata*, *Crepidula* и некоторые другие) являются гермафродитами.

Половой диморфизм у Prosobranchia выражается главным образом в наличии расположенного на правой стороне головы копулятивного органа (рис. 236), а иногда в несколько меньших размерах самцов (*Lacuna*).

Только у раздельнополых паразитических Prosobranchia нередко образуются редуцированные карликовые самцы. В этом отношении хороший морфологический ряд дают по Иванову *Thyca stellasteris* (самцы в 3 раза меньше самок), *Th. crystalligera* (самцы в 10 раз меньше самок), а особенно Stiliferidae и Entoconchidae. Так, у наполовину свободного, наполовину паразитического рода *Melanella* резкого полового диморфизма нет. Но у паразитического *Megadenus* самцы уже в 4 раза мельче самок, а у эндopаразитических *Entocolax* и *Entoconcha* описаны ничтожных размеров (0,5 мм) чрезвычайно деградированные самцы, живущие в полости ложной мантии самки. У *Entocolax* самец пузырьковиден, в 50 раз мельче самки и обнаружи-

вает почти полную редукцию всех органов, кроме семенника и семепровода.

У других паразитических Prosobranchia их образ жизни приводит к выработке своеобразного гермафродитизма (*Enteroxenos*), сопровождаемого иногда наличием особых карликовых дополнительных самцов (*Stilifer sibogae*). Подробнее об этом говорится в главе о гермафродитизме (стр. 417).

Половые железы у всех Gastropoda имеются в единственном числе. Они или компактны, или разбиты на многочисленные дольки. Целной сохраняется половая железа и у многих гермафродитов, но в общем гермафродитизм ведет у многих Gastropoda к постепенной дифференцировке гонады на мужской и женский отделы, сначала в виде обособления в общей железе мужских и женских долек (*Actaeon*, большинство Nudibranchia и др.), затем в подразделении гонады на два участка с общим гермафродитным протоком (*Bathysciadium*) и, наконец, в полном разделении надвое не только гонады, но и ее выводного протока (*Enteroxenos*). Гермафродитизм Gastropoda носит протерандрический характер, однако в единичных случаях (*Agriolimax laevis*, *Limax maximus*) яйца созревают раньше живчиков, т. е. животное *протерогинично*. Особенно выражена смена мужской и женской фазы у Calyptraeidae (см. раздел о гермафродитизме, стр. 418).

Выводные протоки гонады и совокупительный аппарат. Слабее всего дифференцированы половые пути у Diotocardia (кроме Neritacea), где гонада не имеет самостоятельного сообщения с внешней средой и открывается в правую почку. Таким образом здесь половые продукты опоражниваются через нефридии подобно тому, как у Annelides и у Solenogastres.

Все прочие Gastropoda, в том числе Neritacea, обладают специальным половым протоком и половым отверстием. Вместе с тем наружное оплодотворение заменяется у них внутренним. Отношения у Diotocardia говорят в пользу того, что у прочих Gastropoda правый нефридий, имевший сначала двойственное значение, дифференцировался в сторону проведения половых продуктов и превратился в часть полового протока. Возможно, что полная утрата правым нефридием выделительного значения шла рука об руку с выработкой внутреннего оплодотворения, которое требовало специальных дифференцировок полового протока (семенные пузырьки и т. д.).

Половой проток Prosobranchia как у самца, так и у самки имеет еще очень простое строение. Семепровод имеет вид простой тонкой трубки. Он лишь изредка снабжен дополнительными образованиями, как-то — семенной пузырьки Heteropoda или предстательная железа Neritidae. Яйцевод тоже нередко имеет характер простой трубки, служащей лишь для выведения яиц. Однако у некоторых Prosobranchia Monotocardia мы находим непарный яйцевод, который вздувается в железистую толстостенную матку. В последней яйца снабжаются белком (хотя особой белковой железой не имеется), одеваются скорлупой (хотя особой скорлуповой железой нет), а иногда

(*Viviparus*) и вынашиваются до выхода из них молодых, вполне сформированных моллюсков. Яйца выводятся из матки через короткое, мускулистое влагалище.

В некоторых случаях у *Monotocardia* вырабатывается и особая белковая железа (*Ampullaria*) или семенеприемник (*Lamellariidae*). По сложности своего строения наиболее подходят на *Pulmonata* и *Oristhobranchia* те *Prosobranchia*, которые обладают гермафродитным половым аппаратом.

Очень оригинальные черты обнаруживает копулятивный аппарат *Prosobranchia*. *Diotocardia* совокупительного органа не имеют.

Все *Monotocardia*, за исключением нескольких семейств, обладают penisом. При этом penis находится не в мантийной полости, где лежит половое отверстие, а на правой стороне головы или на затылке (рис. 236). Penis представляет собой у *Monotocardia* растяжимый, свободно торчащий на голове, часто достигающий значительных размеров мускулистый отросток. Для успешного функционирования копулятивного органа между ним и половым отверстием устанавливается связь при помощи длинного мерцательного желобка, который продолжается и на самый penis до его вершины. Форма и размеры penis варьируют от маленького бугорка и до объемистого выроста, своей длиной превышающего длину тела (у *Terebra maculata*). У многих представителей *Monotocardia* края семенной бороздки смыкаются в трубку, которая открывается на вершине penis. Таким путем происходит надставка полового протока, половое отверстие переносится на вершину penis, и последний таким образом связывается с настоящей половой порой.

У некоторых *Monotocardia* penis переносится так далеко вперед, что оказывается на основании правого головного щупальца (*Cosculina spinigera*), а у *Viviparus viviparus* дело идет еще дальше. Здесь органом оплодотворения служит само правое головное щупальце, заканчивающееся острием, на котором открывается конец семенепровода (рис. 236). Это острие может откидываться в особый кармашек на конце щупальца. Здесь, повидимому, произошло слияние penis со щупальцем; быть может острие и есть остаток penis. Относительно *Monotocardia* есть интересные данные, позволяющие судить о гомологиях между копулятивными органами их разных представителей. У *Viviparus* penis иннервируется от церебрального ганглия, у большинства видов от педального, у *Ampullaria* от паллиального нерва, а у *Cyclostomidae* от париетального ганглия. Поэтому, несмотря на внешнее сходство копулятивных органов, можно думать,

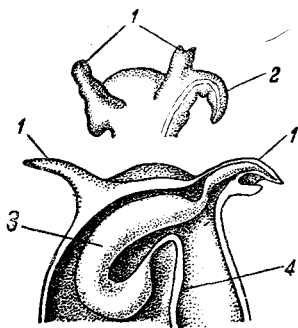


Рис. 236. Наверху голова *Cosculina spinigera* (*Prosobranchia*) со щупальцами (1) и копулятивным органом (2); внизу голова *Viviparus viviparus* (*Prosobranchia*).

1 — щупальца; правое щупальце превратилось в копулятивный орган; 3 — семенной пузырь; 4 — семенепровод.

что в одних случаях это дериват ноги, в других — головы, а в третьих — мантийных складок.

Интересно, что у *Monotocardia* мы имеем ряд переходов, во-первых, от *penis*, не связанного с половым отверстием, к соединенному с последним, и от настоящего *penis* к *penis*, получившемуся изменением органа, имевшего ранее

иное значение (*Viviparus*).

Очень сложные гермафродитные аппараты *Opisthobranchia* и *Pulmonata* (рис. 237, 238, 239) могут быть разделены, согласно Hescheler, на четыре основных типа.

I тип. Гермафродитная железа имеет общий гермафродитный проток с единственным половым отверстием, от которого начинается ресничная бороздка, ведущая к пенису. Пенис лежит позади правого головного щупальца, на границе головы и ноги (большинство *Pteropoda* и многие другие заднежаберники, а также *Pythia*, примитивный представитель *Pulmonata*). Как видно из описания, половая система такого рода еще в значительной мере напоминает таковую самцов типичных *Monotocardia*.

II тип. Общий гермафродитный проток на дистальном конце разделяется на семепровод и яйцевод. Первый кончается пенисом, яйцевод же — женским половым отверстием, которое отвечает единственному гермафродитному отверстию предыдущего типа. Пенис располагается, как и у предыдущего типа.

Ряд форм (*Cavolinia* из *Opisthobranchia*, *Ellobiidae* из *Pulmonata*) показывает, что формирование особого мужского протока происходит

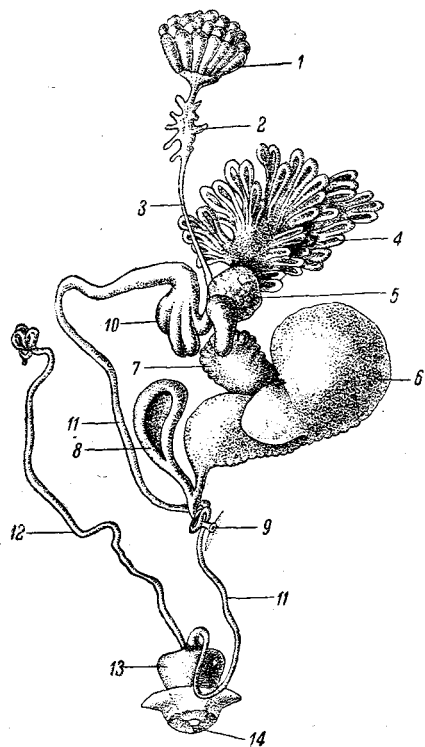


Рис. 237. Половые органы *Ancylus fluviatilis*.

1 — гермафродитная железа; 2 — выпячивания гермафродитного протока (3); 4 — белковая железа; 5 — место разделения гермафродитного протока на мужской и женский; 6 — слизистая железа яйцевода; 7 — яйцевод, образующий три расширения; 8 — семеприемник; 9 — женское половое отверстие; 10 — выпячивания семепровода (11); 12 — flagellum; 13 — penis с его наружным концом (14) (из Ланга).

путем такой же надставки, какую мы уже описали для *Monotocardia*. К этому типу относятся немногие *Opisthobranchia* (*Actaeon* и др.), а главным образом часть *Pulmonata* (*Basommatophora*, *Oncidiidae*, *Vaginulidae*).

III тип. Гермафродитный проток, как и в предыдущем типе, разделяется на семепровод и яйцевод. Последние, однако, затем вновь до известной степени соединяются, впадая в общую половую

клоаку (atrium genitale). Сюда принадлежат все Pulmonata Stylommatophora, многие Nudibranchia и др.

IV тип. Гермафродитный проток разделяется на семепровод и яйцевод, но яйцевод в свою очередь распадается на два протока, один из которых играет роль собственно яйцевода, а другой служит в качестве влагалища и снабжен семеприемником. Указанные три отверстия или совершенно разделены, или же впадают в общую половую клоаку. Число относящихся сюда форм невелико: многие *Sacoglossa*, *Limapontia*, *Zonitoides* из Stylommatophora, Dorididae.

Во всех переименованных типах как женской, так и мужской половой протоки оснащаются целым рядом дополнительных органов и приспособлений, возникающих в виде дифференцировок первоначально более простого полового пути. В самом начале яйцевода или на пути гермафродитного протока развивается особая, иногда очень крупная белковая железа, секрет которой окружает проходящие по яйцеводу яйцевые клетки и служит для питания зародыша. Конечная часть яйцевода большей частью дифференцируется в особый участок, влагалище, а предшествующая влагалищу часть иногда (например у *Zonitoides* и др.) служит для вынашивания яиц, т. е. является маткой.

У большинства Pulmonata и Opisthobranchia развиваются одновременно и скорлуповые или нидаментальные железы и питательный аппарат. В устройстве их половой системы есть множество вариантов, так что мы остановимся лишь на паре примеров. У *Pleurobranchaea teckelii* яйцевод, отделившись от спермовидукта, принимает в себя проток семеприемника и потом впадает в короткое, но широкое влагалище, в которой на одном, приблизительно, уровне открывается два

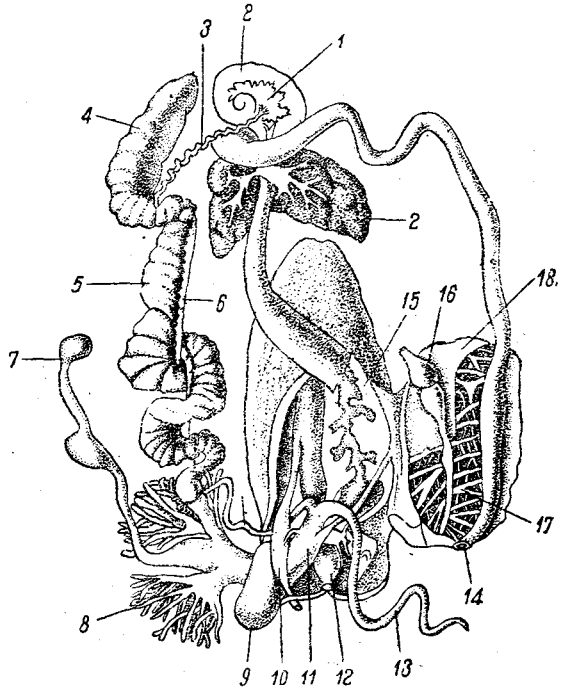


Рис. 238. Анатомия *Helix pomatia*.

1 — гермафродитная железа; 2 — печень; 3 — гермафродитный проток; 4 — белковая железа; 5 — яйцевод; 6 — семепровод; 7 — семеприемник; 8 — пальцевидные железы; 9 — мешок с любовными стрелами; 10 — ретрактор чупальца; 11 — penis; 12 — глотка; 13 — flagellum; 14 — порошица; 15 — слюнные железы; 16 — желудочек сердца; 17 — легкое; 18 — почка (из II и III).

мешка: поменьше — белковая железа и побольше — нидамента́льная железа. Гораздо чаще эти железы, особенно белковая, отодвигаются от влагалища вверх по яйцеводу, примером чего может служить *Limnaea stagnalis*. Тотчас по разделении спермовидукта на семепровод и яйцевод, последний принимает в себя проток крупной белковой железы и вздувается в матку, в которую затем впадает еще нидамента́льная железа. Следующее за маткой влагалище снабжено семеприемником.

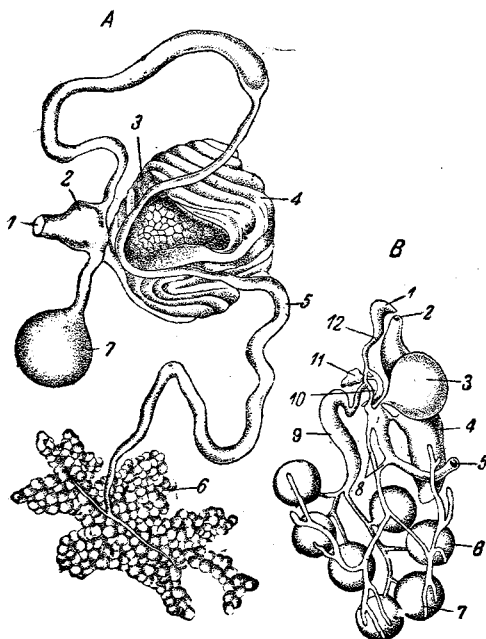


Рис. 239. Половая система Gastropoda. А — *Gastropteron meckelii* (Opisthobranchia Tectibranchia).

1 — общее половое отверстие; 2 — половая клоака; 3 — белковая железа; 4 — нидамента́льная железа; 5 — гермафродитный проток; 6 — гермафродитная железа; 7 — семеприемник.

В — *Lima pontia depressa* (Opisthobranchia, Nudibranchia)

1 — penis; 2 — отверстие яйцевода; 3 — семеприемник; 4 — придаточные железы яйцевода; 5 — отверстие влагалища; 6 — мешочки гермафродитной железы; 7 — белковая железа; 8 — соединения белковой железы с «маткой»; 9 — гермафродитный проток; 10 — яйцевод; 11 — предстательная железа; 12 — семепровод (из Л а н т а).

белковая железа выворачивается через клоаку наружу и втыкается в кожу партнера, раздражая его. В концевой отдел семепровода, который входит в пенис, открывается еще одна длинная *жгутovidная железа* (flagellum).

Особенно сложным и разнообразным строением обладает мужской совокупительный аппарат. Пенис у громадного большинства Opisthobranchia и Pulmonata происходит за счет ноги, хотя иннервирующие

в матку, в которую затем впадает еще нидамента́льная железа. Следующее за маткой влагалище снабжено семеприемником.

Образцом сложной половой системы может служить виноградная улитка (*Helix pomatia*). Отходящий от гонады тонкий гермафродитный проток расширяется в так называемый *спермовидукт*; последний не вполне подразделен внутренней складкой на широкий женский отдел, по которому идут яйца, и узкий мужской, проводящий семя. В начало спермовидукта впадает крупная белковая железа, а в мужской отдел его открывается особая предстательная железа (prostate). Кпереди спермовидукт разделяется на семепровод и яйцевод. Короткий яйцевод открывается в половую клоаку, принимая в себя проток особого мешочка, *семеприемника* и двух разветвленных *пальчатых желез*. Рядом с яйцеводом в половую клоаку впадает особый мешочек с острым известковым стилетом (*любовная стрела*) внутри. Перед копуляцией лю-

его нервы у Pulmonata и проходят, на пути от педального ганглия к пенису, сквозь церебральный узел. Только у *Umbraculum* из Opisthobranchia пенис головного происхождения. У *Actaeon* пенис не вытягивается и всегда торчит наружу, как у Prosobranchia, у остальных же форм он втянут в особый мешок, из которого выпячивается при совокуплении.

У Pulmonata наступает вторичное упрощение penis, который иногда низводится до степени короткого сосочка. Зато у Pulmonata громадных размеров достигает выворачиваемая наружу половая клоака (atrium genitale), возмещающая короткость penis, сосочек которого при выворачивании клоаки вводится в семеприемник другой особи. Так обстоит дело, например, у *Arion*. Однако у других Pulmonata (*Helix pomatia*) в половой клоаке залегает очень большой, складчатый и сложно устроенный настоящий penis, а у *Limax maximus* длина penis почти равна длине тела. У *Limax* к тому же самый акт оплодотворения имеет совершенно особый характер. Оба выпяченных penis партнеров не вводятся в семеприемник, но обвивают друг друга, причем пакеты спермиев с желобка одного penis приклеиваются к особой железистой площадке penis партнера, и обратно. При вворачивании penis после копуляции приставшее к нему семя естественно попадает в половую клоаку, а оттуда каким-то способом переводится в семеприемник.

Нередко выводимые наружу живчики склеиваются в комки выделением конечного отдела семепровода, образуя сперматофоры.

У гермафродитов с общим половым отверстием во время копуляции каждый партнер функционирует одновременно и как самец и как самка. Когда половые отверстия разделены, то каждый партнер сначала функционирует в качестве одного пола, позднее же в качестве другого.

Чрезвычайно интересна и единственна в своем роде особенность некоторых Gastropoda (*Acera, Aplysia, Crepidula, Limnaea stagnalis*), заключающаяся в образовании целых рядов копулирующих особей из 3—7 экземпляров в ряду. В таком случае каждый член ряда копулирует одновременно с двумя соседними индивидами: с одним в качестве самца, с другим — в качестве самки.

Половая система Gastropoda представляет особый интерес в том отношении, что здесь, в пределах одного класса, мы имеем все переходы от чрезвычайно простой, напоминающей Solenogastres и Annelides, раздельнополой системы Diotocardia, без самостоятельного полового отверстия, копулятивного аппарата и без внутреннего оплодотворения, и вплоть до сложнейшего гермафродитного аппарата Pulmonata с внутренним оплодотворением и целым комплексом совокупительных приспособлений. Нет сомнения в том, что различные усложнения половой системы Gastropoda возникали во время эволюции класса во многих случаях многократно и независимо в разных группах их. Однако главная линия эволюции половой системы может быть намечена в следующих чертах:

1-я ступень: *Prosobranchia Diotocardia*. Раздельнополы, специальных половых протоков нет, копулятивного аппарата нет, оплодотворение наружное.

2-я ступень: *Prosobranchia Monotocardia*. Раздельнополы, вырабатывается самостоятельный половой проток и копулятивный аппарат, оплодотворение внутреннее. Эта группа служит исходным пунктом для ряда дальнейших видоизменений половой системы. С одной стороны, у переходящих к паразитизму *Prosobranchia* наблюдается либо наступление резкого полового диморфизма, либо, быть может, как дальнейшее следствие этого явления — вымирание самцов и переход самок к гермафродитизму. Это, однако, — слепая ветвь развития, ограничивающаяся небольшим (около 100 видов) количеством паразитических форм. С другой стороны, у отдельных представителей свободных *Monotocardia* мы имеем переход к гермафродитизму, не связанный с паразитизмом. Такие формы могут составить третью ступень развития половой системы.

3-я ступень: *Prosobranchia Monotocardia* и некоторые *Diotocardia* гермафродитны — *Puncturella*, *Actaea*, *Valva*, *Bathysciadium*, *Onchidiopsis* и др. Интересно, что гермафродитная железа уже в пределах подотряда *Monotocardia* обнаруживает самые различные степени отделения женских ее участков от мужских. Начиная от 3-й ступени в развитии полового аппарата наблюдается известная дивергенция (*Opisthobranchia* и *Pulmonata*), что еще усложняет картину.

4-я ступень: многие *Opisthobranchia* (*Pteropoda* и др.) и принадлежащий к сем. *Ellobiidae* род *Dythia* из *Pulmonata*. Эта ступень отвечает первому типу половых аппаратов по *Hescheler*; контакт этой ступени с 3-й доказывается отсутствием непосредственной связи пениса с отверстием гермафродитного протока.

5-я ступень: немногие *Opisthobranchia* (*Actaeon*, *Oscanius*), все *Pulmonata Basommatophora* и немногие *Stylommatophora* (*Oncidiidae* и *Vaginulidae*). К этой категории принадлежат формы с аппаратом II типа по *Hescheler* и ее можно рассматривать как дальнейший этап эволюции 4-й ступени. Наконец, уже у целого ряда видов с аппаратом II типа женское отверстие сдвигается с первоначального места, приближаясь к пенису (*Pleurobranchaea*, многие *Nudibranchia*). Полное вторичное слияние половых отверстий приводит нас к 6-й и последней ступени.

6-я ступень: часть *Opisthobranchia* (многие *Nudibranchia* и др.) и почти все *Pulmonata Stylommatophora*, у которых оба половых отверстия соединяются в общей половой клоаке (III тип по *Hescheler*). Четвертый (IV) тип половой системы, встречающийся у отдельных разнородных форм как заднежаберников, так и легочных *Gastropoda*, не играл существенной роли в эволюции половой системы.

Особенно интересными являются изменения половой системы, испытываемыми брюхоногими моллюсками при переходе их к паразитическому образу жизни.

Класс Scaphopoda

Половая система этих животных представляет значительный интерес примитивностью некоторых отношений. Scaphopoda раздельнополоы и обладают непарной медианной гонадой, залегающей в спинной части туловища. Гонада совершенно лишена половых протоков. При созревании половых продуктов гонада срстается с правой почкой, через которую половые клетки и опораживаются в мантийную полость, а затем наружу. Таким образом, у Scaphopoda повторяется та же картина, какую мы видели у низших Gastropoda и увидим у наиболее примитивных Lamellibranchia.

Класс Lamellibranchia

Половая система пластинчатожаберных устроена крайне просто, что выражается как в отсутствии внутреннего оплодотворения и копулятивных органов, так и в том, что у некоторых немногих видов половые клетки выводятся через нефридии.

Lamellibranchia обладают парой симметрично расположенных гонад. Обе гонады Lamellibranchia сильно разветвлены, гроздевидны и оплетают другие органы. Обычно они размещаются в туловище и в основании ноги, но иногда заходят и в складки мантии. Большинство Lamellibranchia раздельнополо, но отдельные группы их становятся гермафродитными. У Cyrenidae, Tridacnidae некоторых Ostrea, Pecten, Cardium обе гонады в разных своих участках образуют яйца или живчиков.

Группа Anatinacea (*Aspergillum*, *Pholadomya*) имеет еще резче выраженный гермафродитизм: с каждой стороны тела обособляется по одному семеннику и яичнику (рис. 240). У большинства Lamellibranchia (кроме Protobranchia, Pectinidae, Anomiidae) гонады обладают собственными половыми протоками, впадающими в мантийную полость рядом с почечными отверстиями. Гонады форм, поставленных в скобки, для выведения половых продуктов вступают в связь с почками (рис. 241, А). Род *Solemya* (Protobranchia) имеет гонады, открывающиеся в самое начало, а именно в перикардальную воронку почки; у большинства прочих Protobranchia, у Pectinidae и Anomiidae гонады впадают в концевой отдел почки (рис. 241, В).

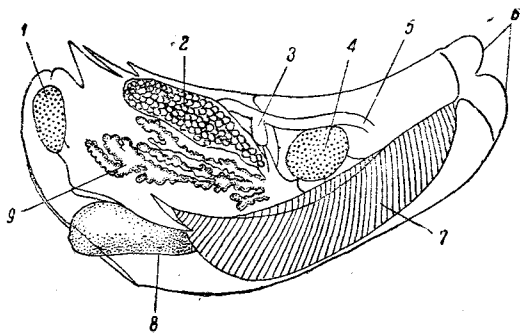


Рис. 240. *Pandora elongata* (Anatinacea), анатомия для показания гермафродитной половой системы.

1 и 4 — передняя и задняя замыкательные мышцы; 2 — яичник; 3 — сердце; 5 — задняя кишка; 6 — сифоны; 7 — жабра; 8 — нога; 9 — семенник (по Пельзенеру).

Наконец, у *Arca* и *Ostrea* половое и мочевое отверстия раздельны (рис. 241, C), но лежат в общей небольшой ямке. Таким образом, на ряде рассмотренных форм гонады вступают во все более близкую

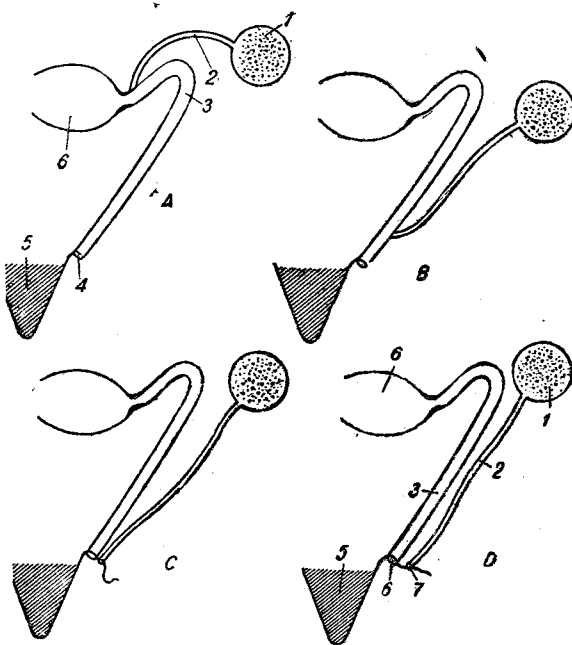


Рис. 241. Отношения между нефридиями и половыми железами у различных Lamellibranchia. Схемы поперечных разрезов. А — *Solemya*; В — прочие Protobranchia, Pectinidae и Anomiidae; С — *Arca* и *Ostrea*; D — все прочие Lamellibranchia.

1 — гонада; 2 — половой проток; 3 — нефридий; 4 — мочевое отверстие; 5 — нога; 6 — перикардий, в который открывается воронка нефридия; 7 — половое отверстие (оригинал).

(нисходящей и восходящей) наружной жабры, и там развиваются в особые личинок *глохидиев*, дальнейшее развитие и превращение которых происходит в паразитическом состоянии под кожей рыб.

Класс Cephalopoda

Все головоногие без исключения раздельнополы и большей частью обладают половым диморфизмом. Половой аппарат носит у них вероятно первично парный характер, но у современных форм гонады непарны, а половые протоки большей частью испытывают одностороннюю редукцию. Половой аппарат достигает высокой степени дифференцировки и снабжен значительным количеством железистых и других дополнительных образований.

связь с внешней средой, пока не приобретут собственные половые протоки и полную независимость от нефридиев. У большинства морских Lamellibranchia оплодотворение и развитие яиц протекает совершенно вне тела материнского организма. Однако у большинства пресноводных пластинчатожаберных (кроме *Dreissensia* и некоторых других) наблюдается ярко выраженная забота опотомстве. У *Pisidium* и *Cyclas* яйца развиваются вплоть до полного сформирования молодого животного в особых выводковых капсулах жабер матери. Во всем семействе Unionidae яйца откладываются в громадном количестве между обеими пластинками

Гонады. У обоих полов имеется единственная гонада (рис. 242), лежащая в задней части туловища и представляющая собой участок целома. Гонада мешковидна, причем внутренняя стенка мешка выстлана мерцательным эпителием. Яичник содержит очень крупные (особенно у *Nautilus*) яйца, облекающиеся во время развития слоем фолликулярных клеток, питающих яйцо. Созревшие яйца разрывают перикардальную стенку и поступают в половой целом, откуда выталкиваются через яйцеводы. Семенник головоногих имеет вид небольшого компактного органа, подвешенного к спинной стенке полового участка целома.

Половые протоки в ряде случаев сохраняют парность. Женская система имеет парные яйцеводы у *Nautilus*, почти у всех Architeuthacea и почти у всех Octopoda. У Sepiidae и Loliginidae развивается только левый яйцевод, у *Pterigoteuthis* только правый. Следует заметить, что у *Nautilus*, обладающего обоими яйцеводами, левый из них рудиментарен и не служит для проведения яиц. Единственный яичник *Sepia* продолжается в яйцевод, который во время полового периода битком набит яйцами в своем начальном отделе. На пути к половому отверстию он принимает в себя проток двулопастной или сердцевидной *яйцеводной железы*. Кроме того, и концевой отдел самого яйцевода, который можно называть влагалищем, железист и снабжен двумя рядами железистых лепестков. Яйцеводная железа несомненно принимает участие в образовании яйцевых оболочек. Но, кроме того, к женскому половому аппарату относится комплекс *нидаментальных желез*, хотя и не имеющих с ним непосредственной связи. Это прежде всего пара грушевидных главных нидаментальных желез, открывающихся в мантийную полость позади порошницы. Каждая железа состоит из двух рядов высоких железистых лепестков. Между главными залегает еще дополнительная железа кирпично-красного цвета, состоящая из многочисленных змеевидно извитых канальцев. Все три железы самостоятельно открываются в одну общую ямку, так что секрет их смешивается. У *Nautilus* имеется всего одна нидаментальная железа, а у Octopoda такие вообще отсутствуют.

Яйца большинства Cephalopoda окружены сложно устроенной яйцевой капсулой, а отдельные капсулы связываются в шнуры и грозди плотным студенистым веществом, которое одето еще более

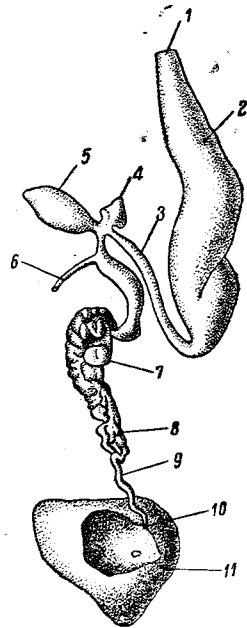


Рис. 242. Мужские половые органы *Sepia*.

1 — наружное половое отверстие; 2 — сперматофорный мешок; 3 — семявыносящий проток; 4 — слепой вырост протока; 5 — предстательная железа; 6 — побочный каналец; 7 и 8 — семенной пузырь; 9 — семяпровод; 10 — его сообщение с гонадой; 11 — половая железа (из Ланга).

плотной тонкой оболочкой. Вся эта система оболочек выделяется яйцеводной и нидаментальными железами. У *Ostopoda*, лишенных нидаментальных желез, устройство оболочек проще, а иногда (*Argonauta*) яйца остаются раздельными, не соединяясь в гроздевидные коконы. Итак, у *Cephalopoda* вырабатывается сложнейшая защитная система оболочек для яиц, выделяемая частью дериватами самого полового протока, частью железами, территориально обособленными от него. Кроме названных частей, у некоторых *Ostopoda* имеются своеобразные выпячивания яйцеводов, играющие роль семеприемников. В большинстве же случаев сперматофоры самца прямо прикрепляются вблизи женских половых отверстий.

Мужские половые протоки сохраняют парность только у *Nautilus* (причем левый семепровод рудиментарен, подобно левому яйцеводу) и у *Tremoctopus*. У *Tremoctopus* оба семепровода в дальнейшем соединяются вместе. В мужском половом протоке можно различить четыре отдела (рис. 242). От полового участка целома, в котором лежит семенник, берет начало узкий, извивающийся семепровод (*vas deferens*). Он затем расширяется в семенной пузырек (*vesicula seminalis*), сильно складчатый эпителий которого играет важную роль в формировании сперматофоров. Пузырек суживается в тонкий каналец, называемый *vas efferens*, а тот впадает в сперматофорную сумку. Сумка открывается на особом бугорке слева от порошницы в мантийную полость. Семенной пузырек *Cephalopoda* обладает железистыми, складчатыми стенками и выделяет при помощи особой предстательной железы вокруг пучков живчиков особые капсулы — сперматофоры. Последние через *vas efferens* направляются в сперматофорную сумку и там накапливаются и хранятся. Судя по этому, правильнее было бы называть сперматофорную сумку семенным пузырьком, и обратно. Сперматофорная сумка выдается своим свободным концом в мантийную полость, куда и открывается мужским половым отверстием. В *vas efferens* открываются еще парные предстательные железы и особый непарный слепой мешок. У *Ostopoda* половой проток устроен несколько проще. Концевой отдел полового пути, образующий мускулистый сосочек, вдающийся в мантийную полость, есть пенис. У *Nautilus* пенис обладает внутри продольной перегородкой. По одну сторону перегородки залегает сперматофорная сумка, по другую особый слепой мешок, представляющий собой, быть может, рудимент сперматофорной сумки левой стороны. Из мужского отверстия выводятся при копуляции многочисленные, очень сложно устроенные сперматофоры, которые и вводятся самцом в мантийную полость самки. Перенесение сперматофоров совершается у *Cephalopoda* оригинальным способом, а именно при помощи специально видоизмененных околоротовых щупалец.

Обыкновенно для перенесения семени в женскую половую систему служит лишь одна пара щупалец (3-я у *Ostopoda*, 1-я или 4-я у *Decapoda*), причем чаще всего лишь одна рука такой пары образует так называемый *гектокотиль*. Наименьшие изменения рука испытывает у *Decapoda*: у них меняется лишь положение, форма

и величина присосок. Так, у *Sepia orbignyana* происходит только уменьшение присосок по середине руки (рис. 243, А), у *Loligo* изменение их на конце руки и появление особого железистого валика. Самец *Loligo* хватает самку снизу щупальцами, вводит гектокотиль в свою воронку, куда собираются сперматозоиды, выходящие из полового отверстия, а потом молниеносным движением переносит их в мантийную щель и мантийную полость самки. Там сперматозоиды лопаются, и мантийная полость заполняется спермой, а самка тотчас же начинает откладывать яйца. У *Ostropoda* изменения более значительны. Конец гектокотилизированной щупальца превращается в ложечку, а на поверхности щупальца появляется продольная

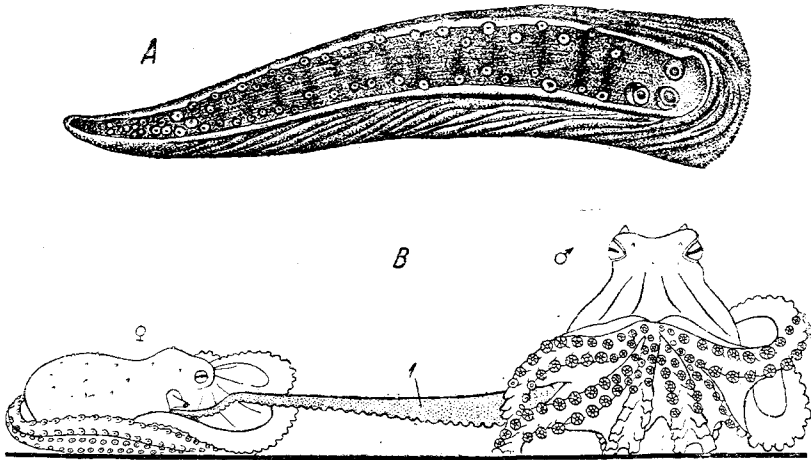


Рис. 243. А — гектокотилизированная рука *Sepia orbignyana*; В — копуляция *Ostropus vulgaris*. Более крупный самец, присосавшийся ко дну, вводит свою гектокотилизированную руку (А) в мантийную полость самки (из Мейзенгеймера).

бороздка, доходящая до его основания. Это показывает, что гектокотиль из переносящего семя органа превращается в проводящий, что видно и из самого процесса копуляции. Самец и самка *Ostropus* остаются во время копуляции на далеком расстоянии друг от друга (рис. 243, В). Самец ощущает самку своим длинным гектокотилем и затем вводит конец его в мантийную полость самки. К этому времени половой сосочек самца, на котором лежит мужское отверстие, вводит сперматозоиды с семенем в воронку самца. Из воронки они попадают на основание гектокотили, а оттуда волнообразными сокращениями мышц гектокотили гонятся к его концу, подхватываются ложечкой и прижимаются ею к женскому отверстию. Сперматозоиды лопаются, и семя поступает в яйцевод самки. Копуляция длится около часа.

Наиболее aberrantные отношения выработались у сем. Argonautidae (рис. 244). Здесь самцы во много раз мельче самки — карликовые самцы; кроме того, их длинный, бичевидный гектокотиль во время

копуляции отрывается от тела самца, остается в мантийной полости самки и, повидимому, в течение долгого времени сохраняет там способность функционировать. Продольная бороздка гектокотилия *Ostorus* у *Argonautidae* замыкается в продольный, сильно расширенный в средней своей части канал с двумя отверстиями на конце и при основании гектокотилия; канал заполняется сперматофорами. Таким образом гектокотиль приобретает такую дифференцировку, что внутри него, при желании, можно различать вторичные: семепровод (начало ка-

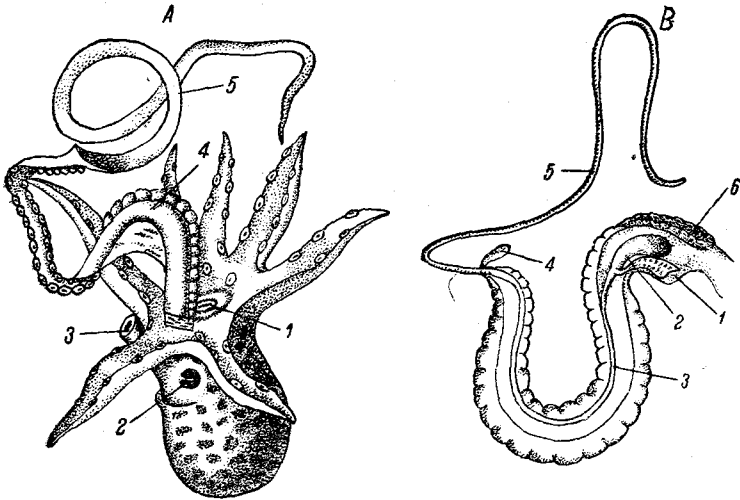


Рис. 244. А — самец *Argonauta argo*.

1 — рот; 2 — глаз; 3 — воронка; 4 — основание гектокотилия; 5 — гектокотиль.

В — гектокотиль *Philonexis* (*Octopus, carenae*).

1 — сперматофорный карман; 2 — семенной мешок гектокотилия; 3 — семенной канал; 4 — листовидный придаток; 5 — копулятивный орган (конец гектокотилия); 6 — присоски (из Ланга).

нала), семенной пузырь (вздутая середина канала) и семеизвергательный канал (конец канала гектокотилия). Когда гектокотиль терется, то он регенерирует, причем развитие этой руки происходит особым образом. Регенерирующий гектокотиль лежит свернутым в виде клубка под покровами тела, а у *Argonauta* даже в особом выпячивающем стенку тела мешке. По достижении гектокотилем полного развития, мешок лопаётся и половая рука высовывается наружу.

ТИП ИГЛОКОЖИХ (ECHINODERMATA)

Половая система иглокожих в общем отличается большой простотой строения, так что не требует длинных описаний.

Половые железы современных классов обнаруживают подобно большинству других органов радиальное расположение, а протоки их составляют непосредственное продолжение гонад.

Различные группы Echinodermata имеют различное число гонад (10 у Asteroidea, 3—5 у Echinoidea, 1 у Holothurioidea), которые лежат интеррадиально и сообщаются с внешней средой при помощи коротких и простых яйцеводов или семепроводов.

У Asteroidea (рис. 245, А) каждый интеррадиус содержит две гроздевидных половых железы. Иногда половые протоки гонад открываются наружу несколькими мелкими порами.

У Echinoidea под аборальной полюсом залегает кольцевая тяжа из зачатковых клеток, за счет которого у Regularia развивается пять крупных гонад с пятью простыми протоками, открывающимися

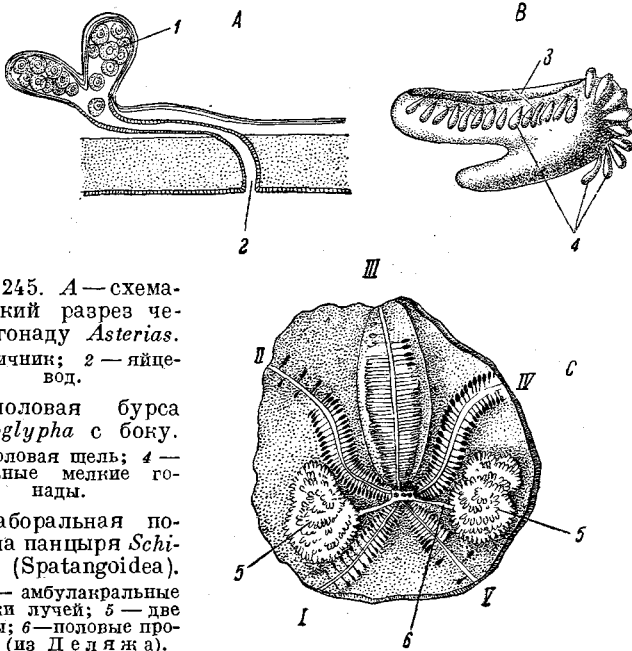


Рис. 245. А — схематический разрез через гонаду *Asterias*. 1 — яичник; 2 — яйцевод.

В — половая бурса *Ophioglypha* с боку. 3 — половая щель; 4 — отдельные мелкие гонады.

С — аборальная половина панциря *Schizaster* (*Spatangoidea*). I—V — амбулакральные полосы лучей; 5 — две гонады; 6 — половые протоки (из Деляжа).

наружу на так называемых половых пластинках вокруг порошицы. У Irregularia Spatangoidea, в связи с перемещением порошицы назад по заднему интеррадиусу, 1—3 гонады могут атрофироваться так, что половая система принимает билатеральный характер (рис. 245, С).

У Holothurioidea половая система испытывает известные осложнения. Длинный половой проток, открывающийся на спинном интеррадиусе, имеет при своем начале небольшое расширение, в которое впадают справа и слева две группы половых трубок единственной половой железы. Помимо настоящих половых трубок, в расширенье протока впадает еще особая группа слепых выростов железистого строения, которые следует считать модифицированными гонадами.

Все перечисленные иглокожие, кроме части безногих голотурий (*Synapta*, *Anapta*), раздельнополы.

О некоторых случаях гермафродитизма у голотурий *Pedata* говорится в разделе о гермафродитизме (стр. 417).

Несколько уклоняющиеся отношения имеются у змеехвосток (*Ophiuridea*). По бокам основания пяти лучей на оральной стороне

диска офиур имеется пять пар глубоких тонкостенных выпячиваний покровов, называемых *половыми сумками*, или *бурсами* (рис. 245, *B*). По обеим сторонам каждой сумки расположено в общем до 50 небольших грушевидных гонад, узким концом сидящих на бурсе. Половые продукты поступают в бурсы и выходят через их щелевидные отверстия наружу. Таким образом, bursa служит своего рода клоакой, через которую выводятся с одной стороны половые клетки, с другой же стороны экскременты (см. т. I, Органы выделения). Половые железы окружены продолжениями кровеносной и псевдогемальной системы, обеспечивающими питание гонад.

Весьма интересны в смысле выведения половых продуктов *Crinoidea* (рис. 246). Они раздельнополы, и их половая система закладывается в виде пяти радиальных половых стержней, оплетаемых кровеносной лакуной и лежащих внутри особого отдела целома, называемого половым синусом. Каждый стержень представляет собой плотный тяж зачатковых клеток. В чашечке взрослой лилии тяжи теряются, но у молодых животных они сходятся в центре чашечки и сливаются в общий половой столон. В периферическом направлении половые тяжи проникают в боковые отростки, или пиннулы лучей. Как в чашечке, так и в половых тяжах лучей зачатко-

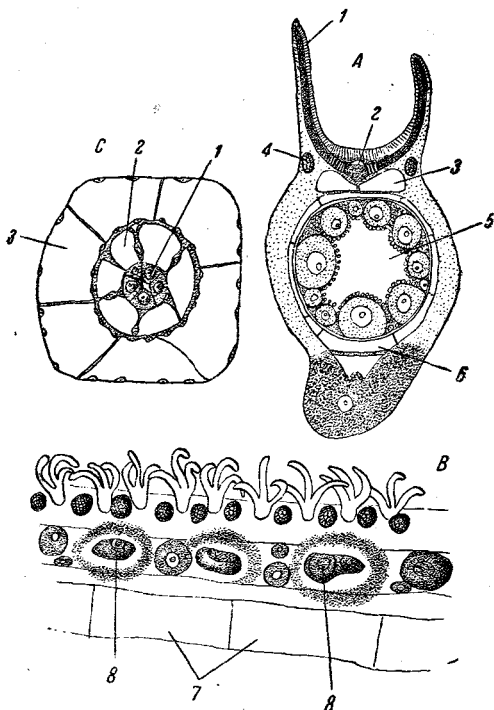


Рис. 246. *A* — поперечный разрез через женскую пиннулу *Antedon* (*Crinoidea*); *B* — кусок пиннулы *Antedon* с яйцами и выводными половыми отверстиями.

1 — амбулакральная ножка; 2 — радиальный амбулакральный канал; 3 — оральный целом; 4 — *zassuli*, т. е. мешочки с краснобурными зернами; 5 — яичник; 6 — аборальный целом; 7 — скелетные пластинки пиннулы; 8 — женские половые отверстия (из Деляжа).

C — поперечный разрез через половой отдел луча *Antedon*.

1 — половой стержень; 2 — половая лакуна; 3 — половой синус (из Деляжа).

В чашечке взрослой лилии тяжи теряются, но у молодых животных они сходятся в центре чашечки и сливаются в общий половой столон. В периферическом направлении половые тяжи проникают в боковые отростки, или пиннулы лучей. Как в чашечке, так и в половых тяжах лучей зачатко-

вые клетки не достигают половой зрелости: половые тяжи превращаются в гонады только в пиннулах. Гонады имеют вид овальных мешочков, выпячивающих оральную сторону пиннулы. Половые клетки образуются из эпителия, выстилающего мешочек. Ко времени откладки яиц последние выходят из пиннул через разрыв их стенок. Однако эти разрывы происходят на локализованных местах наименьшего сопротивления, правильно распределенных вдоль пиннулы; места эти преформированы. У самцов лилий на соответственных местах имеются уже постоянные маленькие отверстия. Таким образом у Crinoidea мы имеем последовательный переход от животных данной категории к таким, у которых половые железы снабжены выводными путями, т. е. к прочим иглокожим. У всех иглокожих гонады закладываются сначала, как и у лилий, в виде полового общего тяжа, который часто образует кольцо (Asteroidea, Echinoidea), а по ходу этого кольца его местными разрастаниями формируются половые железы.

Копулятивные аппараты отсутствуют, и оплодотворение обычно наружное. Лишь в очень редких случаях яйца оплодотворяются в теле материнского организма и вынашиваются им различным способом. У офиур вынашивание происходит в бурсах, у некоторых морских звезд (*Pteraster*) на аборальной стороне диска, под особой натянутой на иглоочках кожистой перепонкой.

Эволюция половой системы Echinodermata может быть до известной степени прослежена лишь при использовании для этого ископаемых форм.

Одна из наиболее древних групп, а именно кембрийские и силурийские Cystoidea, обладала единственным интеррадиальным половым отверстием, расположенным между ртом и порошицей. Это позволяет думать, что у них имелась всего одна гонада и что таким же свойством обладали предки иглокожих до приобретения ими хорошо выраженного пятилучевого строения. К сожалению, надежные данные о половой системе Carpoidea и Thesocidea отсутствуют. У Blastoidea мы тоже лишь предположительно можем говорить о лучевом строении половой системы: вокруг рта у них имеется пять пар интеррадиальных отверстий, спиракулей, которые довольно многими авторами приравниваются к половым щелям офиур. Половая система современных Pelmatozoa, а именно Crinoidea, подверглась вторичному изменению и упрощению. У морских лилий нет даже специальных половых протоков, так что половые клетки выходят наружу прорывом стенки тела.

У морских звезд, офиур и морских ежей половая система достигает правильного пятилучевого строения. Труднее оценить таковую голотурий. Их единственная половая железа представляет собой, вероятнее всего, прямое наследие их древних, не достигших полного развития пятилучевой симметрии предков. Можно было бы, однако, думать, что голотурии вторично утратили лучистую симметрию путем редукции большей части половых желез, как это имеет место у некоторых неправильных ежей.

ТИП ХОРДОВЫХ (CHORDATA)

Достигая у высших наземных позвоночных значительной сложности строения, половая система низших Chordata обладает признаками большой простоты и напоминает в этом отношении таковую иглокожих. Наружное оплодотворение, отсутствие копулятивных аппаратов, просто устроенные выводные протоки, непосредственно связанные с гонадами, а в некоторых случаях (женский аппарат Appendiculariae) даже полное отсутствие протоков — все это черты, говорящие о значительной простоте половой системы.

Класс Enteropneusta

Enteropneusta раздельнополы, причем множественные гонады лежат попарно по бокам от кишки между жаберным и печеночным отделами последней, а иногда и на протяжении жаберного отдела. Это два ряда мешочков (рис. 247), вдающихся в целом туловища и открывающихся наружу при помощи короткой шейки — полового протока. Отверстия образуют по бокам спинной медианы два субмедиан-

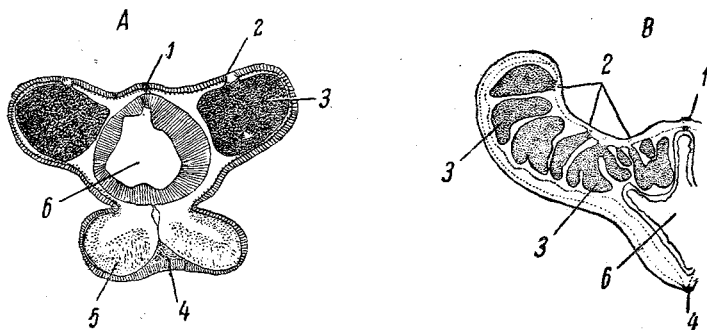


Рис. 247. А — поперечный разрез через половую область тела *Dolichoglossus kowalevskyi*.

1 — спинной нерв; 2 — половая пора; 3 — гонада; 4 — брюшной нерв; 5 — утолщение продольной мускулатуры; 6 — кишка.

В — левая половина поперечного разреза через *Ptychodera aurantiaca*. Обозначения те же (по Шпенгелю).

ных ряда, расположенных непосредственно под двумя рядами наружных жаберных отверстий. У *Harrimania* имеется два ряда гонад, дорзально и вентрально расположенных по отношению к жаберным отверстиям. Наконец, у *Stereobalanus* и др. происходит умножение числа гонад: каждая гонада становится лопастной, а каждая лопасть приобретает свое отверстие, так называемое акцессорное. Лопастей могут совсем эмансипироваться друг от друга и, таким образом, на одном и том же поперечном уровне с каждой стороны вместо одной гонады получается несколько половых желез, лежащих друг над другом. У некоторых видов наблюдалось, в качестве уродства, одностороннее

развитие гонад, а у *Ptychodera asymmetrica* по Punnet гонады развиваются лишь на левой стороне тела; Willey рассматривает эти факты как выражения тенденции к выработке асимметричного строения тела.

Количество гонад исчисляется большей частью сотнями.

Такой же высотой организации обладают и гонады Pterobranchia лишь с той разницей, что у этих животных имеется не по многу, а всего по одной паре половых мешочков, лежащих в туловищном сегменте и открывающихся наружу на его спинной стороне.

Класс Appendiculariae

Проще всего среди подтипа оболочников (Tunicata) половая система устроена у данного класса небольших планктонных организмов. Appendiculariae гермафродитны (рис. 248).

Гонады лежат во вздутой задней части туловища, причем два семенника сжимают с боков единственный яичник. Это два мешочка, набитые спермиями на разных стадиях развития. Преформированных протоков нет, но при созревании половых продуктов на вершине каждого семенника образуется по короткому семепроводу. Животное умирает после первого полового периода. Единственный яичник, лежащий во вздутой задней части туловища, так разбухает, что яйца в конце концов падают в общую полость тела, откуда выходят через разрыв стенок тела, сопровождаемый смертью животного.

Таким образом, женская половая система апендикулярий находится не на более высокой ступени организации, чем у низших кишечнорастных, да и мужская не имеет постоянных половых протоков.

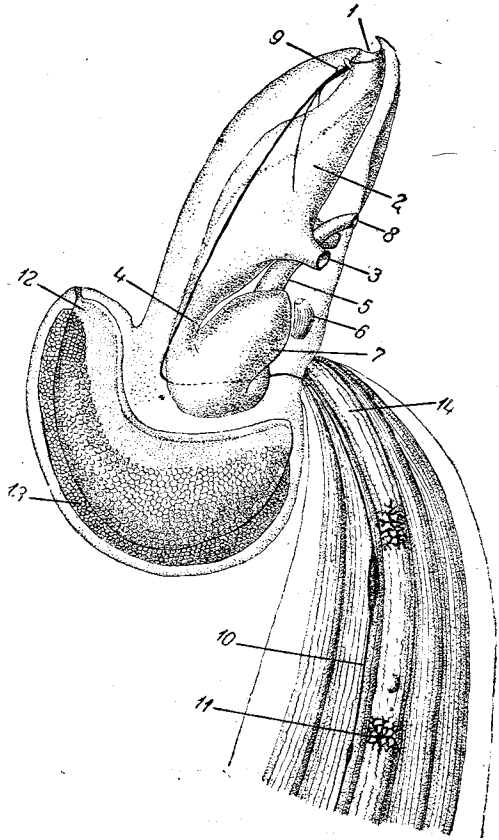


Рис. 248. Организация Appendiculariae, вид сбоку; изображена лишь передняя часть длинного хвоста.

1 — рот; 2 — глотка; 3 — жаберная шель; 4 — пищевод; 5 — кишка; 6 — сердце; 7 — желудок; 8 — порошица; 9 — мозговой ганглий, посылающий от себя назад спинной нервный ствол; 10 — отдел нервного ствола, лежащий в хвосте; 11 — ядра мышечных клеток хвоста; 12 — семенник с выходным отверстием; 13 — яичник; 14 — хорда (из Деляжа).

Класс Ascidiae

В отличие от предыдущего класса асцидии обладают хорошо выраженными половыми протоками, впадающими в клоакальную полость, откуда половые продукты через клоакальный сифон выносятся в окружающую воду.

Гонады Ascidiae (рис. 249, 250) устроены чрезвычайно разнообразно. Асцидии гермафродитны. Гонады лежат обычно сбоку от желудка в нижней части тела животного. По Seeliger наиболее примитивным состоянием гонад у асцидий является наличие одной общей, хотя и двураздельной половой железы. Взаимоотношения

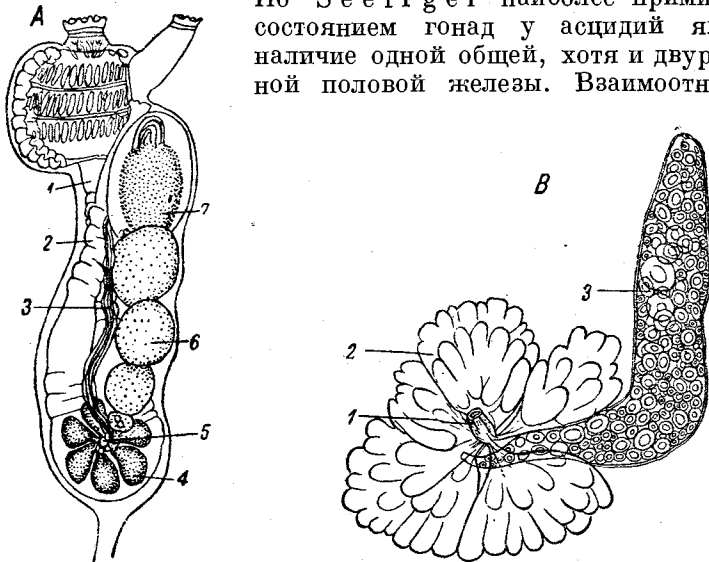


Рис. 249. А — половозрелая особь из колонии *Sigillina clara*.
1 — пищевод; 2 — кишка; 3 — семепровод; 4 — семенник; 5 — яичник;
6 — зародыш; 7 — личинка, развивающаяся из яйца.

В — половой аппарат асцидии *Eugyra woermanni*.
1 — семепровод; 2 — семенник; 3 — яичник (из Кюкентала).

между мужской и женской частями железы бывают различны. То эти части лежат рядом, тесно прилегая друг к другу, то лапчатый семенник оплетает своими лопастями более компактную женскую часть; иногда, наконец, оба компонента приобретают гроздевидный характер, причем каждая ягода грозди состоит из периферического мужского слоя и женской сердцевины. Несравненно чаще гермафродитная железа распадается на самостоятельные яичник и семенник, открывающиеся независимо друг от друга в клоакальную полость. Впрочем, имеется целый ряд градаций в степени самостоятельности обеих гонад, так что в одних и тех же случаях, по разным авторам, признается то одна общая гермафродитная железа, то независимые яичник и семенник.

Есть, однако, асцидии (многие *Botryllidae*, *Cynthiidae*), обладающие одной парой яичников и одной парой семенников или двумя парами тех и других (многие *Styelinae*) или тремя парами (*Culeolus recumbens*, некоторые *Botryllus* и др.). Наконец, у целого ряда асцидий, в особенности среди *Styelinae*, имеется очень сильное умноже-

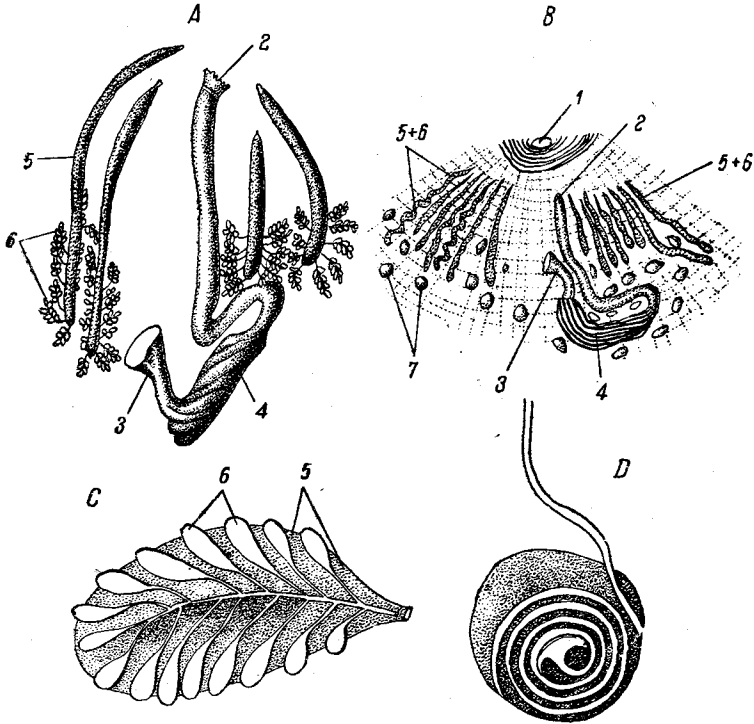


Рис. 250. *A* — *Styela gibbsii* и *B* — *Styela joannae* — кишка и половая система.

1 — отверстие влоаки; 2 — заднепроходное отверстие; 3 — пищевод; 4 — желудок; 5 — яичник; 6 — семенник; 7 — эндонары (по Гердману).

C — гермафродитная половая система *Polycarpa*.

5 — яичник; 6 — семенники.

D — спирально закрученный семепровод у *Didemnidae* (из Зейлигера).

ние числа гонад. Так, у *Styela (Polycarpa) procera* имеется от 20 до 30 гонад обоего пола с каждой стороны, у *S. varians* даже до 150 гонад.

Интересное развитие множественных гонад наблюдается у *Heterogarpa glomerata*, где по одной стороне располагается до 10 снабженных длинными семепроводами семенников, а по другую такое же число маленьких яичников. У *Stolonica aggregata* есть тоже два ряда

гонад. Гермафродитные гонады занимают только нижнюю половину одного из рядов; остальные $1\frac{1}{2}$ ряда состоят только из семенников.

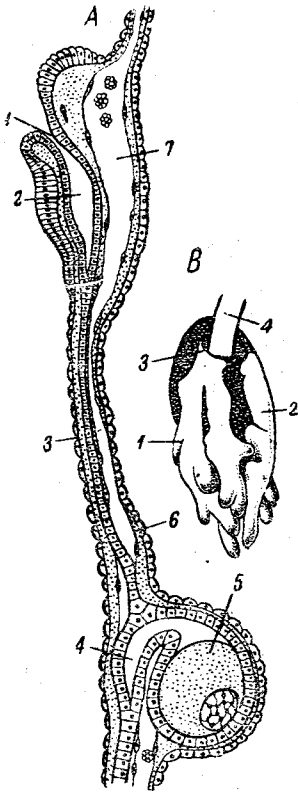


Рис. 251. Половая система сальп (*Desmomyaria*). А — *Cyclosalpa virgula*, яичник и яйцевод.

1 — впадение яйцевода в клоаку; 2 — просвет конца яйцевода; 3 — плотный участок яйцевода; 4 — копуляционная намера; 5 — яйцо в выводковой намере; 6 — наружный эпителий тела; 7 — кровеносный сосуд (из Кюкенталя).

В — *Thalia (Salpa) demostatica gregata*, мужская система с брюшной стороны.

1 — правый семенник; 2 — левый семенник; 3 — семепровод; 4 — задняя кишка.

сначала он лежит рядом с желудком и сообщается при помощи длинного плотного эпителиального тяжа (*gubernaculum*) с клоакой. Морфологически *gubernaculum* отвечает яйцеводу. Во взрос-

Семенники очень часто состоят из большого числа отдельных фолликулов, протоки которых впадают в общий семепровод. Половые протоки имеют вид простых тонких трубок, которые идут параллельно и часто в тесном соседстве друг с другом к клоаке, куда и открываются. Мужское и женское отверстия часто лежат на разных уровнях, мужское обычно ниже женского. Начало семепровода скручивается иногда (*Didemnidae*) в правильную спираль (рис. 250, D), образуя нечто в роде эпидидимиса.

Совершенно оригинален способ выведения наружу яиц, или, вернее, развивающихся из них личинок у асцидий семейства *Botryllidae*.

С каждой стороны тела *Botryllidae* лежит по яичнику, состоящему из множества мелких и очень небольшого количества крупных созревающих яйцевых клеток. Яйцеводов нет. Зрелые яйца поодиночке вступают в контакт с эпителием перибранхиальных полостей, через который и происходит их оплодотворение проникающими извне живчиками. Затем яйца окружаются двуслойным фолликулярным эпителием. Когда яйцо дает личинку, наружный фолликулярный слой спаивается с эпителием перибранхиальной полости, и на месте спайки возникает отверстие, через которое личинка выходит, прорвав свой внутренний фолликулярный слой клеток.

Класс Salpae

Свободно плавающие представители класса сальп гермафродитны. У настоящих сальп (*Salpida*, или *Desmomyaria*) имеется два разветвленных семенника, оплетающих желудок и посылающих короткие протоки к клоаке (рис. 251). Яичник один;

дом состоянии *gubernaculum* укорачивается и подтягивает яичник к самой клоаке. Яичник содержит одно яйцо, окруженное фолликулярным эпителием. Оно оплодотворяется в яичнике и там же развивается в зародыша.

У отряда *Doliolida* (рис. 252) мы находим один длинный колбасовидный семенник и один короткий яичник, открывающийся в клоаку налево от медианы; яйцевод так короток, что едва различим. В яичнике развивается одновременно лишь одно яйцо; после его выхода наружу оно заменяется другим и т. д.

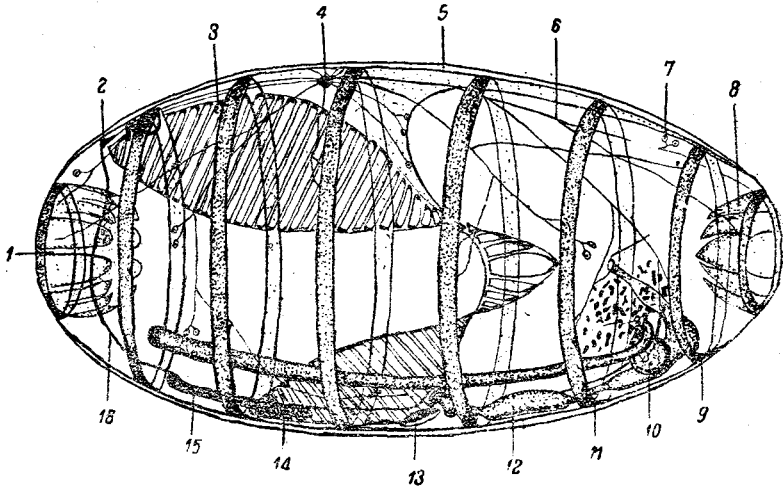


Рис. 252. *Doliolum denticulatum*, анатомия.

1 — ротовые лопасти; 2 — мерцательная ямка; 3 — жабра; 4 — ганглий; 5 — туника; 6 — нервы; 7 — чувствительные клетки; 8 — клоакальные лопасти; 9 — мышечный обруч; 10 — яичник (над ним в полости тела скопления кровяных клеток); 11 — пищеварительная железа; 12 — желудок; 13 — сердце; 14 — колбасовидный семенник; 15 — эндостиль; 16 — мерцательная дужка (из Кюен т а л я).

ОБЩАЯ ТИПОЛОГИЯ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ

Рассмотрев в систематическом порядке главные черты организации половой системы у разных беспозвоночных, мы постараемся в дальнейшем наметить главнейшие градации постепенного усложнения ее в животном мире. В отличие от систематического обзора, эта классификация будет носить чисто адаптивный характер, так что к одной и той же категории нами в некоторых случаях будут относиться образования разного происхождения и встречающиеся у неродственных групп, но обнаруживающие один и тот же тип устройства в отношении к принятому нами критерию.

Классифицируя половой аппарат в порядке его возрастающей сложности, можно прежде всего наметить разные типы его, в зависимости от способа выведения наружу половых продуктов. А именно, в наиболее простых случаях половые клетки выходят наружу просто разрывом прилегающих к гонадам стенок тела, т. е. особые половые пролоки отсутствуют.

ПОЛОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ БЕЗ ПРОТОНОВ

Примитивность этого типа устройства доказывается прежде всего его распространением в животном царстве, так как он характерен для *Spongia* и *Coelenterata*. В других типах подобное устройство встречается лишь спорадически у некоторых червей (*Bryozoa*, *Capitellidae*, *Glyceridae*), иглокожих, а среди хордовых у *Appendiculariae* и *Acrania*.

Дальнейшая наша классификация предусматривает одиночный или скученный способ развития половых элементов. Спермии всегда формируются в одном месте в большом числе, но яйца в наиболее простых случаях не обнаруживают совместной локализации и развиваются поодиночке. Получается отсутствие типичного яичника, или так называемый разлитый, диффузный яичник.

Животные с разлитым яичником

Сюда принадлежит прежде всего половая система *Spongia*, которая по своей сложности мало превышает отношения у некоторых колониальных *Protozoa* (*Volvox*).

В других случаях можно говорить лишь о вторичном упрощении яичников, приводящем к разлитой системе. К этой категории можно отнести пресноводных гидр (*Hydrida* стр. 279), большинство мшанок (стр. 322). О гидрах можно наверное думать как о животных, обладавших ранее хорошо развитыми яичниками.

Животные с компактными железами

Сюда прежде всего относятся многочисленные *Coelenterata*. Проводя классификацию этой группы, удобнее всего взять критерием способ и место выведения наружу половых клеток. У *Hydrozoa* выход половых клеток совершается через прорыв эктодермы, т. е. наружной стенки тела. У *Anthozoa*, *Scyphozoa* и *Stenophora* выход половых клеток происходит через прорыв энтодермы, причем половые клетки попадают в пищеварительную полость и затем через рот наружу.

Принципиальной разницы в этом, однако, нет, ибо, как известно, половые клетки не принадлежат по сути дела ни к одному из зародышевых пластов, а лишь размещаются под одним из пластов, чем и определяется место их выхода наружу.

1. Половые продукты выводятся через наружную стенку тела. Типичными формами, иллюстрирующими данную категорию, являются все *Hydrozoa*, кроме *Hydrida*; это характерная черта данного класса.

Среди *Vermes* компактными яичниками и выводом зародышей (редий) через разрыв стенки тела обладают спороцисты *Trematodes*, считающиеся партеногенетическими самками сосальщиков, проходящими свое развитие в моллюсках.

Некоторые представители Polychaeta, например Capitellidae, лишённые половых протоков, также опоражнивают половые продукты через местные разрывы стенки тела.

По этому же типу выводятся и женские половые клетки у Appendiculariae, как это мы видели ранее (стр. 389). С известной оговоркой к данной категории могут быть отнесены и женские гонады Crinoidea, у которых разница лишь в том, что прорыв стенок пиннул, освобождающий яйца, происходит на преформированных местах наименьшего сопротивления.

Таким образом, в данном разделе объединяется одна группа животных примитивного строения (Hydrozoa) с несколькими, где тот же тип строения получился в результате вторичного упрощения половой системы.

2. Половые продукты выходят через разрыв стенок кишечника. Сюда принадлежат лишь представители высших Coelenterata, у которых половые клетки закладываются в эндодерме. Таковы все представители классов Scyphozoa, Anthozoa и Stenophora. Кроме того, быть может выделение яиц через рот совершается у некоторых Rhabdocoela (стр. 290) и несомненно имеется у некоторых Acoela.

ПОЛОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ С ПРОТОКАМИ

Половые протоки носят временный характер

А priori вполне возможны случаи, когда большую часть времени гонады замкнуты, как у животных предыдущих категорий, но к периоду половой зрелости они снабжаются выводными каналами, которые затем облитерируют до следующего полового периода. По-видимому, такого рода половой аппарат имеют Nemertini (стр. 334). Сюда же можно отнести и мужскую систему Appendiculariae, у которых семепроводы образуются при созревании половых продуктов. В отличие от немертин, у аппендикулярий животное умирает уже после первого полового периода.

Половые протоки носят постоянный характер

В данный раздел включено громадное большинство животных. В самом простом случае настоящих половых протоков нет, а для вывода половых продуктов служат простые отверстия в стенке тела.

Огромное разнообразие относящихся сюда форм удобнее всего разделить на животных, лишённых совокупительного аппарата (т. е. имеющих наружное оплодотворение), и на формы, обладающие таковым (т. е. имеющие внутреннее оплодотворение).

Животные, лишённые совокупительных органов

У данной категории выводные протоки отличаются обыкновенно простой строения, так как при наружном оплодотворении единственной их функцией служит выведение из тела половых клеток.

Можно различить две группы форм. У одной из них:

Половые протоки являются непосредственным продолжением гонад. Сюда относится половая система всех Echinodermata (кроме Crinoidea), а также половой аппарат многих моллюсков, а именно Amphineura и Lamellibranchia. К этому же разделу относится и половая система всех низших хордовых (Enteropneusta, Tunicata), кроме Appendiculariae, рассмотренных в предыдущих разделах.

Половые протоки не находятся в непосредственной связи с гонадами. Это, казалось бы, чисто внешнее отличие служит, однако, признаком серьезной морфологической разницы от протоков первой категории — протоки данного типа обычно возникают, по крайней мере отчасти, за счет выделительных каналов, метанефридиев.

Первоначальные половые протоки, или половые воронки многих целомических животных теряют, по мнению Гудрича, как более подробно разбирается в разделе о нефридиях первого тома руководства, прямую связь с внешней средой и открываются в выделительные каналы. Вместе с тем, половая функция сохраняется лишь за небольшим участком бывшей гонады, которая превращается в цёлом. Таким образом, половые железы теряют непосредственную связь с внешним миром и путь половых клеток наружу становится таким: гонада — цёлом — воронка нефридия (т. е. бывшая половая воронка) — нефридий.

Наиболее типичная картина этой категории имеется у различных Annelides Polychaeta. Далее такие же отношения наблюдаются у генетически связанных с Polychaeta эхиурид и у большинства Vermidea (Gephyrea, Brachiopoda, у мшанок с интертентакулярным органом), т. е. у многих вторичнополостных животных.

Животные, обладающие совокупительными органами

Эта категория содержит наиболее сложно устроенные типы половой системы, что зависит от целого ряда причин. Во-первых, усложнение вызывается тем, что здесь, взамен простого выведения половых продуктов наружу, мужская система получает функцию введения их в женскую, а женская — функцию подготовки места и способа принятия семени. В связи с этим, у самцов развивается penis и vesicula seminalis, а у самок bursa copulatrix и receptaculum seminis. Кроме того, очень часто мужская система развивает различные железы со смазывающим секретом: цементные и т. п. Другой причиной усложнения служит то обстоятельство, что, наряду с водными животными, этот тип обязателен у наземных животных и паразитов; между тем, у всех наземных животных яйца либо вынашиваются внутри половой системы — усиленное развитие матки — либо для предохранения от высыхания должны обладать прочными оболочками; отсюда следует развитие железистой функции женских половых протоков.

Наиболее простые отношения этого рода имеются у некоторых Polychaeta, например у *Saccocirrus*, некоторых Hesionidae (стр. 318). Наряду с этими формами, где мы имеем первые зачатки выработки совокупительного аппарата, имеется целый ряд групп, которые являются типичными представителями данного раздела. Во-первых, сюда принадлежат все Vermes, кроме Polychaeta, Echiurida и Vermidea. Среди Mollusca сюда относятся Gastropoda и Cephalopoda, а кроме того, в данную категорию входит весь тип Arthropoda.

Рассмотрим теперь по отдельности главные модификации важных составных частей такого наиболее сложного типа половых аппаратов.

СТРОЕНИЕ ГОНАД

При общем рассмотрении строения семенников и яичников можно, пожалуй, выставить, как правило, что яичник устроен сложнее семенника. Обусловливается это тем, что при формировании яиц, помимо всех процессов, имеющих место при сперматогенезе, приходится еще один, а именно усиленный рост яйцеклеток. Этот период роста, в свою очередь, приводит к усилению потребности в питании яйцеклеток, а отсюда возникает ряд соответственных приспособлений в строении яичников (питательные камеры, желточники), большей частью отсутствующих в семенниках. Кроме того, для той же цели питания яйца или для выделения вокруг него яйцевой оболочки нередко дифференцируются особые фолликулярные клетки, окружающие яйцо.

Имеется ли какое-нибудь соответствие в форме гонад обоих полов? Общей закономерности в этом отношении нет. Соответствие в форме наблюдается у ряда групп и отдельных видов. Особенное постоянство обнаруживает класс Nematodes, где в обоих полах гонады имеют резко выраженный трубчатый характер. Можно думать, что у Nematodes на форме гонад отражается вытянутая в длину форма тела (как у многих органов змей). Иная — укороченная форма гонад у вытянутых тоже в длину Oligochaeta может быть объяснена тем, что у них влияние поперечных межсегментных септ, очевидно, превалирует над воздействием формы тела. В пользу этого предположения говорит устройство Linguatulida, тело которых сильно вытянуто, но лишено перегородок. Гонады их также вытянуты, как у Nematodes. У Raupoda гонады, развиваясь в крайне длинных ногах этих животных, тоже становятся трубчатыми.

С другой стороны, сильное уплощение тела нередко ведет либо к умножению числа гонад (при уменьшении их размеров), либо к разветвлению немногих гонад в одной плоскости. Хорошим примером является *Fasciola hepatica*. В связи с сильным уплощением тела единственный яичник и оба семенника *Fasciola* принимают форму оленьих рогов. У Cestodes яичник и матка часто принимают ветвистую форму, тогда как у семенников умножается число гонад, образующих много мелких фолликулов. Аналогичные отношения в по-

строении гонад имеются у особенно плоских Turbellaria, а именно у Polyclada и Triclada (но не у Rhabdocoela).

Известную роль при этом изменении гонад играло, вероятно, также увеличение размеров как самих животных, так и их половых желез: необходимость увеличения поверхности обмена, в связи с возрастанием объема органа.

У сильно уплощенного *Phylliroë* (Gastropoda) несколько (до шести) долей гермафродитной гонады лежат в одной плоскости. Очень характерен вид гонад у Palaeostraca и Scorpionidea. У обоих полов гонады ветвисто-сетевидные. Эту форму гонад у Palaeostraca можно без натяжки связать с сильно уплощенной формой тела. Что касается скорпионов, то приведенный фактор в значительной мере исчезает, но, вероятно, продолжает действовать филогенетическая связь с Palaeostraca, что и сохраняет сетевидную конфигурацию гонад у этих Arachnoidea.

Положение и число гонад. Все рассматриваемые нами формы в основе своей билатеральны. Поэтому, естественно, что наиболее часто гонады парны. Однако парность строения гонад не всегда одинаково выражена. Наибольшую симметричность развития гонад правой и левой стороны мы находим у тех групп, где имеется или в прошлом имелся спинно-брюшной мезентерий, и где, вследствие этого, общая билатеральная симметрия резко проведена.

Парность гонад получает при этом объяснение с точки зрения гоноцельной теории целома, по которой весь целом имел ранее половую функцию: парная закладка целома в развитии определяет парность гонад.

Это мы наблюдаем у Oligochaeta, Hirudinea, у большинства раков, нередко у Arachnoidea и Insecta, у части Myriapoda. Напротив, у форм не целомических, не имевших мезентерия гонады, даже в случае их парности, могут располагаться асимметрично. Таково расположение семенников у Trematodes и Acanthocephala, яичников у Nematodes. Множественные гонады Turbellaria и Cestodes тоже не обнаруживают строгой билатеральности. Семенник Nematodes непарен и т. д.

Однако и у вторичнополостных животных парность гонад может исчезать, половые железы становятся непарными. При этом непарность может иметь двойное происхождение: либо гонада одной стороны подвергается редукции, либо непарность вызывается частичным или полным слиянием гонад правой и левой стороны. Первый случай иллюстрируют Gastropoda, у которых имеется односторонняя атрофия мантийного комплекса, а также, быть может, Branchiura, что видно по асимметричной закладке гонады у их личинки. Второе явление встречается гораздо чаще, причем слияние может происходить либо у обоих полов, либо только у одного из них (самки скорпионов, многих пауков). Частичное слияние, указывающее на бывшую ранее парность гонад, хорошо иллюстрируется некоторыми десятиногими раками (Decapoda). Так, у *Potamobius*

задняя часть обеих гонад слилась, тогда как в передней они остались раздельными. Обе гонады соединяются по срединной линии у некоторых Cladocera, у самцов части Ostracoda, у части Copepoda, у Diplopoda, у многих Acarina и Araneina, у некоторых плоских червей. Парность половых протоков указывает в таких случаях на имевшуюся ранее парность гонад. Происхождение непарности гонады у Cephalopoda труднее выяснить, но вероятнее всего, что и здесь имело место слияние половых желез. Таким образом, олигомеризация числа половых желез есть явление весьма обычное. Несравненно реже встречается умножение первично малого числа половых желез. Несомненные случаи этого рода имеются у некоторых сосальщиков Gorgoderidae, где число семенников в течение индивидуальной жизни возрастает с 2 до 9. Другой пример дают некоторые Cestodes (*Dipylidium*, *Moniezia* и др.), у которых или весь половой аппарат или отдельные части его удваиваются в числе в каждом членике.

Число гонад у самцов очень часто соответствует таковому у самок. Но имеется весьма много случаев несогласованности в числе. Так, у Trematodes, как правило, имеются 1 яичник и 2 семенника, у многих Cestodes — 1 яичник, много семенников, у Nematodes — 2 яичника и 1 семенник, у Oligochaeta и Hirudinea — 2 яичника и несколько пар семенников, у Scorpionidea — 1 яичник и 2 семенника. В общем, можно сказать, что когда число гонад у обоих полов неравное, то семенников обычно больше, чем яичников.

Яичники и развитие питательных приспособлений в них для яйцевых клеток. Зачатки яичников состоят сначала из комплекса недифференцированных эмбриональных клеток. Обыкновенно зачатки имеют тонкую соединительно-тканую оболочку, но у Annelides даже эта оболочка отсутствует, ибо яйца формируются за счет клеток перитонеального эпителия. Затем начинается усиленный рост и дифференцировка яйцевых клеток. Растущие яйца требуют усиленного питания; с этого момента равновесие клеток в яичнике нарушается, и часть эмбриональных клеток идет на питание развивающихся яйцевых. Это происходит разными способами.

Питание ооцитов, если и не всегда, то в громадном большинстве случаев происходит при помощи специальных фолликулярных клеток, являющихся транзитными клетками для питательных продуктов. Это имеет место, например у Insecta, при паноистическом типе яичника. При этом питательные продукты идут через межъяйцевые камеры в первом периоде роста (увеличение массы живой протоплазмы ооцита) и непосредственно через фолликул — во втором периоде роста (накопление дейтоплазмы, см. работу Иванова и Мещерской). Такие же отношения наблюдаются, по видимому, и при телотрофическом строении яичника насекомых. Они аналогичны и у Orifiones: в первом периоде роста через фолликул — стебелек; во втором — непосредственно из крови животного. Другой тип питания

ооцитов — это фагоцитоз питательных клеток. У *Insecta* он происходит только в первом периоде роста, во втором же питательные вещества попрежнему подаются через фолликул. Фагоцитоз питательных клеток широко распространенное явление (*Hirudinea*, *Spongia*, *Crustacea* и др.). И тем и другим путем яйцеклетка вырастает до крупных размеров, накапливая, *внутриклеточно*, энергетические ресурсы для будущего эмбриогенеза.

Очень простой случай неорганизованного поглощения яйцами соседних клеток описывает *Eisig* у *Capitellidae*. Отдельные яйцевые клетки, развивающиеся из перитонеального эпителия гениальной пластинки, просто поглощают соседние клетки, так что в плазме яйца долго видны остатки ядер этих клеток.

Иной тип снабжения развивающегося яйца питательным материалом, построенный на ином принципе, представляет собой дифференцировка особых желточных клеток.

Их значение связано с совершенно иным типом питания развивающегося эмбриона, встречающегося только у *Platodes* и, может быть, у *Rotatoria*. В отличие от всех остальных *Metazoa*, здесь питательные энергетические ресурсы эмбриогенеза не накапливаются в яйце *внутриклеточно*, а образуются в совершенно иных клетках — в желточных клетках. В результате яйцо окружается желточными клетками, образуется сложное многоклеточное яйцо. Питание эмбриона, развивающегося из яйцеклетки, идет за счет желточных клеток, лежащих *вне этой яйцеклетки*.

Проследить выработку этого приспособления хорошо дают возможность различные *Turbellaria*. У *Acoela*, *Polyclada* и некоторых *Rhabdoscoela* в яичнике образуются яйца единственного сорта, содержащие в себе желток и способные к развитию. У *Hofstenia* и некоторых *Acoela* каждая яйцевая клетка окружена фолликулярными, которые снабжают ее питательным материалом до ее созревания, т. е. мы имеем здесь отношения, подобные описанным нами ранее у других животных. У *Gnosonesima* (*Alloescoela*) яйцевая клетка и после созревания остается окруженной фолликулярными и вместе с ними одевается скорлупой; получается сложное яйцо, состоящее из яйцевой и желточных клеток. У многих *Alloescoela* и некоторых других форм каждая из женских гонад дифференцируется на два отдела: один, производящий только желточные клетки, и другой, дающий начало лишь яйцевым. Женские гонады такого типа обозначают термином *гермо-вителлярии*: здесь в одной железе, но в разных ее разделах вырабатываются два сорта клеток.

Наконец, у *Triclada* и части *Rhabdoscoela* дело доходит до полного разделения половых желез на *гермарию*, или собственно яичники, и *вителлярию*, или желточники. Первых обычно одна пара, тогда как желточники многочисленны и весьма разнообразны по величине и форме. У *Turbellaria* намечены почти все главные типы, в которые может выливаться строение женской гонады у беспозвоночных. Для более резкого отличия желточников *Platodes* от других описываемых нами питательных приспособлений яйцевых

клеток можно установить следующий критерий. Желточники и желточные клетки служат для питания яйца уже после того, как оно обособилось от материнского организма и стало самостоятельным индивидуумом, каким является оплодотворенная яйцевая клетка. Все прочие типы питательных приспособлений служат для питания еще не оторвавшейся от матери яйцеклетки. С этой точки зрения и «желточники» *Rotatoria* не заслуживают своего названия, и в яичниках *Insecta* энтомологи неправильно говорят о наличии частей, отвечающих «гермариям» и «вителляриям». В принимаемом для *Platodes* смысле к желточникам *Platodes* более близка белковая железа *Pulmonata*, чем прочие питательные приспособления. Быть может, следует обозначить все разнохарактерные приспособления, служащие для питания яйцеклеток, особым термином провителляриев, отличая их этим от вителляриев, или настоящих желточников, которые имеются только в пределах *Platodes*.

Семенники. Зачатки семенников и их развитие до определенного момента обнаруживает сходство с таковым женских половых желез. При дальнейшей дифференцировке семенников и их росте в мужской половой железе часто наблюдается резкая зональность расположения созревающих половых клеток. Особенно ясно видна зональность в трубчатых семенниках, где начальный отдел трубки занят недифференцированными зачатковыми клетками, а далее последовательными поясами располагаются сперматогонии, сперматоциты и, наконец, зрелые сперматозоиды. Образование живчиков нередко сопровождается выработкой особых питательных приспособлений: вспомогательные клетки, цитофоры и т. п. Однако эти приспособления, вероятно в связи с меньшими размерами живчиков и отсутствием в них запасных питательных материалов (желток), достигают гораздо меньшего развития, чем в яичниках. Питательные приспособления в мужских гонадах никогда не приобретают значения самостоятельных образований (подобных желточникам в женской половой системе), а потому и не представляют сравнительно-анатомического интереса.

Гермафродитные железы. У целого ряда представителей беспозвоночных с гермафродитным аппаратом вместо дифференцированных яичников и семенников имеется общая гермафродитная железа. Наиболее распространен этот тип строения гонад у *Gastropoda Pulmonata* и *Opisthobranchia*. Эти моллюски обнаруживают ряд переходов от единой гермафродитной железы, в которой на всем протяжении мужские и женские продукты образуются бок о бок (*Pulmonata*, *Tectibranchia*), к железе, нацело разделенной на две половины, мужскую и женскую (*Nudibranchia*). Переходом служат гермафродитные железы, слагающиеся из многочисленных мелких долек, одни из которых производят яйца, тогда как другими, соседними дольками производится семя.

Среди других беспозвоночных гермафродитное устройство половой железы или желез встречается у некоторых отдельных *Polyu-*

chaeta (*Ophryotrocha*, *Hesione*), у некоторых голотурий (*Synapta*, некоторые виды *Cucumaria*).

Среди Crustacea у некоторых паразитических Isopoda имеются гермафродитные гонады с частично локализованными мужскими и женскими участками, а среди Decapoda такую же картину дает *Lysmata* (стр. 335). У ряда Decapoda, как мы видели, такой гермафродитизм находится на стадии угасания: от одной части половой железы, мужской или женской, остается лишь рудимент.

Выводные протоки гонад

Мужские протоки

Семепроводы и их дериваты составляют наиболее неизменную часть выводного аппарата. В самом простом случае это только трубки, служащие для выведения семени. Однако гораздо чаще семепроводы усложняются тем, что на эти трубки падает ряд дополнительных функций, а это сопровождается и морфологической дифференцировкой половых путей на различные отделы, дополнительные железы и т. д. Охарактеризуем лишь самые распространенные модификации этого рода.

Типы семепроводов. Когда имеется один (*Nematodes*) или два семенника, то дело обстоит просто в том смысле, что каждый семенник посылает от себя по семепроводу, которые во втором случае могут открываться наружу раздельно или совместно. Сложнее отношения при наличии множественных семенников. При таком устройстве протоки отдельных семенников довольно быстро соединяются либо в непарный, либо в парный канал большего диаметра, который и заканчивается половым отверстием. Непарный выводной канал имеется у *Cestodes*, парный у *Turbellaria* и *Hirudinea*. Как быть в таких случаях с номенклатурой протоков? Обычно к каналам, идущим непосредственно от семенников, применяют название *семянносущих каналов* (*vasa efferentia*), а к собирательным каналам термин собственно семепроводов (*vasa deferentia*). Иногда, например у *Turbellaria*, при множестве семенников, семепроводы на пути к половому отверстию многократно дихотомически сливаются. У таких животных можно говорить о семепроводах 1-го, 2-го и т. д. порядков.

Очень простые отношения встречаются у многих *Oligochaeta*, где семепроводы начинаются смотрящей в полость тела воронкой и затем тянутся в неизменном виде до полового отверстия. Своеобразно лишь то, что у *Oligochaeta* семепроводы не имеют непосредственной связи с семенниками.

Такое же простое устройство, как у *Oligochaeta*, имеют отходящие прямо от семенников семепроводы *Gastropoda Prosobranchia*. И у *Oligochaeta* и у *Prosobranchia* простота строения связана с отсутствием совокупительного органа при половом отверстии. У *Oligochaeta* семя поступает прямо в слизистую муфту, выделяемую желе-

зами пояска (clitellum). У *Prosobranchia* имеется penis, но он расположен значительно впереди полового отверстия, и семя течет к нему прямо по мерцательной бороздке, пробегающей по поверхности головы. У форм, имеющих половое отверстие на конце копулятивного органа, концевой отдел семепровода получает мускульную обкладку и превращается в семеизвергательный канал (ductus ejaculatorius).

Следует обратить внимание на одну любопытную особенность мужских половых путей. Семепроводы почти всегда отличаются своей большой длиной, в связи с чем они образуют многочисленные изгибы, закручиваются и т. д. Достаточно припомнить epididymis *Hirudinea*, сильно извитые семепроводы *Crustacea Decapoda*, эпидидимис *Mammalia*, спирально скрученный семепровод некоторых асцидий. Очевидно, для успеха оплодотворения мужская половая система должна одновременно содержать значительную порцию живчиков, что и достигается либо большой длиной семепроводов, либо образованием ими особых вздутий, семенных пузырьков, либо тем и другим вместе. Для той же цели — накопления живчиков — служат семенные пузырьки.

Одним из самых частых расширений семепровода является семенной пузырек (vesicula seminalis). Он может возникать на любом месте семепровода и имеет весьма различную форму. Вследствие этого семенные пузырьки не только у разных групп, но и в пределах одной и той же группы нередко бывают лишь аналогичными, но не гомологичными образованиями. В простом случае семенной пузырек является округлым расширением семепровода или вытягивается в длину и становится цилиндрическим (*Nematodes*). Далее пузырек обособляется в виде бокового выпячивания семепровода (многие *Gastropoda*), причем иногда это выпячивание дифференцируется еще сильнее и превращается в мешочек, сообщающийся с семепроводом при помощи тонкого канала. Необычайно мощного развития достигает, в связи с особенностями его функции, семенной пузырек у *Cephalopoda Octopoda*, где он имеет вид длинного, складчатого расширения семепровода. Если семепроводы парны, то семенной пузырек может развиваться при самом соединении их в непарный проток (*Procerodes*, *Cercyra*, *Uteriporus*) или даже по ходу последнего (многие *Rhabdocoela*).

У близких форм, например у жуков, семенной пузырек то присутствует (*Melolontha*), то отсутствует (*Carabus*). Хотя главное назначение семенного пузырька есть накопление и хранение семени, но у *Insecta* стенками его секретирется какое-то выделение неизвестного значения.

Во всех случаях, когда половой проток заканчивается развитым совокупительным аппаратом, семепровод в своей концевой части приобретает мускульную обкладку и превращается в семеизвергательный канал (ductus ejaculatorius). Последний либо целиком, либо значительной своей частью залегает внутри совокупительного органа. Задача этого отдела протока определяется его названием,

ибо он служит именно для выбрасывания сперматозоидов сокращением своих мускулистых стенок из полового отверстия.

Дополнительные железы мужских половых протоков весьма разнообразны, что объясняется отчасти и разнообразием их функций.

Одни из них служат для разжижения семени, т. е. придания ему большей текучести, другие функционируют в виде цементных желез, заклеивая половое отверстие самки после копуляции для того, чтобы семя не вытекало обратно (*Acanthocephala*, некоторые *Insecta*). Иногда секрет желез имеет, быть может, значение и для питания или стимуляции живчиков. Наконец, важную категорию желез составляют *сперматофорные железы*. Они распространены спорадически у червей, моллюсков и членистоногих. Соответственно функции характер секрета меняется: из незастывающего он становится застывающим. Этот секрет окружает группы спермиев в виде порой чрезвычайно сложной и причудливой оболочки. Сюда относятся железы *Copepoda*, *Crustacea Decapoda*, *Cephalopoda* и многих *Insecta*.

Мужской копулятивный аппарат

У громадного большинства животных, обладающих внутренним оплодотворением, мужская система развивает особый копулятивный аппарат. Лишь в редких aberrантных случаях копуляция происходит без совокупительного аппарата.

У таких животных развиваются какие-нибудь особенные приспособления, облегчающие передачу спермы в женскую половую систему. Один из подобных примеров дают наземные *Oligochaeta*, другой — некоторые *Pseudoscorpionidea* (*Chernes*, стр. 349). У некоторых *Orthoptera* сперма непосредственно передается из мужского отверстия самца в женское самки, без особых анатомических приспособлений.

У животных, обладающих настоящим копулятивным аппаратом, последний может иметь весьма различное строение и происхождение, что позволяет установить несколько главных типов аппарата. У животных, лишенных конечностей, щупалец и других придатков, копулятивный орган — орган, специально возникающий для своего непосредственного назначения. У животных другой категории дело иногда обстоит таким же образом, но большей частью наблюдается перемена функции некоторыми из вышеупомянутых придатков, которые и превращаются в совокупительный орган. Здесь, следовательно, половая функция такого органа является вторичной.

Следует, наконец, заметить, что у многих беспозвоночных, помимо копулятивного органа, мужской пол обладает особым хватательным аппаратом, помогающим задерживать самку во время совокупления.

Копулятивные органы специально полового значения. а) *Совокупительный аппарат отделен от мужского полового отверстия*. В очень редких случаях копулятивные

органы не приурочены к самому половому отверстию. Такие отношения мы находим только у брюхоногих моллюсков из группы *Monotocardia* (*Prosobranchia*), подробно рассмотренные ранее (стр. 373), а также у стрекоз (стр. 368).

б) *Совокупительный аппарат связан с половым отверстием.* По характеру функционирования эту категорию можно разделить на аппараты обхватывающего типа и иммиссионного типа.

Аппараты обхватывающего типа хорошо выражены у *Acanthocephala* (стр. 313), у *Nematodes* имеется или чисто иммиссионный тип копуляции, или же он комбинируется с обхватывающим типом — при помощи хвостовой сумки самца у *Strongylata*, или воронковидного расширения у самца *Diostrophumata*.

Аппараты иммиссионного типа, т. е. такого, когда при копуляции концевой отдел мужского протока вводится внутрь женской системы. Можно бы делить эту категорию на животных с выпячивающимся копулятивным органом (*penis*) и с выворачивающимся (*cirrus*), но мы предпочитаем этого не делать, ибо принципиально важного отличия между обоими типами нет, и встречаются они у близко родственных форм.

Наиболее распространенный тип данной категории устроен так, что концевой отдел семизвергательного канала, одетый мощной мускульной обкладкой, превращается в орган оплодотворения. При этом чаще всего он открывается не прямо наружу, а в особое выпячивание покровов (половую сумку или половую клоаку), откуда и может высываться наружу. Мы находим воплощение этого типа у ряда червей: *Turbellaria* (*penis*), *Trematodes* и *Cestodes* (*cirrus*), по тому же принципу построен и копулятивный орган *Hirudinea*. В этом же, приблизительно, виде *penis* устроен у *Gastropoda*.

Копулятивные органы данного типа, в особенности у червей, нередко снабжены более или менее сильным хитиновым вооружением. Мы находим это вооружение у многих *Rhabdocoela* в виде причудливой формы иголок, крючков, острогов, или в виде целых венчиков длинных роговых щетинок и т. п. Так же дело обстоит у части *Polyclada*, у многих *Trematodes*, у *Cestodes*. У *Monogenea* конец мужского протока заканчивается чрезвычайно сложно устроенной хитиновой трубкой — прекрасным систематическим признаком при определении родов и видов. У *Cestodes* ввороченный внутрь в покоящемся состоянии конец длинного копулятивного органа усажен многочисленными венчиками мелких крючьев. Интересную особенность некоторых *Turbellaria* (*Thyzanozoon*, *Multipeniatiidae* по *Насонову*) составляет множественность penisов, причем наряду с функционирующим penis имеется целый ряд его заместителей.

Сильное хитиновое вооружение penis иногда получает специфическое значение при оплодотворении посредством *подкожной импрегнации*. По отношению к некоторым *Polyclada* и *Hirudinea* известно, что оплодотворение у них совершается не через женское

половое отверстие, но так, что особь, функционирующая в данный момент в качестве самца, втыкает свой penis куда попало в кожу и паренхиму партнера. Живчики попадают прямо в паренхиму и оттуда сами добираются до женских половых путей с яйцами. При этом, по наблюдению Ковалева над *Haementeria*, лишь очень небольшая часть спермы достигает назначения, остальные живчики гибнут и рассеиваются в паренхиме. Импрегнация найдена в настоящее время и у других хоботных пиявок, а также у части Rotatoria (*Anuraea*, *Hydatina*), карликовые самцы которых обладают твердым хитинизированным penis. Раздельнополоый, ленточный глист *Dioicocestus* втыкает свой копулятивный орган в слепо замкнутое влагалище самки. В общем, импрегнация представляет собой аберрантный способ оплодотворения, независимо возникающий в различных группах червей.

По иммиссионному типу устроен копулятивный орган и у громадного большинства Gastropoda.

Копулятивные органы являются видоизмененными придатками первоначально иного значения. Смотря по первоначальной функции органов, превращающихся в совокупительный аппарат, можно выделить: а) *Гоноподии*, т. е. превращенные в penis двигательные конечности, тип особенно распространенный у членистоногих.

Проще всего отношения складываются в тех случаях, когда самец запикивает сперму в женское отверстие своими даже не измененными специально конечностями — *Ixodes ricinus* (стр. 349), *Glomeris* (стр. 356), *Sminthurus* среди Arterygota. У *Sminthurus* самец выпускает каплю спермы на землю, потом обмазывает при помощи передних ног свои ротовые части семенем и затем впихивает их в половое отверстие самки. То же мы видели и у Soplugidea (стр. 349), а более сложные отношения у Hydrachnidae (стр. 350), Coepoda (стр. 339) и Diplopoda (стр. 355).

Итак, гоноподии сначала, повидимому, имеют характер хватательных органов, которые и перенос семени совершают актом, похожим на хватание.

Но у высших раков (Isopoda, Decapoda) гоноподии по строению и функции приближаются к пенисам обычного типа, превращаясь в трубки, проводящие сперму из семеизвергательного канала в женское отверстие.

Известный переход к копулятивным органам следующей категории дают Cephalopoda, у которых в оплодотворении участвуют некоторые головные щупальца самца; эти щупальца сидят на голове, но являются дериватом переместившейся вперед части ноги. Поэтому до известной степени последовательным является отнесение гектокотилизированных рук головоногих в разряд гоноподий.

б) *Гонопальпы* — термин, который можно предложить для копулятивных органов, выработавшихся за счет головных выростов, будь то настоящие щупальца или конечности (но не ходные). К дан-

ному разделу относятся пауки с их измененными в копулятивные органы педипальпами. Кроме того, сюда может быть без натяжки отнесен пенис *Viviparus viviparus* (Monotocardia), сочетающийся с правым головным щупальцем этого моллюска.

Женские половые протоки

Как и для семепроводов, в наиболее простой, почти никогда не осуществляющейся форме — это простые трубки, служащие лишь для вывода яиц. Однако обычно такие трубки дифференцируются на отделы, предназначенные 1) для образования оболочки яйца, 2) для вынашивания яиц или зародышей (при живорождении), 3) для питания яиц или зародышей, 4) для принятия и хранения семени, 5) иногда специально для помещения penis при копуляции, после которой живчики переводятся в семеприемник. Не всегда все указанные дифференцировки вырабатываются за счет яйцеводов: семеприемники, приемники для penis и питательные приспособления могут возникать из иных источников. Стараясь дальше изобразить ряд усложнений женского выводного аппарата, мы не будем вдаваться в описание этой второй категории образований, указывая лишь в каждом случае на их особое происхождение.

1. Простой, не дифференцированный яйцевод. Сюда могут быть причислены формы, у которых весь половой проток представлен однородным каналом, который не обнаруживает никаких изменений даже в конечном своем отделе, служащем обычно для введения penis, иначе говоря не превращается на этом пути во влагалище. В таких случаях введение живчиков в яйцевод происходит без непосредственного участия penis.

Чрезвычайно просты отношения у большинства Oligochaeta. Яйцеводы напоминают собой метанефридии, начинаясь воронкой в сегменте яичников и заканчиваясь в следующем членике коротким прямым или изогнутым каналом. Яйцевод не имеет никакой гистологической или морфологической дифференцировки на участки.

Интересно, что так же просты и яйцеводы многих раков вплоть до Desaroda.

2. Половой проток, дифференцированный на участки, но без питательных приспособлений. Сюда принадлежит длинный ряд постепенно усложняющихся аппаратов, границу между которыми порой очень трудно провести.

В более простых случаях концевой отдел протока более или менее изменен для восприятия пениса при копуляции, образуя влагалище (см. Brachyura, Rotatoria, Diplopoda).

Далее прибавляется дифференцировка матки, т. е. отдела протока, в котором яйца выдерживаются в течение известного срока. Воплощение этого типа в чистом виде имеется у Nematodes, причем яйцевод, матка и влагалище представляют собой одну и ту же длин-

ную трубку, но разного гистологического строения в разных ее участках.

У ряда форм сравнительно простой, т. е. устроенный не сложнее предыдущих категорий половой проток, снабжается вместилищем для чужого семени. Так, у *Murigoroda* мы имеем расчленение полового протока лишь на яйцевод и влагалище, но во влагалище впадает мешковидный семеприемник, представляющий собой выпячивание полового протока (*Alloraugoropus*). Такие же отношения наблюдаются у *Protracheata*, у многих *Insecta*, сперматека которых, собственно, отвечает семеприемнику.

У насекомых картина часто дополняется развитием особой совокупительной сумки (*bursa copulatrix*), которая является либо особым выпячиванием влагалища, либо представляет собой независимое от влагалища выпячивание стенки тела (*Lepidoptera*, сперматека *Copepoda*).

Выделение скорлупы или оболочки яиц является функцией стенок полового протока у всех рассмотренных нами до сих пор категорий, причем у них это выделение происходит в главном русле протока, за счет эпителия самой стенки. Мало того, этот эпителий нередко способен выделять сложные яйцевые коконы вокруг целых групп яиц. Однако у некоторых групп животных отдел полового протока, выделяющий яйцевую оболочку, пространственно дифференцируется, усложняя этим картину половой системы. К данной категории принадлежит весь класс *Cephalopoda*, у которых яйцевод принимает в себя проток особой, «яйцеводной железы», которая принимает участие в образовании яйцевых оболочек. Кроме того, в образовании яйцевых коконов принимают у *Cephalopoda* участие нидаментальные железы, открывающиеся, независимо от половой системы, в мантийную полость.

3. Половой проток, дифференцированный на участки и снабженный питательными приспособлениями. В этой категории на первый план выступают питательные железы, снабжающие яйца питательным материалом. Специальные питательные приспособления вставляются у *Gastropoda* в виде белковой железы, а главным образом у всех *Platodes*, где половая система снабжается желточниками и вообще достигает наибольшей сложности строения. Во избежание повторений мы подробнее не останавливаемся на характеристике этой категории.

Гермафродитизм и раздельнополость

Оба данных типа половой системы распределены среди беспозвоночных крайне прихотливо. В общем, большинство животных раздельнополо, но в каждом типе многоклеточных имеются гермафродиты.

Дадим для ориентировки краткий перечень распределения гермафродитизма и раздельнополости, или гонохоризма в животном царстве в виде таблицы.

Название группы	Доминирующее состояние		Исключения		
	раздельно-полы	гермафродиты	отряды	семейства	роды
Spongia		+			
Hydrozoa	+				некот. Hydrida
Scyphozoa	+				
Anthozoa	+				некот. <i>Cerianthus</i>
Ctenophora		+			
Turbellaria		+			
Trematodes		+		Schistosomatidae	<i>Sabussowia</i> , часть Didymozoonidae, <i>Dioicocestus</i>
Cestodes		+			
Nemertini	+				
Polychaeta	+				<i>Hesione</i> , <i>Lycastes</i> , <i>Spirorbis</i> и др.
Oligochaeta		+			
Hirudinea		+			
Echiurida	+				
Rotatoria	+				
Kinorhyncha	+				
Gastrotricha	+	(?)			
Nematodes	+				<i>Rhabditis</i> , <i>Diplogaster</i>
Gephyrea	+				
Bryozoa		+			
Brachiopoda	+				
Chaetognatha		+			
Crustacea	+		большин. Cirripedia		часть Isopoda, <i>Lyssmata</i>
Palaeostraca	+				
Arachnoidea	+				
Pantopoda	+				
Tardigrada	+				
Protracheata	+				
Myriapoda	+				
Insecta	+				<i>Termitoxenia</i> , <i>Lepidochiton raymondi</i>
Amphineura Placophora	+				
Amphineura Aplacophora		+		Chaetodermatidae	
Gastropoda	Prosobranchia	Opisthobranchia Pulmonata			довольно много гермафрод. среди Prosobranchia, Anatinacea и др. некоторые Aroda из голотурпий.
Lamellibranchia	+				
Scaphopoda	+				
Cephalopoda	+				
Echinodermata	+				
Enteropneusta	+				
Tunicata		+			<i>Distaplia</i> , среди асцидий

Как видно, иногда гермафродитизм характеризует собой целые большие группы: тип *Spongia*, подтип *Platodes*.

В других случаях гермафродитизм и раздельнополость могут встречаться бок о бок, у соседних родов (см. у гидр, стр. 280) или даже в пределах одного рода (*Cerianthus membranaceus* гермафродит, *C. borealis* раздельнопол). В пределах крупных однотипных групп обыкновенно встречаются отдельные исключения, каковы раздельнополые *Sabussowia*, *Schistosomum* и *Dioicocestus* в среде гермафродитных *Turbellaria*, *Trematodes* и *Cestodes*; таков же гермафродитный рак *Lyssmata* среди раздельнополых *Decapoda*.

Какое состояние следует считать более примитивным, вопрос об этом и до сих пор остается нерешенным. Meisenheimer (1921), как когда то Маура, старается найти компромиссное решение, говоря, что первичная половая организация животных индифферентна и что для дальнейшего ее развития представляется две (одинаково древних) возможности, одной из которых животное и следует. Мне думается, однако, что такое объяснение является скорее попыткой ускользнуть от ответа. Если статья на эволюционную точку зрения, то ясно, что характер половой системы у предков и у близких родичей каждого организма должен отражаться на его собственной половой

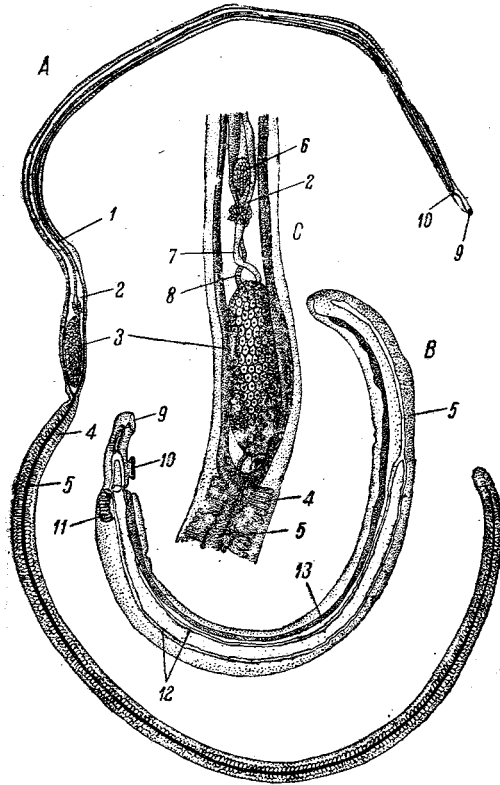


Рис. 253. *Schistosomum indicum* (из овцы). А — самка, В — самец, С — женская половая система.

1 — матка; 2 — скорлуповая железа; 3 — яичник; 4 — желточники; 5 — общий ствол кишечника; 6 — яйцо; 7 — яйцевод; 8 — желточный проток; 9 — ротовая присоска; 10 — брюшная присоска; 11 — семенники; 12 — два ствола кишечника; 13 — гинеофорный канал самца (по П р а й с у).

системе. Поэтому, нам кажется более правильным вообще признаться в невозможности ответить на данный вопрос в настоящее время, хотя нам лично первичность гермафродитизма кажется более вероятной. Обратимся лучше к тем случаям, когда можно с определенностью говорить о первичности того или другого типа в более узких пределах отдельных групп животного мира, не решая вопроса

в целом. При этом может быть два различных и противоположных случая.

1. Переход от первичного гермафродитизма к раздельнополости имеет место в нескольких группах плоских червей. Platodes — типичные гермафродиты. Гермафродитизм Turbellaria, вероятно, ведет начало от их ктенофорообразных предков. Сохранение гермафродитизма у Trematodes и Cestodes вполне естественно при их паразитическом образе жизни, часто побуждающем прибегать к самооплодотворению, когда

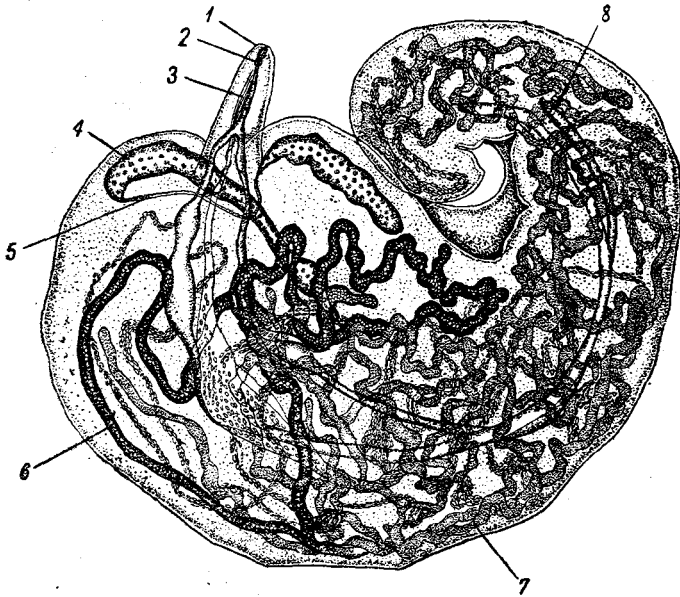


Рис. 254. Организация *Nematobothrium filarina*.

1 — ротовое отверстие; 2 — глотка; 3 — половая клоака; 4 — семенник; 5 — семяпровод; 6 — яичник; 7 — желточник; 8 — кишечник (из Ямагути).

внутри данной особи животного-хозяина имеется всего один паразит. Самооплодотворение доказано для ряда Cestodes и Trematodes. Однако среди Platodes имеется спорадический переход к раздельнополости. Род *Sabussowia* среди Triclada раздельнопол, причем самцы даже внешним образом по своему светлому цвету отличаются от темных самок. У обоих полов имеются рудименты полового аппарата противоположного пола: у самки пустой карман penis, а у самца маленький семяприемник. Здесь раздельнополость имеет явственно вторичный характер.

В классе Trematodes есть даже целый ряд подобных примеров. Так, всем известно сем. Schistosomatidae с его резким половым диморфизмом: короткий более широкий самец обхватывает длинную самку боковыми краями своего тела (рис. 253).

Очень хороший ряд ступеней развития раздельнополости дают сосальщики сем. *Didymozoonidae*, паразиты рыб. Они живут в коже рыб, попарно в цистах. У *Didymozoon scombri* оба члена пары типичные гермафродиты. У *Nematobothrium filarina* (рис. 254) из *Sciaena* оба червя морфологически гермафродиты, но более крупный из них развивает многочисленные желтые яйца, а в менее крупном яйца немногочисленны, бледны и неспособны к развитию. Итак, на самом деле здесь имеется физиологическая раздельнополость.

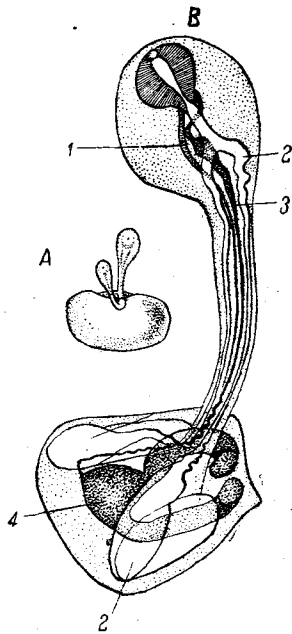


Рис. 255. *Wedlia bipartita*. А — парочка соединенных друг с другом червей с вытянутыми передними концами; В — изолированный мужской экземпляр.

1 — матка; 2 — ветви кишки; 3 — семяпровод; 4 — семенник (по Однеру).

Следующий этап иллюстрирует *Wedlia bipartita* из *Thynnus*. У *Wedlia* (рис. 255) два животных, находящихся в цисте, сильно разнятся своими размерами — 4 мм и 9 мм. Меньшее представляет собой настоящего самца, но с рудиментами матки и других частей женского аппарата; больший экземпляр — самка, у которой сохранились лишь следы семяпровода. Наконец, у вышеописанных *Schistosomatidae* не сохраняется никаких следов гермафродитизма.

У *Schistosomum* самец и самка, повидимому, соединяются активно; оба члена пары *Didymozoonidae*, как полагают, происходят из одного зародыша, его делением внутри цисты.

Интересно, что и единственная раздельнополая цестода, *Dioicocestus*, из кишечника водяных птиц,

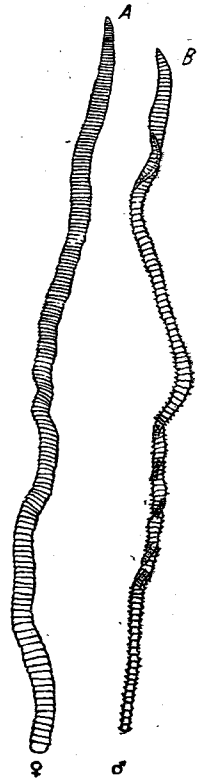


Рис. 256. Женская и мужская стробилы раздельнополого ленточного глиста *Dioicocestus*.

тоже встречается всегда попарно. Предполагают, что финка *Dioicocestus* (рис. 256) развивает две головки, из которых и происходят оба червя.

В последнее время найден один ленточный червь (*Gynandrotaenia stammeri*), обнаруживающий некоторую тенденцию к разделению полов. А именно: в стробиле *Gynandrotaenia* наблюдается правильное чередование члеников с чисто мужским и чисто женским половым аппаратом (рис. 257).

К этой же категории относятся некоторые асцидии, например *Distaplia*, и др. Все особи одной колонии этих животных могут быть одного пола, но в молодых зачатках образующихся почек имеются рудименты гонад другого пола, впоследствии гистологизирующиеся.

2. Переход от раздельнополого состояния к гермафродитизму. *Nematodes* — типичная раздельнополовая группа, и только представители родов *Rhabditis* и *Diplogaster* — гермафродитны. Половая деятельность их протекает так: весь поло-

вой аппарат состоит из двух подковообразно изогнутых трубок, соединяющихся в общее короткое влагалище. Начальное колено каждой трубки плотное и набито зачатковыми клетками, близкое к выходу колено представляет собой матку. Почти все начальное колено занято яичником, но на месте сгиба трубки развиваются спермии. Они созревают сначала и скопляются в небольшом вздутии, функционирующем как семеприемник; семенник затем истощается. Потом созревают яйца, причем на пути их наружу, при прохождении яиц через семеприемник, они оплодотворяются. Так идет процесс у *Rh. sechellensis*; у *Rh. gurneyi* дело меняется в том отношении, что в одной и той же половой трубке многократно чередуется развитие яиц с образованием спермиев. К такому гермафродитному состоянию ведет ряд переходов от раздельнополого *Diplogaster longicauda* (типичные самцы и самки) через

Rhabditis dutiersi (значительное большинство самок образуют только яйца, но у известного процента лишь одна гонада чисто женская, а другая гермафродитная, через *Rh. marionis* и *Rh. viguieri* (на 100 типичных самок приходится приблизительно 20, обладающих обеими гермафродитными железами) к ранее описанным (*Rh. sechellensis*) формам. Самцы *Rhabditis* и *Diplogaster* при всех описанных изменениях самок остаются незатронутыми, но просто вымирают. Так, у *Diplogaster maurasi* на 100 самок приходится 10—30 самцов, у *Rh. viguieri* — 5 самцов, у *Rh. dutiersi* — 2 самца. У *Diplogaster robustus* — 1 самец приходится на 10 000 самок, а у *Rh. gurneyi* самцов нет вовсе. Наибольшее количество самцов сохраняется как раз у тех видов, у которых гермафродитизм еще не вполне установился.

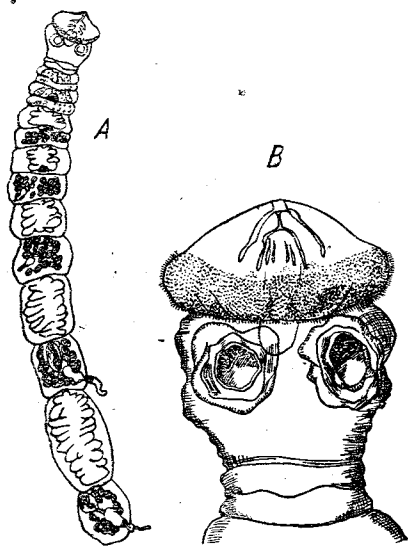


Рис. 257. А — стробила *Gynandrotaenia stammeri*. Видно правильное чередование мужских (некоторые с выпяченными циррусами) и женских проглоттид; В — головка *Gynandrotaenia* с передним выростом (просколекс) и втянутым хоботком (по Ф у р м а н у).

Итак, у *Nematodes* один пол вымирает, другой становится гермафродитным.

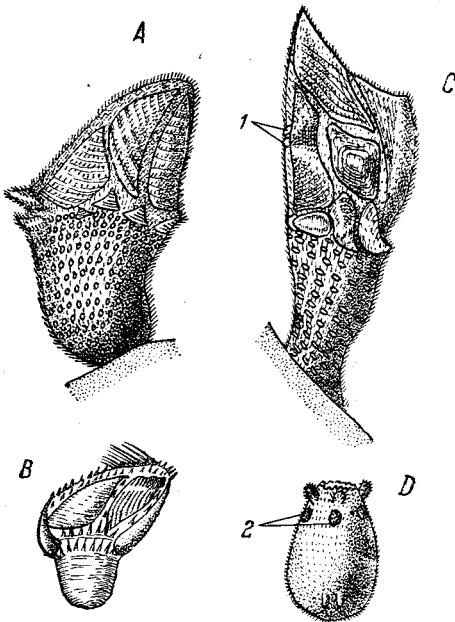
Аналогичный процесс, повидимому, имел место и у *Cirripedia*. Большинство их гермафродиты с прекрасно развитым мужским и женским аппаратом. Однако у родов *Ibla* и *Scalpellum*, наряду с типичными гермафродитными видами, мы встречаем такие, у которых гермафродитные особи сопровождаются редуцированными, карликовыми самцами. Наконец, имеются формы (некоторые *Scalpellum*, *Petrarca*), у которых наблюдается полная раздельнополость: вполне похожие на гермафродитов самки и карликовые самцы.

Самцов *Cirripedia* (рис. 258) многие рассматривают как остановившихся в своем развитии и видоизмененных личинок на так называемой циррисиовидной стадии.

Самки и гермафродиты имеют до нескольких сантиметров длины, самцы всего 2—3 мм. У *Scalpellum villosum* самец еще поделен на туловище и стебелек и несет типичные для *Cirripedia* скелетные пластинки. У самца *Sc. peronii* стирается граница между стебельком и туловищем и уменьшаются размеры раковинных пластинок, а у *Sc. rostratum* остаются лишь жалкие следы трех пластинок. Наконец, у *Sc. velutinum* самец имеет вид простого овального мешочка с парой торчащих прикрепительных антенн, скелет же совсем отсутствует. Параллельно с этим идет дегенерация внутренних органов, так что в самце остается лишь половой аппарат. Еще сильнее изменены самцы группы *Abdominalia*, превращающиеся в червеобразные или мешковидные тельца с необычайно длинным *penis*.

Рис. 258. Два вида *Scalpellum* с относящимися к ним карликовыми самцами.

A и B — *S. villosum*, C и D — *S. vulgare*.
1 — карликовые самцы, сидящие на большой особи; 2 — рудиментарные известковые пластинки самца *S. vulgare* (по Д а р в и н у).



Объяснение отношений, наблюдаемых у *Cirripedia*, естественнее всего выливается в следующую форму: *Cirripedia*, подобно прочим ракам, были вначале раздельнополы. У некоторых видов это состояние и удержалось. Однако впоследствии мужской пол стал редуцироваться, а женский — развивать в себе гермафрод-

итные органы. Объяснение отношений, наблюдаемых у *Cirripedia*, естественнее всего выливается в следующую форму: *Cirripedia*, подобно прочим ракам, были вначале раздельнополы. У некоторых видов это состояние и удержалось. Однако впоследствии мужской пол стал редуцироваться, а женский — развивать в себе гермафродитные органы.

дитный половой аппарат. При этом у некоторых видов, несмотря на развитие гермафродитизма, еще сохранились редуцированные карликовые самцы, получившие в данной группе название «дополнительных». Наконец, у большинства Cirripedia раздельнополость совершенно подавлена. Такая трактовка предмета не может, впрочем, считаться общепризнанной. Некоторые авторы рассматривают дополнительных самцов как результат вторичного видоизменения типичных гермафродитов. Они сидят на теле гермафродитов на тот случай, если у гермафродитов не будет возможности к перекрестному оплодотворению *inter se*. При этом дело рисуют так, что в самцов стали превращаться особи, осевшие в личиночном возрасте на стелбелек типичных гермафродитов (см. сказанное о *Bonellia* на стр. 330), а не просто на морское дно. Такое оседание вполне возможно при тесно скученном образе жизни усоногих рачков. Отсюда уже не трудно представить себе переход дополнительных самцов к полупаразитическому образу жизни в мантийной полости гермафродитов. Если допустить такой ход процесса, то надо думать, что у раздельнополых видов Cirripedia карликовые самцы имелись в таком большом количестве, что крупные гермафродитные особи утратили мужской половой аппарат и стали самками. Однако против второй концепции говорит отсутствие каких-либо следов женской системы у карликовых самцов и мужской системы у самок. Если принимаемое нами толкование правильно, то дополнительных самцов правильнее было бы называть «остаточными самцами».

До начала XIX в. Cirripedia в смысле своих половых отношений стояли особняком и поэтому трудно поддавались правильному толкованию. За последнее двадцатилетие вопрос этот в значительной мере выяснился, вследствие того, что во многом аналогичные явления были обнаружены у *Gastropoda Prosobranchia* при переходе их к паразитическому образу жизни.

Prosobranchia, подобно усоногим, в основе своей раздельнополы, но переход к паразитическому образу жизни нередко влечет за собой изменение их в сторону гермафродитизма, аналогично тому, как сидячий образ жизни привел к гермафродитизму у Cirripedia. Отношения у моллюсков подверглись рассмотрению со стороны целого ряда иностранных авторов, а в нашей литературе подверглись подробному исследованию со стороны Шванвича (1917) и А. И в а н о в а (1933 и 1937).

Из паразитических *Prosobranchia*, число которых достигает свыше 100 видов, можно построить прекрасный морфологический ряд, ведущий к гермафродитным формам (рис. 259). Первую ступень этого ряда составляет род *Eulima*, содержащий как свободные, так и паразитические (на морских звездах и лилиях) виды. Эти эктопаразиты раздельнополы, причем самцы ничем не отличаются в развитии от самок. Такой же характер сохраняет живущая на голотуриях *Melanella holothuricola*, но самцы этого моллюска отличаются от самок значительно (на одну треть) меньшими размерами. У *Megadenus arrhynchus*, глубоко внедряющихся в стенку тела морских

звезд, самец уже раза в четыре мельче самки. Такой же характер носят, повидимому, и половые отношения у некоторых видов *Stilifer* (с морских звезд), для которых известны пока только самки.

Самцы, вследствие своих незначительных размеров, остались у этих видов, вероятно, незамеченными.

Следующий этап серьезных изменений показывает род *Entocolax*, эндопаразит голотурий *Myriotrochus*. Самка *Entocolax* утрачивает раковину и превращается в довольно большой (около 2 см длины) бутылковидный мешок, а в ложно-мантийной полости самки можно найти микроскопически мелких, чрезвычайно сильно редуцированных карликовых самцов, у которых, кроме семенников, различим внутри тела лишь рудимент кишки.

Наконец, последний член данного ряда составляет паразитирующий в полости тела голотурий *Stichopus*, моллюск *Enteroxenos östergreni*. Этот удивительный моллюск имеет вид длинного, совершенно нерасчлененного мешка, внутри которого имеется как яичник,

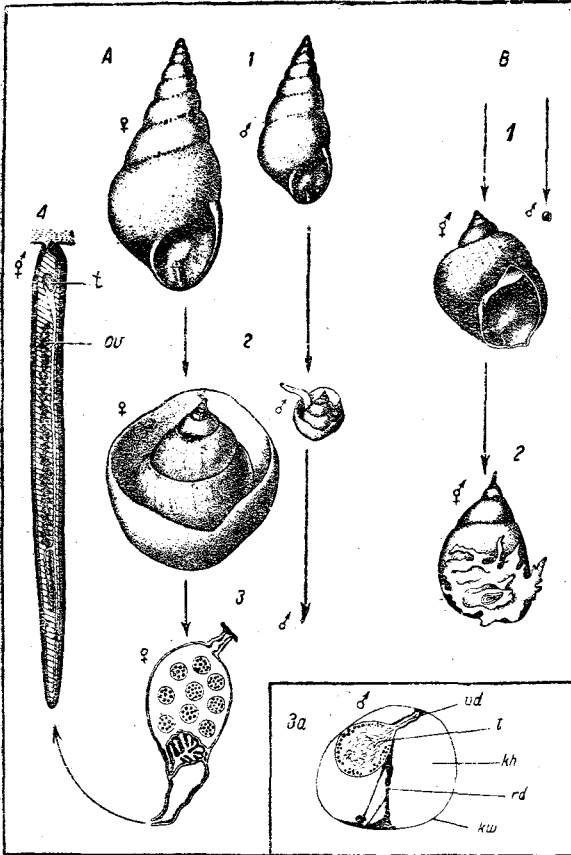


Рис. 259. Развитие гермафродитизма у паразитических Gastropoda.

Ряд А. 1 — *Melanella holothuricola*; 2 — *Megadenus arrhynchus*; 3 — *Entocolax ludwigi*; 3a — *Ent. ludwigi*, самец при сильном увеличении (vd — семяпровод; t — семенник; kh — полость тела; rd — рудиментарная кишка; kw — стенка тела); 4 — *Enteroxenos östergreni* (t — семенник; ov — яичник).

Ряд В — с дополнительными самцами.

1 — *Stilifer sibogae*; 2 — *Pelseeneeria profunda* — (по разным авторам составил А. Иванов).

и семенник. Таким образом *Enteroxenos* утратил карликовых самцов и приобрел семенники, т. е. стал гермафродитом.

Еще более тесный параллелизм с усногими обнаруживает одна побочная ветвь рассмотренного нами ряда Prosobranchia.

А именно: некоторые виды *Stilifer*, например *Stilifer sibogae*, сохраняют карликовых самцов, но самки их становятся гермафродитами. Следовательно, здесь мы имеем совершенно то же, что у *Ibla* и гермафродитных видов *Scalpellum*, обладающих дополнительными самцами. Поэтому и самцов *Stilifer sibogae* можно с полным правом называть дополнительными. Завершение данной ветви ряда *Prosobranchia* составляет паразитическая *Pelseneeria profunda*, у которой дополнительные самцы исчезли и остались только похожие на гермафродитных *S. sibogae* гермафродитные особи.

Рассмотрение паразитических *Prosobranchia* не только интересно само по себе, но важно и тем, что оно упрочивает наши позиции при оценке изменений, имевших место у *Cirripedia*.

Можно думать, что в сторону гермафродитизма идет эволюция и некоторых других раздельнополых беспозвоночных, обладающих карликовыми самцами и очень крупными самками; *Bonellia* среди Echiurida, рачки *Ascothoracida*, паразитирующие в морских звездах.

Есть еще один интересный вопрос, связанный с гермафродитизмом — это смена половых фаз.

В типичном случае гермафродитизма развитие обоих половых систем идет одинаковым темпом, и особь одновременно функционирует и как самец, и как самка (*Polystomum* и многие другие *Trematodes*, некоторые *Gastropoda* и др.). Однако чаще одно из состояний опережает другое, причем возникает *протерандрия* или *протерогиния* (значительно реже). Очень часто эта смена состояний ничем не сказывается на морфологии и внешнем виде животного. Случаи такой простой протерандрии показывает нам большинство *Spongia*. Хороший пример дает также *Cuscutaria laevigata* (рис. 260). У молодых голотурий (20 мм длины) все боковые ветви главного ствола гонады имеют женский характер. Позднее (длина 25 мм) задние ветви гонады испытывают атрофию молодых яиц и развивают спермии; еще позже (особи 45 мм длины) мужская организация достигает своего зенита в серии задних трубок. Наконец, на еще более поздней стадии роста задние трубки атрофируются, передние развивают в себе яйца, и животные принимают женский характер. Интересно, что у еще более крупных голотурий (начиная с 85 мм) снова могут развиваться живчики — происходит новая смена половой фазы.

Гораздо реже наблюдается обратный порядок развития полов. Например, *Agriolimax* — единственный из всех слизней — протерогиничен. *Schistotaenia* из кишечника водяных птиц в молодых членах стробилы имеет развитыми женские, в старых — мужские гонады.

Большая распространенность протерандрии основана, вероятно, на том, что производство спермиев требует гораздо меньшей затраты энергии, чем таковое яиц, отягощенных большим количеством желтка и более крупных, а потому и может происходить на более ранних и молодых стадиях.

Интересные отношения встречаются у некоторых *Gastropoda*, у которых смена половых фаз выражается и в морфологии животного. Особенно характерен в этом смысле брюхоногий моллюск *Crepidula* (*Prosobranchia*), у которого (по *С o n k l i n*) в молодости имеется правильная колпачковидная раковина и длинный *penis* на правой стороне головы. Такие молодые особи свободно подвижны, ползают и являются настоящими самцами. Однако там и сям внутри семенника появляются отдельные яйца, количество их увеличивается, животное становится гермафродитом; потом *penis* редуцируется, спермии тоже, и животное вступает в женскую фазу, а вместе с тем изменяет и свое поведение. Самка прикрепляется к субстрату при

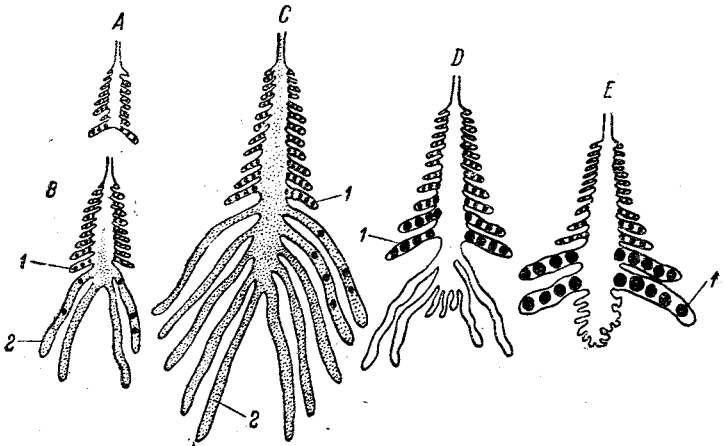


Рис. 260. Различные стадии зрелости гермафродитной гонады *Crepidula laevigata*. А — индифферентное молодое состояние; С — стадия мужской зрелости; Е — стадия женской зрелости; В и D — переходные состояния.

1 — яйца; 2 — семенники (по А к е р м а н у).

помощи известкового выделения своей подошвы; вследствие прикрепления раковина при своем последующем росте совершенно деформируется. На прикрепившуюся *Crepidula* садятся 2-я и 3-я и так иногда до семи других особей. Оседание происходит асимметрично, на правый бок предшествующего экземпляра. При этом самый нижний моллюск и следующий за ним являются чистыми самками, потом следует гермафродитная особь, а еще выше располагаются животные в мужской фазе. Асимметричная посадка моллюсков способствует правостороннему копулятивному органу самки проникать в женскую половую систему самки. Подобно Тирезию древне-греческой мифологии, каждая особь ряда проделывает здесь последовательно две половых фазы, превращаясь из типичного самца в не менее типичную самку.

ОБЩЕЕ О ПОЛОВОЙ СИСТЕМЕ

Все сказанное выше о половой системе ясно показывает, что она менее большинства других систем идет в ногу с общим усложнением организации той или иной животной группы. Правда, наиболее простые состояния половой системы мы встречаем у двух низших типов Metazoa, а именно у губок и кишечнополостных. Но, начиная с типа червей, изменения половой системы не обнаруживают особой закономерности. Так, у Platodes, т. е. низших представителей червей, половая система достигает высших степеней сложности строения; по сравнению с Platodes, половая система всех прочих беспозвоночных оказывается более простой. Очень трудно понять причины, вызвавшие такое из ряда вон выходящее усложнение половой системы Platodes, в особенности при сравнении ее с весьма простой системой их родичей Stenophora. Единственная общая для обеих групп черта — это гермафродитизм. Но вся сложнейшая система выводных путей и совокупительных приспособлений есть новоприобретение Platodes. Перемена плавающего образа жизни в ползающий вряд ли может считаться достаточной причиной для упомянутого усложнения. Однако признаки усложнения появляются впервые именно у некоторых aberrантных ползающих Stenophora (*Coeloplana*, *Stenoplana*). У *Coeloplana* семенники приобретают короткие простые семепроводы, а в женской системе развиваются семеприемники в виде слепых впячиваний стенки тела. Таким образом, наряду с этой причиной надо в интересующем нас вопросе искать каких-то иных решающих факторов. При просмотре всего разнообразия животных форм невольно рождается мысль, что решающим моментом в первичном усложнении половой системы и в приобретении внутреннего оплодотворения (а эти два момента более или менее совпадают друг с другом) явился переход от Diploblastica к Triploblastica, и притом именно к низшим Triploblastica, еще не имеющим целома. Развитие сложной половой системы совпадает с развитием настоящей мезодермы. В самом деле половую систему с дифференцированным копулятивным аппаратом, а часто с сложным устройством гонад (гермариий, вителлярий) и дополнительных аксессуаров (совокупительная сумка и др.) мы находим у всех низших, а именно бесполостных и первичнополостных червей: Platodes, Nematodes, Acanthocephala, Rotatoria, Kinorhyncha. Кажущиеся исключения (Nemertini) лишь подтверждают правило. Намеки на остатки целома у Nemertini, наличие у них кровеносной системы заставляют многих авторов думать, что Nemertini суть Coelomata с вторично редуцированным целомом. Половая система своей простотой всецело подтверждает это предположение. Вот почему, при значительном сходстве с Turbellaria, немертинны так сильно разнятся от них в половой системе. С другой стороны, Turbellaria, несмотря на тесные филогенетические связи с Coelenterata, делают громадный шаг вперед в отношении

устройства полового аппарата, ибо они стали настоящими Triploblastica.

Крайне интересен последующий этап эволюции половой системы. Можно определенно говорить, что образование целома приводит, по крайней мере вначале, к упрощению полового аппарата и к возврату к наружному оплодотворению. Все высшие черви тому свидетели. В самом деле, простота половой системы у всех Polychaeta, Echiurida, Gephyrea, Bryozoa, Brachiopoda, Priapulida, Chaetognatha говорит сама за себя. Получается впечатление, что вытеснение первичной полости тела целомом явилось громадным сдвигом, опрокинувшим прежние отношения полового аппарата, разрушившим прежние половые пути и заставившим, если можно так выразиться, животных, приобретших целом, пользоваться в качестве протоков для вывода половых продуктов большей частью услугами выделительной системы (метанефридии). Если и вырабатываются особые половые протоки (Priapulida), то крайне простого устройства.

Легко видеть, что наши рассуждения о половой системе вполне согласуются с гоноцельной теорией происхождения целома и являющимся дальнейшим ее развитием. Образование целома повлекло за собой в организации животных целый ряд важнейших изменений и новообразований: появление кровеносной системы, перемена органов выделения и, наконец, коренная перестройка половой системы.

Кстати сказать, самый способ возникновения целома не имеет в данном процессе никакого значения. Чрезвычайную простоту полового аппарата мы находим не только у поименованных выше Protostomia, но и у всех низших, но обладающих целомом Deuterostomia: все Echinodermata, Enteropneusta, Tunicata, Cyclostomata, Pisces, Amphibia. У всех этих групп имеется и наружное оплодотворение. Вторичная ли здесь простота половой системы (как у целомических Protostomia) или первичная зависит от того, имели ли Deuterostomia первичнополостных предков или же произошли прямо от Coelenterata. В первом случае простота полового аппарата Deuterostomia есть результат упрощения, совершившегося в процессе приобретения целома их первичнополостными предками. Во втором случае простота половой системы Deuterostomia носит первичный характер.

Однако простое устройство всех Coelomata при дальнейшем ходе эволюции испытывает несомненное усложнение. Происхождение усложнения легче всего устанавливается у Deuterostomia.

Во всем типе Echinodermata половая система остается простой. В типе Chordata моментом, определяющим усложнение полового аппарата, служит переход к наземному образу жизни. Усложнение, сравнительно слабо развитое у рептилий и птиц, достигает своего максимума у млекопитающих, где половой аппарат оснащается целой серией дополнительных желез, сложнейшего устройства пенисом и т. д. Переход к наземному образу жизни повлек за собой необхо-

димось внутреннего оплодотворения, а последнее вызвало к жизни развитие всего полового аппарата. У млекопитающих дальнейшим фактором, способствующим усложнению, был переход к живорождению, повлекший за собой усиленное развитие матки и т. д.

Возвращаясь к *Protostomia*, мы находим вопрос о дальнейшей эволюции половой системы более запутанным. Упрощение полового аппарата, вызванное развитием целома, оставляет за собой известный период последействия, за которым следует период вторичного усложнения. Этот период последействия имеет разную длительность у разных групп. Так, ряд этапов вторичного усложнения имеет место уже в пределах группы кольчатых (Annelides). Первый этап усложнения наблюдается у *Oligochaeta*, где, однако, оно не идет далеко и где даже оплодотворение, собственно говоря, сохраняет характер наружного. В самом деле, яйца оплодотворяются уже при выходе из влагалища в образованной пояском студенистой муфте. Продолжение того же процесса усложнения иллюстрируют пиявки. У них сохраняются общий план строения половой системы *Oligochaeta* — филогенетическое наследство, но оплодотворение становится настоящим внутренним и вырабатывается сложный совокупительный аппарат. Вряд ли можно объяснять это изменение переходом к пресноводному образу жизни, ибо большой процент пиявок (*Ichtyobdellidae*) живет на морских рыбах. Быть может, на усложнение полового аппарата повлияла скорее вторичная деградация целома и развитие паренхимы. Если это так, то усложнение половой системы можно, подобно многим другим признакам пиявок, рассматривать как черту конвергенции с паренхиматозными *Platodes*.

Тип моллюсков в лице низших своих представителей (*Amphineura*, часть *Lamellibranchia*, *Prosobranchia*) в общих чертах сохраняет еще простую организацию половой системы высших червей. Правда, у *Prosobranchia* вырабатывается внутреннее оплодотворение, но положение и устройство мужского совокупительного аппарата у них, в виде вторичной надставки полового пути, ясно показывает, что внутреннему оплодотворению у них еще недавно предшествовало наружное. У *Cephalopoda*, несмотря на очень высокую общую организацию этих животных, половая система тоже обнаруживает существенные черты первоначально простой организации: копулятивный аппарат самца лишен непосредственной связи с половым отверстием и представляет вторичную надставку полового пути. Все указанные отношения расцениваются нами, как известное последствие упрощения половой системы, совершившегося в группе целомических высших червей. Только у двух отрядов брюхоногих, а именно у *Pulmonata* и *Opisthobranchia*, половой аппарат достигает сильного и прочного усложнения (гермафродитная половая система, питательные приспособления, связанный с половым отверстием, крайне сложный устроенный penis и т. д.). В возникновении этого усложнения, вероятно, сыграло роль несколько факторов: прекращение последействия, унаследованного от выс-

ших червей, переход Pulmonata к наземной жизни, редукция целома. Интересно отметить, что у такой, в общем, моноклитной группы, как Mollusca, копулятивный мужской орган вырабатывается тремя разными способами (Prosobranchia, Pulmonata + Opisthobranchia, Cephalopoda). Это безусловно говорит в пользу сравнительно недавнего усложнения половой системы, которое протекало независимо в пределах типа у разных его представителей.

Вторая ветвь, берущая начало от целомических червей, а именно Arthropoda, очень рано освобождается от упрощения половой системы, постигшего Annelides, и уже с самых низших представителей (Branchiopoda, Copepoda) приобретает внутреннее оплодотворение и ряд усложнений полового аппарата. У Crustacea причины, вызвавшие это усложнение, не поддаются выяснению; быть может, и здесь сыграли известную роль перестройка и разрушение целома. У Arachnoidea и всех Tracheata мощный толчок к усложнению половой системы дал переход к наземному образу жизни, который имел здесь не меньшее значение, чем у Vertebrata.

Итак, в развитии половой системы у Metazoa намечаются следующие главные этапы, которые могут быть приравнены ароморфозам Северцова. Первично простая половая система (Spongia, Coelenterata) испытывает у низших червей резкое усложнение (1-й этап). Далее мы имеем кажущееся на первый взгляд парадоксальным упрощение полового аппарата у высших червей и других животных (Echinodermata, низшие Chordata) с хорошо развитым целомом (2-й этап). Наконец, третьим и последним этапом является вторичное усложнение половой системы у части Mollusca и всех Arthropoda. Как в отношении некоторых других систем органов, изменения полового аппарата не вполне совпадают с границами типов (сравни сказанное о Mollusca).

Остановимся теперь вкратце для того, чтобы суммировать те причины, которыми могут вызываться наиболее серьезные изменения половой системы, или те обстоятельства, при которых эти изменения происходят. Слово «обстоятельства» более осторожно, ибо далеко не всегда можно поручиться за истинную причину изменений, хотя обстоятельства, при которых они совершаются, не вызывают сомнений.

Часть упомянутых причин носит явно адаптивный характер. Так, один из самых мощных стимулов к выработке копулятивного аппарата внутреннего оплодотворения, а вместе с тем и к усложнению строения всей половой системы, есть переход к наземному образу жизни. Все крупные группы животного мира, выходящие на сушу, испытывают влияние этого перехода: Pulmonata, сухопутные Arthropoda, Amniota среди позвоночных.

Влияние здесь двойко: с одной стороны, выход на сушу немалым без перехода к внутреннему оплодотворению со всеми его последствиями; с другой стороны, на суше появляется усиленная необходимость в выработке для яиц защитных приспособлений в виде скорлупы и т. п., что, в свою очередь, отражается на строении поло-

вых путей. Дальнейшим следствием адаптации к наземной жизни у высших Vertebrata явилось живорождение как особый вид защитного приспособления для развивающегося яйца. Таким образом, и живорождение, вызывающее изменения в женской системе, есть причина адаптивного свойства. В качестве причины адаптивного свойства мы с некоторым колебанием выставили переход от плавающего образа жизни (*Stenophora*) к ползающему (*Platodes*).

Влияние этой причины трудно обосновать, потому что явных примеров подобного перехода, затрагивающих большие группы, не так много. Кроме *Turbellaria*, можно, пожалуй, указать лишь на большинство высших раков, у которых в движениях преобладает ползание, тогда как у низших — плавание. Влияние ползающего образа жизни может сказываться в том, что он по сравнению с плавающим несомненно представляет больше удобств для тесного контакта между полами для копуляции, а значит и для внутреннего оплодотворения с его последствиями для половой системы.

Нелишним будет обсудить, какое влияние на половую систему может оказывать третий основной тип образа жизни, а именно прикрепленный. Нам думается, что сидячий образ жизни не оказывает в данном отношении какого-нибудь единообразного влияния. В одних случаях половая система при сидячем образе жизни должна иметь наиболее простой характер ввиду полной недостижимости одной особи животного другими, что мы имеем у гидры, губок, плеченогих, прикрепленных пластинчатожаберных. Способ оплодотворения у таких форм очень напоминает анемофильное оплодотворение растений: половые продукты обоего или одного (мужского) пола просто выпускаются наружу и более или менее случайно сталкиваются с половыми продуктами противоположного пола.

В других случаях процессы оплодотворения, наоборот, приобретают очень сложный и aberrantный характер, напоминая собой до известной степени энтомофильное оплодотворение у растений. Только роль насекомых опылителей здесь играют подвижные карликовые самцы (*Bonellia*, *Cirripedia*). Простота половой системы *Echinodermata*, быть может, представляет отчасти филогенетическое наследие сидячего образа жизни и анемофильного оплодотворения их предков.

Наконец, иногда адаптацией к сидячему образу жизни и к затрудненному перекрестному оплодотворению является гермафродитизм, как, например, у *Cirripedia*, у некоторых неподвижных *Lamellibranchia* (*Ostrea*).

Из этого не следует, однако, что гермафродитизм есть более сложное состояние половой системы, чем раздельнополость. Это есть два различных состояния, в которых половая система встречается в животном царстве, и только. Которое у них является более примитивным и простым, мы в настоящее время сказать не в состоянии.

Иной и, повидимому, не адаптивный характер, имеют некоторые конструктивные изменения организмов, отражающиеся и на половой системе.

Так, мы уже видели, какое громадное модифицирующее влияние на половую систему оказывает появление целома. Кроме того, можно наблюдать, что паренхиматозный тип строения способствует усложнению половой системы. Мы уже видели примеры такого действия на половой системе *Platodes*, *Hirudinea*, *Gastropoda*. Можно привести еще один хороший пример (указанный нам А. В. Ивановым). Группа *Muzostomida*, находящаяся в тесной генетической связи с *Polychaeta*, приспосаблиется к паразитизму и приобретает паренхиматозное строение. Параллельно с этим половая система данных животных весьма усложняется, приобретается внутреннее оплодотворение и т. д. Наконец, как на третий момент влияния неадаптивного характера мы провизорно указывали на переход от двуслойного к трехслойному строению, от *Diploblastica* к *Triploblastica*.

Скрещивание влияний. Итак, мы видели, что половая система, как и другие системы органов, находится под влиянием сложного комплекса факторов адаптивного и неадаптивного свойства. Различные факторы действуют в различном направлении, а потому и влияния этих факторов то суммируются, то, наоборот, оказываются противодействующими одно другому. Сила действия одного и того же фактора у различных животных тоже может варьировать, а потому в окончательном формировании половой системы у любой группы *Evertebrata* принимает участие сложный переплет отношений, нередко трудно поддающийся учету. Так, у *Nemertini* мы видели, что решающее значение приобретает исторический фактор — происхождение от целомических предков, — тогда как переход к паренхиматозному строению не успел отразиться на половой системе. У *пиявок* и *Muzostomida* паренхиматозное строение и паразитический образ жизни, напротив, сильнее всего повлияли на половую систему в сторону усложнения, преодолев влияние происхождения этих групп от вторичнополостных *Polychaeta*.

Ароморфозы и адаптации. В отношении полового аппарата коренные перестройки типа ароморфозов имели место очень редко. У *Protostomia* нам представляется возможным указать лишь два переломных момента: это изменения, происходящие на грани *Diploblastica* — *Triploblastica* и на грани между первичнополостными и вторичнополостными животными. Все остальные изменения представляют собой результат адаптаций к различным условиям и в различных направлениях. Адаптации, следовательно, играли очень большую роль в изменениях половых систем, чем, быть может, отчасти и объясняется пестрота отношений, наблюдаемых в половой системе многих, даже близко родственных между собой групп.

РАЗЛИЧНЫЕ ТИПЫ ПОЛОСТИ ТЕЛА И ИХ ДЕРИВАТЫ

Шестьдесят лет тому назад Клейненберг высказал свое известное изречение («дыра останется всегда дырой» — «Loch bleibt immer Loch»), в котором он хотел подчеркнуть отсутствие принципиально важных различий между разными типами полости тела. Повод к такой оценке подало чрезмерное увлечение формальными различиями разных видоизменений полости тела, последовавшее за развитием «теории целома» братьев Гертвигов. Мнение Клейненберга грешит, однако, противоположной крайностью. Правда, для характеристики общей организации животного в некоторых случаях, как мы видели, гораздо большее значение имеет вопрос о том, полостное ли оно вообще или бесполостное, однако, и самый тип строения полости тела сплошь и рядом заранее определяет многие важные моменты всего строения данной животной группы. Было бы совершенно неправильно рассматривать полость тела как простые промежутки между различными органами, как незанятые органами пространства внутри тела. Полость тела часто определяет всю архитектуру организма, являясь своеобразной «заполняющей тканью» (Füllgewebe), определяющей форму животного не менее, чем мезоглея или паренхима. Полость тела играет свою важную физиологическую роль в жизни организма, имеет свою филогению и нуждается поэтому в отдельном рассмотрении.

КЛАССИФИКАЦИЯ ПОЛОСТЕЙ ТЕЛА

Два главных типа полостей тела, встречающихся в животном царстве, это первичная полость, или бластоцель и вторичная полость, или целом.

Между этими типами имеется много принципиальных и весьма важных различий, которые касаются не только морфологии и развития самих полостей, но и ряда других моментов. Дело в том, что наличие у животного той или иной полости тела всегда коррелятивно сочетается с особенностями в строении других систем органов, например выделительной, половой, кровеносной и др. Таким образом, с названием «первичнополостное» или «вторичнополостное» животное связывается совершенно определенное представление, касающееся всего типа строения данного организма.

Первичная полость тела характеризует собой животных сравнительно низкой организации. С ней сочетаются выделительная система протонефридиального типа, отсутствие кровеносной системы, гонады, непосредственно сообщающиеся с половыми протоками, наличие совокупительного аппарата.

Среди первичнополостных животных мы не знаем форм, обладающих метамерией. Первичная полость тела в громадном большинстве случаев не имеет никакого непосредственного сообщения с внешней средой. Исключения из этого правила (самки *Acanthocephala*) крайне редки. В соответствии с замкнутостью первичной полости тела она представляет собой истинную внутреннюю среду организма, которой одной свойственны некоторые из важнейших процессов обмена веществ.

Вторичная полость тела, напротив, большей частью обозначает собой метамерных животных более высокой организации, с метанефридиальным типом выделительных органов, с кровеносной системой, с выведением половых клеток (в основных более примитивных случаях) через не связанные непосредственно с гонадами протоки.

Вместе с тем, целом большей частью находится в непосредственном сообщении с внешним миром (через метанефридии, через половые протоки) и потому не может носить характера внутренней среды организма. Соответственно с этим целом обычно не выполняет некоторых из весьма важных функций первичной полости тела.

Наряду с двумя главными родами полостей тела мы имеем некоторые видоизменения их, выражающиеся чаще всего в слиянии зачатков бластоцеля и целома и в образовании полости тела смешанного происхождения, или миксоцеля.

Помимо морфологических и физиологических различий, первичная и вторичная полости тела отличаются друг от друга и в отношении своего генезиса. Бластоцель представляет собой древний и ранний по времени своего появления в течение индивидуального развития признак. Она появляется еще у бластулы, т. е. до момента закладки зародышевых пластов и может присутствовать у *Diploblastica*, хотя и заполняется у них во взрослом состоянии мезоглеей.

Что касается целома, то последний прежде всего тесно связан в своем происхождении с мезодермой и есть приобретение трехслойных животных, и притом наиболее высоко организованных представителей этой группы. Генетическая связь целома с мезодермой у *Deuterostomia* ясно иллюстрируется энтероцельным способом происхождения целома, причем клетки, составляющие стенки целомиических мешков, являются вместе с тем и зачатком большей части мезодермы (кроме *cutis*) всего животного. Не менее ясна эта связь и у *Protostomia*, где телобласты целомиических мешков дают зачаток всей целоomezодерме. Эта связь доказывается и тем обстоятельством, что типичный целом даже во вполне сформированном состоянии заключен в мезодермальный мешок, образуемый сплошным слоем перитонеального эпителия.

Выработка понятий о первичной и вторичной полости тела имеет свою, и притом длинную историю, изложению которой препятствует недостаток места. Следует, однако, указать на важнейшие особенности в области терминологии полостей, так как разными авторами по отношению к одним и тем же понятиям применялись различные названия, что привело к значительной путанице в терминологии.

Так, по отношению к первичной полости тела термин *бластоцель* имеет, с одной стороны, общее, собирательное значение, с другой стороны, имеет специальное эмбриологическое применение к той первичной полости, которая возникает внутри стадии бластулы. Дефинитивная же первичная полость возникает путем раздвигания тканей тела, образования просветов в мезенхиме и потому называется *шизоцелем*. Правда, некоторые авторы понимали под *шизоцелем* смешанную полость тела, возникающую, например, у *Arthropoda*, слиянием первичной и вторичной полостей, но мы будем употреблять для такого рода полости термин *миксоцеля*, которым пользуются Ланг и Фаусек.

В качестве синонима первичной полости тела иногда употребляется название *протоцель*, в других же случаях *псевдоцель* (в отличие от «истинной» полости тела, или целома). Однако другие авторы ограничивают применение термина *псевдоцель*, обозначая так лишь полость тела *Nematodes* (стр. 429).

Кровеносная система, как дериват первичной полости тела, иначе обозначается *гемоцелем*, или кровяной полостью — следовательно, и это есть синоним некоторых типов первичной полости тела.

Наконец, Ланг (1903) развил трофоцельную теорию происхождения кровеносной системы и называет *трофоцелем* *шизоцель* в связи с его первичной трофической функцией.

Такое же разнообразие терминологии замечается и по отношению к вторичной полости тела. Целом имеет более редко применяемые синонимы: *деутероцель*, *метацель*. Далее к целому применяются названия, подразумевающие ту же вторичную полость тела, но выражающие точку зрения разных авторов на способ возникновения этой полости. Так произошли названия: *энтероцель*, *гоноцель* (Ланга), *нефроцель* (Фаусек).

Специальную модификацию целома представляет *гидроцель*, дающий амбулакральную систему. Взаимоотношения между разными названиями можно пояснить нижеследующей схемой (стр. 428).

Наконец, у некоторых животных могут достигать сильного развития вторичные впячивания эктодермы, которые внедряются между внутренними органами и частично вытесняют целом. Федотов назвал такого рода полости, а именно полости бурс, у *Ophiuridea* — *третичной полостью тела*, но точно такое же значение имеют *перибранхиальные* полости *асцидий* и *ланцетника*. Это чисто вторичные образования, имеющие частное значение.



ПЕРВИЧНАЯ ПОЛОСТЬ ТЕЛА

Первичная полость тела ведет свое начало от бластоцеля бластулы и в самом простом случае отвечает щелевидному промежутку, получающемуся за счет бластоцеля между эктодермой и гастральным впячиванием кишечника. В соответствии со способом своего происхождения первичная полость тела не имеет соответственной эпителиальной выстилки и ограничивается непосредственно прилегающими к ней органами. Другой особенностью первичной полости тела является отсутствие сегментации. Первичная полость тела не метамерна и в своем типичном виде не встречается у сегментированных животных.

Первичная полость тела как временное образование возникает в период эмбрионального развития у громадного большинства животных, однако, последующая судьба ее бывает весьма различна.

В одних случаях, а именно, например, у *Turbellaria* бластоцель даже во время дробления и обособления зародышевых пластов не выражен, так как зародыш является плотным. Такое же строение сохраняет и взрослое животное, у которого промежуток между эктодермой и кишкой занят рыхлой соединительной тканью — паренхимой. Имеющиеся в паренхиме мелкие или более обширные свободные пространства представляют собой как бы щели, возникающие в паренхиме. Совокупность этих щелей именуется иногда особым термином *шизоцель*. Такое же приблизительно строение имеют и классы *Trematodes* и *Cestodes*.

Другую группу форм составляют классы *Rotatoria*, *Gastrotricha* и *Kinorhyncha*. Они обладают обширной, не выстланной специальным эпителием полостью тела, которая по своему происхождению, по видимому, может быть сведена к бластоцели бластулы, и таким образом представляет собой типичную *первичную полость тела*.

Такого же происхождения, судя по всему, и обширная полость тела, имеющаяся у *Acanthocephala*. Эта полость занимает у скребней весь туловищный отдел тела, кроме его осевого участка; последний заполнен (по направлению спереди назад) влагалищем хобота, осевой связкой (*ligamentum*), поддерживающей половой аппарат, и самим половым аппаратом. В пользу бластоцельного характера этой полости тела свидетельствует не только отсутствие выстилающего ее эпителия, но и наличие у некоторых скребней выделительных органов типа протонефридиев.

Полостная жидкость скребней содержит пищеварительные ферменты. У гигантского скребня (*Macracanthorhynchus hirundinaceus*) в ней обнаружены протеолитический и диастатический ферменты.

Несколько сложнее обстоит дело у класса *Nematodes*. У большинства паразитических круглых червей кишечник и половые железы окружены объемистой полостью тела, которая снаружи ограничена непосредственно продольной мускулатурой, т. е. не имеет выстилающего полость эпителия. Полость пересекают отдельные соединительно-тканые клетки, натянутые между мускулатурой и кишечником. У некоторых круглых червей (*Dioctophymata*) этими клетками образуются даже более или менее правильные «мезентерии» (два латеро-дорзальных и два латеро-вентральных), подвешивающие кишку в полости тела. Напротив, у свободных нематод, особенно у морских, полость тела собственно отсутствует, ибо внутренние органы вплотную прилегают к стенке тела, или же промежуток заполняется раздутыми клетками перенхиматозного характера. Поэтому некоторыми авторами *Nematodes* даже причисляются к бесполостным червям. Однако наличие несомненной полости у большинства *Nematodes* заставляет нас трактовать их как первичнополостных червей. Жидкость полости тела некоторых *Nematodes* (*Ascaris*) обладает едкими свойствами, вследствие присутствия

в ней валериановой и некоторых других органических кислот. Жидкость туго наполняет тело червя, так что при прободении стенки тела брызжет наружу струей. Получающийся таким образом тургор имеет для животных опорное значение, придавая телу круглого червя известную плотность.

Наконец, у третьей категории форм, каковы все Annelides blastoцель ранних личиночных стадий вытесняется окончательной вторичной полостью тела, а остатки его превращаются в полость кровеносных сосудов; таким образом здесь blastoцель утрачивает значение полости тела.

Как видно из сделанного обзора, первичная полость тела характерна во взрослом состоянии лишь для известной части низших червей (Rotatoria, Gastrotricha, Kinorhyncha, Acanthocephala, Nematodes). У высших червей она имеется только в личиночном возрасте, например у личинок типа трохофоры.

Первичная полость тела никогда не бывает сегментирована.

ВТОРИЧНАЯ ПОЛОСТЬ ТЕЛА И ЕЕ ДЕРИВАТЫ

Вторичная полость тела, или целом, появляется у высших червей, начиная с Annelides, и в том или ином виде выражена у всех высших типов животного царства (Arthropoda, Mollusca, Echinodermata, Chordata). Наличие вторичной полости тела служит признаком сравнительно высокой ступени организации и спутниками ее являются в большинстве случаев обособленная кровеносная система, дифференцировка специальных органов дыхания, выделительный аппарат метанефридиального типа.

У различных групп целом обнаруживает во время эмбрионального развития двойкий способ происхождения, *телобластический* или *энтероцельный*. Но характер развития целома мало отражается на его окончательной дифференцировке.

Телобластический способ развития целома свойственен Annelides, Gephyrea, Mollusca и Arthropoda, энтероцельный — Brachiopoda, Chaetognatha, Echinodermata и Chordata.

ТИПИЧНЫЙ ТЕЛОБЛАСТИЧЕСКИЙ ЦЕЛОМ

При телобластическом способе возникновения целома необычайно тесно связано с закладкой мезодермы. Расположенные в blastoцеле на заднем конце тела две первичных мезодермальных клетки, посредством последовательного деления, отдают от себя по очереди два ряда мезодермальных клеток, совокупность которых образует мезодермальные полоски. Каждая пара клеток этих полосок отвечает в дальнейшем паре целомических мешков. Каждая из клеток, составляющих полоски, разделяется на группу клеток. Клетки каждой группы сначала плотно прилегают друг к другу, а затем несколько расходятся, так что внутри группы получается полость; эта полость и есть зачаток целома, а окружающий ее клеточный

мешок есть целомический мешок, элементы которого дают позднее начало всей мезодерме животного (кроме мезенхимы). Итак, весь генезис целома теснейшим образом связан с развитием мезодермального зачатка.

Такой полостью тела обладают Chaetopoda. Первично каждый сегмент тела Chaetopoda содержит пару целомических мешков (правый и левый), охватывающих кишечник и образованных однослойным перитонеальным эпителием. Наличие мезодермического эпителия, ограничивающего целом, есть характерная черта вторичной полости тела.

Перитонеальный эпителий каждого целомического мешка дифференцирован на наружный, или соматический листок, прилегающий к стенке тела, и на спланхнический листок, прилегающий к кишечнику. Дорзально и вентрально от кишки спланхнические листки обоих целомических мешков соприкасаются, образуя продольный спинно-брюшной мезентерий. Передние и задние стенки мешков, соприкасаясь со стенками предыдущего и последующего сегментов, дают поперечные септы, или диссепименты, которыми тело червя рассекается на мегамерные участки. Септы пронизываются кишечником, нервной системой и продольными кровеносными сосудами.

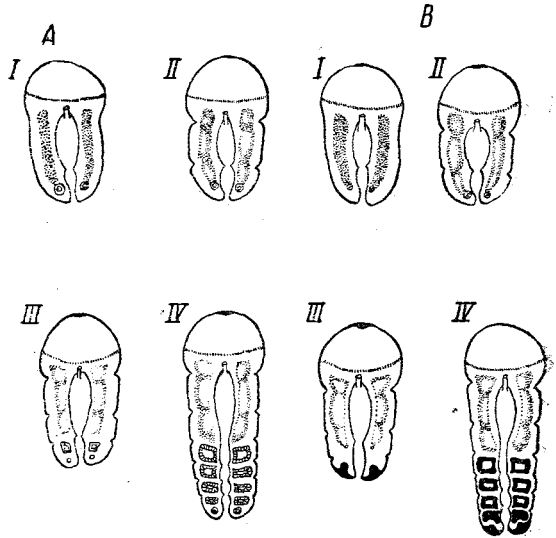


Рис. 261. Схема образования мезодермы и целома в ларвальных сегментах Polychaeta.

A — *Arenicola marina* (I—IV); B — *Hydroides uncinatus* (I—IV). Ларвальная мезодерма пунктирована, постларвальная — заштрихована или зачернена (последнее в случае, если она возникает не из телобластов, а из эктодермы) (из Кюкентала по Иванову).

Онтогенез обнаруживает у Polychaeta наличие двух серий целомических мешков. Передние три сомита возникают на протяжении тела личинки из сплошных зародышевых мезодермальных полосок (рис. 261), причем образование полостей этих сомитов происходит путем метамерного расхождения клеток этих полосок. В остальных сомитах, возникающих из задней кольцевой зоны нарастания, каждый мезодермальный сегмент с самого момента своей закладки является обособленным от других и прямо обособляется как отдельный целомический мешок. Передние три сомита называются поэтому ларвальными, в отличие от прочих, или постларвальными.

Вышеуказанная типичная картина строения сомита обычно под-

вергается ряду изменений. Септы становятся неполными, а на некоторых участках тела могут даже исчезать, мезентерии также. Особыми косыми мышцами полость каждого целомического мешка у *Polychaeta* делится на большую дорзальную, или кишечную, и меньшую латеро-вентральную, или нефридиальную камеру.

Редукция диссепиментов наблюдается преимущественно у *Polychaeta Sedentaria*. У *Terebellomorpha* грудной, или торакальный, отдел туловища разделен особенно мощным диссепиментом, или *диафрагмой* на меньший передний и на больший задний участок. У *Pectinaria* поперечных диссепиментов нет вовсе, среди *Chlorhaemidae Stylarioides* обладает всего двумя, а *Flabelligera* даже одним диссепиментом.

Особенно запутаны отношения полости тела в головном отделе *Chaetopoda*, где иногда (*Polygordius*) сохраняются еще значительные остатки первичной полости тела.

Целом *Chaetopoda* заполнен жидкостью, *лимфой*, которая почти всегда является бесцветной. У форм, лишенных кровеносной системы, лимфа содействует распределению по телу кислорода и воспринятых из кишечника питательных веществ.

Лимфа содержит свободные клеточные элементы, как амебидного характера (амебоциты), так, нередко, и более округлые клетки — *лимфоциты*.

Амебоциты часто обнаруживают фагоцитарную деятельность и участвуют в процессах экскреции. У *Ophelia* подобные клетки содержат вздутую на концах хитиновую палочку, которая представляет сложный продукт выделения, у *Capitellidae* в них содержится гуанин. Чрезвычайно характерны имеющиеся в лимфе большинства *Polychaeta элециты*. Это большие светлые клетки, наполненные многочисленными липоидными зернами и накапливающие в особенности ко времени созревания половых продуктов.

Элециты являются, повидимому, своеобразно измененными лимфоцитами. Наконец, у лишенных кровеносной системы *Gluceridae* — в лимфе имеются содержащие гемоглобин кровяные тельца.

Как сказано, целом выстлан однослойным эпителием. На большей части своего протяжения этот перитонеальный эпителий состоит из обыкновенных плоских или кубических клеток. Однако очень часто известные участки этого эпителия несут специальные функции и приобретают особую морфологическую дифференцировку. Так, у многих *Polychaeta* часть перитонеальных клеток приобретает мерцательный характер и содействует циркуляции лимфы в полости тела. Иногда мерцательные клетки эпителия разбросаны равномерно, но гораздо чаще они известным образом локализованы. Так, у *Aphrodite* на стенках целома имеются особые мерцательные площадки, у *Tomopteridae* мерцательные полосы и т. д. Нередко эти мерцательные участки вступают в тесную связь с метанефридиями и их цилиарными органами (см. ч. I, стр. 532). Мерцательный характер приобретает целомический эпителий и на половых воронках, воронках метанефридиев и т. д.

Вторую категорию изменений испытывают местами перитонеальный эпителий, приобретая экскреторную функцию. Такое превращение испытывает, например, спланхический листок эпителия *Oligochaeta* и части *Polychaeta*, одевающий среднюю кишку. Клетки его нагружаются экскреторными зернами и превращаются в так называемые хлорогеновые клетки (см. ч. I, стр. 541). Большой частью по соседству с нефридиями или на стенках ведущих к ним кровеносных сосудов перитонеальный эпителий может образовать особые фагоцитарные органы в виде рыхлых скоплений экскреторных клеток и т. д.

Целом *Echiurida* имеет во время развития полимерную закладку, но у взрослого животного вся внутренность тела представляет одну общую, цельную полость, лишенную диссепиментов и выстланную перитонеальным эпителием. Полость содержит лимфу, в которой плавают амебоидные лейкоциты и красноватые безъядерные кровяные тельца, в которых, повидимому, имеется небольшое количество вещества, близкого к гемоглобину.

Целом *Gerhygea* онтогенетически тоже, повидимому, имеет метамерное происхождение. *Gerould* (1902) описал у трохифоры *Phascolosoma* закладку 3—4 пар целомических мешков. Следы этой членистости сохраняются и во взрослом состоянии, так как целом *Gerhygea* поделен поперечно диссепиментом на две неравные части. Передняя, маленькая, охватывает в виде узкого кольца пищевод и посылает от себя выпячивания вперед в щупальца, а назад непарный дорзальный надкишечный дивертикул, кончающийся слепо. Задний отдел целома занимает все тело животного. Спиннобрюшной мезентерий отсутствует. Раньше передний участок целома *Gerhygea* принимали за кольцевой кровеносный сосуд, но против такого толкования убедительно говорит его перитонеальная выстилка. Действительно, стенки обоих отделов целома выстланы совершенно одинаковым плоским эпителием, в котором рассеяны многочисленные мерцательные клетки. Часть этих клеток растет в вышину, становится стебельчатой и затем отрывается от стенки тела в виде свободно плавающих в полостной лимфе урночек (см. ч. I, стр. 542), имеющих экскреторную функцию. Лимфа *Gerhygea* необычайно богата различными клеточными элементами. Помимо вышеуказанных урночек в ней имеются прежде всего амебоидные лейкоциты с довольно длинными нитевидными отростками. Далее лимфа переполнена множеством плоских округлых кровяных клеток, отвечающих эритроцитам позвоночных и содержащих в себе гематин. Наконец в лимфе имеются дисковидные или овальные многоклеточные пластинки — «загадочные диски». Число клеток в них может превышать 60, происходят они последовательным делением первоначально одноклеточных овальных прозрачных пластинок. Функция дисков остается недостаточно выясненной. По данным некоторых авторов (*Догель*, 1917) загадочные диски служат для быстрого закрывания прорывов кишечной стенки, причиняемых острыми пищевыми частицами (песчинки).

Целом Priapulida приходится провизорно отнести к этой же категории, хотя способ его происхождения совершенно неизвестен. Это обширная общая полость, выстланная перитонеальным эпителием и занимающая всю внутренность тела. Целом Priapulida не обнаруживает никаких признаков метамерии.

Наряду с типичным целомом наблюдаются различные видоизменения телобластического целома.

ЦЕЛОМИЧЕСКИЕ ПОЛОСТИ У NEMERTINI

Несмотря на то, что немертинины, в общем, имеют паренхиматозное строение, некоторые признаки их развития говорят о наличии у них редуцированного целома. Nemertini обладают типичным спиральным дроблением, а в период обособления зародышевых листков у тех немертин, которые имеют прямое развитие или дезоровскую личинку, образуются плотные мезодермальные полоски, элементы которых впоследствии несколько разрыхляются и частью слагаются в паренхиматозную ткань, частью в целомические мешки с их соматическим и спланхическим листками. Во взрослом состоянии немертинины, повидимому, никаких целомических полостей не имеют и в этом отношении походят на плоских червей.

ЦЕЛОМ HIRUDINEA

Отношения целома у Hirudinea отчасти разобраны в главе о кровеносной системе (см. ч. I, стр. 461), почему здесь можно ограничиться лишь кратким описанием. Целомические мешки пиявок вытесняются развивающейся за счет их стенок паренхимой. Только у *Acanthobdella* имеется еще сравнительно хорошо развитой целом, разбитый диссепиментами на участки, отвечающие метамерам. У прочих пиявок целом редуцируется и низводится до степени системы четырех продольных лакун, соединенных между собой необычайно сложной сетью лакунарных комиссур. У Arhynchobdellida имеющиеся у хоботных пиявок в спинной и брюшной лакунах кровеносные сосуды исчезают и целомические лакуны функционально заменяют кровеносную систему.

В целоме пиявок имеется два сорта клеточных элементов: лимфоциты и хлорогагенные клетки. Элементов, отвечающих эритроцитам позвоночных, нет даже у тех пиявок, у которых лакуны целиком превратились в кровеносную систему и лимфа лакун содержит растворенный гемоглобин.

Лимфоциты — большей частью мелкие бобовидные клетки с амёбодным движением и со способностью к активному фагоцитозу. Хлорогагенные клетки либо сидят на стенках лакун, либо свободно плавают в лимфе. Их называют иначе кислыми клетками или ботриодными клетками. Они обычно крупнее лимфоцитов и участвуют в экскреции.

РЕДУКЦИЯ ЦЕЛОМА У АРТНВОРОДА

В громадном большинстве случаев при эмбриональном развитии членистоногих закладываются хорошо выраженные мезодермальные полоски, разделяющиеся на известное количество метамерно расположенных сомитов. Во всех этих сомитах, или (чаще) лишь в известной части их появляются целомические полости. Стенки целомических мешков имеют либо типичный однослойный характер, либо сомит имеет вид массивного скопления клеток, в котором эксцентрически лежит небольшая целомическая полость (у *Xiphosura*). Многослойность сомитов объясняется тем, что большая часть их соматического листка уходит в конечность для образования ее мускулатуры; иногда (*Insecta*) часть внутренних клеток сомита отщепляются от его стенки и дают жировое тело взрослого животного. Во время органогенеза стенки целомических мешков разрыхляются и распадаются на отдельные клетки, так что вторичная полость тела сливается с остатками сохранившегося вокруг сомитов бластоцеля. Таким путем получается дефинитивная полость тела двойственного происхождения, или так называемый *миксоцель*. Однако некоторые участки полости целомических мешков сохраняются в чистом виде и у взрослого организма. Таковы «целомические мешочки» нефридиев раков и коксальных желез *Xiphosura* и *Arachnoidea*. Полость половых желез *Chilopoda* («половой целом») происходит из целома зародыша.

РЕДУЦИРОВАННЫЙ ЦЕЛОМ MOLLUSCA

В развитии моллюсков сначала замечается в большинстве случаев образование хорошо выраженного бластоцеля, в который впячивается эндодерма и в котором располагаются мезодермальные полоски. Передние отделы мезодермальных полосок, не приобретая в себе полости (т. е. целома), распадаются на отдельные клетки, которые постепенно заполняют первичную полость тела мезенхиматозной тканью. Сохраняющаяся в этой ткани система полостей, а именно лакун, или синусов, в которые впадают кровеносные сосуды, представляет собой, следовательно, остаток бластоцеля, или первичной полости тела.

Задние, более поздно дифференцирующиеся части мезодермальных полосок долгое время остаются плотными, но потом в них образуется пара полостей путем их расслоения.

Таким образом, полости эти со всех сторон ограничены мезодермальными стенками и являются настоящими целомами. Они представляют собой парный зачаток перикардиальной полости. Из стенок перикардиальной полости дифференцируются также зачатки половых желез. Во взрослом состоянии у моллюсков, поэтому, единственными дериватами целома являются перикардий и полость половых желез, т. е. вторичная полость тела сильно редуцирована. Перикардий и полости гонад выстланы однослойным перитонеальным эпителием, отграничивающим их от соседних органов. Перикардий,

подобно целому Chaetopoda, сообщается с внешней средой при помощи метанефридиев, а половые продукты развиваются посредством размножения клеток эпителия половых отделов целома.

Вышеприведенное толкование полостей перикардия и гонад у Mollusca объясняет нам некоторые особенности строения последних. Так, например, у Aplasophora и некоторых других моллюсков (часть Lamellibranchia, *Nautilus*, *Sepia*) гонады находятся в сообщении с перикардием, а у Aplasophora половые клетки даже выводятся наружу через перикардий и далее через нефридии. Это вполне объяснимо, если мы будем считать гонады за обособившийся от общего целома участок, который у перечисленных моллюсков еще не вполне отделился от перикардия. Точно так же вполне понятным становится охват задней кишки сердцем у низших Prosobranchia и у большинства Lamellibranchia. Такие взаимоотношения носят до известной степени примитивный характер; они указывают на первоначальный охват кишечника парными целомическими мешками (т. е. зачатками перикардия) для образования спинно-брюшного мезентерия. У прочих моллюсков, вследствие более значительной редукции целома, перикардий занимает лишь надкишечное положение.

Обширнее всего вторичная полость тела у *Nautilus* и у Decapoda среди головоногих. У этих животных в заднем отделе туловище содержит большую полость, не вполне разделенную перегородкой на два участка: передний и задний. Передний играет роль перикардия и содержит сердце, начальные части артерий и вен, жаберные сердца и перикардиальные железы. Задний участок развивает на своих стенках половые продукты. Перикардиальный участок целома охватывает у *Nautilus* часть желудка и кишки, а половой продолжается в канал мясистого сифона. У Octopoda, а также у всех прочих моллюсков целом редуцирован гораздо сильнее.

Что касается остатков бластоцеля, т. е. лакун и синусов, то они у различных моллюсков показывают весьма разное развитие. Особенно обширны синусы у Placophora и у части Gastropoda (например Pulmonata), где имеется большой окологлазнический синус, охватывающий собою значительную часть кишки, выводных половых путей и центральную нервную систему.

Итак, у моллюсков мы находим во взрослом состоянии как первичную, так и вторичную полость тела, в разной мере развитые. В общем, однако, целом моллюсков утрачивает свой первоначальный характер и находится на различных стадиях редукции, вследствие усиленного развития паренхимы, заполняющей промежутки между внутренностями. О том, что вначале целом моллюсков обладал более сильным развитием, говорит, по нашему мнению, сравнение судьбы мезодермальных полосок у моллюсков и кольчатых. Большое сходство в дроблении яиц этих групп постулирует и сходство в органогенезе, а судьба целома у Annelides, как у группы во многих отношениях более примитивной, чем моллюски, говорит нам о том, что слабое развитие целома у последних представляет собой результат вторичного изменения развития.

ТИПИЧНЫЙ ЭНТЕРОЦЕЛЬНЫЙ ЦЕЛОМ

Таковой имеется прежде всего у иглокожих и хордовых, а также у некоторых олигомерных червей. Целом этих животных имеет более или менее типичный метамерный характер.

Целомические полости Echinodermata

Целомический компонент мезодермы иглокожих закладывается в конце гастрюляции в виде переднего слепого вздутия гастрального впячивания (рис. 262). Это вздутие постепенно отшнуровывается от зачатка кишечника, обособляясь в то же время на правую и левую

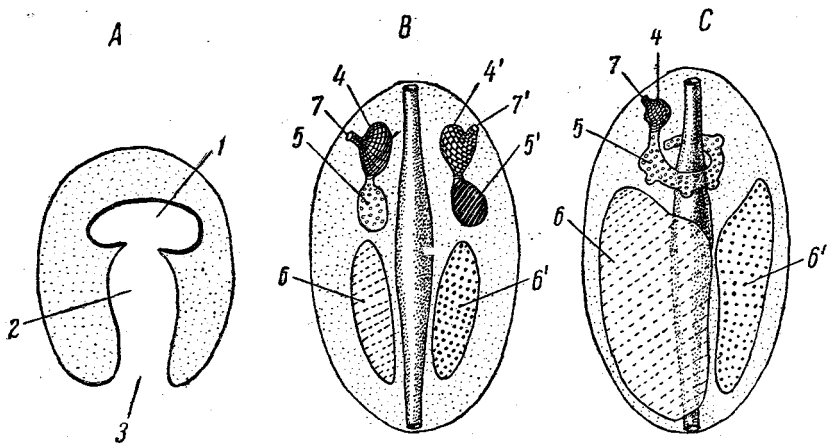


Рис. 262. Образование и изменение целомов во время развития Echinodermata. А — закладка первичного целомического мешка (1); В — дифференцировка трех пар целомов; С — дальнейшая судьба целомов во взрослом состоянии.

1 — общий первичный целом; 2 — архентерон; 3 — бластопор; 4 и 4' — левый и правый передние целомы с их гидropорами (7 и 7'); 5 и 5' — левый и правый средние целомы; 6 и 6' — левый и правый задние, или туловищные целомы (оригинал).

половины, лежащие по бокам от зачатка кишки. Таким путем получается два первичных целомических мешка. Каждый из мешков, в свою очередь, делится на передний, средний и задний целомы, имеющие свое специфическое значение. Целомы правой стороны могут подвергаться полной или частичной редукции, причем видоизменения целомов у разных классов Echinodermata могут довольно сильно варьировать, но в общем имеют следующий характер.

Передние целомы дифференцируются в так называемый *осевой комплекс*. В состав последнего входят прежде всего центральная часть кровеносной и лимфоидной системы, образуемая осевым органом и его осевыми синусами; далее — кровеносное (псевдогемальное) околоротовое кольцо, нервное кольцо, каменистый канал амбу-

лакральной системы и половой тяж. Левый средний целом, или *гидроцель*, вытягивается, загибается в подкову, а затем смыкается в амбулакральное кольцо и дает всю амбулакральную систему взрослого животного. Правый средний целом обычно подвергается редукции. Оба задних целома дают настоящие целомические полости взрослого животного. При этом в громадном большинстве случаев левый, или *гипогастрический*, задний целом приобретает перевес над правым, или *эпигастрическим*. Из сделанного краткого описания развития целомов следует, что целомические мешки личинки иглокожих дают начало, по меньшей мере, трем системам полостей взрослого животного. Из них образуются: а) дефинитивный целом; б) псевдогемальная система; с) амбулакральная система.

Дефинитивный целом иглокожих

Как во время своего развития, так и у взрослого животного целомические полости Echinodermata, в том числе и дефинитивный целом, обнаруживают большую или меньшую асимметрию строения. Эта асимметрия зависит, как полагает большинство исследователей от того обстоятельства, что вполне билатеральные свободные предки иглокожих при переходе к сидячему образу жизни стали прикрепляться к субстрату *правой* стороной переднего конца тела. Одностороннее прикрепление повело к недоразвитию целомических полостей соответственной стороны, тогда как полости свободной стороны развивались невзрачно и сильно разрослись.

У морских лилий (Crinoidea) целомические полости испытывают внутри тела личинки сложные перемещения, в результате которых левый задний целом занимает в теле молодой лилии оральное положение, тогда как правый — аборальное; мезентерий, разделяющий дефинитивные целома, приобретает, вследствие этого, косо-поперечное положение по отношению к окончательной главной оси животного. Впоследствии этот мезентерий редуцируется и оба целома широко сообщаются между собой. У взрослой лилии большая часть целома пересечена причудливо прорастающими ее в различных направлениях тяжами соединительной ткани, так что внутренность чашечки получает паренхиматозное строение. Однако все указанные тяжи одеты непрерывным перитонеальным эпителием, так что пустоты и промежутки между тяжами сохраняют характер настоящего целома. Более значительные и непрерывные остатки целома сохраняются, главным образом, внутри рук и стебелька. Внутри каждой руки между радиальными пластинками и оральной стороной руки имеются непарный спинной и два парных брюшных целомических канала; спинной отделен от брюшных горизонтальной соединительнотканной перегородкой. Все эти каналы продолжаются в пиннулы и там заканчиваются слепо. Что касается стебелька, то в него продолжается целомический осевой синус, занимающий центр чашечки; синус продолжается в стебелек в виде пятираздельной целомической полости — *пятикамерного органа*, который доходит до

основания стебелька. Перитонеальный эпителий на большей части своего протяжения простой, не мерцательный. Но в спинном канале рук и пиннул в эпителии разбросаны многочисленные мерцательные ямки, так называемые *мерцательные мешочки*. Нельзя не отметить, что эти мешочки представляют известное сходство с мерцательными воронками целома безногих голотурий (т. I, стр. 513).

Морские звезды (*Asteroidea*) характеризуются наиболее билатерально-симметричным развитием целомических полостей. Оба первичных зародышевых мешка близ заднего своего конца дают дивертикул к спинной стороне, который прорывается наружу маленьким гидропором. Таким образом, кроме левого гидропора, у ранней личинки имеется и рудиментарный правый гидропор, вскоре однако исчезающий.

Позднее оба целомических мешка сильно вытягиваются в длину и срastaются своими передними концами. Затем левый целомический мешок позади гидропора перетягивается на две части. Передняя часть отвечает совокупности переднего и среднего левых целомов других иглокожих, задняя — представляет собой дефинитивный левый целом. Правый целомический мешок большей частью не испытывает соответственного перешнуровывания. При дальнейшем развитии животного левый задний целом растет значительно сильнее правого, потом оба они сливаются и дают дефинитивный целом взрослой звезды. Целом выстлан кубическими клетками, каждая из которых снабжена жгутиком. В целоме имеется система местных брыжжеек, служащих главным образом для подвешивания желудка и печеночных придатков к стенкам тела.

У офиур (*Ophiuridea*) целом сильно редуцирован. В диске его вытесняют кишечник и обширные половые сумки, в лучах — мощно развитые позвонки. В диске он сводится к узкому щелевидному пространству между желудком и стенкой тела; окружающий пищевод участок полости тела нацело отделяется от остального целома в виде так называемого *окологлоточного пространства*. В лучи целом продолжается в виде спинного узкого канала, располагающегося над позвонками и посылающего от себя в межпозвоноковых промежутках слепые боковые дивертикулы. Весь перитонеальный эпителий является мерцательным.

Морские ежи (*Echinoidea*) в отношении дефинитивного целома представляют резкий контраст с офиурами. Морские ежи обладают громадным целомом, занимающим большую часть внутренней панцыря и содержащим значительное количество лимфы. Перитонеальный эпителий выстилает своим соматическим листком внутреннюю стенку панцыря, а спланхническим облекает кишечник. Оба задних целома сливаются. Имеется, однако не сплошной, кишечный мезентерий, который соединяет наружную стенку кишки со стенкой тела.

Вокруг глотки и Аристотелева фонаря у морских ежей залегает особый объемистый участок полости тела — *окологлоточный синус*, —

нацело отделенный перегородкой от остального целома. От этого именно участка целома вдаются дивертикулы в окологротовые кожные жабры ежей (т. I, стр. 436 и 495). У *Spatangoidea*, в соответствии с отсутствием жевательного аппарата, окологлоточный синус отличается очень незначительными размерами.

У **голотурий** (*Holothurioidea*) целом развит столь же сильно, как у ежей. Целом этот общий, хотя в нем и есть продольный мезентерий, подвешивающий кишку. Этот мезентерий не строго продолжен, а меняет свое положение в разных отделах кишечника. На протяжении первого нисходящего колена кишки мезентерий прикрепляет ее к срединному спинному интеррадиусу, на протяжении восходящего колена — к левому спинному и затем к левому брюшному; наконец, второе нисходящее колено соединяется мезентерием со стенкой тела вдоль правого брюшного интеррадиуса. Кроме того, имеются мелкие брыжжейки, соединяющие со стенкой тела стенки глотки и клоаки.

Окологлоточный участок целома, у морских ежей совершенно обособленный от остальной полости тела, у голотурий находится в широком сообщении с ней (кроме *Elasipoda*). Перитонеальный эпителий обычно состоит из плоских мерцательных клеток.

Полостная жидкость, или лимфа иглокожих содержит у морских ежей, голотурий и морских звезд, в меньшей степени у прочих иглокожих, большое количество различных клеток амeboидного характера. Многие из этих клеток нагружены продуктами экскреции и принимают оживленное участие в процессах выделения (т. I, стр. 510). У голотурий можно различить мелкие бледные амeboциты от другой категории, состоящей из крупных зернистых клеток, сходных с клетками, блуждающими в мезенхиме различных частей тела. Кроме того, в лимфе голотурий имеются клетки, переполненные продолговатыми кристаллами, а иногда (*Trochostoma*) особые овальные клетки, набитые зернами винно-красного цвета.

Общее о целоме иглокожих. Развиваясь из задней пары целомических мешков личинки, дефинитивный целом *Echinodermata* во время метаморфоза испытывает изменение своего положения и слияние обоих компонентов воедино. Наиболее сильного развития целом достигает у морских ежей и голотурий. В теле звезд он менее обширен, а у офиур становится щелевидным. Наконец, у морских лилий целом пронизывается сложной сетью соединительнотканых перекладин.

Псевдогемальная система

Псевдогемальная система иглокожих описана в главе о кровеносной системе (т. I, стр. 491), что позволяет нам дольше на ней не останавливаться, и мы ограничимся только помещением рисунка 263, иллюстрирующего расположение элементов псевдогемальной системы у различных *Echinodermata*.

АМБУЛАКРАЛЬНАЯ СИСТЕМА

Эта система представляет наиболее своеобразную черту иглокожих, не встречающуюся в других типах животного царства. Это система наполненных жидкостью каналов, которая у большинства Echinodermata несет двигательную функцию.

В общем, она имеет следующий план строения. Наружное отверстие (гидропор), имеющее обычно характер ситовидно продырявленной *мадрепоровой пластинки*, ведет в пузырьковидный участок целома — *ампулу*. Ампула при помощи особого *каменистого канала* открывается в околоротовое *амбулакральное кольцо*; кроме того, с ампулой сообщается целомический осевой синус, охватывающий осевой орган и не относящийся к собственно амбулакральной системе.

Околоротовой кольцевой канал посылает от себя по направлению лучей тела соответственное число *радиальных каналов*. Каналы снабжены по бокам тонкими канальцами ножек. Эти канальцы проникают в амбулакральные ножки, расположенные двумя рядами на оральной стороне лучей, доходят до их конца и замыкаются слепо. С канальцами ножек связаны также пузырьковидные *ампулы* ножек, вдающиеся внутрь в целом лучей. Ножки или снабжены на концах присосками и служат для движения, или же принимают характер заостряющихся на конце амбулакральных щупалец, которые служат частично для осязания, частично для дыхания.

Ножки снабжены мощной продольной и кольцевой мускулатурой и весьма сократимы.

Полости амбулакральной системы выстланы целомическим мерцательным эпителием. Жидкость амбулакральных каналов водяниста, содержит ничтожное количество (0,5—2%) растворимого белка; в ней плавают в небольшом количестве амебоидные клетки. Изначально жидкость окрашена в желтоватый или красноватый цвет.

Движение при помощи амбулакральной системы осуществляется следующим способом: жидкость амбулакральной системы вгоняется

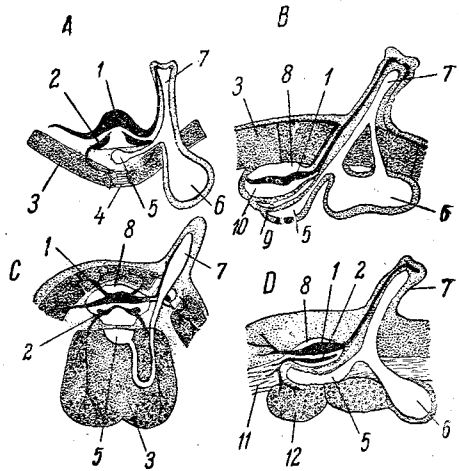


Рис. 263. Поперечные разрезы через радиусы различных Echinodermata. А — Asteroidea; В — Echinoidea; С — Ophiuroidea; D — Holothurioidea.

1 — радиальный энтоневральный нерв; 2 — радиальные гипоневральные нервы; 3 — амбулакральные пластинки; 4 — мышцы; 5 — радиальный амбулакральный канал; 6 — ампула; 7 — амбулакральная ножка; 8 — эпиневральный радиальный канал; 9 — радиальный кровеносный сосуд; 10 — радиальный псевдогеммальный канал; 11 — кольцевая мускулатура; 12 — продольная мускулатура (из Ба д е р а).

в радиальный канал луча, расположенного по направлению движения; из канала жидкость поступает в каналы ножек; последние, вследствие этого, набухают и сильно вытягиваются по направлению движения. Вытянувшиеся ножки пристаю к субстрату присосками к субстрату. Затем мускулатура ножек сокращается, вследствие чего жидкость из ножек выталкивается в соответственные ампулы, а сами ножки сильно укорачиваются. В результате, животное несколько подтягивается на присосавшихся ножках по направлению движения. Далее, ножки отцепляются от субстрата, сокращением ампул в них снова вгоняется жидкость, они снова вытягиваются в сторону движения и т. д.

Строение амбулакальной системы у различных классов иглокожих довольно сильно варьирует. Ознакомимся сначала с теми фрагментарными данными, которые имеются относительно амбулакальной системы ископаемых Echinodermata.

У древнейшего класса иглокожих, *Sagroidea*, наличия мадрепоровой пластинки, или гидратора не установлено. Амбулакальных желобков у большинства нет; там, где они имеются (часть *Trochocystidae*), желобки, а следовательно, и соответствующие им амбулакальные каналы не обнаруживают пятилучевой симметрии: два желобка, отходящих от краев рта. Повидимому, это примитивные иглокожие, еще не выработавшие лучистой симметрии.

У класса *Cystoidea* пятилучевая симметрия уже намечена, но еще не вполне сложилась. У *Cystoidea* имеется мадрепорит, лежащий неподалеку от рта в одном из интеррадиусов. От рта расходятся радиально амбулакальные желобки; чаще всего их три, но два из них имеют тенденцию дихотомировать, в результате чего число желобков, а следовательно, и амбулакальных каналов достигает пяти, т. е. числа, характерного для современных иглокожих. Амбулакальные желобки чаще ограничиваются ротовой стороной чашечки. На своих концах или на концах своих разветвлений желобки переходят на брахиолы, или руки, тонкие членистые выросты чашечки. На ротовой стороне брахиол, вероятно, имелись амбулакальные ножки; кроме того, у некоторых *Cystoidea* (*Caryocrinus ornatus*) на руках по бокам желобка имеется два ряда пиннул. Такие руки, достигающие значительных размеров, гомологичны рукам морских лилий. У большинства *Cystoidea* брахиолы остаются слабыми и соответствуют скорее пиннулам рук морских лилий.

Намеченная у *Cystoidea* пятилучевая симметрия уже вполне выражена у класса *Thecoidea* (*Edrioasteroidea*), соединявшегося ранее с шаровиками, и у *Blastoidea*, которые, судя по всему, ведут свое происхождение от шаровиков.

У *Thecoidea* мы имеем расположенный на оральной стороне чашечки, интеррадиальный мадрепорит и пять прекрасно развитых, расходящихся к краям тела амбулакальных желобков. Брахиолы отсутствуют, так что амбулакальные ножки сидели прямо на чашечке, по бокам амбулакальных желобков.

Морские бутоны (*Blastoidea*) отличаются от *Cystoidea* постоян-

ным отсутствием мадрепорита. Пять расходящихся от рта амбулакральных желобков спускались приблизительно до экватора чашечки или даже ниже. По бокам их поднималось два густых ряда членистых брахиол, отвечавших по степени развития пиннулам морских лилий.

Данные о строении ископаемых иглокожих позволяют нам установить, что гидропор, или мадрепорит имеется уже у *Cystoidea*, являющихся предками морских бутонов и лилий. Поэтому отсутствие мадрепорита у *Blastoidea* и *Crinoidea* представляет результат вторичной перестройки амбулакральной системы (так же, как и у голотурий). У некоторых примитивных *Crinoidea*, каковы нижне-силурийские *Huocrinidae*, одна из интеррадиально расположенных ротовых пластинок (*oralia*) пронизана гидропором. Однако у громадного большинства ископаемых *Crinoidea* и у всех современных гидропор отсутствует, и непосредственная связь амбулакральной системы с внешней средой нарушена. Здесь вырабатываются иные отношения (рис. 265, E). Во взрослом состоянии *Crinoidea* имеют по меньшей мере пять, а чаще даже множество отходящих от амбулакрального кольца каменистых каналов, которые, однако, открываются не наружу, а в целом. Косвенная связь с внешней средой у амбулакральной системы все же имеется при помощи многочисленных «чашечковых пор» ротовой поверхности чашечки. Эти поры открываются в полость тела, так что морская вода попадает извне в целом, а оттуда через отверстия каменистых каналов может попасть в амбулакральную систему. Изредка (современные *Rhizocrinus lofotensis* и *Actinocrinus verneuillianus*) имеется только пять чашечковых пор, расположенных над пятью интеррадиальными каменистыми каналами. Совокупность имеющих данных позволяет думать, что вначале у *Crinoidea* был один типичный мадрепорит. Затем число каменистых каналов стало умножаться, а наружные концы каналов оторвались от соответствующих гидропоров. Умножение носило сначала строго лучистый характер и привело к образованию пяти каналов; соответствующие им гидропоры представлены пятью порами *Rhizocrinus*, которые еще сохраняют пространственную связь с каналами. Позднее умножение каналов и пор потеряло регулярный и координированный характер, вследствие чего оказалась замаскированной и генетическая связь между каменистыми каналами и «чашечковыми порами». Вероятно, какие-нибудь аналогичные приспособления, неразличимые в окаменелом состоянии, имелись и у *Blastoidea*. В остальном амбулакральная система *Crinoidea* отвечает данной нами общей схеме. Соответственно сидячему образу жизни этих организмов амбулакральные придатки *Crinoidea* носят характер маленьких щупалец, а не ножек. Они лишены присосок, не имеют ампул и служат для дыхания и захвата пищи.

Второй факт, выясняемый изучением ископаемых сидячих иглокожих, заключается в том, что мадрепорит, или гидропор их помещается на оральной стороне тела, неподалеку от рта, а соответ-

ственно с этим и каменный канал ограничивается в своем распространении ротовой стороной тела, где он впадает в околоротовое кольцо. Среди прочих современных иглокожих такие отношения сохраняются лишь у *Ophiuridea* (рис. 264, А). Единственный, как правило, гидропор *Ophiuridea* имеет вид простого, одиночного отверстия

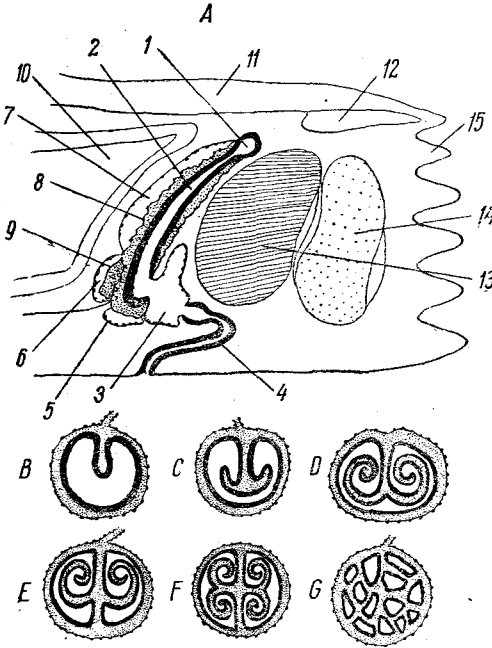


Рис. 264. А — каменный канал и осевой комплекс *Amphipora squamata* (схематический разрез через соответственный интеррадиус).

1 — кольцевой амбулакральный канал; 2 — каменный канал; 3 — ампула; 4 — канал madreporита; 5 и 7 — осевой синус; 6 — кольцевой половой синус; 8 — осевой орган; 9 — половой стержень; 10 — половая бурса; 11 — оральная стенка кишки; 12 — перистомальный синус; 13 — интеррадиальные мускулы; 14 — кольцевой нерв; 15 — околоротовые зубы.

В — G — поперечные разрезы через каменные каналы различных морских звезд для показания усложнения строения (из Ланга).

прочим и в строении ножек, офиуры напоминают морских лилий. Усложнением околоротового кольца у офиур является образование четырех слепых интеррадиальных выпячиваний его, *Полевых пузырей*; такое выпячивание отсутствует лишь в интеррадиусе, занятом каменным каналом.

Интересное отклонение в строении амбулакральной системы наблюдается у *Ophiactis virens*, которая отличается от прочих офиур отсутствием половых бурс и способностью к бесполому размноже-

и лежит на оральной стороне диска, на одном из интеррадиальных околоротовых щитков. Поровой канал ведет сначала в тонкостенную ампулу, а затем уже в собственно каменный канал, впадающий в околоротовое кольцо. Следует, впрочем, заметить, что у некоторых палеозойских офиур madreporит имеет аборальное положение подобно тому, как у *Asteroidea* и *Echinoidea*. Это обстоятельство, наряду с тем, что у древних ископаемых офиур ножки были сильнее развиты и, видимо, снабжены присосками, говорит в пользу вторичного смещения madreporита *Ophiuridea* на ротовую сторону; сначала он занимал такое же положение, как у звезд и ежей.

Иногда гидропор принимает сложное строение особой madreporовой пластинки, а у некоторых видов (*Trichaster*, *Ophiactis virens*) имеется пять гидропоров с соответственным числом каменных каналов. В остальном, между

нию посредством деления. У *O. virens* сильно увеличивается число Подлиевых пузырей, а кроме того, в каждом интеррадиусе амбулакральное кольцо посылает 6—15 тонких длинных слепых дивертикулов, оплетающих кишку и гонады. Полагают, что развитию этих дополнительных амбулакральных каналов способствовала редукция половых бурс, несущих у офиур отчасти дыхательные функции. Дивертикулы замещают в этом отношении бурсы, имея дыхательное значение.

Большое сходство в количестве и расположении частей обнаруживает амбулакральная система *Asteroidea* и правильных *Echinoidea*. Мадрепорит лежит в обоих группах на аборальном полюсе в виде крупной, пронизанной многочисленными порами интеррадиальной пластинки. У морских ежей она большей частью несет на себе, кроме того, половое отверстие. Поры madreporита открываются в ампулу, которая переходит в каменный канал, а последний спускается почти вертикально вниз к околоротовому кольцу. У некоторых звезд, особенно у видов, способных размножаться бесполом способом, имеется по несколько madreporитов и каменных каналов.

Строение каменистого канала звезд усложняется тем, что в его полости вдаются с периферии продольные складки стенок (рис. 264, B—G), так что в крайних случаях (*Luidia*, *Culcita*) просвет канала может распадаться на значительное количество более узких неправильных канальцев. Повидимому, мы имеем здесь приспособления фильтрующего характера.

Амбулакральное кольцо отличается у *Echinoidea Regularia* тем, что оно лежит не непосредственно вокруг рта, а на верхней плоской поверхности Аристотелева фонаря.

В интеррадиусах амбулакральное кольцо некоторых звезд (*Asteriidae*, *Echinasteriidae*, *Linckiidae*) посылает от себя тонкостенные грушевидные Подлиевы пузыри. У некоторых правильных *Echinoidea* тоже есть аналогичные интеррадиальные выросты, но они имеют здесь разветвленный характер и сплетаются между собой в губчатую массу. Радиальные каналы морских ежей посылают от себя чередующиеся боковые веточки к ножкам, тогда как у морских звезд эти ветки лежат строго попарно. Боковые веточки радиальных каналов сообщаются с ножками у звезд при помощи одного тонкого канальца, у большинства ежей — при помощи двух. Ножки снабжены ампулами, причем у части морских звезд взрослое животное обладает на каждую ножку двумя ампулами. На месте перехода радиальных каналов в канальцы ножек у звезд и ежей имеется система клапанов, регулирующих приток и отток жидкости в ножки. Ножки звезд и правильных ежей обладают хорошо развитыми присосками и служат для движения.

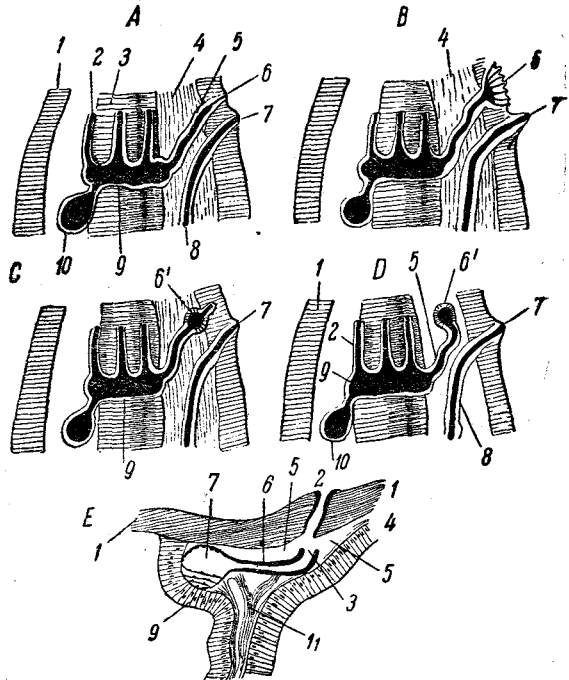
У неправильных ежей амбулакральная система обнаруживает ряд отступлений от только что описанной схемы. Так, у *Clupeastroidea* четыре половых пластинки аборального полюса сливаются в одну крупную общую центральную пластинку, пронизанную мад-

репоровыми отверстиями. Далее каждый амбулакральный желобок начинается около рта чрезвычайно многочисленными *одиночными порами*, которые, в виде единственного исключения среди всех иглокожих, с радиусов могут распространяться даже на интеррадиусы; вся ротовая сторона плоского панциря пронизана сотней тысяч амбулакральных пор, тогда как у правильных ежей количество их не превышает двух тысяч. После перехода на аборальную поверхность панциря *Clupeastroidea* количество пор резко уменьшается, они становятся (как и у правильных ежей) двойными — *зигонеры* — и дают своим расположением в каждом радиусе красивую лепестковидную фигуру — *петалодий*. Совокупность пяти петалодиев дает фигуру пяти-лепесткового цветка, центром которого является аборальный полюс. Соответственно с дифференцировкой каждого луча на два участка, петалодий и оральный участок — на нем развиваются двоякого рода амбулакральные придатки. На петалодии они имеют вид лишенных присоски, коротких, лопастных амбулакральных жабер (т. I, рис. 248), тогда как на остальном протяжении радиуса это обычные двигательные ножки с присосками. В остальном амбулакральная система *Clupeastroidea* имеет обычный характер. У *Spatangoidea* тоже имеются петалодии, а ножки бывают даже четырех различных сортов; в остальном их амбулакральная система отличается лишь положением около ротового кольца, которое, вследствие отсутствия Аристотелева фонаря, лежит, действительно, вокруг самого рта.

Первой особенностью *Holothuriodea* является то обстоятельство, что madreporовая пластинка порывает связь со стенкой тела и внешней средой, так что каменистый канал смотрит своим madreporитом прямо в полость тела. Это положение madreporита вторично. У личинки голотурий гидропор открывается наружу, да и во взрослом состоянии каменистый канал сообщается при помощи простой поры с внешней средой у ряда *Elasipoda*. У других *Elasipoda* имеется даже настоящий наружный многопоровый madreporит (*Benthodes*, *Psychropotes* и др., рис. 265, *B*). У *Elpidia* и некоторых других *Elpidiidae*, а также у некоторых *Molradiidae* каменистый канал еще прикрепляется своим слепым концом к стенке тела, но вздутый madreporит смотрит своими отверстиями в целом (рис. 265, *C*). Наконец, у всех *Aspidochirota* и *Dendrochirota* канал теряет всякую связь со стенкой тела (рис. 265, *D*). Число каменистых каналов нередко может возрастать до 2, 5, 12 и даже до 80, причем это умножение количества каналов большей частью сопровождается возрастанием числа Полиевых пузырей. Итак, у голотурий в амбулакральную систему может поступать уже не вода, а лимфа полости тела.

Околоротовое амбулакральное кольцо посылает от себя в интеррадиусах от 1 до 50 грушевидных Полиевых пузырей, которые нередко достигают очень крупных размеров (до $\frac{1}{5}$ длины всего тела). Кроме того, от кольца отходят пять радиальных амбулакральных каналов. Они сначала поднимаются вдоль пищевода впереди, затем

переходят на стенку тела и загибаются назад, доходя до заднего полюса и посылая от себя в стороны канальцы ножек и ампул. От места переднего загиба радиальных каналов последние при помощи тонких поперечных канальцев сообщаются с полостями околоротовых щупалец, которые, таким образом, представляют собой видоизмененные амбулакральные ножки. Последние бывают двух родов. На протяжении трех нижних радиусов (*trivium*), обращенных к субстрату, ножки снабжены присосками и служат для движения. На протяжении двух верхних, или спинных, радиусов (*bivium*) ножки имеют характер щупалец или простых сосочков. У семейства *Molradiidae* и у всего отряда *Aroda* ножки редуцируются нацело.



Целомические полости Chordata

Низшие *Chordata*, относимые некоторыми авторами к олигомерным червям, а именно *Enteropneusta*, обнаруживают в развитии и строении целома чрезвычайно много общего с иглокожими. У группы *Tunicata* развитие настолько изменено, что удастся подметить лишь следы энтероцельного целома. Наконец, у *Acrania* и *Vertebrata* имеется типичный полимерный энтероцельный целома.

Enteropneusta. У личинки *Enteropneusta* образуется пять целомов: передний непарный и остальные парные. Передний целома отщуровывается от переднего слепо замкнутого конца гастрального впячивания еще до образования рта. Способ образования прочих целомов варьирует. Иногда (*Balanoglossus kowalewskii*)

Рис. 265. А—D. Схема амбулакрального кольца с его придатками у различных голотурий.

1 — стенка тела; 2 — начало радиальных каналов; 3 — глотка; 4 — спинной мезентерий; 5 — каменный канал; 6 — наружный мадрепорит; 6' — внутренний мадрепорит; 7 — половое отверстие; 8 — половой проток; 9 — кольцевой амбулакральный канал; 10 — Поллев пузырь.

Е — каменный канал и водяная пора *Rhizocrinus lophotensis*.

1 — стенка чашечки; 2 — водяная пора; 3 — отверстие каменного канала в полость тела; 4 — кишечный эпителий; 5 — целома; 6 — каменный канал; 7 — кольцевой амбулакральный канал; 9 — эпителий глотки; 11 — соединительная ткань (из Ланга).

они отщуровываются непосредственно от кишечника в виде его боковых выпячиваний и вполне независимо от переднего целома. В других случаях (*Dolichoglossus pusillus*) средние и задние целомы отщуровываются от переднего, который дает по направлению кзади пару длинных боковых выростов (рис. 266). Передний целома личинки дает у взрослого животного definitivoный целома хоботка, средняя пара целомических мешков превращается в целома воротничка, а задняя — в целома туловища. K r u m b a c h называет указанные целома про- мезо- и метацелями, что представляет известное удобство для их краткого обозначения.

Процель занимает лишь часть хоботка, большая часть которого зарастает паренхимой. От задней стенки процеля дифференцируется

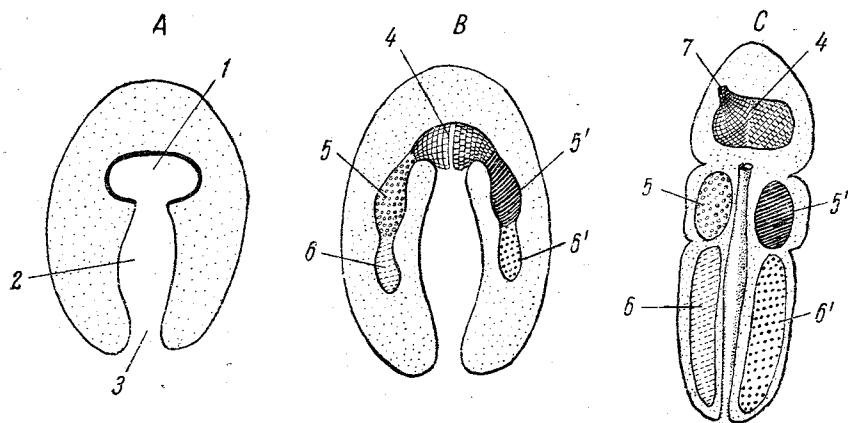


Рис. 266. Образование и развитие целома во время развития *Enteropneusta* (тип *Dolichoglossus pusillus*). А — общий зачаток целома (1), происходящий от кишки; обозначения как на рис. 262 (оригинал).

сердце. Мезоцели сталкиваются друг с другом над и под кишкой в области воротничка. Метацели необычайно разрастаются в длину и занимают все туловище. Особенностью метацелей является то обстоятельство, что развитие в области туловища многочисленных жаберных щелей и гонад приводит к неполному разделению метацелей в поперечном направлении на значительное количество мелких участков. Начинает намечаться та полимерная метамерия туловища, которая достигает полного развития у *Acrania* и *Vertebrata*.

Стенки мезо- и метацелей образуют соматический и спланхнический листок. Целомический эпителий кишечнодышащих имеет мерцательный характер. Таким же устройством и подразделением целома, как *Enteropneusta*, обладают и родственные им *Pterobranchia*.

Tunicata. Среди оболочников развитие *Appendiculariae* слишком мало изучено для того, чтобы можно было с уверенностью говорить о способе возникновения целома, а у *Salpae* развитие затемняется тесным участием в нем тестальных клеток, или калиммоцитов.

Таким образом, более надежный материал по интересующему нас вопросу дают лишь *Ascidiae*. Впрочем, даже у асцидий развитие мезодермы и целома, повидимому, утратило многие типичные черты, которые могут быть выяснены лишь путем сравнения с менее измененным развитием *Ascania*. В конце гастрюляции зародыш асцидий имеет продолговатую форму с несколько вздутым передним концом. Стенки длинного гастрального впячивания на поперечном разрезе зародыша являются дифференцированными на три участка. Брюшная стенка впячивания состоит из типичных энтодермальных клеток, потолок впячивания образован несколькими продольными рядами клеток будущей хорды. Наконец, боковые стенки архентерона образованы двумя полосками клеток будущей мезодермы. В дальнейшем мезодермальный зачаток обнаруживает состав из двух компонентов. На уровне заднего конца кишечника по бокам его лежит парное скопление клеток мезенхимы, а позади них скопление клеток, дающих мезодермальную мускулатуру хвоста; зачаток хорды внедряется в это скопление и делит его на две симметричные половины, правую и левую. Мезодерма асцидий ни на каких стадиях не имеет вида целомических мешков и не обнаруживает никаких ясных следов метамерии. Тем не менее, сравнение с развитием ланцетника говорит о том, что мезодермальные боковые полоски архентерона асцидий имеют энтероцельное происхождение и представляют собой результат упрощения двух имевшихся некогда боковых желобовидных выпячиваний кишечника, которые затем отщуровывались от последнего в виде пары вытянутых целомических мешков. В пользу этой мысли говорит и наблюдавшееся *van Beneden* и *Julin* (1877) у *Clavellina rissoana* желобовидное сгибание мезодермальных полосок, предшествующее их отделению от энтодермы. К сожалению, эти наблюдения пока не получили подтверждения.

Из зародыша асцидий получается хвостатая личинка (рис. 267). Мезодермальные образования личинки сначала представлены мезенхимой, рассеянной в туловище, и двумя тяжами мышечных клеток в хвосте. Перитонеальные образования отсутствуют так же, как и у зародыша, и кишечник окружен первичной полостью тела. Перитонеальные образования залагаются лишь у вполне сформированной личинки и во время ее регрессивного метаморфоза. Они представлены перикардием и парой эпикардиев. Перикардий возникает в виде брюшного дивертикула жаберной (энтодермальной) глотки (рис. 267, В). Он отщуровывается от глотки в виде замкнутого пузырька, впячиванием спинной стенки которого в дальнейшем закладывается сердце. В том же заднем участке глотки по бокам от средней линии образуются еще два полых выроста — *эпикардиальные трубки*. Обособившись от глотки, они получают вид удлинненных тонкостенных мешков. Мешки расширяются и получают вид двух перивисцеральных полостей, которые вытесняют первичную полость тела, превращающуюся в кровеносные сосуды. Стенки правой и левой перивисцеральной полости соприкасаются и образуют продольный брюшной мезентерий, охватывающий перикардий и кишечник.

Таким образом мы видим, что как первоначальная мезодерма личинки (мезенхима и мускулатура хвоста), так и перитонеальные образования взрослой асцидии связаны в своем происхождении с зачатком средней кишки и имеют более или менее явственный энтерогельный характер.

У взрослых асцидий полости тела имеют следующее устройство. Остатки первичной полости тела частью заняты студенистой соединительной тканью, частью образуют полость кровеносных сосудов.

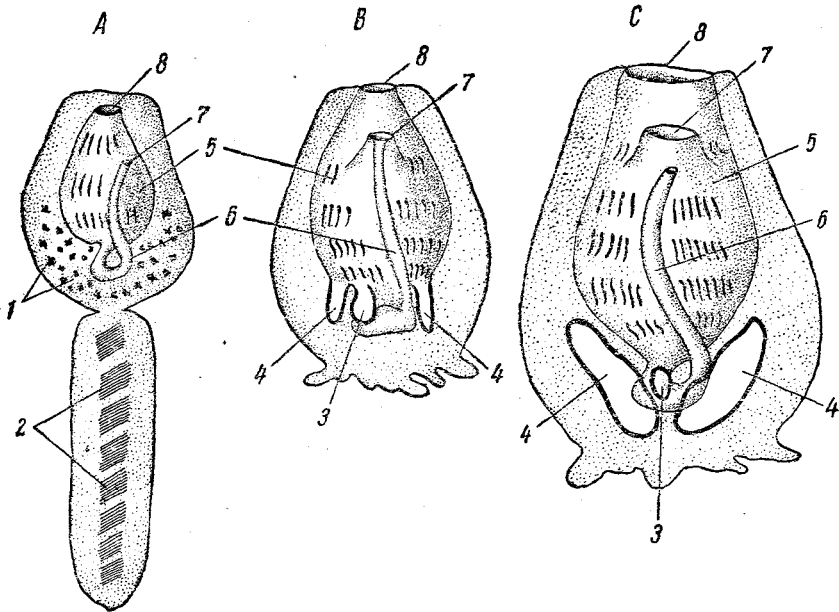


Рис. 267. Схемы, иллюстрирующие судьбу мезодермы и образование целомов у асцидий. А — хвостатая личинка; В и С — молодая асцидия во время метаморфоза.

1 — туловищная мезенхима личинки; 2 — мезодерма (мускулатура) хвоста личинки; 3 — зачаток перикардия и отделившийся от глотки перикардий; 4 — эпикардийные трубки; 5 — глотка с жаберными щелями; 6 — кишка; 7 — клоакальное отверстие (у А — отверстие задней кишки); 8 — рот (оригинал).

В задней (базальной) части тела имеется обширная парная перивисцеральная полость, граничащая впереди с перибранхиальными полостями. Левая часть полости обыкновенно значительно крупнее правой. Брюшной мезентерий, разграничивающий обе части, может быть позади перикардия пронизан отверстиями. Перегородка, отделяющая перивисцеральные полости от перибранхиальных, называется перитонеальной септой. Перивисцеральная полость выстлана плоским мезодермическим эпителием и содержит водянистую жидкость. По Seeliger (1907), считающему, что эпикардии сохраняют постоянное сообщение с глоткой, жидкость эта просто вода. У ряда

асцидий, например у *Clavellina*, стенки перивисцеральной полости являются сильно складчатыми, она снабжена дополнительными септами и т. д.

Целомические полости *Chaetognatha* и олигомерных червей

В данном разделе соединены, с одной стороны, несомненные *Deuterostomia*, каковы *Chaetognatha*, а с другой стороны ряд форм, филогенетическое значение которых гораздо менее выяснено, а именно *Brachiopoda*, *Phoronidea* и *Bryozoa*. Все эти группы представляют собой вторичнополостных животных, которые, однако, в смысле происхождения целома стоят до известной степени на перепутье между *Protostomia* и *Deuterostomia*. К этому вопросу мы вернемся в заключительном параграфе, трактующем о сравнении целомических полостей у *Oligomera*, *Echinodermata* и *Chordata*.

У *Chaetognatha* во взрослом состоянии целом представлен двумя парами обширных, разделенных друг от друга поперечной септой мешков, которые функционируют в качестве половых желез, но имеют строение типичного целома. Передняя пара мешков дает яичники, задняя, залегающая в хвосте, — семенники. Оба отдела имеют вид обширных полостей, выстланных мерцательным эпителием; перитонеальные стенки полостей образуют соматический и спланхнический листки. Спланхнические листки обеих сторон тела соприкасаются и образуют спинно-брюшной мезентерий, охватывающий собой в туловищном отделе кишку. Половые клетки образуются из перитонеального эпителия, а выводятся наружу через видоизмененные метанефридии, превратившиеся в половые протоки. Одним словом, отношения дефинитивного целома чрезвычайно напоминают нам картины, наблюдаемые у *Gephyrea*, *Echiurida* и т. д.

Во время эмбрионального развития *Chaetognatha* целом образуется посредством отщуривания от эндодермальной средней кишки пары боковых целомических мешков. Эти первичные мешки впоследствии подразделяются на две пары: передние, или туловищные, и задние, или хвостовые. По данным *Donkaster* (1902) в начале развития туловищных целомических мешков от переднего конца их обособляются небольшие участки, представляющие собой третью пару так называемых головных мешков. Позднее полость их исчезает, и от них остаются только соматические стенки, дифференцирующиеся в мускулатуру головы.

Brachiopoda обладают обширным целомом, который занимает не только туловище животного, но продолжается и в обе мантийные складки, подстилающие створки раковины. В туловищном целоме подвешен кишечник, одетый спланхноплеврой и подвешенный к стенке тела при помощи нежных мезентериев. Прежде эти мезентерии старались сгруппировать в две поперечных системы, отвечающих уровню желудка и кишки. На основании этого совокупность мезентериев приравнивалась остаткам двух поперечных септ, делящих целом туловища на метамерные участки. В настоящее время расположению

мезентериев не придается особого значения, и целом туловища считается цельным. Из соматической стенки мантийных продолжений целома развиваются гонады. Эти продолжения имеют вид широких каналов; их четыре, и они называются мантийными, или половыми, синусами. Два особых продолжения целома заходят в руки в виде *краевого* и *осевого каналов рук*. Краевой канал представляет непосредственное продолжение общего целома и дает слепые дивертикулы во все усики. Осевой не имеет периферических выпячиваний и начинается у основания руки замкнутым перепончатым пузырьком, не имея сообщения с общим целомом. Перитонеальный эпителий — мерцательный. Целом содержит бесцветную лимфу, в которой плавают амебоидные клетки.

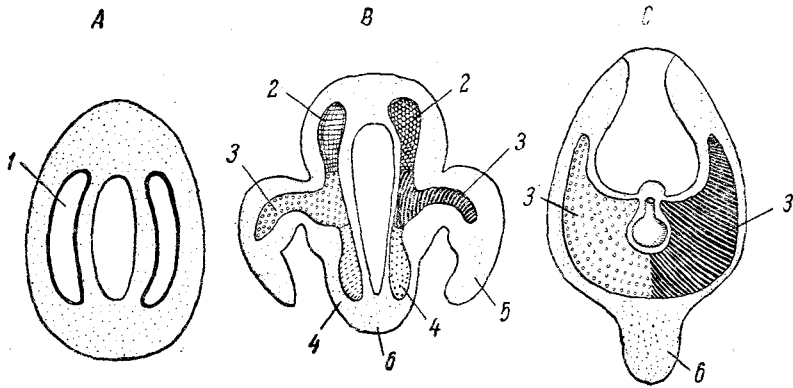


Рис. 268. Схема образования и изменений целома у Brachiopoda. А — ранняя стадия развития; В — плавающая личинка; С — молодое осевшее животное. 1 — общий зачаток целома, отделившийся от кишки; 2—4 поперечные подразделения обоих целома; 5 — складки мантии; 6 — стебельковый отдел (оригинал).

Что касается до генезиса целома Brachiopoda, то он имеет энтероцельный характер, хотя развитие его и сопровождается некоторыми особенностями, свойственными лишь плеченогим. У молодых личинок Testicardines целом образует два мешка, лежащих по бокам от кишечника (рис. 268). В дальнейшем, когда личинка подразделяется на головной, туловищный и стебельковый участки, целом тоже разделяется на головной, туловищный и стебельковый отделы. У вполне сформировавшейся личинки целомическая полость сохраняется только в туловище, в голове же и стебельке она исчезает.

У Phoronidea целом взрослого животного состоит из двух пар полостей. Передняя пара очень мала; она опоясывает в виде узкого кольца начало пищеварительного канала и дает продолжения внутрь щупалец. Задняя пара целома относительно громадна и занимает все туловище. Обе пары отделены друг от друга мощной *диафрагмой*, а по срединной линии целома противоположных сторон

сталкиваются и образуют хорошо выраженный дорзо-вентральный мезентерий, на котором подвешен кишечник; спинная часть его впоследствии атрофируется. Вся вторичная полость тела *Phoronis* выстлана плоским, очень тонким эпителием с неясно различимыми границами клеток. На стенках особых слепых выпячиваний кровеносной системы перитонеальный эпителий становится гораздо более высоким, образуя так называемое жировое тело. В лимфе имеются амебоциты и крупные амебоидные пигментные клетки.

У совсем ранних личинок *Phoronis* присутствует обширная первичная полость тела, в которой находятся происшедшие выклиниванием из эндодермального зачатка свободные мезенхимные клетки. Позднее в области туловища эти клетки смыкаются в два эпителиальных мешочка, которые обхватывают кишку и по направлению кпереди дорастают до воротничка личинки. Воротничок и самый передний отдел личинки, или головной щит, тем временем заняты еще первичной полостью тела. Затем и в области воротничка мезенхиматозные клетки смыкаются в два целомических мешочка: передние целомы. В предротовом отделе личинки (головной щит) целомического эпителия не образуется, и этот отдел подвергается у взрослого животного сильной редукции, сохраняясь лишь в виде маленькой губы, или эпистома, на спинном краю рта.

У *Bryozoa*, к сожалению, развитие мезодермы очень недостаточно исследовано, чем затрудняется оценка дефинитивного целома этих животных. Мезодерма закладывается очень поздно и, повидимому, в связи с эндодермальным зачатком. Зачаток мезодермы имеет телобластический характер, и у личинки *Flustrella hispida* P r o u h o (1892) рисует две неправильных, состоящих из немногих клеток мезодермических полоски, а у *Alcyonidium* два симметрично лежащих мезодермических телобласта. Но позднее, во время оседания личинок и регрессивного метаморфоза картина становится настолько запутанной, что способ возникновения дефинитивной мезодермы остается проблематичным. Во всяком случае процесс развития целома, в особенности у группы *Phylactolaemata*, является совершенно своеобразным.

Взрослые мшанки обладают целомом с ясной перитонеальной выстилкой. У *Gymnolaemata* целом подразделяется на два участка: общую полость, занимающую все тело, и *кольцевой канал*, опоясывающий глотку и посылающий продолжения в щупальца. Оба участка разделены диафрагмой, но последняя на спинной стороне глотки неполна, так что полость канала сообщается с целомом. У *Phylactolaemata* кольцевой канал продолжается в более широкие полости обеих ветвей лофофора. Эпистом тоже содержит участок целома, широко сообщающийся с общей полостью. Все эти отделы представляют собой вторичные подразделения целома и отнюдь не соответствуют метамерным целомическим мешкам. Часть клеток перитонеального эпителия снабжена пучками ресниц. Перитонеальным эпителием одет и кишечник, причем дно желудка связано с стенкой тела лентовидным мезентерием, «канатиком» (*funiculus*).

Сравнение целомических полостей животных с энтероцельным целомом

Сравнение целомов вышеуказанных групп животных, необходимое само по себе, становится особенно желательным, после того как в 1937 г. в большом немецком руководстве, издаваемом под редакцией Krumbach, появилась большая статья, в которой объединяются под названием Oligomera все Vermidea нашей классификации, Chaetognatha и Enteropneusta. В выяснении их взаимоотношений строение целомов должно играть ведущую роль, ибо именно оно решает основной вопрос о метамерности этих животных и об их общей архитектонике.

Отправной точкой сравнения могут служить Echinodermata, у которых вопрос о характере сегментации целома не вызывает особых сомнений. Иглокожие обладают целомом, который закладывается в виде переднего непарного выпячивания архентерона, которое дает потом два общих первичных целомических мешка, а последние в свою очередь подразделяются на передний, средний и задний целома, на основании чего Echinodermata расцениваются как трехсегментные животные. Редукция или исчезновение передних и правого среднего целомов представляют собой вторичную черту, отсутствовавшую у их билатеральных предков.

Целома Enteropneusta несомненно гомологичны таковым Echinodermata. Это доказывается и закладкой первичного общего целома в виде непарного выпячивания переднего конца архентерона у *Doli-choglossus pusillus* и дальнейшим расчленением его на передние, средние и задние целома, которое идет таким же способом, как у иглокожих. Непарность переднего целома согласуется с непарной закладкой первоначального целома как у кишечнодышащих, так и у иглокожих и есть результат не доведенного до конца деления передней пары целомов. Кроме того, потенциальная парность переднего целома у Enteropneusta доказывается парной закладкой его при регенерации. Таким образом, можно с уверенностью говорить о том, что передние целома иглокожих отвечают хоботковому целома Enteropneusta, средние целома (т. е. гидроцели) воротничковым целомам, а задние целома — туловищным целомам Enteropneusta. Возможность провести эти гомологии выясняет один очень важный момент, она помогает нам включить Enteropneusta в число типичных Denterostomia и таким образом отделить Enteropneusta от Protostomia и от ряда проблематичных групп (Phoronidea, Bryozoa).

К сожалению, дифференцировка мезодермы и целома подверглась у Tunicata столь сильным вторичным изменениям, что мы не имеем данных для сопоставления целомических полостей этих животных с полостями только что рассмотренных двух групп. Однако в этом отношении приходится на помощь развитие ланцетника. У последнего по Mc Bride и Godrich целом имеет тройкий зачаток. У ланцетника можно различить непарный головной целом, впоследствии

разделяющийся на пару мешков, левый из которых сообщается при помощи канала с внешней средой. Это гомологи передних целомав иглокожих и хоботкового целома Enteropneusta. Далее следует пара мешков, самостоятельно отшнуровывающихся от кишечника и сравнимых с воротничковыми целомами Enteropneusta. Наконец, еще далее казади следуют общие желобовидные зачатки туловищного целома, которые лишь позднее расчленяются у ланцетника на значительное количество целомических мешков. Желобовидные зачатки целома ланцетника можно приравнять туловищным целомам Enteropneusta, которые у последних, однако, не испытывают дальнейшего подразделения.

Гомология целомав Enteropneusta и ланцетника говорит о другом важном факте: о тесном родстве Enteropneusta и Chordata. Относятся ли их, базирясь, кроме того, на наличие жаберных щелей, на ното хорде и на устройстве воротничкового нервного ствола, к типу Chordata (как это делаем мы) или же выделять в особый тип среди Deuterostomia — это дело вкуса и не имеет очень важного принципиального значения.

Весьма существенно, что у всех сравниваемых форм дефинитивный целом взрослого животного формируется за счет задней пары мешков и что передняя пара (или непарный целом) имеет сообщение с внешней средой при помощи *лезостороннего* канала. Эти столь далеко идущие совпадения говорят о наличии действительно достаточно тесного филогенетического родства между Echinodermata, Enteropneusta и всеми прочими Chordata. Гораздо труднее проводится сравнение с другими рассматриваемыми в данном параграфе группами. К г и т б а с h для такого сравнения приходится прибегать в целому ряду очень грубых натяжек. Многие из толкований этого автора базируются на чисто формальных сравнениях, без учета и морфологии и физиологии сравниваемых органов.

У Chaetognatha мы имеем всего две пары целомических мешков, несомненно доказанных, так как переднюю пару видел только D o n s a s t e r. Кроме того, если даже допустить существование передней пары мешков, то средняя пара, которая должна отвечать воротничковым целомам и гидроцелям Enteropneusta и Echinodermata, имеет у щетинкочелюстных другое расположение и значение. У Chaetognatha средние целома играют роль дефинитивного целома и содержат половую систему (яичники), т. е. обнаруживают такие же отношения, как задние у типичных Deuterostomia. Что же касается задних целомав Chaetognatha, то они лежат позади кишечника и имеют, если можно так выразиться, частное значение, играя роль семенников. Совершенно неудачна попытка К г и т б а с h приравнять хитиновые челюстные крючки *Sagitta* отходящим от воротничкового сегмента других олигомерных форм (Pterobranchia, *Phoronis*) мерцательным щупальцам. Крючки и покрытые ресничками щупальца суть образования совершенно различного порядка, и сравнивать их друг с другом так же мало оснований, как гомологи-

зирать челюсти Polychaeta с их головными антеннами. Столь же неудачна и попытка K r u m b a c h рассматривать небольшое, лежащее за мозгом *Sagitta* впячивание, как сохранившийся остаток переднего целома с его выводным каналом.

У Brachiopoda, хотя и намечаются во время онтогенеза три пары целомов, но дело, повидимому, не доходит до полного их разделения. Далее, у Brachiopoda дефинитивная полость тела возникает опять-таки за счет второй (а не третьей) пары целомов, т. е. не так, как у типичных Deuterostomia. Наоборот, третья пара целомов Brachiopoda совершенно исчезает во время метаморфоза. Поэтому нам кажется рискованным гомологизировать целома Brachiopoda таковым Deuterostomia. Точно так же нет достаточных оснований уподоблять складки мантии Brachiopoda воротничку Enteropneusta, как это делает K r u m b a c h.

Еще меньше имеется данных для того, чтобы привлечь к сравнению с только что рассмотренными группами Bryozoa и Phoronidea. Прежде всего, их неправильно было бы рассматривать как трех-сегментных животных, ибо у Phoronis имеется всего две пары целомов, а у Bryozoa даже одна пара, или с натяжкой, две пары (если считать за отдельный сегмент тела передний его участок со щупальцами и кольцевым целомическим каналом). Кроме того, целома мшанок и Phoronis не энтероцельного происхождения, но складываются вторично из рассеянных клеток мезенхимы, а это устраняет возможность проведения каких-либо гомологий с целомами других олигомерных животных. Попытки сближения мшанок с Deuterostomia на основании способа образования их нервной системы (впячивание ганглия) тоже недостаточно убедительны. В результате сильнейших модификаций в развитии мшанок большинство их дефинитивных органов закладывается в виде впячиваний эктодермы: весь кишечник, щупальца, ганглий. Поэтому способу образования ганглия у мшанок нельзя придавать особого значения.

Суммируя все сказанное, можно утверждать, что группа олигомерных животных не представляет однородного целого. Целостность наблюдается лишь у Echinodermata и Chordata (относя к последним и Enteropneusta с Pterobranchia). Chaetognatha образуют совершенно обособленную группу, не имеющую родичей. Bryozoa и Phoronidea не имеют энтероцельной мезодермы, а потому должны быть оставлены среди Protostomia, Brachiopoda энтероцельны, но, как мы видим, не сравнимы с типичными Deuterostomia. Они имеют ряд существенных отличий от Bryozoa и Phoronidea, но, вместе с тем, и ряд признаков сходства, в особенности в строении щупальцевого аппарата. Трудно сказать, следует ли отнести это сходство целиком за счет одинакового, т. е. сидячего образа жизни, или же отчасти винить в нем и их филогенетическое родство. Пока не выяснен первоначальный способ образования мезодермы мшанок, отрицать возможность родства их с Brachiopoda нельзя.

ТРЕТИЧНАЯ ПОЛОСТЬ ТЕЛА

Этот тип полости тела, имеющий очень ограниченное распространение, установлен в ряде работ Федотовым (1915, 1923, 1926, 1939) для одной группы Ophiuridea, а именно для обладающих ветвистыми лучами Euryalae. «Третичная» полость этих животных возникает за счет непомерного разрастания тонкостенных половых бурс. Последние постепенно вытесняют в диске целом, располагаясь между стенкой тела и кишечником, и сталкиваются друг с другом, так что в конце концов все 10 бурс сливаются вокруг кишки в общую полость, в которую открываются гонады. Конечно, это не есть по-

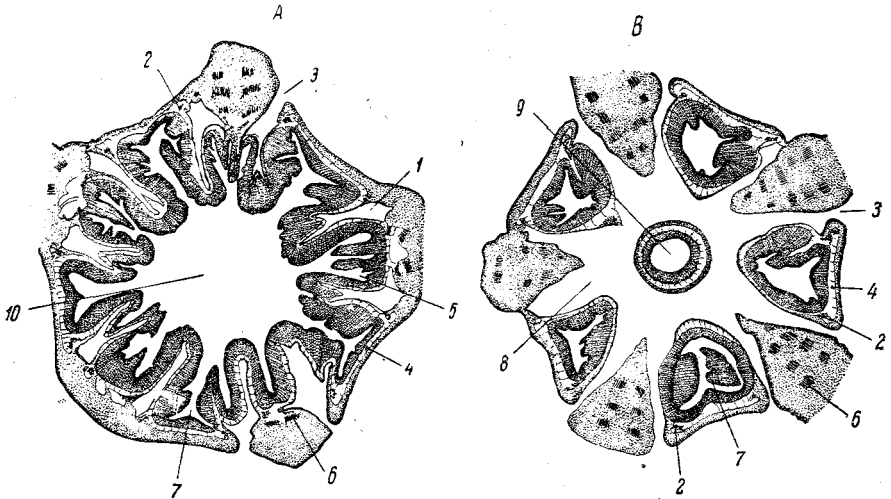


Рис. 269. Горизонтальные срезы *Gorgonocephalus eucnemis*. А — на уровне образования 10 дивертикулов кишки; В — на уровне образования общей бурсальной (третичной) полости.

1 — половые сумки (бурсы); 2 — одна из половых железон; 3 — половые щели; 4 — целом; 5 — интеррадиальные выросты кишки; 6 — мускулы лучей; 7 — радиальные выросты кишки; 8 — общая бурсальная полость; 9 — ротовая полость; 10 — центральная часть кишечника (по Федотову).

лость тела в морфологическом смысле слова, ибо полость бурс представляет собой глубокое впячивание наружной стенки тела. С таким же основанием и другие глубокие впячивания покровов, например легкие, можно было бы трактовать как полость тела. Однако Федотов прав, говоря, что физиологически полость бурс отвечает полости тела и что мы имеем перед собой субституцию целома Euryalae полостью бурс. Получается действительно достаточно обширная полость, окружающая внутренности (рис. 269), содержащая созревающие половые продукты, участвующая своими стенками в процессах экскреции. Действительно, через стенки бурс в их полость выводятся большие скопления нагруженных экскретами амебоцитов, которые потом выводятся через половые щели наружу. В этом смысле слова полость бурс Euryalae заслуживает названия третичной полости тела.

Федотов показал, что в течение индивидуальной жизни бурсы *Euryalae* сначала имеют меньший объем и являются разделенными (как у прочих офиур в течение всей жизни), и лишь по мере вырастания животного бурсы увеличиваются настолько, что сливаются и дают общую полость. Образование «третичной» полости тела есть явление вторичное. Федотов указывает, что факты более или менее значительного замещения целома полостями иного происхождения известны и для других животных, но никогда это явление не выражается так сильно, как у *Euryalae*. В качестве примеров можно привести сильное развитие перибранхиальной полости у *Amphioxus*, крайнее увеличение полости нефридия у *Emarginula* и некоторых других.

Таким образом, образование «третичной полости тела» представляет собой редкий частный случай адаптаций, и эта полость по своей сравнительно-анатомической значимости отнюдь не может быть сопоставляема с понятиями первичной и вторичной полости тела.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В нижеследующей заключительной части руководства мы прежде всего остановимся на некоторых явлениях более общего характера, которые наблюдаются при просмотре развернутого нами весьма богатого материала. Указания на эти явления либо вовсе отсутствуют в тексте, либо были лишь мельком упомянуты при описании отдельных систем органов.

1. Важнейшие изменения, наступающие в различных системах органов, очень часто не совпадают с границами типов или других систематических единиц. Кроме того, очень часто органы, крайне распространенные в известной группе животных, изолированно встречаются и в соседних группах, выше или ниже стоящих. Явление это можно бы назвать за хо ж д е н и е м п р и з н а к о в; оно подтверждается большим количеством примеров. Возьмем хотя бы пищеварительную систему. Задняя кишка и задне-проходное отверстие появляются не на границе типов Coelenterata и Vermes, а уже в пределах типа червей, после Platodes.

Печень как широко распространенный орган появляется среди Protostomia у Mollusca и Arthropoda Branchiata. Но у некоторых Polychaeta (*Aphrodite*) есть железистые выпячивания кишки, напоминающие печень.

Сердце как обособленный регуляторный орган имеется лишь у типов Mollusca, Arthropoda и Chordata, но среди червей им обла- дают Brachiopoda.

Среди Arthropoda Tracheata мальшигиевы сосуды появляются не у всех членов подтипа, а лишь начиная с Mergaropoda, тогда как у Pro-tracheata имеются еще метанефридии.

Специальные половые протоки развиваются вообще, лишь начи- ная с червей, но, в виде исключения, имеются уже у *Coeloplana* среди гребневиков.

Сложные фасетированные глаза возникают среди Arthropoda Tracheata, лишь начиная со *Scutigera* и Insecta.

Указанный ряд примеров, число которых можно было бы сильно увеличить, говорит о двух вещах. Во-первых высота организации от- дельных систем органов прогрессирует у одной и той же группы живот- ных неодинаково быстро, т. е. по отношению к органам и их системам

мы можем заметить ту же черту, которую *З а в а р з и н* подчеркнул для строения тканей. У одной и той же группы животных могут быть органы прогрессивного и пассивного, менее быстро усложняющегося характера. Можно, например, считать, что у *Branchiopoda* среди червей кровеносная система является крайне прогрессивной и обгоняет прочие системы в смысле сложности строения.

Во-вторых, отмеченное нами явление объясняет нам редкость нахождения так называемых «переходных форм». Они и должны быть редки, раз мы вообще наблюдаем многочисленные трансгрессии между соседними группами. Переходные формы существуют в значительном числе, но мы их не замечаем, ибо их переходный характер сказывается на одной какой-нибудь системе органов. Так, *Turbellaria* суть переходные формы между *Coelenterata* и *Vermes* (по кишечной системе) и т. п. Между тем, форм во всех смыслах «переходных», вроде *Protracheata*, чрезвычайно мало, вследствие указанного нами отсутствия параллельности в усложнении разных систем органов у одной и той же группы животных. Ясно, что такие переходные формы могут получаться лишь в исключительных случаях.

2. Различные органы обладают разной пластичностью и, вследствие этого, различной перспективной потенцией к изменениям и адаптациям. Имеются органы, которые утратили всякую способность к дальнейшим адаптациям, каковы, например, глаза. С другой стороны, имеются органы, обладающие громадным размахом адаптаций. Таковы конечности *Arthropoda*. Достаточно припомнить, что одна и та же продольная серия по существу одинаковых и строго гомологичных конечностей дает у членистоногого столь резко различные аппараты, как органы осязания и обоняния (антенны), пережевывания пищи (ротовые органы), хождения, плавания, очистки тела от грязи (некоторые конечности *Amphipoda* и *Stomatopoda*), копуляции и т. д.

Особенно интересна многосторонность некоторых органов у таких животных, где упомянутые органы берут на себя большую часть различных физиологических функций организма, тогда как прочие органы строго ограничиваются своей первоначальной функцией. Укажем в особенности на следующие примеры. У *Stenophora* необычайной пластичностью обладает общий ресничный покров. Будучи недифференцированным у молодого животного, этот покров прежде всего продуцирует специализованные органы движения — гребные пластинки. Далее, за счет слившихся ресничек образуются четыре эластических пружинки, или дужки, поддерживающих статолит аборального органа чувств. Прозрачный купол, покрывающий этот орган, состоит из венчика склонившихся над статолитом и склеившихся громадных ресниц. Наконец, у семейства *Beroidea* реснички, расположенные вокруг рта, сливаются в венчик мощных, загнутых внутрь плотных крючков, которые служат для удерживания во рту добычи; таким образом, эти реснички функционируют в качестве ротовых органов.

Другой пример, из группы эндосоматических органов, дают нефридии *Protracheata*. Нефридии *Peripatus* дифференцируются в самых разнообразных направлениях. Прежде всего, он обладает двумя разными сортами нефридиев, сохраняющих чисто экскреторную функцию. Кроме того, одна пара нефридиев превращается в слюнные железы, другая — в анальные железы и третья — в половые протоки. Одним словом, нефридии *Protracheata* не только полностью обслуживают экскрецию и выведение половых продуктов, но и выполняют функции некоторых компонентов пищеварительной системы.

В меньшей мере, но все же весьма разносторонни в своей приспособляемости кожные железы *Nematodes*. Отчасти они сохраняют характер типичных кожных желез, отчасти делаются особыми пищеводными железами, частью же, наконец, образуют боковые каналы и принимают на себя всю экскреторную функцию организма.

Таким путем получается впечатление, что одна какая-нибудь система органов у той или иной группы животных становится функционально всесторонней и приспособляется в самых разнообразных направлениях. Интересно, что такую широкую адаптивность в некоторых случаях обнаруживают не системы, которые у данной группы находятся в периоде своего расцвета, но системы, находящиеся, так сказать, на закате своей эволюции. Так, например, имеющаяся у *Protracheata* нефридиальная система подвергается у соседней с первичнотрахеальными группы *Murigora* почти полной редукции. Тем не менее, именно нефридии оказываются у *Protracheata* необычайно пластичными и показывают чрезвычайную склонность к дивергенции функций.

3. **С и н э р г и я.** Под этим термином можно соединить многочисленные случаи такого рода, когда две системы органов, по сути дела не имеющих между собой ничего общего, вступают друг с другом в тесную морфологическую, а также и физиологическую связь. При этом теоретически допустимы две возможности. Либо обе связанных между собой системы сохраняют более или менее полностью свою первоначальную функцию, либо одна из систем испытывает смену функций, теряет свое первоначальное назначение и, если можно так выразиться, «поступает на службу» к другой системе. В первом случае можно говорить о равноценной синергии двух органов, во втором — о подчинении одного органа другому.

Равноценная синергия наблюдается между выделительной и половой системой у тех *Polychaeta*, где половые воронки соединяются с нефридиями, сохраняющими свою снабженную соленоидами ветвь и свою выделительную роль. Гораздо чаще замечается доминирование одного из связанных между собой органов над другим. Так, мы уже видели, что передние нефридии, соединяясь с глоткой, принимают на себя функцию слюнных желез. Соединяющиеся с половыми железами нефридии очень часто совершенно теряют выделительную роль и становятся половыми протоками. Кожные защитные окосте-

нения низших рыб, попадая в ротовую полость, превращаются в зубы, т. е. целиком поступают на службу к пищеварительной системе.

4. **Индукция признаков.** Когда соединившийся с другой системой орган подвергается доминирующему воздействию с ее стороны или когда орган просто испытывает смену функций и начинает выполнять иную роль, чем в первоначальном своем состоянии, то нередко орган приобретает некоторые морфологические признаки той системы, которая над ним доминирует. В таких случаях можно говорить, что происходит индукция признаков доминирующей системы на систему подчиненную.

Прекрасным примером этого рода служат метанефридии многих беспозвоночных, соединившиеся с половой системой и принявшие на себя функцию выведения половых продуктов. Так, у *Saccocirrus* нефридияльные каналы, обслуживающие и половую систему, образуют у обоих полов по вздутию. У самцов это вздутие служит в качестве семенного пузырька, у самок — в качестве семеприемника. Жаберные дуги костистых рыб, находясь в связи с кишечником, принимают иногда (у *Syngnidae*) участие в перемалывании пищи и образуют на себе глоточные зубы. Целом пиявок, превращаясь в кровеносную систему, принимает весь ее облик — каналовидный характер целомических полостей, систему клапанов, сократимые участки, наличие гемоглобина в целомической жидкости. Таких примеров можно было бы привести сколько угодно.

5. **Уподобление.** Это редкое явление иллюстрируется строением средней кишки у *Amblyplana tetracladus* из *Turbellaria Triclada*. У этой формы обе задние ветки кишечника связаны во многих местах широкими отверстиями, а передняя ветвь имеет тенденцию стать парной, ибо она прорезана по продольной срединной линии несколькими следующими друг за другом щелями, принимая вид парного канала с поперечными сообщениями. Таким образом, передняя ветвь кишечника у *Amblyplana tetracladus* уподобляется совокупности обеих задних, давая как бы зеркальное отображение этих последних. Целью этих изменений является, повидимому, достижение симметрии по отношению к поперечной оси тела: предглоточная часть кишки получает, путем ее частичного расщепления, такое же строение, как типично раздвоенная у *Triclada* послеглоточная. В свою очередь, двойная послеглоточная, путем частичного слияния обоих стволов, становится вполне похожей на предглоточную. Другой пример уподобления дают некоторые Trematodes, а именно семейство Heterophyidae. У них вокруг полового отверстия развивается особая половая присоска, подобная по строению двум остальным присоскам, но совершенно отличная от них по функции.

К этой же категории, быть может, следует отнести и устройство прикрепительного аппарата у эктопаразитического сосальщика *Acanthocotyle lobiancoi*. Его личинки обладают на заднем конце тела округлым прикрепительным диском, вроде присоски. При переходе животного во взрослое состояние этот диск дальше не вырастает,

но функционально заменяется развивающимся непосредственно впереди него другим прикрепительным диском аналогичного строения. Этот второй диск является у данного рода несомненным новообразованием.

Некоторое отношение к рассматриваемому явлению имеет, возможно, и строение дополнительных желез полового аппарата жгутоногих (*Mastigoproctus*), которые по своей оригинальной лестничной форме необычайно походят на семенники скорпионов, этих близких родичей жгутоногих.

Вкратце значение разобранного явления можно предположительно формулировать так. Исторически сложившаяся форма строения известных органов некоторых животных может иногда отражаться на форме строения других органов, позднее возникающих у данной группы, которые строятся по типу предсуществующих органов, хотя бы и несколько иного физиологического значения.

6. Влияние образа жизни на различные системы органов. Конечно, в настоящем разделе отмечены лишь главные и наиболее общие изменения образа жизни, влияющие на строение животных. Те изменения организации, которые возникают при более мелких, но более интимных воздействиях окружающей среды, например при переходе к лежащему (на дне водоема), роющему, сверлящему и т. д. образам жизни, разобраны в соответственных частях нашей книги и, без чрезмерного увеличения ее размера, не могут подвергнуться здесь подробному обсуждению. В нижеследующей таблице мы пытаемся в самых общих чертах отобразить результат влияния различных образов жизни на те или иные системы органов у разных групп животных. В качестве, если можно так выразиться, исходного образа жизни нами берется свободный, активно подвижный и протекающий в морской среде. Пресноводная среда оказывает на организацию животных и на их развитие несомненное изменяющее влияние; еще более сильное влияние оказывают сидячий и паразитический образы жизни.

Изменяющее действие образа жизни указано в таблице лишь в самых общих чертах. Так, например, термин «упрощен», «ослаблен» говорит о разных степенях деградации органов вплоть до их атрофии. «Ослабление» мускулатуры надо понимать в целом; ему не противоречит усиленное развитие при этом некоторых определенных мышц, например замыкателей раковины.

Особенно можно заметить явствующее из таблицы петлевидное изгибание кишечника и перемещение органов дыхания к свободному концу тела у сидячих животных. Столь же часто замечается изменение эвагинированной дыхательной системы в инвагинированную и изменение (в различных направлениях) выделительной системы при переходе к наземному образу жизни. На изменение выделительных органов, в зависимости от сухопутного образа жизни, обращалось до сих пор слишком мало внимания. Между тем, среди отмеченных нами семи групп сухопутных животных, четыре обнаруживают такие изменения. Они слабее выражены у *Oligochaeta*, где

имеется лишь тенденция к изменению типичных метанефридиев в плектонефридии и пептонефридии. У всех *Arthropoda* при прочном переходе к наземной жизни метанефридии заменяются мальпигиевыми сосудами. Наконец, у *Vertebrata* переход к сухопутной жизни знаменуется появлением метанефроса. Возможно, что эти модификации экскреторной системы объясняются отчасти изменением функций покровов при переходе от водной к воздушной среде.

Образ жизни	Скелет	Мускулатура и движение	Кишечник	Нервная система
Сидячий				
1. Coelenterata	Развит хорошо	Ослаблены	—	Упрощена
2. Polychaeta	» »	»	—	»
3. Bryozoa	» »	»	Изогнут петлевидно	»
4. Brachiopoda	» »	»	Изогнут петлевидно	»
5. Mollusca	» »	»	Иногда изогнут	»
6. Crustacea	» »	»	—	»
7. Pterobranchia	» »	»	Изогнут петлевидно	»
8. Echinodermata	» »	»	Изогнут петлевидно	»
Сухопутный				
1. Triclada	—	—	—	—
2. Oligochaeta	—	—	—	Упрощена
3. Mollusca	Ослаблен	—	—	—
4. Crustacea	—	—	—	—
5. Arachnoidea	—	—	—	Ослаблена
6. Tracheata	—	—	—	—
7. Vertebrata	—	—	—	—
Паразитический				
1. Trematodes	Отсутствует	—	Упрощен	Упрощена
2. Cestodes	»	—	Атрофиров.	»
3. Acanthocephala	»	—	»	»
4. Nematodes	—	—	Иногда упрощен	»
5. Crustacea	Упрощен	Упрощены	Упрощен	»
6. Arachnoidea	—	—	»	»

7. Зависимость отдельных систем органов от общего плана строения животной группы. В противоположность предыдущему пункту, где совпадение в строении зависит исключительно от внешних условий, в настоящем разделе собраны некоторые данные, указывающие на корреляцию строения органов с внутренними причинами. Лучшим примером может служить влияние на строение различных органов паренхиматозного или полостного типа строения. При рассмотрении выдели-

тельной системы указывалось, что протонефридиальные органы связаны и приспособлены к паренхиматозному плану строения, тогда как метанефридии характеризуют собой полостных животных. В зависимости от этого протонефридии, сохраняющиеся нередко у полостных организмов, имеют тенденцию приближаться по строению к метанефридиям (укорачивание их, утрата ветвистости — *Acanthocephala*, многие *Polychaeta*, *Acrania*). С другой стороны, при пере-

	Дыхательная система	Выделительная система	Половая система	Развитие
1	—	—	—	—
2	Перемещение на передний конец	—	—	—
3	Перемещение на передний конец	—	—	—
4	Перемещение на передний конец	—	—	—
5	—	—	—	—
6	—	—	—	—
7	Перемещение к переднему концу	Утрачена	—	—
8	—	»	—	—
1	—	—	—	Метаморфоз исчез
2	Жабры исчезли	—	Усложнена	Метаморфоза нет
3	Инвагинирована	—	»	Метаморфоза нет
4	»	—	—	—
5	»	Изменена в мальпигиевы сосуды	»	Метаморфоза нет
6	»	Изменена в мальпигиевы сосуды	»	Возник метаморфоз нового типа
7	»	Изменена	»	Метаморфоза нет
1	—	—	—	Гетерогония
2	—	—	—	Сложный метаморфоз
3	—	Упрощена	—	Сложный метаморфоз
4	—	—	—	—
5	Упрощена	—	Упрощена	—
6	»	Упрощена	—	—

ходе полостных животных к паренхиматозному строению их метанефридии приобретают некоторые черты протонефридиев (разветвленный, дендроидный характер у части пиявок, части моллюсков).

Иногда полостной характер животного, и притом первичнополостной, или целомического, безразлично, ведет к выработке на концах протонефридиев, смотрящих в полость тела, особых бьющих жгутиков (некоторые коловратки, некоторые *Polychaeta*).

У целого ряда полостных животных, не имеющих между собой близких родственных связей, развиваются воронкообразные мерцательные органы на стенках полости тела, служащие целям выделения и усиления циркуляции жидкости в полости тела. Таковы мерцательные воронки безногих голотурий, урночки *Sipunculida*, воронки анальных мешков *Echiurida*, «ресничные органы» *Polychaeta*. Быть может, к этой же категории следует отнести и изолированные от метанефридиев воронки пиявок, как, по своему происхождению, целомических животных. Наконец, при рассмотрении половой системы (стр. 419), мы видели, какое громадное влияние на устройство полового аппарата оказывал, повидимому, паренхиматозный или полостной план строения животных групп. Влияние этих планов строения чувствуется во всем процессе эволюции половой системы в животном царстве.

8. Инерция. Еще одним важным моментом, определяющим строение животного, является известный консерватизм создававшихся по тем или иным причинам образований, удерживающихся нередко еще в течение долгого времени после того, как изменение окружающих внешних условий или модификация общего плана строения требуют их перестройки в определенном направлении. Именно это обстоятельство приводит к тому, что разные системы органов сплошь и рядом находятся на разных ступенях сложности строения у одного и того же животного. Идеальный случай требует для типичного целомического животного открытых в полость тела метанефридиев. Между тем, у многих *Polychaeta* еще удерживаются измененные протонефридии. Сидячий образ жизни требует перемещения рта к свободному полюсу и закручивания кишечника. Однако у *Cirriredia* ориентировка прикрепляющейся к субстрату головным концом личинки остается неизменной и рот этих рачков обращен книзу, к грунту. Таких примеров можно бы привести сколько угодно.

Легко видеть, что необычайная пестрота и мозаичность строения различных групп животных базируется именно на разнохарактерных комбинациях факторов, отмеченных нами в заключительных пунктах руководства. Основной план строения, приспособление к окружающим условиям, различная пластичность разных систем органов, инерция — вот те главные действующие силы, скрещивание которых дает в результате картину строения той или иной группы. В свою очередь, основной план строения и инерция суть признаки влияния филогенетических связей, тогда как прочие причины говорят о широкой способности животных к адаптациям, которые в течение процесса эволюции могут многократно и в разных направлениях модифицировать первоначальную организацию любой группы животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ¹

Кожные покровы

- Blochmann F. (1896). Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden.
Федотов Д. (1915). Protomyzostomum polynephris и его отношение к Gorgonocephalus eucnemis. Переправ.
Grassi (1883). I Chaetognati. Fauna u. Fl. d. Golfes von Neapel. Monogr. 5.
Gronkowski K. (1896). Zum feineren Bau der Trematoden. Polnisch. Arch. f. biol. und med. Wiss., Bd. I.
Hamann O. (1885). Beiträge zur Histologie der Echinodermen. II. Die Asteriden. Jena. Hamann. (1890). Monographie der Acanthocephalen. Jena. Zeitschr. Naturwiss., Bd. 25.
Hertwig O. u. R. (1879). Die Aktinien. Jena. Zeitschr. Naturwiss., Bd. 13.
Hertwig R. (1880). Über den Bau der Ctenophoren. Jena.
Hertwig R. (1880). Die Chaetognathen. Jena. Zeitschr. Naturwiss., Bd. 14.
Kaiser (1892). Die Acanthocephalen und ihre Entwicklung. Biblioth. Zoolog., H. 7.
Касьянов Н. (1908). Untersuchungen über das Nervensystem der Alcyonaria. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 90.
Kowalewski M. (1895). Studya helminthologiczne. II. In Krakau.
Lendenfeld R. (1885). The histology and nervous system of the calcareous sponges. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, v. 9.
Ливанов Н. (1905). Acanthobdella peledina. Казань.
Любичев А. (1912). Beiträge zur Histologie der Polychaeten. I. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. 20.
Martini E. (1916). Die Anatomie der Oxyuris curvula. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 116.
Метальников С. (1900). Sipunculus nudus. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 68.
Мечников И. (1886). Embryologische Studien an Medusen. Wien.
Minchin. (1896). Note on the larval and the postlarval development of Leucosolenia variabilis. Proc. Roy. Soc., London, v. 60.
Pierantoni (1906). Sullo sviluppo del Protodrilus e del Saccocirrus. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. 17.
Schneider (1873). Untersuchungen über Plathelminthen. XIV Bericht ober-hess. Ges. Natur- u. Heilkunde.
Schneider C. (1902). Lehrbuch der vergleichenden Histologie. Jena.
Schulze F. (1875). Untersuchungen über den Bau und Entwicklung der Spongien. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 25.
Селенка (1876). Zur Entwicklung der Holothuriern. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 27.
Сомолов И. (1911). Über eine neue Ctenodrilusart und ihre Vermehrung. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 97.
Walter E. (1893). Untersuchungen über den Bau der Trematoden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 56.
Zur Strassen (1904). Anthraconema, eine neue Gattung freilebender Nematoden.

Мышечная система

- Abbott (1907). The Morphology of Coeloplana. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat., Bd. 24.
Бернштейн Т. (1928). Untersuchungen an Flagellaten aus dem Darmkanal der Termiten aus Turkestan. Arch. Protistenk., Bd. 61.
Cognetti de Martini (1926—1927). Sulmiocito e sui movimenti delle Gregarine Monocistidae. Arch. f. Protistenk., Bd. 58.
Dierks (1926). Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Stentor coeruleus. Arch. f. Protistenk., Bd. 54.
Догель В. (1927). Monographie der Familie Ophryoscolecidae. I. Arch. f. Protistenk., Bd. 59.
Касьянов Н. (1908). Untersuchungen über das Nervensystem der Alcyonaria. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 90.
Kofoid C. u. Swezy O. (1919). Studies on the parasites of Termites. III. Univ. of California Public. Zool., Bd. 20.

¹ Списки литературы даются к 1-ой и ко 2-ой частям «Сравнительной анатомии беспозвоночных».

- Lendenfeld R. (1885). The histology and nervous system of the calcareous sponges. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, v. 9.
 Marcus (1934). Über Lophopus crystallinus. Zool. Jahrb., Bd. 58.
 Martini (1912). Studien über Konstanz histologischer Elemente. III. Hydatina senta. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 102.
 Роскин Г. и Левинсон Л. (1929). Die kontraktile und die Skelettelemente der Protozoen I. Arch. f. Protistenk. Bd. 66.
 Заварзин А. (1925). Der Parallelismus der Strukturen als ein Grundprinzip der Morphologie. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 124.
 Шевяков В. (1894). Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 58.
 Шевяков В. (1902). Beiträge zur Kenntnis der Radiolaria — Acanthometrea. Mém. Acad. Sc. Pétersbourg (8), vol. 12.
 Snodgrass R. (1931). Morphology of the Insect Abdomen. I. Smiths. Misc. Coll. vol. 85. No. 6.
 Voss F. (1905). Über den Thorax von Gryllus domesticus mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenkes und dessen Bewegung. 2. Teil. Die Muskulatur. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 78.
 Weber H. (1933). Lehrbuch der Entomologie. Jena.

Скелетная система

- Abel O. (1920). Lehrbuch der Palaeozoologie.
 Anthony (1905). Influence de la fixation pleurothétique sur la morphologie des mollusques acéphales dimyaires. Ann. Sc. Nat. (9), t. I.
 Ambronn H. (1890). Cellulosereaktion bei Arthropoden und Mollusken. Mitt. Zool. Staf. Neapel. Bd. 9.
 Аверинцев С. (1906). Rhizopoda пресных вод. Тр. С.-Петерб. о-ва естествоисп., т. 36, вып. 2.
 Beecher (1891—1892). Development of the Brachiopoda. I and II. Am. J. Sc. (3), vol. 41, vol. 44.
 Bemmelen v. J. (1883). Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoden. Jena. Zeitschr. Naturwiss., Bd. 16.
 Bernard M. (1894). The Head of Galeodes and the Procephaliclobes of Arachnidan Embryos. Zool. Anz., Bd. 16.
 Biedermann W. (1901). Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Jena. Zeitschr. Naturw., Bd. 36.
 Biedermann W. (1902). Über die Bedeutung von Kristallisationsprozessen bei der Bildung der Skelette wirbelloser Tiere, namentlich der Molluskenschalen. Zeitschr. allgem. Physiol., Bd. 1.
 Biedermann W. (1912). Winterstein's Handbuch der vergl. Physiologie. Bd. III, 1. Hälfte.
 Blochmann F. (1892). Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden. Jena.
 Blumrich J. (1891). Das Integument der Chitonen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 52.
 Borgert A. (1891). Über die Dictyochiden, insbesondere über Distephanus speculum. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 51.
 Boutan L. (1899). La cause principale de l'asymétrie des mollusques gastéropodes. Arch. zool. exp. génér. (3), v. 7.
 Bresslau E. (1924). Neues über Tektin. Verh. Deutsch. Zool. Ges., Bd. 29.
 Bresslau E. (1924). Die Ausscheidung von Schutzstoffen bei einzelligen Lebewesen. 54. Ber. Senckenberg. Naturf. Ges.
 Mc Bride (1914). Textbook of Embryology. I. Invertebrates.
 Broch (1927). Grustacea Kükenthal's Handbuch der Zoologie. Bd. 3.
 Burck C. (1909). Zur Kenntnis der Histologie einiger Hornschwämme etc. Dissertation, Heidelberg.
 Bütschli O. (1874). Einiges über das Chitin. Arch. f. Anat. Physiol.
 Bütschli O. (1906). Über die chemische Natur der Skelettsubstanz der Acantharia. Zool. Anzeiger, Bd. 30.
 Bütschli O. (1908). Untersuchungen über organische Kalkgebilde. Abh. Königl. Ges. d. Wissensch. zu Göttingen. N. F. Bd. 6.
 Chun C. (1903). Aus den Tiefen des Weltmeeres. 2. Auflage.
 Dacqué E. (1921). Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere.
 Dendy (1916). On the occurrence of gelatinous spicules and their mode of formation in a new genus of siliceous sponges. Proc. R. Soc. London, v. 89.
 Догель В. (1916). Паразитические простейшие из кишечника термитов. I. Зоолог. вестн., т. 1.
 Догель В. (1922). Cellulose als Bestandteil des Skelettes bei einigen Infusorien. Biol. Zentralbl., Bd. 43.
 Ebner V. (1887). Über den feineren Bau der Skelettteile der Kalkschwämme nebst Bemerkungen über Kalkskelette überhaupt. Sitz. Ber. Wien. Akad., Bd. 95.
 Ehrenberg Chr. (1838). Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Leipzig.
 Ehrenbaum E. (1885). Untersuchung über die Struktur und die Bildung der Schale der Muscheln. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 41.
 Fol (1890). Sur l'anatomie des éponges cornées du genre Hircinia et sur un genre nouveau. C. R. Ac. Sc. Paris, vol 110.
 Fürth O. (1903). Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena.
 Grassi B. (1919). Flagellati viventi nei Termiti. Mem. Accad. Lincei (5), vol. 12.
 Haeckel E. (1862, 1887, 1888). Die Radiolarien. Eine Monographie. I—IV.
 Haeckel E. (1872). Die Kalkschwämme. Berlin.

- Haecker V. (1904). Über die biologische Bedeutung der feineren Strukturen des Radiolarienskelettes. Jena. Zeitschr. Naturw., Bd. 39.
- Haecker V. (1905). Finales und Causales über d. Tripyleenskelett. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 83.
- Haecker V. (1906). Über die Mittel der Formbildung im Radiolarienkörper. Verh. Deutsch. Zool. Ges.
- Harting P. (1872). Recherches de morphologie synthétique sur la production artificielle de quelques formations calcaires organiques. Amsterdam.
- Jørgensen (1905). Protist Plankton of Northern Norwegian Fjords. Bergen's Mus. Skrifter.
- Капуов С. (1911). Untersuchungen über den feineren Bau der Cuticula bei Insekten. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 98.
- Karsten (1905—1906). Das Phytoplankton der deutschen Tiefseeexpedition. Wiss. Ergebn. d. Tiefseeexp., Bd. 2.
- Keller C. (1891). Das Spongium und seine mechanische Leistung im Spongienorganismus. Festschr. f. Kölliker zum 50. Doktorjubiläum.
- Kingsley (1892—1893). The embryology of *Limulus*. Jour. Morphology, v. 7 u. 8.
- Kinoshita (1913). Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Stammesgeschichte der Gorgonarien. Journ. Coll. of Sc. Tokyo, vol. 32.
- Koch G. (1879). Bemerkungen über das Skelett der Korallen. Morphol. Jahrb., Bd. 5.
- Koch G. (1882). Über die Entwicklung des Kalkskeletts von Asteroiden *calycularis*. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. 3.
- Kofoid C. (1909). On Peridinium steini with a note on the nomenclature of the skeleton of the Peridiniidae. Arch. Protistenk. Bd. 16.
- Kölliker A. (1864). Icones histologicae. I—II. Leipzig.
- Kükenthal W. (1925). Handbuch der Zoologie. Coelenterata. Bd. I.
- Lacaze-Duthiers E. (1872). Développement de coralliers. I—II. Arch. Zool. Exp. et génér.
- Lang A. (1891). Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gastropoden. Vierteljahreschr. Naturf. Ges. Zürich. Bd. 36.
- Leydolt (1856). Über die Struktur und Zusammensetzung der Kristalle des prismatischen Kalkhaloids. Sitz. Ber. Wien. Akad., Bd. 19.
- Ливанов Н. (1914). Пограничные образования у Polychaeta. Труды общ. естествоисп. при Казанск. ун-те, т. 46.
- Lohmann H. (1902). Die Coccolithophoridae. Arch. f. Protistenk. Bd. 1.
- Loisel G. (1898). Contribution à l'histophysiologie des éponges. Journ. Anat. et Physiol.
- Loman J. (1903). Vergleichend-anatomische Untersuchungen an chilenischen und anderen Opilioniden. Zool. Jahrb. Suppl. 6. Bd.
- Loppens K. (1921). Influence du milieu sur la composition chimique des zoécies des Bryozoaires marins. Ann. Soc. Zool. Malacol. Bruxelles, v. 51.
- Loppens K. (1921). Note sur la composition chimique et la formation des coquilles chez les mollusques. Ann. Soc. zool. Malacol. Bruxelles, v. 51.
- Loven S. (1873—1875). Etudes sur les Echinoidées. K. Svensk. Vet. Akad. Handling. Bd. 11.
- Ludwig H. (1879). Das Mundskelett der Asterien und Ophiuren. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 32.
- Maas O. (1901). Über Entstehung und Wachstum der Kieselgebilde der Spongien. Sitz. Ber. Bayer. Akad. Wiss., München. Bd. 30.
- March M. (1911). Studies on the Morphogenesis of certain Pelecypoda. I. A Preliminary Note on Variation in *Unio pictorum*, *U. tumidus* and *Anodonta cygnea*. — Mem. Proc. Manchester liter. philos. Soc. v. 55, N 8.
- Меркер Е. (1916). Studien am Skelett der Echinodermen. Zool. Jahrb., Bd. 36.
- Minchin E. (1908). The formation of spicules in the genus *Leucosolenia*. Quart. J. Micr. Sc. (N. S.). Vol. 52.
- Mortensen Th. (1928). Bothriocidarid and the origin of Echinoids. Vidensk. Medd. Dansk. naturh. Foren. Bd. 86.
- Pelseener P. (1891). Sur la dextrosité de certains gastropodes dits «sénéstres». C. R. Ac. Sc. Paris, t. 112.
- Pelseener P. (1921). A propos de la formation et de la composition chimique de la coquille des mollusques. Ann. Soc. Zool. Malacol. Bruxelles, v. 51.
- Penard E. (1910). Etudes sur les Rhizopodes d'eau douce. Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, t. 31.
- Переяславцева С. (1901). Développement embryonnaire des Phrynes. Ann. Sc. nat. (8), t. 13.
- Perrier E. (1892). Sur la morphologie du squelette des étoiles de mer. Mém. Soc. Zool. de France, vol. 115.
- Плотников В. (1904). Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 76.
- Поповский А. (1904). Die Acantharia der Plankton-Expedition. Erg. Plankt. Exp., Bd. 3.
- Rhumbler L. (1891). Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. I. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 52.
- Rhumbler L. (1911). Die Foraminiferen der Plankton-Expedition. I. Erg. d. Plankton-Exp., Bd. 3.
- Robert A. (1898). Sur le développement des troques. C. R. Acad. Sc. Paris, t. 127.
- Robert A. (1902). Recherches sur le développement des troques. Arch. Zool. expér. génér. v. 2.
- Роскин Г. (1925). Über die Axopodien der Heliozoa und die Greifentakel der Ephelotidae. Arch. f. Prot., Bd. 52.
- Rubbel A. (1911). Über Perlen und Perlenbildung bei *Margaritana*. Marburg.
- Schulze P. (1924). Der Nachweis und die Verbreitung des Chitius mit dem Anhang über das komplizierte Verdauungssystem der Ophryoscolociden. Z. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere. Bd. 2.

- Шимневич В. (1893). Sur la structure et sur la signification de l'endosternite des Arachnides. Zool. Anz. No. 425.
- Швейер А. (1909). Zur Kenntnis des Tintinoideweichkörpers nebst einleitenden Worten über die Hülsenstruktur und die Hülsenbildung. Arch. f. Protistenk. Bd. 18.
- Simroth C. (1896—1907). Molluska. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 3, Abt. 2.
- Simroth H. (1898). Über die mögliche oder wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden. Biolog. Zentralbl., Bd. 18.
- Sladen P. (1889). Report on the Asteroidea collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. Challenger, Zool., vol. 30.
- Stempehl W. (1900). Über die Bildungsweise und das Wachstum der Muschel- und Schnecken-schalen. Biolog. Zentralbl.
- Zur Strassen O. (1902). Zur Morphologie des Mundskeletts der Ophiuriden. Zool. Anz., Bd. 24.
- Стрелков А. (1929). Morphologische Studien über oligotrische Infusorien aus dem Darne des Pferdes. I. Arch. f. Protistenk. Bd. 68.
- Tullberg T. (1882). Studien über den feineren Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Kongl. Svensk Vetensk. Selsk. Akad. Handling. (N. F.), Bd. 19.
- Uexküll v. J. (1898). Die Physiologie der Pedicellarien. Zeitschr. Biol., Ser. 2, Bd. 19.
- Vaughan T. (1919). Corals and the formation of coral reefs. Smithsonian. Rep.
- Versluis and Demoll (1922). Das Limulus-Problem. Ergebn. Forschungsgr. d. Zool., vol. 5.
- Wallich G. (1864). On structural variation among the Difflugian Rhizopods. Ann. Mag. Nat. Hist. 35, v. 13.
- Woodland W. (1906). Spicule formation in Alcyonium digitatum. Quart. J. Micr. Sc. (N. S.), v. 49.
- Woodland W. (1906). The development and structure of the spicules in Sycons etc. Quart. J. Micr. Sc. (N. S.), v. 49.
- Woodland W. (1907). The scleroblastic development of the spicules in some Mollusca. Quart. J. Micr. Sc. (N. S.), vol. 51.

Пищеварительная система

- Ankel W. (1936). Prosobranchia in «Die Tierwelt der Nord- und Ostsee», Lief. 29.
- Baltzer (1925). Entwicklung und Geschlechtsbestimmung der Bonellia. Publicaz. Staz. Zool. Napoli, t. 6.
- Bather (1900). Echinodermata в Treatise on Zoology Ray-Lankester.
- Beauchamp P. (1909). Recherches sur les Rotifères. Arch. Zool. exp. et génér. (4), v. 10.
- Berkeley (1923). On the crystalline style as the possible factor in the anaerobic respiration of certain marine mollusks. J. exp. Zool., v. 37.
- Beutler R. (1924). Experimentelle Untersuchungen über die Verdauung bei Hydra. Zeitschr. vergl. Physiol., Bd. 1.
- Biedermann W. (1910). Winterstein's Vergleichende Physiologie. Bd. 2, Erste Hälfte.
- Böhmig (1898). Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemertini. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 64.
- Borg F. (1926). Studies on recent Cyclostomatous Bryozoa. Zool. Bidr. Uppsala, vol. 10.
- Brandes G. (1898). Die Gattung Gastrophylax. Abh. naturforsch. Ges. Halle, Bd. 21.
- Brasil L. (1904). Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annélides polychètes. Arch. Zool. Exp. et gén. (4), t. 2.
- Bruntz L. (1904). Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Arch. Biol., t. 20.
- Bürger O. (1895). Die Nemertinen. Fauna u. Fl. d. Golfes von Neapel. 22. Monographie.
- Carlgren O. (1897). Zur Mesenterientwicklung der Actinien. Oefv. Vet. Akad. Föhr. Stockholm. Bd. 54.
- Chapreaux M. (1893). Sur la nutrition des Echinodermes. Bull. Acad. Roy. Belgique (3), t. 26.
- Chun C. (1880). Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. Fauna und Fl. d. Golfes von Neapel. 1 Monogr.
- Chun C. (1887). Zur Morphologie der Siphonophoren. Zool. Anz. Bd. 10.
- Cohnheim O. (1901). Versuche über Resorption, Verdauung und Stoffwechsel bei den Echinodermen. Zeitschr. physiol. Chemie, Bd. 33.
- Combaul A. (1909). Contribution à l'étude de respiration et de la circulation des Lombriciens. Journ. de l'Anat. et Physiol., v. 45.
- Cuénot (1907). Fonction absorbante et excrétrice du foie des Céphalopodes. Arch. zool. expér. et génér. (4), t. 7.
- Dakin W. (1909). Pecten. Liverpool Mar. Biol. Comm. Memoirs, mem. 17.
- Darbois G. (1899). Sur le rôle physiologique des coecums intestinaux des Aphroditiens. Bull. Soc. Etudes Sc. Nat. Nîmes, vol. 27.
- Darwin C. (1881). The formation of vegetable mould through the action of worms. London.
- Dendy A. (1894). On the flagellated chambers and ova of Halichondria panicea. Quart. J. Micr. Sc., v. 32.
- Дьяконов А. (1913). Об анатомическом и гистологическом строении кишечного канала Amphictels gunneri Sars. Работы Зоол. и зоотом. каб. СПб. ун-та и Мурм. Биол. Ст. Т. 41, вып. 4.
- Ehlers E. (1864—1868). Die Borstenwürmer. Leipzig.
- Eisig H. (1837). Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna und Fl. d. Golfes von Neapel. 16. Monogr.

- Eisig H. (1906). *Ichthyotomus sanguinarius*. Fauna und Fl. d. Golfes v. Neapel, 28 Monogr. Fredericq L. (1878). Sur la digestion des albuminoïdes chez quelques invertébrés. Bull. Acad. Roy. Belgique (sér. 2), vol. 46.
- Gelei J. (1928). Beiträge zur Morphologie, Physiologie und allgemeiner biologischer Bedeutung des Tricladendarms. Zool. Jahrb. Anat., Bd. 50.
- Gemmilla Leiper (1907). Turbellaria of the Scottish National Antarctic Expedition. Trans. R. Soc. Edinburgh, v. 45.
- Giesbrecht (1913). Crustacea in Handbuch d. vergleichenden Anatomie des Wiberlosen (heraus. v. Lang).
- Goetsch W. (1917). Beobachtungen und Versuche an Hydra. Biol. Zentrbl., Bd. 37.
- Graff L. (1882 u. 1889). Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. II. Triclada terricola. Leipzig.
- Greenwood M. (1888). On digestion in Hydra. Journ. of Physiol., vol. 9.
- Harrington A. (1899). Calciferous glands of earth worms. Journ. Morph., vol. 5.
- Heymons (1901). Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica, Bd. 33.
- Hirsch G. (1915). Die Ernährungsphysiologie fleischfressender Gastropoden. I. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. u. Physiol., Bd. 35.
- Hirschler J. (1914). Über Plasmastrukturen (Golgischer Apparat, Mitochondrien u. a.) in den Tunicaten-, Spongien- und Protozoenzellen. Anatom. Anz., Bd. 47.
- Horst van der (1930). Observations on some Enteropneusta. Vidensk. Medd. naturhist. Foren. Vol. 87.
- Jordan H. (1904). Die physiologische Morphologie der Verdauungsorgane bei Aphrodite aculeata. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 78.
- Jordan H. (1907). Die Verdauung bei Actinien. Pflüg. Arch., Bd. 116.
- Jordan H. (1912). Der Magen der höheren Krebse (Malacostraca). Naturwiss. Wochenschr., Bd. 27.
- Иванов А. (1937). Новый эктопаразитический моллюск из рода *Megadenus* Rosen. Доклады Акад. Наук СССР, т. 14, № 7.
- Kästner (1933). Arachnoidea. Kükenthal's Handbuch der Zoologie. Bd. III.
- Kjerschow-Agersborg (1924). The Morphology of the Nudibranchiate Mollusk *Melibe leonina*. Quart. Journ. micr. Sci. (N. S.), vol. 67.
- Ковалевский А. (1897). Etudes biologiques sur les clepsines. Mém. Ac. Imp., St. Pétersbourg (8), t. 5.
- Ковалевский А. (1901). Etudes biologiques sur *Haementeria costata*. Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg (8), t. 11.
- Ковалевский А. (1901). Les Hedyliés. Etude anatomique. Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg (8), vol. 12.
- Lang A. (1884). Die Polycladen des Golfes von Neapel. Fauna u. Fl. d. Golfes v. Neapel. II. Monographie.
- Lehnert G. (1891). Beobachtungen an Landplanarien. Arch. Naturgesch. Jahrg. 57.
- Lendenfeld R. (1889). Experimentelle Untersuchungen über die Physiologie der Spongien. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 48.
- Lesser E. u. Taschenberg E. (1908). Über Fermente des Regenwurmes. Zeitschr. f. Biol., Bd. 50.
- Ливанов Н. (1903—1907). Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 19, 20 u. 19.
- Линн А. (1910). Die Morphologie und Biologie von *Polypodium hydriforme*. Zool. Jahrb. Abt. Morph., Bd. 31.
- Loisel G. (1897). Actions de substances colorantes sur les éponges vivantes. Journ. Anat. et Physiol., v. 34.
- Looss A. (1905). The anatomy and life-history of *Ancylostoma duodenale*. Rec. Egypt. Gov. School, of Med., v. 3.
- Luther A. (1921). Untersuchungen an rhabdocoelen Turbellarien. I. II. Acta Soc. Fauna u. Fl. Fennica. Bd. 48.
- Malaquin A. (1893). Recherches sur les Syllidiens. Mém. Soc. Sc. Arts. Lille.
- Mansur-Bek J. (1934). Über die proteolytischen Enzyme von *Murex anguliferus*. Z. vergl. Physiol., Bd. 20.
- Marcus (1931). Über *Lophopus crystallinus*. Erg. u. Fortschr. d. Zoologie. Bd. 7.
- Marshall W. (1882). Über einige Lebenserscheinungen der Süßwasserpolyphen etc. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 37.
- Martini E. (1908). Zur Anatomie der Gattung *Oxyuris* und zur Systematik der Nematoden. Zool. Anz., Bd. 32.
- Martini E. (1912). Studien über die Konstanz histologischer Elemente. III. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 102.
- Mendel and Bradley (1905). Experimental studies on the physiology of the Molluscs. I, II. Americ. Journ. Phys., v. 13, v. 14.
- Mesnil F. (1901). Recherches sur la digestion intracellulaire et les diastases des Actinies. Ann. Inst. Pasteur, vol. 15.
- Метальников С. (1900). *Sipunculus nudus*. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 68.
- Мечников И. (1878). Über die Verdauungsorgane einiger Süßwasserturbellarien. Zool. Anzeiger, Bd. 1.
- Мечников И. (1880, 1882). Über die intracellulare Verdauung bei Cölenteraten. Zoolog. Anzeiger, Bd. 5.
- Mitra (1901). The crystalline style of *Lamelibranchia*. Q. J. Micr. Sc. N. S., vol. 44.
- Mortensen Th. (1910). *Tjalfiella tristoma* n. g. sp. Vid. Medd. Naturh. Foren. Köbenhavn.
- Nachtwey (1925). Untersuchungen über die Keimbahn, Organogenese und Anatomie von *Asplanchna priodonta*. Zeitschr. wiss. Zoologie. Bd. 126.
- Nauman E. (1924). Untersuchungen über einige gallertführende Tiere des Limnoplanktons. Ark. Zoology, Stockholm, Bd. 16.

- Nelson T. (1918). On the origin, nature and function of the crystalline style of Lamellibranches. Journ. of Morph., v. 31.
- Odhner N. (1919). Studies on the morphology, the taxonomy, and the relations of recent Chamidae. Stockholm. Vet. Akad. Handl., v. 59.
- Павловский Е. (1917). Материалы к сравнительной анатомии и истории развития скорпионов. Петроград.
- Pourbaix N. (1932). Nota sobre la nutrición bacteriana de las esponjas. Not. Res. Inst. Esp. Oceanogr. Madrid, No 64.
- Pourbaix N. (1934). Recherches sur la nutrition des spongiaires. Notes Res. Inst. Esp. Oceanogr. Madrid (2), No. 69.
- Punnett R. (1903). The Enteropneusta. Fauna Geogr. Mald. Laccadiv. Archipel. v. 2.
- Rauther M. (1905). Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und der phylogenetischer Beziehungen der Gordiden. Jena. Zeitschr. Naturw., Bd. 40.
- Rauther M. (1909). Morphologie und Verwandtschaftsbeziehungen der Nematoden. Erg. u. Fortschr. d. Zool., Bd. 1.
- Roaf H. (1910). Contribution to the physiology of marine Invertebrates. Journ. of Physiol., v. 39.
- Robertson M. and Minchin E. (1910). The division of the collar-cells of Clathrina coriacea. Q. J. Micr. Sc., vol. 55.
- Шиммевич В. (1907). Über die Entwicklung von Telyphonus caudatus. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 81.
- Schröder O. (1912). Zur Kenntnis der Buddenbrockia plumatellae. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 102.
- Scriban and Autrum. Hirudinea in Kükentahl's Handbuch der Zoologie. Bd. II.
- Simroth (1896—1907). Mollusca. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 3, Abt. 2.
- Синицын Д. (1905). Материалы по естественной истории трематод. Дистомы рыб и лягушек окрестностей Варшавы. Варшава.
- Синицын Д. (1911). Паренхиматические поколения трематод в моллюсках Черного моря. Зап. Имп. Акад. наук (8), т. 30.
- Sollas W. (1888). Report on the Tetractinellida. Voyage of Challenger, Zool., v. 25.
- Stoppenbrink F. (1905). Der Einfluss herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwasser-Tricladen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 79.
- Сукачев В. (1912). Beiträge zur Anatomie der Hirudineen (Branchellion). Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. 20.
- Щедлаковцев (1903). Материалы по анатомии псевдоскорпионов (Pseudoscorpiones). Уч. Зап. Московск. ун-та, вып. 18.
- Trembley A. (1744). Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce à bras en forme de cornes. Leide.
- Triigt v. (1919). A contribution to the physiology of the fresh-water sponges (Spongillidae). Nederl. Dierk. Ver. Ser. 2, v. 17.
- Усов М. (1885). Polydodium hydriforme. Тр. о-ва естеств. при Казанском ун-те, т. 14.
- Vosmaer u. Pechelharng (1898). Über die Nahrungsaufnahme bei Schwämmen. Arch. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt.
- Westblad (1923). Zur Physiologie der Turbellarien. I. Die Verdauung. 2. Die Exkretion. Lunds Univ. Aarskr. Avd. 2, Bd. 18.
- Wille J. (1915). Untersuchungen über den Bau der Lungenschnecke Stenogyra decollata. Jenaische Zeitschr. Naturw., Bd. 53.
- Willems V. (1894). La structure des palpons de Apolemia uvaria et les phénomènes de l'absorption dans ces organes. Bull. Acad. Belgique (3), T. 27.
- Wilson (1900). The habits and early development of Cerebratulus lacteus. Q. Journ. Micr. Sc., v. 43.
- Willley (1899). Enteropneusta from the South Pacific. Zool. Res. Willey, Cambridge.
- Вильчинский М. (1923). Amblyplana tetracladea, a new species of land Planarians from Central Africa. Bull. Internat. Acad. Polon. Sc., sér. B.

Дыхательная система

- Ait W. (1912). Über das Respirationssystem von Dytiscus marginalis. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 99.
- Bepier H. (1909). Über die Atmung der Oniscoideen. Diss. Greifswald, 1909.
- Bernard H. (1892). An Endeavour to show that the tracheae of the Arthropoda arose from setiparous sacs. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 5.
- Bouhniol J. (1902). Recherches biologiques sur la respiration des Annelides polychètes. Ann. Sc. Natur. (sér. 9), t. 16.
- Mac Bride (1906). Echinodermata. Cambridge Natural History, v. I.
- Cuénot (1891). Etude morphologique sur les Echinides. Arch. de Biol., t. 11.
- Duvernoy et Lereboullet (1841). Essai d'une monographie des organes de respiration de l'ordre des Crustacés isopodes. Ann. Sc. natur. (2), Zool., t. 15.
- Haller B. (1912). Über die Atmungsorgane der Arachnoiden. Arch. mikr. Anat., Bd. 79, I. Abt.
- Heath H. (1904). A new genus and species of Solenogates. Zool. Anz., Bd. 28.
- Henri V. (1903). Observations sur les contractions du siphon intestinal des oursins. Compt. rend. Soc. de Biol., t. 55.
- Hérouard E. (1889). Recherches sur le Holothurides des côtes de France. Arch. zool. exp. et génér. (sér. 2), t. 7.
- Hyde J. (1894). The nervous mechanism of the respiratory movements in Limulus polyphemus. J. Morphol., v. 9.

- Hyde J. (1906). A reflex respiratory centre. Amer. Journ. Physiol., v. 16.
- Joubin (1885). Structure et développement de la branchie de quelques Céphalopodes. Arch. zool. exper. et génér., (2), v. 3.
- Kautzsch G. (1910). Über die Entwicklung von Agelena labyrinthica. II. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat., Bd. 30.
- Kennel J. (1891). Die Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden. Dorpat.
- Kingsley J. (1885). Notes on the embryology of Limulus. Quart. Journ. Micr. Sc. (n. ser.), v. 25.
- Kingsley J. (1893). The embryology of Limulus. Part II. Journ. Morphol., vol. 8.
- Krancher (1881). Der Bau der Stigmen bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 35.
- Lahille (1890). Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. Toulouse.
- MacLeod (1884). Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire chez les Arachnides. Arch. Biol., v. 5.
- Milne-Edwards (1873). Recherches sur l'anatomie des Limules. Ann. Sc. Natur. Zool. (5), v. 17.
- Мончадский А. (1930). Die Stigmalplatten der Culicidenlarven. Zool. Jahrb. Abt. Syst., Bd. 58.
- Мончадский А. (1936). Личинки комаров (сем. Culicidae) СССР и сопредельных стран. Фауна СССР.
- Pauly A. (1877). Über die Wasseratmung der Limnaeiden.
- Heath H. (1904). The morphology of a Solenogastre. Zool. Jahrb. Abt. Morph., Bd. 21.
- Pelissier P. (1894). Recherches sur divers Opisthobranches. Mém. cour. et mém. des savants étrangers publ. p. l'Acad. Roy. Belgique, t. 53.
- Pelissier P. (1897). Sur la morphologie des branchies et des orifices rénaux et génitaux des Chitons. Bull. sc. France et Belgique, t. 31.
- Pelissier P. (1901). Etudes sur les Gastropodes pulmonés. Mém. Ac. sc. Belg., t. 54.
- Perrier E. (1875). Recherches sur l'appareil respiratoire des oursins. Arch. zool. exper. génér., t. 4.
- Plate L. (1897—1899). Zur Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zool. Jahrb. suppl. 4.
- Plateau F. (1882). Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des Insectes. Bull. Ac. Roy. Belgique, t. 3.
- Purcell (1909). Development and origin of the respiratory organs in Araneae. Q. Journ. Micr. Sc., v. 54.
- Pütter (1909). Die Ernährung der Wassertiere. Jena.
- Quatrefages (1848). Mémoire sur la famille des Hermelliens. Ann. sc. nat. (3 ser.) Vol. 10.
- Ray Lankester (1881). «Limulus» an Arachnid. Quart. J. Micr. Sc. (n. ser.), v. 21.
- Ridewood W. (1903). On the structure of the gills of the Lamellibranchia. Philos. Trans., vol. 195 B.
- Saint-Joseph (1887, 1888, 1906). Les Annelides polychètes des côtes de Dinard. Ann. Sc. Natur. (7) t. I, (7) t. 5, (9) t. 3.
- Seeliger (1907). Ascidiæ. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches.
- Semper (1868). Reisen im Archipel der Philippinen. Bd. 2. Die Holothurien.
- Siebold Th. (1875). Über das Anpassungsvermögen der mit Lungen atmenden Süßwasser-mollusken. Sitz. Ber. K. Bayr. Akad. Wiss., Math. — Phys. Kl.
- Соловьев П. (1909). Zum Bau des Verschlussapparates der Stigmen bei den Insekten. Zool. Anz., Bd. 34.
- Соловьев П. (1910). Zur Kenntnis des Baues der Stigmen bei den Insekten. Zool. Anz., Bd. 35.
- Щелкановцев Я. (1903). Материалы по анатомии ложноскопционов (Pseudoscorpiones). Уч. зап. Московск. у-та, вып. 18.
- Uexküll (1892). Physiologische Untersuchungen an Eledone moschata. Zeitschr. Biol., Bd. 28.
- Verhoeff K. (1917). Zur Kenntnis der Entwicklung der Trachealsysteme und der Untergattungen von Porcellio und Tracheoniscus. Berlin. Sitz. Ber. Ges. naturw. Freunde.
- Wernisch W. (1910). Beiträge zur Kenntnis von Craspedosoma simile und des Tracheensystems der Diplopoden. Jenaische Zeitschr. Naturwiss., Bd. 46.
- Wigglesworth V. (1933). The functions of the anal gills of the mosquito larva. Journ. exper. Biol., vol. 10.
- Winterstein (1909). Über die Atmung der Holothurien. Arch. di Fisiologia, v. 7.

Кровеносная система

- Арнольд (1898). Развитие Lineus gesserensis. Тр. СИБ. о-ва ест., т. 28.
- Bather F. (1900). Echinoderma. Ray Lankester's «Treatise on Zoology», p. III.
- Behm W. (1835). Découverte d'une circulation de fluide nutritif dans les pattes de plusieurs insecteshémiptères... Ann. Sc. natur. (2), t. 4.
- Blochmann (1892—1893). Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden. Jena.
- Mc Bride (1896). The development of Asterina gibbosa. Q. Journ. Micr. Sc., v. 38.
- Bürger O. (1897—1907). Nemertini. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 4, Suppl.
- Bütschli O. (1883). Über eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäßapparates eines Teiles der Metazoen. Morphol. Jahrb., Bd. 8.
- Claparède E. (1861). Recherches sur les Annelides... observés dans les Hébrides. Mém. Soc. Phys. H. N. Genève.
- Claparède E. (1873). Recherches sur la structure des Annelides sédentaires. Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, t. 22.
- Coe (1899). On the development of the pilidium of certain Nemertean. Trans. Connect. Acad., v. 10.

- Fauvel P. (1897). Observations sur la circulation des Amphicténiens. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 125.
- Fauvel P. (1897). Recherches sur les Ampharétiens, Annélides, Polychètes sédentaires. Bull. scient. de la Fr. et Belg., t. 30.
- Федотов Д. (1927). Morphologische Studien an Euryalen. Zeitschr. Morph. u. Ökol. Bd. 8.
- Fol (1872). Etudes sur les Appendiculaires du détroit de Messine. Mem. de la Société de Phys. et d'hist. natur. de Genève. T. XXI, 2.
- Fuchs K. (1908). Die Topographie des Blutgefäßsystems der Chaetopoden. Jen. Zeitschr. Naturw. N. F. Bd. 35.
- Гадзикович (1908). К гистологии кровеносной системы у Arachnoidea. Зап. СПб. Акад. Наук (8), т. 22.
- Giesbrecht W. (1913). Crustacea. Lang's Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. Bd. 4.
- Гаескел Е. (1866). Generale Morphologie der Organismen. Berlin.
- Гаманн О. u. Ludwig H. (1899—1901). Echinodermen. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 2, Abt. III.
- Гартманн. Mitteilungen über Appendicularien.
- Heider C. (1879). Die Gattung Lernanthropus. Arb. aus Zool. Inst. Wien. Bd. 2.
- Heller C. (1874). Untersuchungen über die Tunicaten des adriatischen Meeres. Sitz. Ber. Wien. Akad. Wiss. math.-naturw. Kl., Bd. 34.
- Нертвиг О. u. R. (1881). Die Cölomtheorie. Jena. Zeitschr. Naturw., Bd. 15.
- Johnson L. (1896). Über den Blutumlauf bei Piscicola und Callobdella. Festschr. Lilljeborg.
- Joubin (1886). Recherches sur l'anatomie des Brachiopodes inarticulés. Arch. zool. exp. et gén. (2), t. 4.
- Knoll Ph. (1893). Über die Herztätigkeit bei einigen Evertebraten und deren Beeinflussung durch die Temperatur. Sitz. Ber. math.-naturw. Kl. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 102.
- Ковалевский А. (1897). Etudes biologiques sur les Clepsines. Зап. имп. Ак. Наук (8), т. 5.
- Kupffer C. (1884). Blutbereitende Organe bei den Blutegein. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 14.
- Lang A. (1903). Beiträge zu einer Trophocoeltheorie. Jena. Zeitschr. Naturw., Bd. 38.
- Леонтович А. (1911). Über eine neue physiologische Untersuchungsmethode zum Studium der Blutzirkulation der Wirbellosen und einige Resultate derselben bei Ranatra u. Palaemon. Zeitschr. f. all. Physiol., Bd. 12.
- Ливанов Н. (1905). Acanthobdella peledina. Казань.
- Ливанов Н. (1910). Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen. IV. Zur Anatomie des Blutgefäßsystems. Биол. журн., т. 1.
- Ludwig H. (1878). Beiträge zur Anatomie der Asteriden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 30.
- Ludwig (1881). Entwicklungsgeschichte der Asterina gibbosa. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 36.
- Malacrin A. (1893). Recherches sur les Syllidiens. Mém. Soc. d. Sc. Lille.
- Мейер Э. (1890). Die Abstammung der Anneliden (Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms). Biol. Zentralbl., Bd. 10.
- Мейер Э. (1901). Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. 14.
- Milne-Edwards M. A. (1873). Recherches sur l'anatomie des limules. Ann. d. Sc. nat. (5), t. 17.
- Nussbaum u. Oхнер (1913). Die Embryonalentwicklung des Lineus ruber. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 107.
- Ока А. (1894). Beiträge zur Anatomie von Clepsine. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 58.
- Ока А. (1902). Über das Gefäßsystem der Hirudineen. Annot. Zool. Japon., v. 4.
- Павловский Е. (1917). Материалы к сравнительной анатомии и развитию скорпионов. Петроград.
- Perrier E. (1875). Recherches sur l'appareil circulatoire des Oursins. Arch. d. zool. exp. et gén. (1), t. 4.
- Pierantonio U. (1908). Protodrilus. Fauna u. Fl. d. Golfes von Neapel. 31. Monogr.
- Prouh O. H. (1837). Recherches sur le Dorocidaris papillata et quelques autres Echinides de la Méditerranée. Arch. zool. exp. et gén. (2), v. 5.
- Roule (1884). Recherches sur les ascidiens simples des côtes de Provence. Ann. Mus. d'Hist. nat. de Marseille, v. 2.
- Заленский В. (1907). Über die Anatomie der Archianneliden. Зап. СПб. Акад. Наук, т. 19.
- Заленский В. (1912). Entwicklung der Nemertine im Inneren des Pilidium. Зап. СПб. Акад. Наук, т. 30.
- Заленский В. (1912). Развитие Prozorhynchus viviparus. Зап. СПб. Акад. Наук, т. 30.
- Заленский В. (1906). Zur Kenntnis des Gefäßsystems der Piscicola. Zool. Anz., Bd. 31.
- Заленский В. (1915). Исследования по морфологии и систематике Hirudinea. I. Организация Ichthyobdellidae. Петроград.
- Schäppi Th. (1894). Das Chloragogen von Ophelia radiata. Jena. Zeitschr. Naturw., Bd. 28.
- Шимкевич В. (1885). Etudes sur le developpement des araignées. Arch. biol., t. 6.
- Щепотьев А. (1907). Pterobranchia. С.-Петербург.
- Theel (1882—1886). Report on the Holothurioida. Challenger Rep., v. 4, v. 14.
- Tiedemann Fr. (1816). Anatomie der Röhren-Holothurie, des pomeranzfarbigen Seesterns und des Steinigels. Landshut.
- Тимофеев С. (1923). К морфологии Polychaeta. III. Кровеносная система. Раб. професс. и доц. Иркутского у-та, вып. 5.
- Wien (1835). Om zirkulations och digestions-organen hos Annelider. Svensk. Akad. Handling, vol. 24.

Выделительная система

- Ashworth J. (1903). The anatomy of *Arenicola assiimitis*. Q. J. Micr. Sc. (?), v. 46.
- Baltzer F. (1925). Untersuchungen über die Entwicklung und Geschlechtsbestimmung der *Bonellia*. Pubblicazioni Stazione zool. Napoli. T. 6, p. 223.
- Beddard F. E. (1895). A monograph of the order Oligochaeta. Oxford.
- Beddard F. E. (1902). A note upon the gonad ducts and nephridia of earthworms of the genus *Eudrilus*. Proc. of the Zool. Soc. of London, vol. 2, p. 89.
- Bédet M. (1888). Sur l'Agalma clausi. Rec. Zool. Suisse, t. 5, p. 73.
- Benhaim W. (1891). The nephridium of *Lumbricus* and its blood-supply; with remarks on the nephridia in other Chaetopoda. Q. Journ. Micr. Sc. (2), v. 32.
- Bergold A. (1910). Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues der Süßwasserstracoden. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 30, p. 1.
- Böhmig L. (1898). Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemertinen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 64, p. 479.
- Bonnet A. (1906). Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des Ixodidés. Ann. Univ. Lyon, (2), Fasc. 20.
- Börner C. (1904—1906). Beiträge zur Morphologie der Arthropoden. I. Ein Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen. Zoologica. H. 42.
- Bordas L. (1907). Considérations générales sur le tube digestif des scorpions. Bull. soc. zool. France, t. 32, p. 167.
- Bruntz L. (1903). Sur la présence de reins labiaux et d'un organe phagocytaire chez les Diplopedes. Compt. rend. Acad. Sc., Paris, v. 136.
- Bruntz L. (1903). Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Arch. de Biol., t. 20, p. 217.
- Bruntz L. (1903). Excrétion et phagocytose chez les onychophores. Bull. Soc. scient. Nancy (ser. 3), t. 4, fasc. 2.
- Bruntz L. (1904). Contribution à l'étude de l'excrétion chez les arthropodes. Arch. de Biol., t. 20, p. 217.
- Bruntz L. (1907). Etudes sur les organes lymphoïdes, phagocytaires et excréteurs des crustacés supérieurs. Arch. de zool. exp. et gén. (ser. 4), t. 7, p. 1.
- Bugge G. (1902). Zur Kenntnis des Exkretionsgefäßsystems der Cestoden und Trematoden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat., Bd. 16, p. 177.
- Burian R. (1921). Die Exkretion. Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie. Bd. II.
- Buxton B. (1913). Coxal glands of the Arachnids. Zool. Jahrb., Bd. 14, Suppl.
- Buxton (1913—1917). Notes on the anatomy of Arachnids. The coxal glands of the Arachnids. The ganglia of the Arachnids. Journ. Morph. Philadelphia, v. XXIX.
- Быховский В. Е. (1907). Онтогенез и филогенетические взаимоотношения плоских паразитических червей. Изв. Акад. Наук СССР. Сер. биол. № 4.
- Chun C. 1880. Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 1. Monogr.
- Claus C. (1881). Beiträge zur Kenntnis der Geryonopsiden und Eucopidenentwicklung. Arb. a. d. zool. Inst. Wien. Bd. 4, p. 1.
- Claus C. (1888). Über den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. 8, p. 1.
- Cort W. (1917). Homologies of the excretory system of the forked-tailed cercariae. Journ. Parasit., v. 4.
- Cotte J. (1903). Contribution à l'étude de la nutrition chez les spongiaires. Bull. sc. de la France et de la Belgique, t. 38, p. 420.
- Cuénot L. (1891). Etudes morphologiques sur les échinodermes. Arch. de biol., t. 11, p. 313.
- Cuénot L. (1894). Sur le fonctionnement du rein des helix. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 119.
- Cuénot L. (1897). Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des invertébrés. Arch. d'Anat. microsc., t. I, p. 153.
- Cuénot L. (1899). L'excrétion chez les mollusques. Arch., Biol., t. 16.
- Cuénot L. (1901). Etudes physiologiques sur les astéries. Arch. de zool. expér. (ser. 3), t. 9, p. 233.
- Cuénot L. (1902). Organes agglutinants et organes citiophagocytaires. Arch. de zool. expér. (ser. 3), t. 10, p. 79.
- Durham H. E. (1891). On wandering cells in echinoderms, etc., more especially with regard to excretory functions. Quart. Journ. of micr. Sc. (ser. 2), vol. 33, p. 81.
- Eisig H. (1887). Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora d. Golfes von Neapel, 16 Monographie.
- Evens R. (1902). *Eoperipatus butleri* (n. sp.). Q. Journ. Micr. Sc., vol. 45.
- Fage L. (1906). Recherches sur les organes segmentaires des annélides polychètes. Ann. des sc. nat. (zool.), t. 3, p. 261.
- Faust E. (1932). The excretory system as a method of classification of digenetic trematodes. Quart. Rev. Biol., vol. 7.
- Fauvel P. (1897). Recherches sur les ampharétiens. Bull. scient. de la France et de la Belgique, t. 30, p. 277.
- Федотов Д. М. (1915). Protomyzostomum polynephris и его отношение к *Gorgonocephalus eucnemis*. Петроград.
- Филиппенко Ю. А. (1906). Anatomische Studien über *Collembola*. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 85.
- Филиппенко Ю. А. (1908). Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. 2. Über die Kopfdrüsen der Thysanuren. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 91, p. 93.
- Fürth O. (1900). Über den Stoffwechsel der Cephalopoden. Zeitschr. physiol. Chem., Bd. 31.
- Fürth O. (1903). Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena.
- Gast R. (1900). Beiträge zur Kenntnis von *Apsilus vorax*. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 67, p. 167-

- Giard A. (1877). Sur une fonction nouvelle des glandes génitales des Oursins. Compt. rend. de l'Acad. des Sc., t. 85, p. 858.
- Goodrich E. S. (1897, 1898, 1900). On the nephridia of the polychaeta. Part I, II and III. Quart. Journ. of micr. Sc. (ser. 2), vol. 40, 41 and 43.
- Haller V. (1885). Beiträge zur Kenntnis der Niere der Prosobranchier. Morphol. Jahrb., Bd. 11.
- Hann O. (1887). Beitrag zur Histologie der Echinodermen. Heft 3. Anatomie und Histologie der Echiniden und der Spongien. Jena.
- Heathcote (1886). The early development of *Julus terrestris*. Quart. Journ. micr. sc., vol. 26.
- Hein W. (1904). Beiträge zur Kenntnis von *Amphilina foliacea*. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 76, p. 400.
- Hlava S. (1904). Beiträge zur Kenntnis der Rädertiere. I. Ueber *Conochiloides natans*. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 80.
- Heumons (1901). Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica, 33.
- Исаев В. (1911). К анатомии *Polyxenus (Lophoproctus) lucidus*. Тр. Петерб. о-ва ест., т. 40.
- Исаев В. (1914). К эмбриологии *Glomeris*. Тр. Петерб. о-ва ест., т. 45.
- Kaiser J. E. (1893). Die Acanthoscephalen und ihre Entwicklung. Biblioth. zool. H. 7.
- Kingsley (1893). The embryology of *Limulus*. Journ. Morph., vol. 8.
- Ковалевский А. О. (1889). Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Zentralbl., Bd. 9, p. 33.
- Ковалевский А. О. (1889). Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Zbl. Bd. 9.
- Ковалевский А. О. (1894). Etude expérimentale sur les glandes lymphatiques des invertébrés. Изв. Акад. наук, Петербург (сер. 2), т. 4, стр. 237.
- Ковалевский А. О. (1897). Une nouvelle glande lymphatique chez le scorpion d'Europe. Зап. Акад. наук, Петербург (сер. 8), т. 5.
- Ласточкин Д. (1914). К анатомии и физиологии синаптид (*Synaptidae*). Тр. Петерб. о-ва ест., т. 45.
- Letellier A. (1887). Etude de la fonction urinaire chez les mollusques acéphales. Arch. zool. exp. et gén. (2), T. 5 bis.
- Лигнау Н. (1911). Über die Entwicklung des *Polydesmus abchasicus*. Zool. Anz., Bd. 37.
- Marchal P. (1892). Recherches anatomiques et physiologiques sur l'appareil excréteur des crustacés décapodes. Arch. de zool. expér. et gén. (ser. 2), t. 10, p. 57.
- Maerzmann A. T. (1894). On the nutritive and excretory processes in Porifera. Ann. Mag. of nat. Hist. (ser. 6), vol. 13, p. 485.
- Meisenheimer T. (1910). Die Exkretionsorgane der wirbellosen Tiere. Erg. u. Fortschr. d. Zool.
- Мейер А. Э. (1913). Das Renogenitalsystem von *Puncturella noachina*. Biol. Zentralbl., Bd. 33.
- Meyer A. (1930). Vergleichende Untersuchung der Segmentalorgane von Tomopteriden des Mittelmeeres, ein Nachweis eines Substitutionsprozesses. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 136.
- Michaelsen W. (1888). Beiträge zur Kenntnis der deutschen Enchyträiden-Fauna. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 31.
- Молчанов Л. А. (1908). Beitrag zur Morphologie und Physiologie der Priapuliden. Изв. Акад. наук, Петербург (сер. 6), т. 2, стр. 957.
- Naef A. (1912). Ряд сражек. Zool. Anz., Bd. 40.
- Nierstrasz H. F. (1908). Die Amphineuren. I. Die Solenogastren. Ergebnisse und Fortschritte d. Zool., Bd. 1.
- Odhner N. (1912). Morphologische und phylogenetische Untersuchungen über die Nephridien der Lamellibranchier. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 100.
- Ortmann W. (1908). Zur Embryonalentwicklung des Leberegels. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat., Bd. 26.
- Павловский Е. П. (1917). Материалы к сравнительной анатомии и истории развития скорпионов. Петроград.
- Patten W. and Hazen A. (1900). The development of the coxal glands, branchial cartilages and genital ducts of *Limulus polyphemus*. Journ. morph., v. 16.
- Pelsseneer P. (1893). Les appareils excréteurs et reproducteurs des Elysia. Zool. Anz., Jahrg. 16.
- Pelsseneer P. (1896). Les reins, les glandes génitales et leurs conduits dans les mollusques. Zool. Anz. Jahrg. 19.
- Pelsseneer P. (1898—1899). Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les mollusques archaïques. Mém. couron. Acad. R. Belg., t. 37.
- Picton L. J. (1898). On the heart-body and coelomic fluid of certain Polychaeta. Quart. Journ. of micr. Sc. (ser. 2), vol. 41, p. 263.
- Pierantoni U. (1908). Protodrilus. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 31. Monogr. Plate L. (1901). Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zool. Jahrb., Suppl. 4, Bd. 5.
- Plateau F. (1874). Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les insectes. Mém. Acad. Roy. Belg. (2), t. 41.
- Pratt E. M. (1902). The mesogloccel cells of *Acyonium*. Zool. Anz., Bd. 25, p. 545.
- Pratt E. M. (1905). The digestive organs of the *Acyonaria* and their relation to the mesogloccel cell plexus. Quart. Journ. of microsc. Sc., vol. 49, p. 327.
- Ray Lankester E. (1882). On the skeleto-trophic tissues and coxal glands of *Limulus*, *Scorpio* and *Mygale*. Quart. Journ. micr. Sc. (N. S.), vol. 24, p. 129; Proc. Roy. Soc., No. 221.
- Римский-Корсаков М. П. (1895). *Polyzonium germanicum*. Тр. Петерб. о-ва ест., т. 25.
- Rosa D. (1906). Sui nefridi con sbocco intestinale comune dell'*Allophora antipae*. Arch. zool., v. 3, p. 73.

- Russo A. (1900). Sulla funzione renale dell'organo genitale delle oloturie. Ricerche di Anat. norm. della R. Univ. di Roma, vol. 8, p. 83.
- Задецкий В. (1883). Etude sur le développement des annélides. I partie. 5. Terebella meckelii. Arch. de biol., t. 4, p. 221.
- Schneider K. C. (1902). Lehrbuch der vergleichenden Histologie. Jena.
- Schultz E. (1895). Über den Process der Exkretion bei Holothuriern. Biol. Zentralbl., Bd. 15, p. 390.
- Semper C. (1867). Reisen im Archipel der Philippinen. Teil 2. Wiss. Resultate. Bd. I. Holothuriern. Leipzig.
- Sewell R. (1922). Cercariae indicae. Ind. Journ. Med. Res., vol. 10, Suppl.
- Shepherd J. (1899). On the structure of the vibratile tags or flame cells in Rotifera. Proc. of the Roy. Soc. of Victoria (ser. 2), vol. 11, p. 130.
- Siriodot P. (1858). Recherches sur les sécrétions chez les insectes. Ann. Sci. nat. (4), t. 10, p. 251.
- Spengel J. W. (1879). Die Eibildung, die Entwicklung und das Männchen der Bonellia. Mitt. d. zool. Stat. Neapel. Bd. I, p. 357.
- Щепотьев А. (1908). Das Exkretionssystem der Echinorhynchen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 26, p. 293.
- Sturany R. (1890). Die Coxaldrüsen der Arachnoiden. Arb. aus d. zool. Inst. d. Univ. Wien, t. 9, p. 129.
- Суслов (1906). О фагоцитозе, экскреторных органах и сердце некоторых насекомых (Pterygota). Тр. Петерб. о-ва ест., т. 35.
- Szidat U. (1932). Digranocercaria brachycerca, der Typ einer neuen Gruppe gabelschwänziger Cercarien. Zool. Anz., Bd. 98.
- Veidovsky F. (1892). Zur Entwicklungsgeschichte des Nephridialapparates von Megacolides australis. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 40, p. 552.
- Vejdovsky F. (1901). Zur Morphologie der Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 69, p. 378.
- Venezian A. (1904). Valore morfologico e fisiologico dei tubi Malpighiani. Redia, Giorn. di Entom., vol. 2, p. 177.
- Vesichelli N. (1906). Contribuzioni allo studio della Phylliroë 2cephala. Mitt. zool. Stat. zu Neapel. Bd. 13.
- Weber H. (1933). Lehrbuch der Entomologie. Jena.
- Wernitsch W. (1909). Beiträge zur Kenntnis von Craspedosoma simile und des Tracheensystems der Diplopoden. Jena. Zeitschr. Naturw., Bd. 46.
- Willém V. (1894). La structure des palpons de Apolemia uvaria. Bull. de l'Ac. Roy. de Belgique (ser. 3), t. 17.
- Willém V. (1899). Observations sur l'excrétion chez l'Arénicole. Trav. de la Stat. zool. de Wimereux, t. 7, p. 555.
- Wirén A. (1907). Macellicephal violacea nebst Bemerkungen über deren Anatomie. Zool. Studien. Tullberg, Uppsala.

Нервная система

- Alten v. (1910). Zur Phylogenie der Hymenopterengehirnes. Jena. Zeitschr. Naturw. Bd. 46.
- Amaudrut (1898). La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les mollusques gastéropodes. Ann. Sc. naturelles zool. (8), vol. 7.
- André (1910). Zur Morphologie des Nervensystems von Polystomum integerrimum. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 95.
- Apathy (1897). Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. 12.
- Becher (1910). Beiträge zur Morphologie und Systematik der Paractinopoden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat., Bd. 29.
- Beier M. (1927). Vergleichende Untersuchungen über das Zentralnervensystem der Coleopterenlarven. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 130.
- Беклемышев В. (1915). О паразитных турбелляриях Мурманского моря. I. Acoela. Тр. Петрогр. о-ва ест., т. 43.
- Беклемышев В. (1916). Sur les turbellériés parasites de la côte Mourmanne. II. Rhabdocoela. Тр. Петрогр. о-ва ест., т. 55.
- Blumrich (1891). Das Integument der Chitonon. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 52.
- Boehmig (1883). Beiträge zur Kenntnis des Zentralnervensystems einiger pulmonaten Gasteropoden. Leipzig.
- Börner (1920). Die Gliedmassen der Arthropoden. Lang's Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. Bd. 4.
- Boutan (1899). La cause principale de l'asymétrie des mollusques gastéropodes. Arch. zool. exp. et gén. (3), t. 7.
- Bozler (1927). Untersuchungen über das Nervensystem der Coelenteraten. Zeitschr. f. Zellforsch., Bd. 5.
- Brandes (1892). Das Nervensystem der als Nematelminthen zusammengefassten Wurmtypen. Abhandl. naturf. Ges. Halle. Bd. 21.
- Brüel (1915, 1924). Nervensystem der Heteropoden. Zool. Anz., Bd. 55 u. 59.
- Brüel (1921). Artumbildungs- und Variabilitätsstudien am Nervensystem von Firoloida kowalevskyi. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Biol., Bd. 38.
- Bürger (1895). Die Nemertinen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes v. Neapel, 22. Monogr.
- Bütschli (1874). Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Nematoden. Arch. mikr. Anat., Bd. 10.

- Bütschli O. (1886). Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden u. s. w. *Morphol. Jahrb.*, Bd. 12.
- Chun (1879). Das Nervensystem und die Muskulatur der Rippenquallen. Abt. Senckenberg. Ges., Bd. II.
- Claparède (1881). Etudes anatomiques sur les annélides. *Mém. Soc. Genève*, vol. 16.
- Claus (1886). Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. *Arb. zool. Inst., Wiener Univ.*, Bd. 6.
- Cohn (1897). Zur Kenntnis der Nerven in den Proglottiden einiger Tänien. *Zool. Anz.*, Bd. 20.
- Cohn (1907). Die Orientierung der Cestoden. *Zool. Anz.*, Bd. 32.
- Cleave van (1914). Studies on cell-constancy in the genus Eorhynchus. *Journ. of Morph.*, v. 25.
- Cleave van (1923). A key to the genera of Acanthocephala. *Trans. Amer. micr. Soc.*, v. 42.
- Дейнена Д. (1908). Das Nervensystem von Ascaris. *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. 89.
- Distaso (1904). Sul sistema nervoso di *Oscanius membranaceus* e *Pleurobranchaea meckeli*. *Anat. Anz.*, Bd. 25.
- Доредь В. (1913). Материалы по истории развития Pantopoda. С. Петербург.
- Dreyer (1910). Über das Blutgefäß, und Nervensystem der Aeolididae und Tritoniidae. *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. 96.
- Ehlers (1868). Die Borstenwürmer. Leipzig.
- Eisig (1887). Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel. 16. Monogr.
- Förster (1914). Über die Leuchtorgane und das Nervensystem von *Pholas dactylus*. Leipzig.
- Frisch (1914—1930). Ряд статей по зрению, обонянию и вкусу у пчел в *Zool. Jahrb. Abt. Zool.*, Bd. 35, 37, 38.
- Gewerzhagen (1913). Das Nervensystem von *Cristatella mucedo*. *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. 107.
- Goldschmidt (1908—1910). Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *Ascaris megaloccephala*. I u. II. *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. 90 u. 92. III—Festschr. zum 60. Geburtstag R. Hertwigs. Bd. 3.
- Goedrich (1912). Nerilla an Archiannelid. *Quart. J. Micr. Sc.*, Vol. 57.
- Graff (1904). Marine Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas. I. Einleitung und Accela. *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. 78.
- Greaf (1877). Untersuchungen über die Alciopiden. *Nota Acta Acad. Leopoldino-Carolinae Akad. d. Naturf.*, Bd. 39.
- Greaf (1879). Die Echiuren (*Gephyrea armata*). *Nova Acta Leopold.—Carol. Akad. Naturf.*, Bd. 41.
- Groselj (1909). Untersuchungen über das Nervensystem der Actinien. *Arb. Zool. Inst. Wiener Univ.*, Bd. 17.
- Guibert (1899). Les origines du système nerveux dans les Gastropodes. *Bull. Soc. Zool. France*, vol. 24.
- Gustafson (1930). Anatomische Studien über die Polychäten-Familien Amphinomidae und Euphrosynidae. *Zool. Bidr. Uppsala*. Vol. 12.
- Hachlov (1910). Die Sensillen und die Entstehung der Augen bei *Hirudo medicinalis*. *Zool. Jahrb. Abt. f. Anat.*, Bd. 29.
- Hadzi (1909). Über das Nervensystem von Hydra. *Journ. Exp. Zool.*, vol. 31.
- Hamaker (1898). The nervous system of *Nereis virens*. *Bull. Mus. Compt. Zool.*, Vol. 32.
- Haman (1895). Die Nematheimathen. Jena.
- Hammarsten (1915). Zur Entwicklung von *Halicryptus spinulosus*. *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. 112.
- Hanström B. (1928). Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. Berlin.
- Hanström B. (1929). Zur vergleichenden Anatomie des Zentralnervensystems der Opisthobranchier. *Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol.*, Bd. 16.
- Hanström B. (1930). Weitere Beiträge zur Kenntnis des Gehirns und der Sinnesorgane der Polychäten. *Zeitschr. f. Morph. Ökol.*, Bd. 13.
- Hanström B. (1935). Bemerkungen über das Gehirn und die Sinnesorgane der Onychophoren. *Lunds Univ. Arskr. N. F.*, Avd. 2, Bd. 31.
- Hatschek (1878). Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. *Arb. zool. Inst. Wiener Univ.*, Bd. 1.
- Hatschek (1888—1891). Lehrbuch der Zoologie.
- Havet (1901). Contribution à l'étude du système nerveux des actinies. *Cellule*, vol. 18.
- Heath (1904). The habits of a few Solenogastres. *Zool. Anz.*, Bd. 27.
- Heider (1927). Vom Nervensystem der Ctenophoren. *Zeitschr. f. Morphol. Ökol.*, Bd. 9.
- Hempelman (1906). Zur Morphologie von *Polygordius lacteus* und *Polygordius triestinus*. *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. 84.
- Hertwig O. u. R. (1880). Die Actinien. *Jena. Zeitschr. Naturwiss.*, Bd. 13, 14.
- Hescheler K. (1900). Mollusken. Lang's Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen Jena. Bd. III.
- Hesse R. (1896—1902). Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. I—VIII. *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. 61, 62, 63, 65, 68, 70, 72.
- Heymons (1901). Die Entwicklungsgeichte der Scolopender. *Zoologica*. Bd. 33.
- Hirschfelder (1910). Beiträge zur Histologie der Rädertiere. *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. 96.
- Hlava (1905). Beiträge zur Kenntnis der Rädertiere. I. *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. 80.
- Hoffmann, Opisthobranchia. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 3.
- Hofsten (1918). Anatomie, Histologie und systematische Stellung von *Otoplana intermedia*. *Zool. Bidr. Uppsala*, Bd. 7.
- Holmgren (1916). Zur vergleichenden Anatomie des Gehirnes von Polychäten, Onychophoren u. s. w. *K. Svenska Vetensk. Akad. Handling.* Bd. 56.
- Hubrecht (1880). Zur Anatomie und Physiologie des Nervensystems der Nemertinen. *Verh. Akad. Amsterdam*. Teil 20.

- Janowski (1905). Über die Polygordiuslarve des Hafens von Triest. Abt. Zool. Inst. Wien, Bd. 15.
- Jhering v. (1877). Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig.
- Jickeli (1883). Der Bau der Hydroidpolypen. Morph. Jahrb., Bd. 8.
- Jonescu (1909). Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jena. Zeitschr. Naturw., Bd. 45.
- Jordan (1904, 1908). Über die reflexarme Tiere. Zeitschr. allgem. Physiol.
- Izuka A. (1908). On the breeding habits and development of Nereis japonica. Annot. Zool. Japon., vol. 6.
- Kaiser (1892). Die Acanthocephalen und ihre Entwicklung. Bibl. Zool. H. 7.
- Касьянов (1908). Untersuchungen über das Nervensystem der Alcyonaria. Z. wiss. Zool., Bd. 90.
- Kleinenberg (1886). Die Entstehung des Annelides aus der Larve von Lopadorhynchus. Z. wiss. Zool., Bd. 44.
- Kofoid and Watson (1910). On the orientation of Gyrocotyle and of the Cestodostrobila. 7-th Intern. Zool. Congress, Boston.
- Kunze (1921). Zur Topographie und Histologie des Zentralnervensystems von Helix pomatia. Z. wiss. Zool., Bd. 118.
- Lang (1880). Über das Nervensystem der Trematoden. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. 2.
- Lang (1884). Die Polycladen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 11. Monogr.
- Langdon (1900). The sense-organs of Nereis virens. Journ. comp. Neurology, vol. 10.
- Leydig (1866). Die riesigen Nervenröhren im Bauchmark der Ringelwürmer. Zool. Anz., Bd. 9.
- Ливанов (1904). Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen. II. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 20.
- Ливанов (1906). Acanthobdella peledina. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 22.
- Лянко (1900). Über den Bau der Augen bei den Hydromedusen. Зап. ЦИО. А. Н. (8), т. 8.
- Marcus (1934). Über Lophopus crystallinus. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 58.
- Martini (1912). Studien über Konstanz histologischer Elemente. III. Hydatina senta. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 102.
- Martini (1916). Die Anatomie der Oxyuris curvula. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 116.
- Meyer (1887). Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. 8.
- Meyer (1901). Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. 14.
- Minich (1921—1931). Ряд срарей в Journ. Exp. Zool., vol. 33, 35, 36, 60.
- Naef (1911, 1913, 1924). Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. Ergebn. Fortsch. Zool., Bd. 3 u. 6.
- Nagel (1894). Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibl. Zool., H. 18.
- Newport (1843). On the structure, relations and development of the nervous and circulatory system of Myriapoda and macrourus Arachnida. Philos. Transact. Roy. Soc., London.
- Niemiec (1888). Untersuchungen über das Nervensystem der Cestoden. Arb. Zool. Inst. Wiener Univ., Bd. 7.
- Nierstrass (1910). Amphineuren. Ergebn. Fortsch. Zool., Bd. 2.
- Орлов Ю. (1924). Die Innervation des Darmes der Insekten (Larven von Lamellicorniern). Z. wiss. Zool., Bd. 122.
- Орлов Ю. (1925). Die Innervation des Darmes des Flusskrebse. Z. mikr. anat. Forsch., Bd. 4.
- Parker (1910). The reactions of sponges with a consideration of the origin of the nervous system. J. exp. Zool., vol. 8.
- Pelssener (1892). Lesystème streptoneure des Hétéropodes. C. R. Ac. Sc., Paris, vol. 114.
- Plate (1895). Die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 9.
- Police (1903). Sul sistema nervoso stomatogastrice dello scorpione. Archivio Zool., vol. 1.
- Poll (1903). Über phaeochrome Zellen im Zentralnervensystem des Blutegels. Verh. physiol. Ges., Berlin.
- Pruvot (1885). Recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux des annélides Polychètes. Arch. Zool. exp. gén. (2), vol. 3.
- Quatrefages (1850). Etudes sur les types inférieurs de l'embranchement des annélés. Mémoire sur le système nerveux des Annélides. Ann. Sc. Natur., (3), vol. 4, 5.
- Racovitza (1896). Le lobe céphalique et l'encéphale des annélides polychètes. Arch. Zool. exp. gén. (3), vol. 4.
- Rathvon (1888). Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 46.
- Rauther (1906). Beiträge zur Kenntnis von Mermis albicans mit besonderer Berücksichtigung des Hautnervensystems. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 23.
- Rau-Lankster (1881). Observations and reflexions on the appendages and on the nervous system of Apus cancriformis. Q. J. Micr. Sc., vol. 21.
- Reisinger (1925). Untersuchungen am Nervensystem der Bothrioplana. Zeitschr. f. Morph. Okol., Bd. 5.
- Rohert (1902). Recherches sur le développement des Troques. Arch. Zool. exp. et gén., t. 2.
- Заврагин (1924). Histologische Studien über Insekten. V, VI, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 122.
- Schneider (1890). Histologie von Hydra fusca mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydroidpolypen. Arch. mikr. Anat., Bd. 35.
- Шевяков В. (1889). Beiträge zur Kenntnis des Acalephnauges. Morpholog. Jahrb., Bd. 15.
- Шимкевич В. (1908). Ueber die Beziehungen zwischen den Bilateralia und den Radiata. Biol. Centralbl., Bd. 28.
- Schenk (1903). Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren. Zool. Jahrb. Abt. Morph., Bd. 17.

- Scriban u. Autrum (1932). Hirudinea. Kükenthal's Handb. Zool., Bd. 2.
- Snodgrass (1938). Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. Smithsonian Misc. Coll., vol. 97, No. 6.
- Spittstösser (1912). Morphologie des Nervensystems von Anodonta cellensis, Marburg.
- Stempell (1912). Über das sogenannte sympatische Nervensystem der Muscheln. Festschr. Ges. Münster, 1912.
- Storch (1912). Zur vergleichenden Anatomie der Polychaeten. Verh. Zool.-botan. Ges., Wien, Bd. 62.
- Tesch (1914). Das Nervensystem der Heteropoden.
- Thiele (1895). Über Verwandtschaftsbeziehungen der Amphineuren. Biol. Zentralbl., Bd. 15.
- Тимофеев (1910). Е морфологии Eunice harassii в Marphysa sanguinea. Уч. Зап. Казан. у-ра, т. 77.
- Tower (1900). The nervous system in the cestode *Moniezia expansa*. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 13.
- Uexküll v. (1903). Der biologische Bauplan von *Sipunculus nudus*. Zeitschr. f. Biol., Bd. 44.
- Veidovsky (1884). System und Morphologie der Oligochaeten. Prag.
- Wheeler W. (1910). Ants, their structure, development and behaviour. New York.
- Whitman (1892). The metamerism of Clepsine. Festschr. Leuckarts. Leipzig.
- Wolff (1904). Das Nervensystem der polypoiden Hydrozoa und Scyphozoa. Z. allgem. Physiol., Bd. 3.
- Woltereck (1904). Wurmkopf, Wurmumpf und Trochophora. Zool. Anz., Bd. 28.
- Woltereck (1905). Zur Kopffrage der Anneliden. Verh. deutsch. zool. Ges., Bd. 15.
- Zelinka (1886, 1888). Studien über die Rädertiere. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 44 u. 47.
- Zur Strassen (1904). Anthraconema, eine neue Gattung freilebender Nematoden.

Органы чувств

- Apathy S. (1902). Die drei verschiedenen Formen von Lichtzellen bei Hirudineen. Verh. V. Internat. Zool. Congress, Berlin.
- André J. (1910). Die Augen von *Polystomum integerrimum*. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 95.
- Bäcker (1902). Die Augen einiger Gastropoden. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 14.
- Baur (1864). Beiträge zur Naturgeschichte von *Synapta digitata*. Nov. Acta Acad. Leopold.-Carol., Bd. 31.
- Beer Th. (1897). Die Akkommodation des Cephalopodenauges. Pflüg. Arch., Bd. 67.
- Beer (1899). II. Versuche an Crustaceen (*Penaeus membranaceus*). Pflüg. Arch., Bd. 74.
- Beer Th. (1901). Über primitive Sehorgane. Wien. kl. Wochenschr., No. 12—13.
- Berlese (1909, 1912). Gli insetti. I—II. Milano.
- Berninger J. (1911). Ueber die Einwirkung des Hungers auf Planarien. Zool. Jahrb. Abt. All. Zool. u. Physiol., Bd. 30.
- Bertkau (1886). Die Augen der Spinnen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27.
- Best (1911). Die Sehleistung des Facettenauges. Arch. f. Augenheilk., Bd. 68.
- Blumrich J. (1891). Das Integument der Chitonen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 52.
- Blumenthal H. (1935). Untersuchungen über das Tarsalorgan der Spinnen. Zeitschr. f. Morph. u. Ökol., Bd. 29.
- Bolles Lee (1883). Bemerkungen über den feineren Bau der Chordotonalorgane. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 23.
- Bozler E. (1926). Experimentelle Untersuchungen über die Stirn- und Seitenaugen der Insekten. Zeitschr. vergl. Physiol., Bd. 3.
- Bürger O. (1897—1905). Die Nemertinen. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Suppl. Bd. IV.
- Bürger O. (1895). Die Nemertinen des Golfes von Neapel. Fauna und Fl. d. Golfes v. Neapel. 22. Monogr.
- Buddenbrock (1915). Die Statocysten von Pecten, ihre Histologie und Physiologie. Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. u. Phys., Bd. 35.
- Buddenbrock W. (1919). Die vermutliche Lösung der Halteren-Frage. Pflüg. Arch., Bd. 175.
- Carrière (1885). Die Sehorgane der Tiere vergleichend anatomisch dargestellt. München und Leipzig.
- Chun C. (1895). Atlantis. Bibl. Zoolog., H. 19.
- Chun C. (1903). Über Leuchtorgane und Augen der Tiefseecephalopoden. Verh. Deutsch. Zool. Ges.
- Claus C. (1891). Die Halocypriden des Atlantischen Ozeans und Mittelmeeres. Wien.
- Dahl F. (1883, 1920). Über die Hörhaare bei den Arachnoideen. Die Sinneshaare der Spinnentiere. Zool. Anz., Bd. 6, Bd. 51.
- Dakin W. (1909). Pecten. Liverpool Mar. Biol. Comm. Mem., mem. 17.
- Delage Y. (1887). Sur une fonction nouvelle des statocystes comme organes d'orientation locomotrice. Arch. zool. exp. et gén. (sér. 2), v. 5.
- Дембовский (1912). Über den Bau der Augen von *Ocyropa ceratophthalma*. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 36.
- Demoll R. (1909). Die Augen von *Alciopoe cantrainii*. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 27.
- Demoll R. (1914). Die Augen von *Limulus*. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 38.
- Demoll u. Scheuring (1911). Zool. Jahrb., Abt. Zool. u. Phys., Bd. 31.
- Diétrich W. (1909). Die Facettenaugen der Dipteren. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 92.
- Doflein F. (1904). Brachyura. Erg. Deutsch. Tiefsee Exp., Bd. 6.
- Doflein F. (1910). Lebensgewohnheiten und Anpassungen der decapoden Krebsen. Festschr. zum 60. Geburtstag von R. Hertwig.
- Douglas R. (1912). Zur Frage der systematischen Stellung von *Limnocoelium sowerbyi*. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 102.

- Eltringham (1919). Butterfly Vision. Trans. Ent. Soc. London.
- Exner S. (1891). Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien.
- Fauvel (1902). Les otocystes des annélides Polychètes. C. R. Ac. Sc. Paris., t. 135.
- Frisch K. (1914). Der Farbensinn und Formensinn der Biene. Zool. Jahrb., Bd. 35.
- Frisch K. (1924). Sinnesphysiologie der Wassertiere. Verh. Deutsch. Zool. Ges., Vers. 29.
- Fröhlich (1904). Studien über die Statocysten wirbelloser Tiere. 2. Versuche an Krebsen. Pflüg. Arch., Bd. 106.
- Grabner V. (1875). Die tympanalen Sinnesorgane der Orthopteren. Deutsche K. K. Akad. Wiss., Wien.
- Grabner (1882). Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. Arch. mikr. Anat., Bd. 20 u. 21.
- Grabner (1884). Vergleichende Grundversuche über die Wirkung und die Aufnahmestellen chemischer Reize bei den Tieren. Biol. Zbl.
- Gracoff K. (1879). Über die Alciopiden des Mittelmeeres und insbesondere des Golfs von Neapel. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. 1.
- Greenacher H. (1879). Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen.
- Greenacher H. (1886, 1888). Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I u. II. Abt. naturf. Ges. zu Halle, Bd. 16 u. 17.
- Hachlow L. (1910). Die Sensillen und die Entstehung der Augen bei *Hirudo medicinalis*. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 30.
- Hamlyn-Harris R. (1903). Die Statocysten der Cephalopoden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat., Bd. 18.
- Hatschek (1888—1891). Lehrbuch der Zoologie.
- Hanström B. (1934). Bemerkungen über das Komplexauge der Scutiggeriden. Lunds Univ. Årskriften. N.-F. Afd. 2, Bd. 30.
- Hanström B. (1935). Bemerkungen über das Gehirn und die Sinnesorgane der Onychophoren. Lunds Univ. Årskr. N.-F. Afd. 2, Bd. 46.
- Hertwig O. u. R. (1878). Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig.
- Hess (1902). Vorkommen von Scharlach bei Cephalopoden. Zbl. f. Physiol., Bd. 16.
- Hess (1909). Die Akkomodation der Cephalopoden. Arch. f. Augenheilk., Bd. 64, Ergänzungsheft.
- Hess (1910). Neue Untersuchungen über das Lichtsinn der wirbelloser Tiere. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 136.
- Hesse R. (1896). Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 67.
- Hesse R. (1897). Die Sehorgane der Hirudineen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 62.
- Hesse R. (1897). Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 62.
- Hesse R. (1899). Untersuchungen über die Lichtempfindung bei niederen Tieren. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 65.
- Hesse R. (1901). Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VIII. Arthropoda Augen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 70.
- Hesse R. (1903). Über die Retina des Gastropodenauges. Verh. Deutsch. Zool. Ges., Jahrg. 12.
- Hesse R. (1908). Das Sehen der niederen Tiere. Jena.
- Holt and Tattersall (1905). Schizopodous Crustacea from the North-East Atlantic Slope. Depart. Agricult. a. techn. Instructions for Ireland Fisheries Branch. Sci. Investigations. 1902—1903, No. 4, Dublin.
- Ильин П. (1900). Das Gehörbläschen als Gleichgewichtsorgan bei den Pterotracheidae. Zbl. f. Physiol., Bd. 13.
- Kaiser (1892). Die Acanthocephalen und ihre Entwicklung. Biblioth. Zool. H. 7.
- Kirschhoffer O. (1910). Die Entwicklung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von *Dermastes vulpinus* F. Arch. f. Naturg., Bd. 76.
- Kolbe (1893). Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin.
- Kölliker (1844). Über das Gehörorgan der Mollusken. Friepers Neue Notizen.
- Kreidl (1893). Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes. 2. Versuche an Krebsen. Sitzber. K. K. Akad. Wissensch. Math.-nat. Kl. 3. Abt., Bd. 101.
- Kupfer (1872). Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. mikr. Anat., Bd. 8.
- Kupfer M. (1916). Sehorgane am Mantelrande der Pectenarten. Jena.
- Lang A. (1880). Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. II. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. 2.
- Lang A. (1884). Die Polycladen des Golfs von Neapel. Fauna u. Fl. d. Golfs von Neapel. 11. Monogr.
- Langdon (1900). The sense-organs of *Nereis virens*. Journ. Comp. Neur. Granville. Vol. 10.
- Leinemann (1904). Über die Zahl der Facetten in den zusammengesetzten Augen der Coleopteren. Dissertation.
- Light (1930). Photoreceptors in *Mya arenaria* with special reference to their distribution, structure and function. Journ. Morph. and Physiol., v. 49.
- Link E. (1908). Über das Stirnauge der Orthopteren. Verh. Deutscher Zool. Ges., 18. Versammlung.
- Линко А. (1903). Über den Bau der Augen bei den Rhizomedusen. Записки СПб. Акад. Наук (8), т. 8, № 3.
- Ливанов Н. (1903). Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 19.
- Luther W. (1930). Versuche über die Chaemorezeption der Brachyuren. Zeitschr. vergl. Physiol., Bd. 12.
- Mayer W. (1906). Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane bei Rhynchobdelliden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 81.

- Mell R. (1922). Biologie und Systematik der chinesischen Sphingiden. Berlin.
- Merton H. (1907). Über die Retina von Nautilus und einiger dibranchiaten Cephalopoden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 79.
- Michael A. (1887—1888). British Oribatidae. The Ray Soc. London.
- Müller J. (1826). Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes.
- Nagel W. (1892). Die niederen Sinne der Insekten. Tübingen.
- Nagel W. (1894). Ein Beitrag zur Kenntnis des Lichtsinnes augenloser Tiere. Biol. Zbl., Bd. 14.
- Nagel (1894). Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibl. Zool., Bd. 7.
- Новиков М. (1905). Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 79.
- Новиков М. (1907). Über die Sinnesorgane der Placophoren. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 88.
- Palmgren P. (1936). Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Trichobothrien bei Tegenaria derhami. Acta Zool. Fennica. Bd. 19.
- Parker G. (1897). Photomechanical changes in the retinal pigment cells of Palaemonetes. Bull. Mus. Compt. Zool. Harvard Coll.
- Patten (1886). Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. 6.
- Педашевко Д. (1899). Эмбриональное развитие и метаморфоз. Lernaea branchialis. Тр. Петерб. о-ва ест., т. 26.
- Рекхам (1894). The Sense of sight in Spiders with some observations on the color sense. Trans. Wisconsin Acad. Sc., v. 10.
- Phillips E. (1905). Structure and development of the compound eye of the Honey Bee. Proc. Acad. N. Sci. Philadelphia, vol. 57.
- Prentiss (1901). The oocyst of Decapod Crustacea. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard, v. 36.
- Pütter A. Organologie des Auges. Gräfe-Samisch. Handb. ges. Augenheilk.
- Radl E. (1905). Über das Gehör der Insekten. Biol. Zentralbl., Bd., 25.
- Rath von (1888). Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 46.
- Rawitz (1888). Der Mantelrand der Acephalen. Jenaische Zeitschr., Naturwiss., Bd. 22.
- Rawitz (1891). Zur Physiologie der Cephalopodenretina. Arch. f. Anat. u. Physiol., Phys. Abt.
- Regan J. (1901). Das tympanale Sinnesorgan von Thamnotrizon apterus ♂ als Gehörapparat experimentell nachgewiesen. Sitzber. k. k. Akad. Wien., 3 Abt., Bd. 117.
- Regan J. (1912). Experimentelle Untersuchungen über das Gehör von Liogryllus campestris. Zool. Anz., Bd. 40.
- Римский-Корсаков М. (1910). Zur Biologie der Süßwassernemertine Stichostemma gracense. Biol. Zbl., Bd. 30.
- Sarasin C. u. P. (1887). Die Augen und das Integument der Diademiten. Erg. Forsch. in Ceylon in den Jahren 1885—1886, Bd. I.
- Заварзин А. (1912). Histologische Studien über Insekten. II. Das sensible Nervensystem der Aeschnalarven. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 100.
- Заварзин А. (1913). Гистологическое исследование чувствительной нервной системы и оптических ганглиев у насекомых. С. Петербург.
- Заварзин А. (1924). Zur Morphologie der Nervenzentren. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 122.
- Заварзин А. (1925). Der Parallelismus der Strukturen als ein Grundprinzip der Morphologie. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 124.
- Schenk (1903). Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 17.
- Scheuring (1913—1914). Die Augen der Arachnoiden. I u. II. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 33 u. 37.
- Шевяков В. (1889). Beiträge zur Kenntnis des Acalephenauges. Morphol. Jahrb., Bd., 15.
- Schmidt W. (1912). Untersuchungen über die Statocysten unserer einheimischer Schnecken. Jena. Zeitschr. Naturw., Bd. 48.
- Schön (1911). Bau und Entwicklung der tibialen Chordotonalorgane bei der Honigbiene und bei Ameisen. Zool. Jahrb. Anat., Bd. 31.
- Schreiner K. (1896). Die Augen bei Pecten und Lima. Bergens Mus. Årb. No. 1.
- Schwabe J. (1906). Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Zoologica, Bd. 20.
- Seeliger (1895). Tunicaten. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches.
- Зеленский В. (1915). Исследования по морфологии и систематике Hirudinea. I. Организация Ichthyobdellidae. Петербург.
- Shirley A. (1890). On Phymosoma varians. Q. Journ. Micr. Sc. (2), vol. 31.
- Sig Thor (1931). Einführung in das Studium der Acarinen in Die Tierwelt Deutschlands Theil 22.
- Станчинский (1908). Über den Bau der Rückenaugen und die Histologie der Rückenregion der Oncidien. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 90.
- Steiner (1887). Sur la fonction des canaux semicirculaires. C. R. Acad. Sc. Paris, t. 104.
- Strohm K. (1910). Die zusammengesetzten Augen der Männchen von Xenos rossii. Zool. Anz., Bd. 36.
- Тоннер Fr. (1933). Über Chemorezeptoren in der Kiemenhöhle des Flusskrebse. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., Bd. 20.
- Чакотин С. (1908). Die Statocyste der Heteropoden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 90.
- Ulrich W. (1930). Die Strepsipterenmännchen als Insekten mit Halteren an Stelle der Vorderflügel. Zeitschr. f. Morph. u. Ökol., Bd. 17.
- Vejdovsky (1895). Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 60.
- Verduyns u. Demoll (1922). Das Limulus-Problem. Erg. u. Fortsch. Zool., Bd. 5.
- Варнер В. (1888). Les poils nommés auditifs chez les araignées. Bull. Soc. Imp. d. Naturalistes de Moscou. (n. s.), vol. 2.
- Weber H. (1933). Lehrbuch der Entomologie. Jena.
- Wenke (1908). Die Augen von Apus productus. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 91.

- Wexer E. u. Bray (1933). A new method for the study of hearing in insects. Journ. cellul. a. comparat. Physiol., v. 4.
- Whitman C. (1889). Some new facts about the Hirudinea. Journ. of Morphol., v. 2.
- Whitman C. (1893). A sketch of the structure and development of the eye of Clepsine. Zool. Jahrb., Bd. 6.
- Widmann C. (1908). Über den feineren Bau der Augen einiger Spinnen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 90.
- Zeller E. (1871). Untersuchung über die Entwicklung und den Bau des Polystomum integerrimum. Zeitschr. Wiss. Zool., Bd. 22.
- Zeller E. (1876). Weiterer Beitrag zur Kenntnis von Polystomum integerrimum. Zeitschr. Wiss. Zool., Bd. 27.
- Zimmerer C. (1898). Die Facettenaugen der Ephemeropteren. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 63.

Половая система

- Allman G. (1875). On the structure and development of Myriothela. Arch. Zool. exp., v. 5.
- Brunpft (1900). Reproduction des hirudines. Mém. Soc. Zool. France, t. 13.
- Baltzer (1925). Untersuchungen über die Entwicklung und Geschlechtsbestimmung der Bonellia. Publ. Staz. Zool. Napoli, vol. 6.
- Bresslau (1928). Turbellaria. Kükenthal's Handbuch der Zoologie. Bd. II.
- Dendy A. (1915). Gametogenesis of Grantia compressa. Quart. Journ. Micr. Sc., vol. 60.
- Eisig (1887). Die Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna u. Fl. d. Golfes von Neapel, 16. Monogr.
- Fuhrmann (1929). Trematodes. Kükenthal's Handbuch der Zoologie. Bd. II.
- Goto (1893). Der Laurersche Canal und die Scheide. Zentralbl. Bakt. Parasitenk. Bd. 14.
- Hescheler K. (1900). Mollusca. Lang's vergleichende Anatomie der Wirbellosen. 2. Auflage. Bd. 3, Lief. 1.
- Hempelmann E. (1914). Zur Naturgeschichte von Nereis dumerilii. Zoologica, Bd. 25.
- Иванов А. (1933). Ein neues endoparasitisches Mollusk Paedophoropus dicoelobius n. g. n. sp. Zool. Anz., Bd. 104.
- Иванов А. (1937). Die Organisation und die Lebensweise des parasitischen Mollusks Paedophoropus dicoelobius. Acta Zool., Bd. 18.
- Kästner (1933). Arachnoidea. Kükenthal's Handbuch der Zoologie.
- Кевинг (1912). On the pairing of Pseudoscorpions. Proc. Zool. Soc., London.
- Комати Т. (1922). Studies on two aberrant Ctenophores, Coeloplana and Gastrodes. Kyoto.
- Looss A. (1893). Ist der Laurersche Kanal der Trematoden eine Vagina? Zentralbl. f. Bakt. u. Parasitenk., Bd. 13.
- Michaelsen W. (1928). Oligochaeta. Kükenthal's Handbuch der Zoologie. Bd. 2.
- Ochner T. (1905). Die Trematoden des Arktischen Gebietes. Fauna Arctica, Bd. 4.
- Scribn. und Autrum (1934). Hirudinea. Kükenthal's Handbuch der Zoologie. Bd. 2.
- Шванвич В. (1917). Наблюдения над самкой и рудиментарным самцом Entocolax ludwigi Voigt. Зоологический вестник, т. 2.
- Спичаков (1912). Lymata seticaudata. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 100.
- Steinböck O. u. Reisinger E. (1925). Zur Turbellarienfauna des Wörthersees. Carinthia, Bd. 114—115.
- Whitney D. (1907—1912). Determination of sex in Hydatina senta. Journ. Zool. Philadelphia, Vol. 5, 6, 12. Biol. Bull. Woods. Hole.
- Wilhelmi (1913). Platodes in Lang's vergleichende Anatomie der Wirbellosen. Bd. III.

Полость тела

- Doncaster L. (1902). On the development of Sagitta. Quart. J. Micr. Sc., v. 46.
- Фаусер В. (1900) VIII. Was ist das Coelom? Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. 14.
- Федотов Д. (1915). Протомезостомум полунерпн и его отношение к Gorgonocephalus eucnemis. Петроград.
- Федотов Д. (1926). Die Morphologie der Euryalae. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 127.
- Федотов Д. (1927). Morphologische Studien an Euryalae. Zeitschr. Morph. Ökol., Bd. 8.
- Федотов Д. (1939). О субстигмных вторичной полости тела у офиур. Зоол. журн., т. 18.
- Gerould I. (1906). The development of Phascolosoma. Zoolog. Jahrb. Abt. Morph., Bd. 23.
- Goedrich E. (1895). On the coelom, genital ducts and nephridia. Quart. J. Micr. Sc., v. 37.
- Herdtwig O. u. R. (1881). Die Coelomtheorie. Jena. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 15.
- Kleinberger N. (1886). Die Entstehung der Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 44.
- Krumbach Th. (1937). Vermes Oligomera b. Kükenthal's Handbuch der Zoologie. Bd. III. Lief. 10.
- Lang A. (1903). Beiträge zu einer Trophocoeltheorie. Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. 38.
- MacBride E. (1909). The formation of the layers in Amphioxus. Quart. J. Micr. Sc., v. 51.
- Prouho H. (1892). Contribution à l'histoire des Bryozoaires. Arch. Zool. exp. et gén. (2), t. 10.
- Seeliger (1907). Ascidien в Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs.

**АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ
ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ВИДОВ И РОДОВ**

Звездочкой отмечены названия объектов, изображенных на рисунках

- A**
Acanthia — 72
Acanthobdella — 45, 47, 328, 434
Acanthocotyle — 462
Acanthocephalus — 312 *
Acantholeberis — 342
Acanthopleura — 85, * 196, 196 *
Acera — 377
Aceros inconspicuus — 168
Achoerus ferox 291
Acmaea — 90, 93, 378
Acrocinus longimanus — 361
Actaeon — 96, 97, 99, 372, 374, 377, 378
Actias selene — 160
Actinocrinus verneuillianus — 443
Acyclus — 314
Aechmalotus pyrula — 18
Aega — 218
Aeginopsis — 248, 249
Aeolidia pellucida — 138 *
Aequorea — 247
Aeschna — 84, 159 *, 216, 369 *
Agalma — 230 *
Agelena — 351
Aglaura — 245, 248
Agrion — 207, 208 *, 241, 369 *
Agrion puella — 358
Agriodrilus — 322
Agriolimax — 372, 417
Alciope cantrainii — 39, 176, 243
Alcyonidium albidum — 332 *, 443
Alcyonium — 283 *
Allolobophora — 180
Allopauropus — 408
Allurus — 180
Alona temicandis — 342, 342 *
Amblycorypha — 271
Amblyplana tetracladus — 462
Ammotrypane — 38
Ampelisca — 218 *, 219, 260, 260 *
Amphicor — 177, 317
Amphictena — 38
Amphilina — 21
Amphiglene — 176, 252
Amphinome — 150
Amphioxus — 44, 155, 177, 458
Amphiporus — 25
Amphiporus bioculatus — 173
Amphiporus polyommatus — 173
Amphistomum conicum — 21
Amphitretus — 194
Amphitrite rubra — 316 *
Amphiura squamata — 444 *
Ampullaria — 142, 373
Anapta — 385
Ancyclus fluviafilis — 374 *
Andrena — 359
Ankylostoma — 27, 28, 29 *, 29
Anodonta — 103, 103 *
Anonymus — 14, 169, 289, 291
Antedon — 386
Anthura — 260, 260 *
Anuraea — 406
Anurida maritima — 363 *
Apatura — 358
Aphanostoma — 289
Aphrodite — 39, 134 *, 135, 432, 450
Apis — 74, 78, 78 *, 216
Aplysia — 97, 98, 377
Aplysiella — 98
Aporrhais — 187, 188
Apandes — 157 *
Apus — 55, 55 *, 202, 213, 215
Apus productus — 203
Araneus diadematus — 153 *
Area — 195, 201, 257, 380, 380 *
Arenicola — 35, 150
Arenicola cristata — 253
Arenicola ecaudata — 253
Arenicola grubei — 253
Arenicola marina — 252, 253 *, 431 *
Argiopa — 345
Argonauta — 105, 382, 384, 384 *
Argytus — 74
Argyroneta — 231
Arion — 187, 377
Artemia — 60, 203
Ascaris — 27, 27 *, 28, 29, 30, 125, 308,
 429

- Asellus — 336
 Aspergillum — 379
 Aspidocephalus — 310 *
 Asplanchna — 314
 Asterias — 385 *
 Asterias glacialis — 236
 Astropecten aurantiacus — 236 *
 Astropecten mülleri — 236 *
 Atlanta — 95, 96, 96 *
 Atractonema — 27, 28, 29 *, 29, 309, 309 *
 Attus — 231
 Aulastomum — 47
 Aurelia — 164, 165, 166, 168, 171, 242, 248, 282 *
 Auricula — 100
 Autolytus cornutus — 321, 321 *
 Autolytus longiferiens — 321
 Autolytus pictus — 321
 Autolytus prolifer — 321
 Avicula — 144
 Axinus — 142
- B**
 Baicalaretia — 289
 Bathynomus — 218, 343 *
 Balanoglossus kowalevskyi — 447
 Bathysciadium — 372, 378
 Benthodes — 446
 Bentoteuthis — 191
 Beroë — 12
 Bibio — 360
 Birgus — 157, 158 *
 Blastophaga — 359 *, 360
 Blatta — 74, 216
 Bolinopsis — 284 *
 Bolbosoma balaenae — 372 *
 Bombus — 74
 Bombyx mori — 218, 362
 Bonellia — 48, 330, 330 *, 331, 415, 423
 Boninia mirabilis — 293
 Boreonymphon — 352
 Bothrioplana semperi — 16 *
 Botryllus — 391
 Bougainvillea — 164
 Branchellion — 45, 182, 184, 328
 Branchiomma — 136 *, 137, 177, 178, 178 *, 195, 196, 201
 Branchipus — 157 *, 213, 213 *, 219 *, 219
 Bresslaulla — 287 *, 290
 Bryaxis haemastica — 223
 Buddenbrockia — 30
 Bugula sabatieri — 333 *
 Bulla — 96, 97, 98
 Bulla hydatis — 97 *
 Bulla striata — 97
 Bythotrephes — 220
- C**
 Callianira — 250 *
 Calliphora — 162
 Callobdella lophii — 328 *, 329
 Callochiton rubicundus — 85
 Calopteryx virgo — 358
 Cambarus — 339, 340 *
 Campanularia — 7
 Campanulopsis — 8
 Capillaria — 311
 Capitella capitata — 317
 Carabus — 130, 216, 403
 Carcinus — 61 *, 157
 Cardium — 102, 144, 200, 243, 244, 379
 Carinaria — 95, 96, 96 *, 187, 188, 188 *
 Carinaria mediterranea — 188 *
 Carinella — 23, 24, 152, 153
 Carinina — 24 *, 24
 Carinoma — 24, 25
 Carmarina — 246, 247 *, 248
 Caryocercinus ornatus — 442
 Cassida — 74
 Cassidaria — 162
 Catenula — 251
 Cavolinia — 374
 Cephalothrix — 24 *, 24
 Ceratocephale — 41
 Ceratophyllus canis — 206
 Ceratopogon — 204, 205 *, 211
 Cercaria zostera — 301 *
 Cercyra — 403
 Cerianthus — 409, 410
 Cerebratulus — 25
 Cerithium — 162
 Cetonia — 74
 Chaetoderma — 85, 86, 370, 370 *, 371
 Chaetopterus — 154 *, 177, 195
 Chama — 104
 Charybdea — 164, 167, 167 *, 243, 248
 Chaelysoma — 143
 Chernes — 346, 349, 404
 Chernes cyrneus — 349, 349 *
 Childia groenlandica — 291, 293 *
 Chilina — 99, 99 *, 100
 Chimaera — 23
 Chirocephalus bairdi — 341 *
 Chironomus — 74, 204, 211, 264
 Chiroteuthis — 156, 192
 Chiton — 128 *
 Chiton viviparus — 371
 Chlorohydra — 279, 279 *, 280
 Chone — 177, 253
 Choristes — 142
 Chrysomela — 74
 Chrysops — 74
 Cicada — 206, 215
 Cicada plebeja — 206
 Cieindela — 74, 225
 Cidaria bilineata — 72
 Cimbex — 204
 Cladonema — 7, 166
 Clava — 143
 Clavellina rissoana — 449
 Clepsine — 182

- Clepsine bioculata* — 183, 184
Clepsine sexoculata — 182, 183, 184
Cloë — 220
Cloëon — 208, 209, 209 *, 244, 360
Coccinella 7-punctata — 78
Cocculina spinigera — 373, 373 *
Coelogonopora — 132 *
Coeloplana — 12, 140, 284 *, 285, 419, 459
Conochiloides — 33 *
Conochilus — 32, 33, 124
Conops rufipes — 72, 72 *, 74, 78, 79
Convoluta — 18, 293
Corbis — 142
Corethra — 68, 264, 265 *
Corydalis — 361
Corymorpha — 143
Corynosoma — 313
Cossus — 74
Crabro — 74
Crangonobdella — 182
Crepidula — 371, 377, 418
Cryptocoelides loveni — 132 *
Ctenoplana — 285 *, 419
Cucumaria — 402, 417, 418 *
Culcita — 445
Culeolus recumbens — 391
Culex — 74, 268
Culex pipiens — 218
Cunina — 248, 249
Cunina lativentris — 245, 246 *
Curtisia simplicissima — 287
Cuspidaria — 142
Cyclas — 380
Cyclops — 338 *
Cyclosalpa pinnata — 239 *, 240
Cyclosalpa virgula — 392 *
Cyclostoma — 451
Cylicolaimus — 308 *
Cylindroecium — 333
Cymbulia — 451
Cynthia papillosa — 143
Cypraea — 93
Cypris — 202
Cyrtus — 74
Cystobranchus 327, 328, 328 *
- D**
Dactylocotyle denticulatum — 296 *
Dactylogyrus — 296 *, 299, 306
Dactylopius vitis — 357
Daphnella — 338
Daphnia — 212, 219 *
Dasybranchus — 35, 316, 317
Dasychone — 137, 178
Decemtestis — 297, 298 *
Decticus — 271
Dendrocephalus cervicornis — 341 *
Dendrocoelum lacteum — 132, 170, 171, 172
Dendrocoelum punctatum — 171, 172
Dermostes — 216
- Derostoma* — 171
Diadema setosum — 237
Diaptomus zachariasi — 339 *
Dicrocoelium lanceatum — 21
Dictyopterus — 74
Dicoryne — 281 *, 282
Didymozoon scombri — 412
Diglena catellina — 315 *
Dinophilus — 38, 318
Diectophyme renale — 308
Dioicocestus — 305, 406, 409, 410, 412, 412 *
Diopsis — 217
Diorchis — 304
Diphyllobothrium latum — 303 *
Diplogaster — 409, 413
Diplogonoporus — 302, 302 *
Dipyldium — 302, 302 *, 399
Discocoelis — 294
Discocotyle — 297 *
Dinomsa apogonis — 300 *
Disoma multisetosum — 154 *
Dissonema — 140
Distaplia — 409, 413
Dodecaceria — 319
Dolichoglossus kowalevskyi — 237, 238, 238 *, 388 *
Dolichoglossus pusillus — 448, 454 *
Doliolum — 275, 276, 393 *
Dolium galea — 186
Donacia — 74
Dondersia — 86
Dorylaimus — 311
Dracunculus medinensis — 307, 308
Dreissensia — 102, 103, 103 *, 380
Drepanophorus — 25, 172, 172 *
Drosophila — 212
Dytiscus — 205, 205 *, 206, 264, 366 *, 367, 367 *, 368
- E**
Echinomyia grossa — 72, 76 *
Echiurus — 48, 48 *
Elapheozygum götzei — 361, 361 *
Elaphomyia — 217
Elater sanguineus — 215 *
Eledone — 105, 191, 192
Elenchinus delphacophilus — 265 *
Eleutheria — 131, 166
Elpidia incerta — 275, 446
Emarginula — 458
Emerita — 61 *
Empis — 72
Enoplochiton — 196
Enteroxenos — 372, 416, 416 *
Entocolax — 371, 416, 416 *
Entoconcha — 371
Eorhynchus gracilientis — 6, 26
Epeira — 231, 348
Erannis defoliaria — 359
Eristalis — 207

- Eucalanus — 260
 Euchloë cardamines — 358
 Euchone — 253
 Euglandina rosea — 138 *
 Eugyra — 143, 390 *
 Eulima — 415
 Eunice — 39, 40, 135, 135 *, 150, 174, 175, 180 *, 316 *, 321, 321 *
 Euphrosyne — 150
 Eupolia — 172
 Eurycerus lamellatus — 342 *
 Euscorpium — 229 *, 233

F
 Fasciola — 21
 Fasciola hepatica — 21, 296, 298 *, 397
 Firoloida — 95, 96
 Fissurella — 154, 162
 Flabelligera — 432
 Flustrella hispida — 443
 Forficula — 364
 Formica sanguinea — 266
 Forskalia — 280 *
 Fritillaria — 5

G
 Galathea — 225
 Galeodes — 130, 349
 Galeomma — 257
 Gastropacha — 210 *
 Gastropteron — 97, 376 *
 Gebia major — 336
 Gemmaria — 280 *
 Geophilus — 355
 Geotrupes — 74
 Geoplana whartoni — 17 *
 Geryonia — 246, 248
 Gissocrinus gonyodactylus — 111
 Glandina — 142
 Glomeris — 355, 356, 406
 Glomeropsis ovalis — 218 *, 219
 Glossina — 363 *, 365
 Glossosiphonia complanata — 327 *
 Glycera — 135, 149
 Gnosomesima — 287, 400
 Goniada — 38
 Goniodes — 361
 Gordius — 31 *, 32
 Gorgodera — 298
 Gorgonocephalus eucnemis — 457 *
 Gryllotalpa — 216
 Gunda segmentata — 16, 134
 Gynandrotaenia — 305, 412, 413 *
 Gyra trix — 293 *
 Gyrimus — 74
 Gyrocotyle — 21, 22, 23
 Gyrodactylus — 299, 306

H
 Haeckelia — 141
 Haematopota — 74
 Haementeria — 326 *, 328, 328 *, 329, 329 *
 Haemopsis — 47
 Halicyptus — 332 *
 Haliclystus — 168
 Haliotis — 144, 154, 186, 187
 Hansenomysis — 261 *
 Haploparaxis — 304
 Harpalus — 74
 Harpes — 226
 Harrimania — 388
 Helix — 100, 137 *, 187, 375 *
 Helix pomatia — 101, 137 *, 375 *, 376, 377
 Hellya — 257
 Helophilus — 206
 Hepialus hecta — 362, 363 *
 Hepialus humuli — 72, 73, 74
 Heptagenia — 209
 Hermella — 38
 Hermione — 37
 Hermodice carunculata — 40 *, 40
 Herpobdella — 46 *, 183, 183 * 184, 327, 329
 Hesionia — 174, 317, 402, 409
 Heterocarpa glomerata — 391
 Heteroneis — 319, 320, 320 *
 Heterosyllis — 318, 319
 Hippopodius — 280 *
 Hirudo — 47, 48, 130, 130 *, 183 *, 184, 327, 328
 Hister — 74
 Hofstenia — 13, 400
 Homarus vulgaris — 213 *, 261 *, 262
 Hydatina senta — 6, 32, 33, 406
 Hydra — 7 *, 8, 140, 282
 Hydra circumcincta — 279
 Hydra vulgaris — 279, 279 *
 Hydrodroma dispar — 75 *
 Hydrometra — 74
 Hydroides uncinatus — 431 *
 Hydrophilus piceus — 223
 Hylecocetus dermestoides — 160, 160 *
 Hylecocetus flabellicornis — 160, 160 *
 Hylobius — 366 *
 Hymenolepis — 304
 Hypsiconus — 178

I
 Ibla — 414, 417
 Ichneumon luctatorius — 160
 Ichthyonema — 311
 Idiogenes otidis — 305 *
 Illex — 192
 Ischnochiton immittor — 371
 Incisura littletonensis — 93
 Ixodes ricinus — 161, 349, 406

J
 Julius — 59, 60, 60 *
 Japyx — 55, 362, 363 *, 366
 Janus — 99
 Janthina — 94 *, 95

- Kolga hyalina** — 274
Kradibia cowani — 360
- Lacuna** — 371
Leda — 101, 257
Lafoëa — 7
Lamprodrilus satiriscus — 322
Lampyrus — 215 *, 224, 359
Lanice conchilega — 136 *, 252
Lar sabellarum — 140
Lepidasthenia — 40 *, 41
Lepidochiton raymondi — 370, 371, 409
Lepidonotus — 137
Lepidurus — 60, 219, 219 *
Lepisma — 55, 216, 216 *, 233, 234, 235, 241, 362, 366, 366 *
Leptoclinum gelatinosum — 116 *
Leptodora — 157
Leptomysis — 260 *
Leptoplana — 171
Leptorhynchoides — 313
Leptosomatium — 173
Leptosynapta — 274 *, 275
Lernaëa — 202
Leydigia acanthocercoides — 342 *
Libellula — 218, 225, 361
Ligula — 21
Lima — 101, 102 *, 195, 241
Limapontia — 138, 375, 376 *
Limax — 187, 372, 377
Limax maximus — 187 *, 187, 377
Limifossor — 86
Limnadia — 202, 213, 219, 219 *
Limnaea stagnalis — 100, 100 *, 142, 257, 376, 377
Limnocoedium — 248
Limulus — 56 *, 58, 62, 69, 70 *, 81 *, 227, 228, 344 *
Lineus — 25
Linyphia — 350, 350 *, 351
Liobunus — 350 *
Liogryllus — 271
Liriope — 246
Lithobius — 82, 205, 205 *, 206, 354, 354 *, 355
Lithodomus — 257
Littorina — 92 *
Lizzia — 166
Locusta — 150
Loligo — 105, 191, 192, 195, 259, 383
Lopadorhynchus — 43
Lophopus crystallinus — 50, 50 *
Lottia viridula — 93 *
Lucanus — 357, 357 *, 361, 366 *, 367, 368
Lucernaria — 168
Lucifer — 261, 336, 338
Lucilia — 162
Luidia — 445
- Lumbricus** — 126, 127 *, 180, 180 *, 181, 183, 324
Lutraria — 104
Lysmata seticaudata — 335, 337 *, 402, 409, 410
Lyda — 204
Lygaeus — 74
Lycastes — 317, 409
- Machilis** — 67, 362, 366, 367
Maeracanthorhynchus — 26, 313, 429
Macracis monhystrera — 307 *
Macrocorixa — 270
Macrosethus grossus — 268.
Macrostomum — 17
Maetra — 104
Maldane — 35
Mantis — 150
Margarita groenlandica — 151 *
Margaritifera — 104
Masicera — 76, 76 *
Mastigoproctus — 346, 346 *, 347, 463
Mastigoteuthis — 156
Mastobranchus — 35
Mecynostomum — 251
Megadenus — 371, 415
Megadenus arrhynchus — 415, 416 *
Melanella — 371, 415, 416 *
Melolontha — 76, 77, 218
Merizocotyle diaphanum — 296 *, 297 *
Mermis — 28
Mesostomum — 16 *, 17, 18, 122, 127 *
Meta — 231
Microphthalmus — 319
Microspio — 154 *
Mitrocoma annae — 246, 247 *, 248
Mochlonyx culiciformis 267 *
Modiola — 101
Moina macrocopa — 342 *
Monhystrera — 173
Moniezia expansa — 21, 22 *, 302, 302 *, 399
Monobranchium parasiticum — 140
Mononchus — 311
Monoophorum striatum — 287
Multipeniata bacalanse — 292 *
Musca — 74
Mutilla — 69, 212
Mutilla europaea — 74
Mya — 101, 102, 103, 181
Mylabris — 365
Myrianida — 321, 322 *
Myriothela phrygia — 143, 282, 282 *
Myriotrochus — 416
Myrmeleon — 76, 204, 210, 210 *, 211
Mysis — 67, 261, 262, 263
Mysis relicta — 262 *
Mytilus — 104, 153
Myxicola — 39, 178, 253

- Nassa* — 151
Natica — 106, 162
Nausithoë albida — 166, 248, 249
Nautilus — 91, 104, 104 *, 139, 156 *, 162, 189, 189 *, 190, 195, 196, 233, 381, 382, 436
Nebalia — 157*
Necrophorus — 74, 218, 223
Nectonemertes — 144
Nemastoma — 347
Nematobothrium filarina — 411 *, 412
Nemertoderma — 13
Neobisium — 346
Neomenia — 86, 370 *
Nepa — 72, 273
Nephelis — 183 *
Nephila — 345
Nephthys — 38, 41, 135, 135 *, 149
Nereis — 35, 36 *, 37, 126, 135, 146, 174, 319
Nereis virens — 37 *, 39, 41, 55, 153, 179
Nereis dumerili — 317
Nerilla — 34
Notomastus — 35, 317
Notonecta — 72, 216
Nucula — 101, 102 *, 257
Nuttalochiton — 370
Nymphon strömii — 124
- O**
Obelia — 247, 248
Oceania — 164
Octopus — 105, 106 *, 156, 191, 192, 194, 383 *, 384 *, 384
Oetorchis — 247
Ocyropa — 214, 217
Oedipoda — 62 *
Oligochoerus — 293
Oligocladus — 13, 286 *
Oliva — 95
Olivella — 138
Ommastrephes — 105
Oncades — 74
Onchidiopsis — 378
Oncicola — 313
Operophtera brumata — 359
Ophelia — 35, 38, 41 *, 432
Ophiotaenia mönnigi — 305 *
Ophioglypha — 385 *
Ophiactis virens — 444, 445
Ophryotrocha — 317, 402
Opisthoglypha ranae — 295 *
Orchesella rufescens — 204
Orygia antiqua — 359, 359 *, 360, 362
Ornithoptera — 358
Orthochordeuma — 355, 356 *
Oryctes nascicornis — 84, 357, 361, 361 *
Oryctes rhinoceros — 217
Oscanius — 98, 378
Osmylus — 206
- Ostrea* — 101, 379, 380, 423
Otocoelis rubropunctata — 290 *
Otomesostomum — 17
Ototyphlonemertes — 251
Oxygyrus — 95, 96 *
Oxyuris curvula — 6, 27, 27 *, 28, 29
- P**
Palaemon — 223, 260 *, 262, 263
Palaemonetes — 225
Pallene — 392
Palinurus — 79
Paludina — 90, 256
Pandora elongata — 379 *
Papilio dardanus — 358
Papilio hector — 358
Paranoplocephala mamillata — 304 *
Parascaris equorum — 307
Paravortex — 287
Paroncholaimus — 29
Parthenita sagittaris — 301 *
Pechipogon barbalis — 362, 363 *
Pecten — 101, 142, 144, 145 *, 198, 198 *, 199, 200, 241, 243, 244, 257, 258, 379*
Pecten jacobaeus — 198
Pectinaria — 432
Pectinaria neapolitana — 38
Pectunculus — 195
Pedalion — 314
Pelagia — 248
Pelagonemertes — 144
Pelmatohydra oligactis — 279 *, 280
Pelseneria profunda — 417
Penacus — 262, 263
Pentastoma taenioides — 345 *
Pentatoma — 74
Peripatoides novae-zelandiae — 353 *
Peripatoides occidentalis — 56 *
Peripatus — 57, 63, 81 *, 201, 461
Periplaneta orientalis — 214 *
Perla cephalotes — 360
Perla marginata — 362
Perrhybris malenka — 358
Petrarca — 414
Petta — 39
Phacops — 226
Phaenocora — 291 *
Phalangium — 345, 345 *, 351
Phanoderma — 173
Phascolosoma — 185, 433
Phialidium — 247
Philine — 96, 97
Philometra — 311
Philonexis carenae — 384 *
Pholadomya — 379
Pholas — 102
Phora — 74
Phoronis — 453, 455, 456
Phraeoryctes — 324
Phronima — 263
Phryganea — 203

- Phthirus — 74
 Phylliroë — 138, 189, 398
 Phyllococe — 135 *, 135, 146, 174, 175, 243
 Phyllosoma — 79
 Phylloxera — 365
 Phymosoma — 185
 Pieris brassicae — 357
 Pieris napi — 362 *
 Piona — 350
 Pionosyllis — 319
 Piscicola — 45, 182, 184, 327, 328, 328 *
 Pisidium — 380
 Planaria gonocephala — 132 *, 169 *, 171, 172
 Planaria torva — 169, 169 *, 170, 171, 172
 Planocera — 169
 Planocera graffii — 14
 Planocera villosa — 143
 Planorbis — 100
 Platyarthrus — 260 *
 Platytenemis pennipes — 361
 Platynereis dumerili — 175, 319, 320 *
 Plesionica cotti — 157
 Pleurobranchaea — 97, 375, 378
 Pleurobranchus — 98
 Pleurocotyle — 20 *, 21
 Pleurogenes — 300
 Pleurotomaria — 93, 186
 Podura aquatica — 363 *
 Polia — 25
 Polyarthra — 315
 Polycarpa — 391, 391 *
 Polycelis — 168, 169, 170, 171
 Polychoerus caudatus — 17 *, 289
 Polycyclus cyaneus — 143
 Polygordius — 34, 39, 43, 135, 432
 Polygordius lacteus — 34
 Polynoë — 39, 146, 319
 Polynoë cirrata — 319
 Polyopthalmus pictus — 177, 177 *
 Polyposthifer affinis — 292 *
 Polystomum integerrimum — 19, 20, 170, 171, 172, 297, 297 *, 417
 Pontella — 341 *
 Pontobdella muricata — 181, 182, 184, 328
 Porcellio — 55
 Porcellio wagneri — 343
 Potamobius — 77, 81 *, 338 *, 339, 399
 Prestwichia — 360
 Praegeria — 137
 Priapion — 339, 339 *
 Priapulul — 31 *
 Proales — 314
 Procerodes segmentata — 16, 403
 Proleptus — 308
 Proneomenia — 85 *, 86
 Prorhynchus — 16 *, 17
 Prorhynchus stagnalis — 293 *
 Proscorpius — 235, 236
 Prosopistoma punctifrons — 72
 Protococcus confusus — 301 *
 Prosthogonimus — 300
 Proteocephalus — 303
 Proto ventricosa — 343 *
 Protocleipsis sexoculata — 326
 Protodrilus — 34, 135, 315, 318
 Protoplanella — 287
 Protula — 176, 178, 317
 Pseudoceros — 291
 Pseudococcus citri — 357, 357 *
 Pseudobranchellion — 184
 Psolus — 145
 Psychropotes — 446
 Pteraster — 387
 Pterastericola — 17
 Pterigoteuthis — 371
 Pterophylla — 271
 Pterotrachea — 95, 96, 96 *, 128, 138, 151, 187, 188, 254, 254 *, 255, 257, 258
 Ptychodera asymmetrica — 389
 Ptychodera aurantiaca — 388 *
 Ptychoptera — 273
 Pulex — 74, 80
 Puncturella noachina — 371, 378
 Pyrameis atalanta — 162
 Pyrosoma — 115, 238
 Pythia — 374, 378
Ranzania — 177
 Rhabditis — 409, 413
 Rhabditis aberrans — 308 *
 Remopleurites — 226
 Rhabdomolgus novae-zelandiae — 110, 274 *, 275
 Rhizoerinus lofotensis — 443, 447 *
 Rhizostoma — 249
 Rhizotrogus — 74, 77
 Rhomaleo centurio — 268
 Rhynchothorax — 352
 Rhopalomenia — 86, 370 *
 Rhopalomena — 245, 248
 Rhynchoscolex — 251
 Rossia — 191, 192
 Rostellaria rectirostris — 138
Sabella reniformis — 178, 317
 Sabellaria — 135
 Sabellaria alveolata — 38 *
 Sabussowia — 409, 410, 411
 Saccocirrus — 318, 318 *, 397, 462
 Sagartia — 283 *
 Sagitta — 455, 456
 Salpa fusiformis — 117
 Salticus — 231
 Sarcophaga — 77
 Sarsia — 165 *
 Scaeurgus — 192

- Scaphander — 96
 Scalpellum — 414, 414 *, 417
 Schistosomum — 410, 410 *, 412
 Schistotaenia — 417
 Schizaster — 385 *
 Schizochiton — 196
 Sciaena — 412
 Scissurella — 151
 Scolopendra — 81 *, 82, 206
 Scolopendrella — 150
 Scoloplos armiger — 252
 Scorpio occitanus — 345 *
 Scutigera — 150, 203, 216, 218 *, 219, 459
 Segestria — 350, 350 *
 Sepia — 105, 105 *, 189, 190 *, 191, 192, 259, 254 *, 381, 381 *, 383 *, 436
 Sepiola — 105, 191
 Sergestes — 261
 Serpula — 136 *, 176
 Sialis — 210
 Sida — 219 *
 Sigillina clara — 390
 Silpha — 74
 Simulium — 220, 220 *
 Sipunculus — 49
 Sminthurus — 406
 Solemya — 101, 379, 380 *
 Solenomya — 257
 Spadella — 51 *
 Sphaeroma rugicauda — 336 *
 Sphaerosyllis — 319
 Sphaerotherium — 354
 Sphaerularia bombi — 309 *
 Sphinx convolvuli — 218
 Spio fuliginosus — 154 *, 177
 Spirographis — 136 *
 Spirorbis — 136 *, 137, 317, 319, 409
 Spondylus — 200
 Squilla — 263
 Stenobothrus viridulus — 268
 Stephanoceros — 314
 Stereobalanus — 388
 Stichopus — 416
 Stichostemma graecense — 173
 Stilifer sibogae — 372, 416, 417
 Stolonica aggregata — 391
 Stratiomys longicornis — 72, 74, 76
 Strongylus longevaginatus — 310 *
 Strongylus vulgaris — 307
 Styela — 391, 391 *
 Stylactis — 281 *
 Stylocheiron — 217, 220
 Stylocheiron chelifer — 221 *
 Stylocheiron mastigophorum — 222 *
 Stylochoplana — 154
 Stylops — 74
 Stylarioides — 432
 Stylostomum ellipse — 288 *
 Sycandra — 278 *
 Syllis — 174, 319
 Syllis coruscans — 317
 Syllis ramosa — 321
 Syllis sexoculata — 174
 Symplocostoma — 252
 Synagris — 361
 Synapta digitata — 274, 385, 402
 Synapta inhaerens — 374
 Syncoryne — 164
 Syngamus trachea — 311
 Syrphus — 74, 264
 Tabanus — 74
 Taenia expansa — 21
 Taenia saginata — 304
 Taeniopteryx trifasciata — 360
 Tarantula — 75
 Tegenaria derhami — 263
 Tegenaria domestica — 230 *, 231, 232
 Telepsavus — 177
 Tellina — 144
 Telyphonus — 71 *, 78, 150
 Tenthredo — 74
 Terebella — 35
 Terebra — 138
 Terebra maculata — 373
 Teredo — 101, 103 *
 Termitoxenia — 361 *, 362, 409
 Tetanocera — 159
 Tethys — 98
 Tetraneurula — 44
 Tetraonchus — 299
 Tetrastemma — 25
 Tetrophthalmus — 366 *
 Tettix — 366 *
 Thalia democratica gregata — 392 *
 Thamnotrizon — 271
 Thaumantias — 280 *
 Therenopoda clunifera — 219
 Theridium — 348
 Thyca crystalligera — 371
 Thyca stellasteris — 371
 Thynnus — 412
 Thyzozoon — 134, 144, 405
 Tiaropus — 166
 Tipula — 265 *
 Tjälfiella — 141
 Todarodes — 192
 Todaropsis — 191, 259
 Tomopteris — 41
 Tonicella marmorea — 86
 Tonicia — 196
 Tortrix — 264
 Tremoctopus — 382
 Triarthra — 315
 Trichaster — 444
 Trichinella spiralis — 307, 310 *, 311
 Trichodactylus — 348
 Trichosomoides — 307
 Trichuris suis — 308 *
 Tristomum molae — 19, 20 *, 23, 170, 177

- Tritonia — 98 *
Trivia — 93
Trocheta — 327
Trochostoma — 440
Trochozoon — 44
Trochus — 90, 151
Trochus infundibulum — 142
Trochosphaera aequatorialis — 33
Trombidium — 345
Trophonia — 135, 144
Trypanosyllis crosslandi — 321
Trypetina — 159
Tubulanus ruber — 153 *
Tubularia — 143
Turris — 164
Tyrhena — 317
- U**
Uca — 225
Udonella — 299
Umbraculum — 377
Urogonimus — 300, 300 *
Uteriporus — 403
- V**
Valvata — 151, 371, 378
Vanadis formosa — 175 *
Vanessa — 74
Vanessa urticae — 224
Veranya — 259
Vermilia — 178
Vespa — 159 *
Vespa crabro — 207 *
Viviparus — 373, 373 *, 374, 407
Volucella — 72, 76, 360
Volvox — 277, 315, 394
- W**
Wedlia bipartita — 412, 412 *
- X**
Xenos — 209
- Y**
Yoldia — 101, 142 *, 144, 257
- Z**
Zelotes — 161
Zoogonus — 300
Zonitoides — 375

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Предисловие	2
НЕРВНАЯ СИСТЕМА	
Рассеянная нервная система	6
Тип Кишечнополостных (Coelenterata)	—
Классы Hydrozoa, Scyphozoa и Anthozoa (6). Класс Ctenophora (44)	
Нервная система из нервных тяжей и ганглиев.	12
Тип Червей (Vermes).	—
Класс Turbellaria (12). Класс Trematodes (19). Класс Cestodes (21). Класс Nemertini (23). Класс Acanthocephala (26). Класс Nematodes (27). Классы Gordiacea, Priapulida, Kinorhyncha (34). Класс Rotatoria (32). Классы Archiannelides, Polychaeta и Oligochaeta (33). Нервная система трохофоры (42). Класс Hirudinea (44). Класс Echiuridea (48). Класс Gephyrea (49). Классы Bryozoa и Brachiopoda (49). Класс Chaetognatha (51).	
Общее о червях	52
Тип Arthropoda.	53
Головной мозг Arthropoda	54
Брюшная нервная система	63
Нервная система типа тяжей (без ганглиев) (63). Нервная система типа брюшной нервной лестницы (64). Нервная система типа брюшной нервной цепочки (65).	
Симпатическая нервная система	80
Тип Моллюсков (Mollusca)	84
Класс Amphineura (85). Класс Gastropoda (89). Классы Lamellibranchia и Scaphopoda (101). Класс Cephalopoda (104).	
Тип Иглокожих (Echinodermata)	107
Тип Хордовых (Chordata)	113
ОРГАНЫ ЧУВСТВ	
Органы осязания.	121
Одноклеточные осязательные аппараты (122). Многоклеточные осязательные аппараты (126).	
Органы обоняния	151
Обонятельные ямки (152). Обонятельные щупальца (155). Обонятельные органы конечностей (157). Осфрадии (161).	

	Стр.
Органы вкуса	162
Органы зрения и восприятия световых ощущений	163
Тип Кишечнополостных (Coelenterata)	164
Тип Червей (Vermes)	168
Классы Turbellaria и Trematodes (168). Класс Nemertini (172). Класс Nematodes (173). Класс Polychaeta (173). Класс Oligochaeta (179). Класс Hirudinea (181). Классы Gephyrea, Echiuridea, Bryo- zoa, Brachiopoda (184).	
Тип Моллюсков (Mollusca)	185
Рефалические глаза Mollusca (185). Некефалические глаза Mollu- sca (195).	
Тип Членистоногих (Arthropoda)	200
Одиночные глаза аннелидного типа (201). Простые глаза Arthro- poda (201). Сложные, или фасетированные, глаза Arthropoda (212). Глаза переходного типа (Arachnoidea и Palaeostraca) (226). Срав- нение глаз различных Arthropoda (233).	
Тип Иглокожих (Echinodermata)	236
Тип Хордовых (Chordata)	237
Общее об органах зрения	240
Органы чувства равновесия и слуха	244
Тип Кишечнополостных (Coelenterata)	245
Классы Hydrozoa и Scyphozoa (245). Класс Stenophora (249)	
Тип Червей (Vermes)	251
Подтип Platyodes	—
Подтип Annelides	252
Тип Моллюсков (Mollusca)	254
Тип Членистоногих (Arthropoda)	260
Класс Crustacea (260). Класс Arachnoidea (263). Класс Insecta (264).	
Тип Иглокожих (Echinodermata)	274
Тип Хордовых (Chordata)	276
ПОЛОВАЯ СИСТЕМА	
Тип Губок (Spongia)	277
Тип Кишечнополостных (Coelenterata)	278
Тип Червей (Vermes)	285
Подтип Platyodes	285
Класс Turbellaria (286). Класс Trematodes (294). Класс Cestodes (302). Общее о половой системе плоских червей (305).	
Подтип Nemathelminthes и другие первичнополостные черви	307
Класс Nematodes (307). Класс Acanthocephala (312). Классы Rota- toria, Gastrotricha, Kinorhyncha (313).	
Подтип Annelides	315
Классы Polychaeta и Oligochaeta (315). Класс Hirudinea (326). Классы Echiurida, Gephyrea, Bryozoa и Brachiopoda (330).	
Дополнения к типу червей	334
Класс Nemertini (334). Класс Priapulida (334).	
Тип Членистоногих (Arthropoda)	335
Подтип Branchiata	—
Класс Crustacea (335). Класс Palaeostraca (343). Класс Arachnoi- dea (344). Класс Pantopoda (352). Класс Tardigrada (352).	

	Стр.
Подтип Tracheata	352
Класс Protracheata (353). Класс Myriapoda (353). Класс Insecta (356).	
Тип Моллюсков (Mollusca)	369
Класс Amphineura (369). Класс Gastropoda (371). Класс Scaphopoda (379). Класс Lamellibranchia (379). Класс Cephalopoda (380).	
Тип Иглокожих (Echinodermata)	384
Тип Хордовых (Chordata)	388
Класс Enteropneusta (388). Класс Appendiculariae (389). Класс Ascidiae (390). Класс Salpae (392).	
Общая типология половой системы	393
Половые железы без протоков (394). Половые железы с протоками (395). Гермафродитизм и раздельнополость (408).	
Общее о половой системе	419

РАЗЛИЧНЫЕ ТИПЫ ПОЛОСТИ ТЕЛА И ИХ ДЕРИВАТЫ

Классификация полостей тела (425). Первичная полость тела (428). Вторичная полость тела и ее дериваты (430). Третичная полость тела (457).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Список литературы	467
-----------------------------	-----

Редактор *Ф. И. Кричевская*. Техн. редактор
М. Е. Зендель. Корректор *Н. Н. Васильева*.

Сдано в набор 14/IV 1940 г. Подписано к печати 4/IX 1940 г. Уч.-изд. л. 37,84. Печ. л. 31. Тираж 3000. Формат бумаги 60×92¹/₁₆. Учпедгиз № 313. М 2991. Бумага Камского бумкомбината.

Государственное учебно-педагогическое издательство Наркомпроса РСФСР. Ленинградское отделение. Ленинград, пр. 25-го Октября, 28, 4-й этаж.

2-я типография ОГИЗа РСФСР треста «Полиграфкнига» «Печатный двор» им. А. М. Горького. Ленинград, Гатчинская, 26.