Ю. А. Филипченко.

Многуважаемому
Николаю Николаевичу
Бородулину
от автора

РАЗВИТІЕ ИЗОТОМЫ

(ISOTOMA CINEREA Nic.—Collembola).

Съ 5 таблицами.

С.-ПЕТЕРБУРГЪ.
Типографія М. М. Стасюлевича, Вас. остр., 5 лин., 28
1912.

Ю. А. Филипченко.

РАЗВИТІЕ ИЗОТОМЫ

(ISOTOMA CINEREA Nic.—Collembola).

Съ 5 таблицами.

С.-ПЕТЕРБУРГЪ.
Типографія М. М. Стасюлевича, Вас. остр., 5 лин., 28.
1912.

СОДЕРЖАНІЕ.

Лѣтомъ 1904 года во время пребыванія на Бородинской Біологической станціи въ Бологомъ (Новгородской губерніи) мною былъ собранъ богатый матеріалъ по развитію одного изъ представителей Collembola—*Isotoma cinerea* Nic.

По цѣлому ряду причинъ я долгое время не могъ приступить къ его обработкѣ, не смотря на тотъ интересъ, который представляетъ и въ настоящее время эмбріологія Apterygota. Лишь въ 1910 году у меня нашлось нужное для этого время, и результатомъ этихъ изслѣдованій является настоящая работа. Большая часть ея сдѣлана въ лабораторіи Зоотомическаго кабинета Петербургскаго Университета во время осенняго семестра 1910 года и весенняго семестра 1911 года, заканчивалъ же я эту работу въ Мюнхенскомъ Зоологическомъ институтѣ лѣтомъ и зимою 1911 года. Пользуюсь случаемъ выразить здѣсь искреннюю признательность лицамъ, завѣдующимъ этими институтами—профессорамъ В. Т. Шевякову и Р. Гертвигу за ихъ внимательное отношеніе и интересъ къ моей работѣ во время моихъ занятій въ вышеназванныхъ учрежденіяхъ. Приношу также глубокую благодарность Физико-Математическому факультету Петербургскаго Университета, ассигновавшему средства на печатаніе моей работы.

I. Историческій обзоръ литературы по эмбріологіи Apterygota.

Не смотря на малую изученность многихъ вопросовъ, касающихся эмбріональнаго развитія низшихъ насѣкомыхъ, мы имѣемъ довольно много работъ по эмбріологіи Apterygota.

Что касается до **Collembola**, то первыя свѣдѣнія о ихъ развитіи имѣются уже въ классической нѣкогда монографіи Nicolet, появившейся еще въ 1842 году. Онъ описываетъ внѣшній видъ яицъ, строеніе яйца въ яичникѣ и послѣ его отложенія, нѣкоторыя явленія во время развитія яйца и строеніе уже сформированныхъ зародышей, при чемъ все это иллюстрируется таблицей рисунковъ. Данныя Nicolet лишены теперь всякаго значенія, но для насъ интересно отмѣтить, что главнымъ объектомъ для его наблюденій послужили яйца и зародыши той же *Isotoma cinerea*, которая изслѣдована въ этомъ отношеніи и нами: рисунки 3 — 15 на его таблицѣ 1-й относятся именно къ этой формѣ. Въ 1871 году Packard описалъ развитіе американскаго вида того же рода, названнаго имъ *Isotoma walkerii*. Ему удалось прослѣдить образованіе зародышевой полосы, ея сегментацію и дальнѣйшую дифференцировку зародыша; точно также имъ установлено отсутствіе клѣточныхъ зародышевыхъ оболочекъ и закладка вилки въ видѣ двухъ зачатковъ. Въ развитіи *Isotoma* Packard видитъ нѣкоторую аналогію съ развитіемъ Phryganidae.

Почти одновременно съ работой Packard'а вышло сперва предварительное сообщеніе, а затѣмъ и болѣе подробная работа Ульянина „Наблюденія надъ развитіемъ подуръ" (1875). Онъ изслѣдовалъ 4 вида: 2 вида *Entomobrya* (*„Degeeria"*), *Neanura muscorum* (*„Achorutes tuberculatus"*) и одинъ видъ *Onychiurus*, вѣроятно, *ambulans* (*„Anurophorus fimetarius"* по терминологіи Ульянина). Ульяниным было впервые описано своеобразное полное дробленіе яицъ Collembola, образованіе подъ хоріономъ

двухъ зародышевыхъ оболочекъ, закладка спинного органа, дифференцировка зародышевыхъ слоевъ, развитіе зародышевой полосы и конечностей, въ томъ числѣ гомодинамичныхъ имъ вилки и tubus ventralis. Въ развитіи подуръ Ульянинъ видитъ наибольшее сходство съ развитіемъ низшихъ ракообразныхъ и многоножекъ, что между прочимъ выражается и въ развитіи средней кишки. Вообще нельзя не отмѣтить, что эта работа отличается крайней обстоятельностью и точностью наблюденій, такъ что съ данными Ульянина приходится считаться и въ настоящее время.

Появившаяся въ 1879 году работа Barrois осталась мнѣ совершенно неизвѣстной. Четыре года спустя опубликовалъ свои наблюденія надъ развитіемъ *Anurophorus laricis* и *Sminthurus fuscus* Lemoine (1883). Наибольшій интересъ въ нихъ представляетъ подробное описаніе измѣненій внѣшней формы зародыша по днямъ, иллюстрированное большимъ количествомъ рисунковъ. Эти наблюденія во многомъ расходятся съ данными Ульянина: у *Sminthurus* дробленіе полное (но неравномѣрное), у *Anurophorus* же образованіе бластодермы происходитъ по обычному для насѣкомыхъ типу, и полное дробленіе происходитъ вторично; амніону и серозѣ высшихъ насѣкомыхъ соотвѣтствуетъ клѣточная же membrane amniotique; tubus ventralis имѣетъ происхожденіе, независимое отъ конечностей.

Въ 1886 году вышла небольшая замѣтка Ryder'a, посвященная развитію *Anurida maritima*, которое позже было подробно изслѣдовано Claypole'емъ и Folsom'омъ. Развитію этой же формы посвящаетъ 2—3 страницы въ своемъ обширномъ „Contribution to insect embryology" Wheeler (1893). Онъ останавливается, впрочемъ, лишь на строеніи спинного органа у зародышей *Anurida*, проводя гомологію между нимъ и своеобразнымъ indusium у *Xiphidium*, а также отмѣчаетъ присутствіе у нихъ пары рудиментарныхъ придатковъ интеркалярнаго сегмента. Столь же отрывочный характеръ носятъ данныя о развитіи Collembola въ предварительномъ сообщеніи Heymons'a по эмбріологіи лепизмы (1896 b). Онъ подтверждаетъ на основаніи наблюденій надъ *Orchesella rufescens* отсутствіе у Collembola клѣточныхъ зародышевыхъ оболочекъ и присутствіе спинного органа и отмѣчаетъ, что у *Tetradontophora gigas* дробленіе поверхностное.

Въ 1897 году появились два предварительныхъ сообщенія, а въ 1898 году вышло и большое изслѣдованіе Uzel'я надъ развитіемъ Apterygota, гдѣ наиболѣе подробно описано развитіе *Campodea*, но и изъ Collembola изслѣдованы *Achorutes armatus*

и 2 вида *Tomocerus („Macrotoma")*—главнымъ образомъ, *T. vulgaris*. Uzel описываетъ дробленіе яицъ и дифференцировку зародышевыхъ слоевъ (въ общемъ, согласно съ Ульяниномъ), закладку спинного органа и зародышевой полосы, ея послѣдовательную дифференцировку на отдѣльные сегменты, а также зародышевыя оболочки и измѣненія въ общемъ положеніи зародыша.

Въ 1898 же году вышла работа Miss Claypole, посвященная овогенезу и развитію *Anurida maritima*—мелкой Collembola, встрѣчающейся въ большомъ количествѣ на берегахъ Атлантическаго океана. Она пользовалась уже методомъ разрѣзовъ, отчего данныя этой работы имѣютъ особенный интересъ, и намъ на нихъ придется не разъ останавливаться. Здѣсь достаточно отмѣтить, что Miss Claypole подробно изучены, главнымъ образомъ, первыя стадіи развитія: дробленіе, образованіе пластовъ, закладка спинного органа („procephalic organ") и бластодермическихъ оболочекъ. Образованіе внѣшней формы зародыша описано въ этой работѣ лишь въ самыхъ общихъ чертахъ, а изъ органогенеза подробно прослѣжено лишь развитіе половыхъ органовъ. Какъ бы дополненіемъ къ этой работѣ является появившееся немного позже изслѣдованіе Folsom'a о развитіи ротовыхъ органовъ той же *Anurida maritima* (1900), для чего онъ пользовался какъ разрѣзами, такъ и препаровкой зародышей при помощи иглъ. Въ развитіи зародыша онъ различаетъ 8 стадій, по которымъ и описываетъ развитіе каждой пары ротовыхъ придатковъ, головныхъ лопастей, антеннъ и другихъ частей головы. Все это прослѣжено имъ до мельчайшихъ деталей, иллюстрируется множествомъ рисунковъ и сопровождается обширными литературными данными, относящимися, главнымъ образомъ, къ насѣкомымъ, а также и къ другимъ Arthropoda. Folsom поддерживаетъ взглядъ, высказанный до него еще Hansen'омъ (1893), что боковыя части гипофаринкса (superlinguae) являются подобно настоящимъ ротовымъ органамъ измѣненными конечностями и имѣютъ свой невромеръ, такъ что голова насѣкомыхъ содержитъ на одинъ протозонитъ больше противъ того числа, которое обычно принимается. Противъ этого взгляда выступилъ въ своемъ рефератѣ работы Folsom'a Heymons [1]).—Благодаря работамъ Miss Claypole и Folsom'a *Anurida* можетъ считаться наилучше изученной въ эмбріологическомъ отношеніи среди всѣхъ *Collembola*.

Въ 1900 году Prowazek опубликовалъ свои наблюденія надъ развитіемъ яицъ какой-то *Isotoma*, опредѣленной имъ (вѣроятно,

[1]) Zool. Centrbl. 8. 1900.

невѣрно) по Lubbock'у, какъ *Isotoma grisea*. Какъ въ описаніи анатомическаго строенія этой формы, такъ и въ данныхъ по ея развитію бросается въ глаза недостаточная обработка изучавшагося матеріала, при чемъ развитіе изслѣдовалось, повидимому, лишь intra vitam. Въ силу этого эта работа вноситъ очень мало новаго въ интересующій насъ вопросъ и стоитъ въ этомъ отношеніи ниже многихъ другихъ работъ.

Недавно появилось предварительное сообщеніе о развитіи ротовыхъ органовъ у *Tomocerus plumbeus* Hoffmann'a (1911), которымъ до того были уже выпущены три въ высшей степени обстоятельныхъ работы объ анатомическомъ строеніи головы у этой же формы (1904, 1905, 1908). Для насъ его данныя пріобрѣтаютъ особенный интересъ потому, что *Tomocerus* стоитъ къ *Isotoma* гораздо ближе, чѣмъ *Anurida*, относясь съ ней къ одному семейству—Entomobryidae. Отмѣтимъ здѣсь, что развитіе боковыхъ частей гипофаринкса (paraglossae по его терминологіи) Hoffmann описываетъ въ общемъ согласно съ Folsom'омъ и считаетъ неисключеннымъ взглядъ на нихъ, какъ на подобныя ротовымъ органамъ образованія, такъ какъ онѣ закладываются на довольно ранней стадіи развитія въ видѣ двухъ бугорковъ между мандибулами. Наконецъ, въ началѣ текущаго года появилось мое предварительное сообщеніе къ настоящей работѣ (1912).

Всѣми свѣдѣніями о развитіи другой группы низшихъ насѣкомыхъ—такъ называемыхъ **Thysanura** [2])—мы обязаны работамъ Uzel'я и Heymons'a. Правда, имѣется еще небольшая замѣтка Grassi о развитіи *Japyx*, помѣщенная имъ въ его монографіи *Japyx* и *Campodea* (1886), но въ ней содержится лишь краткое описаніе нѣсколькихъ зародышей, при томъ на довольно поздней стадіи развитія.

Мы уже упоминали о предварительномъ сообщеніи къ работѣ Heymons'a по эмбріологіи лепизмы, которая появилась въ 1897 году (1897 a). Благодаря этой богатой содержаніемъ работѣ развитіе лепизмы извѣстно подробнѣе, чѣмъ какого-либо другого представителя Apterygota, и намъ не разъ придется на нее ссылаться. Между развитіемъ Collembola и *Lepisma* во многомъ наблюдается рѣзкое различіе: дробленіе у послѣдней поверхностное, зародышевый дискъ очень малъ и скоро погружается, искривляясь, въ желтокъ, при чемъ увлеченная при этомъ съ нимъ часть серозы, одѣвавшей яйцо, превращается въ амніонъ. Присутствіемъ этихъ клѣточныхъ зародышевыхъ оболочекъ лепизма, такимъ образомъ, рѣзко отличается отъ Collembola и *Campodea*. Дифференцировка зародышевой полосы и мезодермы, а также органогенезъ протекаютъ у *Lepisma* довольно сходно съ Orthoptera genuina. Напротивъ, средняя кишка по Heymons'у развивается здѣсь не путемъ выростанія изъ stomo- и proctodaeum, какъ онъ наблюдалъ это у Dermaptera и Orthoptera, а изъ желточныхъ клѣтокъ, т.-е. является энтодермальной. На этомъ вопросѣ Heymons останавливается еще разъ въ спеціальной работѣ, посвященной кишечнику низшихъ насѣкомыхъ (1897 b) и на основаніи изслѣдованія отношеній у молодыхъ личинокъ *Lepisma* и *Campodea* приходитъ къ выводу, что ихъ средняя кишка возникаетъ въ отличіе отъ всѣхъ Pterygota изъ желточныхъ клѣтокъ, при чемъ у *Campodea* въ образованіи среднекишечнаго эпителія участвуютъ всѣ желточныя клѣтки, а у *Lepisma* часть ихъ подвергается дегенераціи и распаду. Въ виду важности этого вопроса мы подробно остановимся на данныхъ Heymons'a нѣсколько дальше.

Uzel'емъ (1898) изслѣдовано, главнымъ образомъ, развитіе *Campodea*, такъ какъ все, что имъ выяснено относительно развитія *Lepisma saccharina*, не вноситъ ничего новаго сравнительно съ работой Heymons'a. Развитіе *Campodea staphylinus* въ однихъ отношеніяхъ сильно напоминаетъ развитіе Collembola, въ другихъ отличается отъ него. Дробленіе яйца здѣсь, какъ у *Lepisma*, типично-поверхностное, при чемъ всѣ клѣтки дробленія выходятъ при образованіи бластодермы на поверхности яйца. Образованіе пластовъ, на которомъ Uzel подробно останавливается, происходитъ на вегетативномъ полюсѣ яйца; длинная зародышевая полоса закладывается на брюшной сторонѣ: она сегментируется и пріобрѣтаетъ конечности обычнымъ путемъ, при чемъ, какъ и у Collembola, у *Campodea* имѣются придатки на интеркалярномъ сегментѣ и спинной органъ. На органогенезѣ Uzel не останавливается, но подробно описываетъ развитіе абдоминальныхъ конечностей и ротовыхъ органовъ; послѣднее во многомъ протекаетъ сходно съ развитіемъ ротовыхъ органовъ у Collembola.

Намъ остается упомянуть лишь о небольшомъ предварительномъ сообщеніи супруговъ Heymons о развитіи *Machilis alternata* (1905), въ которомъ они описываютъ зародышевыя оболочки у

---

[2]) Уже неоднократно указывалось на неестественность этого отряда, заключающаго въ себѣ и эктогнатныя и энтогнатныя формы. Лично я считаю гораздо болѣе цѣлесообразнымъ раздѣлить его, какъ это сдѣлалъ Börner (1904), на два отряда: *Diplura* (семейства Projapygidae, Campodeidae и Japygidae) и *Thysanura* (семейства Machilidae и Lepismatidae).

этой формы и особые Lateralorgane, развитые тоже только у зародышей на первомъ абдоминальномъ сегментѣ. Наибольшій интересъ представляютъ зародышевыя оболочки *Machilis*, состоящія изъ двухъ частей—proserosa и proamnion, при чемъ онѣ вполнѣ гомологичны серозѣ и амніону Pterygota, съ которыми ихъ связываютъ зародышевыя оболочки лепизмы. Съ другой стороны, эти оболочки у *Machilis* позволяютъ связать и спинной органъ Collembola (а также и другихъ Arthropoda, которыя его имѣютъ) съ оболочками Pterygota; словомъ, отъ него къ настоящему амніону и серозѣ послѣднихъ черезъ оболочки *Machilis* и *Lepisma* имѣется непрерывный филогенетическій рядъ. Намъ придется еще остановиться на этихъ соображеніяхъ, когда мы будемъ говорить о спинномъ органѣ у зародышей *Isotoma*.

II. Взрослая форма. Матеріалъ и методы изслѣдованія.

Мною изслѣдовано эмбріональное развитіе *Isotoma cinerea* Nic., вида который Börner (1906) избралъ, какъ типичный для недавно установленнаго имъ подрода *Vertagopus*, характеризующагося присутствіемъ волосковъ съ булавовиднымъ вздутіемъ (Keulenhaaren, geknöpften „Spürhaaren") на концахъ tibiotarsi. Родъ *Isotoma* (*Desoria* прежнихъ авторовъ) относится къ подсемейству Isotominae семейства Entomobryidae, стоящаго какъ бы по серединѣ между низшими Collembola—Poduridae (куда относится, между прочимъ, *Anurida*) и болѣе высоко спеціализированными Sminthuridae.

Isotoma cinerea — мелкая (1 — 1½ mm.) форма сѣроватаго цвѣта съ болѣе значительнымъ скопленіемъ голубого пигмента на спинной сторонѣ, которая пользуется довольно широкимъ распространеніемъ въ Европѣ и относится къ числу тѣхъ Collembola, которыя чаще всего попадаются подъ корой деревьевъ.

Здѣсь не мѣсто вдаваться въ описаніе ея наружнаго и внутренняго строенія; нѣкоторое же представленіе объ этомъ можно составить по рис. 37, изображающему молодую изотому, только что покинувшую яйцо.

На головѣ помѣщаются 4-членистые усики (ant), по 8 омматидій съ каждой стороны на темномъ пятнѣ (oc) и маленькій овальный постантеннальный органъ, обыкновенно почти незамѣтный. Брюшко состоитъ изъ почти одинаковыхъ 4 первыхъ сегментовъ и 2 маленькихъ заднихъ (Genital- и Analsegment); на 1-мъ помѣщается tubus ventralis (tv), на 3-мъ маленькій retinaculum, на 4-мъ furca (frc).

Изъ внутреннихъ органовъ ясно выступаетъ нервная система, состоящая изъ 2 головныхъ, 3 грудныхъ и 1 длиннаго брюшного ганглія. Замѣтимъ, что такого рѣзкаго обособленія послѣдняго у взрослыхъ Entomobryidae не наблюдается: обыкновенно онъ болѣе тѣсно слитъ съ 3-мъ груднымъ ганглiемъ въ одну общую массу. Среди взрослыхъ формъ такой же самостоятельный абдоминальный ганглій имѣется лишь у болѣе примитивныхъ *Anurophorus* по Willem'у (1900) и *Folsomia fimetaria* по моимъ наблюденіямъ. На рис. 37 хорошо виденъ также кишечникъ, состоящій изъ трехъ отдѣловъ (передней, средней и задней кишки), какъ у всѣхъ Collembola; ротовые органы и головныя железы на подобныхъ тотальныхъ препаратахъ обыкновенно не бываютъ видны. Не изображено же на нашемъ рисункѣ и сердце, тянущееся въ видѣ тонкой трубочки надъ кишкой: его передняя и задняя граница совпадаютъ приблизительно съ границами средней кишки.

Взрослая самка отличается отъ изображеннаго на нашемъ рисункѣ молодого экземпляра лишь сильно развитыми парными яичниками, лежащими въ брюшкѣ подъ кишечникомъ и заходящими даже въ грудь. Общій половой протокъ открывается на брюшной сторонѣ 5-го абдоминальнаго сегмента.

Матеріалъ по развитію *Isotoma cinerea* былъ собранъ мной, какъ уже упомянуто выше, въ Бологомъ (Новгородской губерніи) лѣтомъ 1904 года. 24 іюня у корней нѣсколькихъ елей подъ мхомъ я нашелъ множество самокъ этого вида во время кладки ими яицъ. Послѣднихъ было такъ много, что въ теченіе трехъ недѣль, пока продолжалось ихъ развитіе, я могъ изо дня въ день ходить въ это мѣсто и приносить домой съ кусками мха и гумуса болѣе чѣмъ достаточное количество яицъ для фиксировки. Молодь вылупилась изъ яицъ, отложенныхъ 24 іюня, 13 и 14 іюля, т. е. все эмбріональное развитіе протекло въ 20 дней. Вылупившіяся изъ яицъ молодыя жили у меня около 4 недѣль, но за это время величина ихъ измѣнилась очень мало. Вѣроятно, величины взрослаго животнаго онѣ достигаютъ лишь къ лѣту слѣдующаго года. Вообще какъ для *Isotoma cinerea*, такъ и для многихъ другихъ Collembola, какъ я имѣлъ случай уже указать въ другомъ мѣстѣ (1905 b), характерна, повидимому, одногодовая генерація.

Къ сожалѣнію, я ограничился лишь фиксировкой собраннаго мною матеріала и не произвелъ въ свое время надъ нимъ наблюденій intra vitam; послѣднія дали бы, конечно, нѣкоторые результаты, которыхъ нельзя было получить уже по спиртовому матеріалу.

Въ качествѣ фиксирующей жидкости употреблялся, большею частью, горячій растворъ іода въ іодистомъ каліи (Iodiodkaliumlösung), дававшій мнѣ вообще хорошіе результаты при фиксировкѣ взрослыхъ Collembola и давшій ихъ и при обработкѣ имъ ихъ зародышей.

Главная трудность въ дальнѣйшей обработкѣ собраннаго матеріала заключалась какъ при приготовленіи тотальныхъ препаратовъ, такъ и при заливкѣ въ параффинъ въ необходимости удалять или разрывать мало проницаемыя для реактивовъ оболочки зародыша. Въ виду крайней мелкости яицъ дѣлать это при помощи иглъ было и слишкомъ трудно и кропотливо; послѣ ряда неудачныхъ попытокъ мнѣ удалось, наконецъ, научиться разрывать оболочки, не повреждая зародыша, осторожнымъ надавливаньемъ иглы на покровное стекло, подъ которымъ въ каплѣ спирта помѣщалось одно или нѣсколько яицъ. На болѣе позднихъ стадіяхъ, уже послѣ разрыва хоріона, дѣлать это было значительно легче; первыя же стадіи съ особенно плотнымъ хоріономъ и большимъ количествомъ желтка требовали значительныхъ предосторожностей: снабженія покровнаго стекла ножками изъ воска, контроля надавливанья подъ микроскопомъ и пр. Такъ какъ количествомъ матеріала я не стѣснялся, то порча нѣсколькихъ яицъ для меня не имѣла при этомъ никакого значенія.

Зародыши окрашивались чаще всего in toto борнымъ карминомъ съ послѣдующимъ откисленіемъ его спиртомъ съ пикриновой кислотой, причемъ нерѣдко срѣзы еще докрашивались уже на стеклахъ пикриновой кислотой съ Wasserblau по Blochmann'у.

Заливка производилась черезъ кедровое масло въ параффинъ; оріентировка окрашенныхъ зародышей въ параффинѣ для рѣзанія не вызывала затрудненій, такъ какъ они прекрасно видны были въ его поверхностномъ слоѣ подъ микроскопомъ.

Срѣзы первыхъ стадій дѣлались толщиною въ 5 μ, а для среднихъ и позднихъ были удобнѣе еще болѣе тонкіе срѣзы — въ 3 μ. Въ виду малой величины изслѣдовавшихся объектовъ такіе разрѣзы получались безъ всякихъ затрудненій.

III. Первый періодъ развитія. — Дробленіе, образованіе бластодермы и желточныхъ клѣтокъ, появленіе полового зачатка. (Табл. I).

Яйца нашей изотомы имѣютъ шарообразную форму и отличаются очень незначительными размѣрами: діаметръ каждаго равенъ приблизительно 0,15 mm. Каждое яйцо окружено хоріономъ,

лишеннымъ сколько-нибудь замѣтной структуры; желточной оболочки (membrana vitellina) здѣсь не имѣется, что особенно ясно видно во время дробленія. Если разсматривать свѣжеотложенное яйцо, еще не начавшееся дробиться, въ каплѣ спирта (рис. 1), то бросается въ глаза, что между нимъ и хоріономъ (ch) имѣется довольно большой промежутокъ, возникшій, вѣроятно, отъ фиксировки; кромѣ того яйцо лежитъ большею частью нѣсколько эксцентрично по отношенію къ окружающему его хоріону (см. напр. рис. 2), а въ центрѣ его просвѣчиваетъ въ видѣ темнаго пятна центральное скопленіе протоплазмы (такъ называемый Plasmainsel—pi).

На разрѣзахъ черезъ эту стадію (рис. 6) мы видимъ, что главная масса образовательнаго желтка сосредоточена именно въ центрѣ въ видѣ такого круглаго или овальнаго Plasmainsel (pi) съ ядромъ, а на особенно хорошихъ препаратахъ и съ отходящими отъ него звѣздообразно отростками, которые переходятъ въ нѣжную протоплазматическую сѣточку, пронизывающую желтокъ. На препаратахъ, окрашенныхъ по Гейденгайну (съ такого именно препарата сдѣланъ нашъ рис. 6) послѣдняго обычно не бываетъ видно. Поверхностный слой плазмы (такъ называемая Keimhautblastem), имѣющійся въ яйцахъ многихъ насѣкомыхъ и хорошо развитый, между прочимъ, у *Campodea* по Uzel'ю, здѣсь почти отсутствуетъ. Питательный желтокъ, заполняющій большую часть яйца, состоитъ лишь изъ круглыхъ желточныхъ шариковъ (dk), такъ какъ бывшія въ немъ до фиксировки жировыя капли растворились въ спирту. Эти желточные шарики интенсивно окрашиваются кислыми анилиновыми красками, что говоритъ за ихъ бѣлковую природу, но красятся также и основными красками, желѣзнымъ гематоксилиномъ и пр. Величина ихъ, какъ видно на рисункѣ, неодинакова, при чемъ вокругъ центральнаго скопленія плазмы эти желточные шарики имѣютъ видъ очень мелкихъ крупинокъ и значительно меньше тѣхъ, которыя лежатъ дальше отъ Plasmainsel, что указываетъ на ассимилирующую дѣятельность послѣдняго. Это явленіе было отмѣчено уже у яицъ насѣкомыхъ [Friederichs (1906)] и пауковъ [Schimkewitsch (1911)]. На препаратахъ, окрашенныхъ желѣзнымъ гематоксилиномъ (рис. 6), хорошо видно, что столь же мелкіе желточные шарики, какъ кругомъ центральнаго скопленія плазмы, имѣются и въ самыхъ поверхностныхъ слояхъ желтка. Это указываетъ, что и на периферіи яйца имѣется незначительный поверхностный слой плазмы, но столь слабо выраженный, что помимо этого онъ почти незамѣтенъ.

Явленій созрѣванія яйца на имѣвшемся въ моемъ распоряженіи матеріалѣ я не наблюдалъ; не попадалось мнѣ и картинъ, относящихся къ оплодотворенію яйца, сліянію мужского и женскаго ядеръ и пр. Въ виду этого я затрудняюсь сказать, представляетъ ли описанное мной строеніе яйца ту картину, которую оно имѣетъ до созрѣванія или послѣ него.

Дробленіе яицъ, какъ и у другихъ Collembola, полное, и по крайней мѣрѣ на первыхъ стадіяхъ, равномѣрное (см. рис. 2—5). Картины, относящіяся къ первому дѣленію яйца, попадались мнѣ довольно часто; одна изъ нихъ изображена на рис. 7. Это дѣленіе, какъ и всѣ послѣдующія, происходитъ каріокинетическимъ путемъ; хромозомъ, впрочемъ, благодаря не совсѣмъ подходящей для цитологическихъ цѣлей консервировкѣ моего матеріала на такихъ разрѣзахъ было обычно не видно. Результатомъ перваго дѣленія является раздѣленіе центральнаго скопленія плазмы на двѣ клѣтки, лежащія на нѣкоторомъ разстояніи другъ отъ друга въ желткѣ (рис. 8); распредѣленіе послѣдняго здѣсь такое же, какъ на одноклѣточной стадіи, т. е. его мелкія зерна окружаютъ каждую изъ этихъ клѣтокъ дробленія (fz), встрѣчаясь кромѣ того по периферіи всего яйца. Желтокъ въ это время еще не раздробленъ, но, какъ только каждая изъ этихъ клѣтокъ приступаетъ къ новому дѣленію, въ немъ появляется борозда, раздѣляющая его на двѣ половины.

Внѣшній видъ четырехклѣточной стадіи изображенъ на рис. 2: какъ желтокъ, такъ и плазма подѣлены двумя бороздами (ихъ можно считать меридіональными) на четыре равныхъ части; каждая является клѣткой, построенной по тому же типу, какъ и еще не приступившее къ дробленію яйцо, т. е. внутри просвѣчиваетъ центральная масса плазмы (pa) съ ядромъ (называть ее и здѣсь клѣткой дробленія, конечно, было бы неправильно) и ее окружаетъ желтокъ. При переходѣ въ стадію 8 клѣтокъ каждый изъ этихъ бластомеровъ такимъ же образомъ длится экваторіальной бороздой на верхнюю и нижнюю половину, и мы получаемъ два ряда клѣтокъ по 4 въ каждомъ (рис. 3). Разрѣзъ черезъ эту стадію изображенъ на рис. 9, при чемъ на немъ видны четыре клѣтки (верхней или нижней половины яйца) съ рѣзкими границами другъ между другомъ; каждая имѣетъ въ центрѣ скопленіе плазмы съ ядромъ (pa), остальная же часть ея заполнена желточными шариками (dk). Между этими четырьмя клѣтками имѣется небольшое свободное пространство—полость дробленія (fh), появленіе которой едва ли можно приписать вліянію реактивовъ, какъ это думалъ Ульянинъ.

До сихъ поръ дробленіе яйца шло удивительно правильно, но, начиная со стадіи 16 клѣтокъ, правильность эта, какъ видно

и безъ помощи разрѣзовъ по внѣшнему виду яйца (рис. 4) уже теряется. На разрѣзахъ черезъ эту стадію (рис. 10) мы убѣждаемся, что кромѣ периферическихъ клѣтокъ здѣсь имѣются уже и внутреннія, окруженныя со всѣхъ сторонъ тѣми, которыя остаются на поверхности яйца. Очевидно, съ переходомъ въ стадію 16 клѣтокъ направленіе дѣленія нѣкоторыхъ клѣтокъ 8-клѣточной стадіи таково, что часть получающихся при этомъ бластомеровъ погружается внутрь яйца, заполняя бывшую раньше полость дробленія, и въ результатѣ получается уже плотная морула. Обычно на разрѣзахъ, прошедшихъ черезъ центръ яйца, бываетъ видна та картина, которая изображена на рис. 10, т. е. 7 периферическихъ и 1 внутренняя клѣтка. Здѣсь, такимъ образомъ, (какъ и на слѣдующей стадіи) настоящіе разрѣзы вполнѣ идентичны съ оптическими, что совершенно ясно изъ сравненія рис. 10 съ рис. 4. Разрѣзы черезъ стадію 32 клѣтокъ (рис. 11) отличаются отъ 16-клѣточной стадіи лишь большимъ числомъ клѣтокъ: обычно на такихъ центральныхъ разрѣзахъ ихъ здѣсь бываетъ видно 8—9 по периферіи и 3—4 внутри. Характеръ каждой клѣтки остается тѣмъ же: центральное скопленіе плазмы съ ядромъ и окружающій ее желтокъ изъ желточныхъ шариковъ.

Въ дальнѣйшемъ счетъ клѣтокъ даже на разрѣзахъ становится очень труднымъ: напримѣръ, для стадіи, слѣдующей за 32-клѣточной стадіей—внѣшній видъ ея изображенъ на рис. 5—можно только приблизительно сказать, что она состоитъ изъ числа клѣтокъ, близкаго къ 64. По своему внѣшнему виду эта стадія еще ничѣмъ не отличается отъ предыдущихъ, но на разрѣзахъ мы сталкиваемся съ новымъ явленіемъ. Клѣтки, изъ которыхъ состоитъ яйцо, отдѣлены ясными границами и содержатъ, какъ и прежде, желтокъ и плазматическое скопленіе, но послѣднее не лежитъ уже въ центрѣ желточной массы, а всегда смѣщено или къ одному изъ краевъ клѣтки у внутреннихъ клѣтокъ или же къ наружному краю у периферическихъ (рис. 12). Эти плазматическія скопленія имѣли и на предыдущихъ стадіяхъ болѣе или менѣе неровные края, здѣсь же у нихъ гораздо яснѣе наблюдаются звѣздообразные выросты, придающіе такому скопленію амебовидную форму. Очевидно, на этой стадіи полное дробленіе, распространявшееся на желтокъ, заканчивается и переходитъ въ поверхностное, для чего каждому плазматическому скопленію необходимо освободиться отъ окружающей его со всѣхъ сторонъ желточной массы и, выйдя изъ нея, превратиться въ независимую отъ желтка клѣтку дробленія. Это и достигается, повидимому, тѣмъ, что такія плазматическія скопленія активно

выбираются у периферическихъ клѣтокъ на поверхность яйца, а у внутреннихъ къ ихъ краямъ, чтобы затѣмъ выбраться совсѣмъ изъ своего участка желтка.

Дѣйствительно, на слѣдующей стадіи (рис. 13) приходится говорить уже не о скопленіяхъ плазмы съ ядромъ внутри богатыхъ желткомъ клѣтокъ, а о самостоятельныхъ клѣткахъ дробленія (fz), частью расположенныхъ по периферіи яйца, частью лежащихъ еще въ желткѣ и независимыхъ отъ тѣхъ участковъ желтка (db), вмѣстѣ съ которыми онѣ на болѣе раннихъ стадіяхъ составляли единое цѣлое, помѣщаясь въ ихъ центрѣ. Теперь тѣ клѣтки дробленія, которыя находятся внутри яйца, лежатъ обычно между участками, на которые разбитъ желтокъ. Какъ можно видѣть на этомъ же рисункѣ, и на этой стадіи дѣленіе клѣтокъ дробленія продолжается (tf), но уже независимо отъ желтка.

Поверхность яйца покрыта теперь въ нѣкоторыхъ мѣстахъ бластодермой, но въ другихъ она лишена еще клѣтокъ: заполненіе такихъ промежутковъ происходитъ, очевидно, путемъ выползанія на поверхность новыхъ клѣтокъ дробленія изъ желтка. Такъ какъ у *Isotoma cinerea* дробленіе первоначально полное и поверхности яйца достигаютъ прежде всего плазматическія скопленія периферическихъ клѣтокъ (на стадіи 64 и даже 32 бластомеровъ), то возникновеніе бластодермы не можетъ быть пріурочено къ одному какому-нибудь пункту поверхности яйца, а начинается, такъ сказать, пятнами по всему яйцу, и затѣмъ свободные промежутки между этими первыми піонерами бластодермы заполняются путемъ выползанія на поверхность новыхъ клѣтокъ дробленія изъ желтка, а, вѣроятно (въ этомъ я не могъ съ достовѣрностью убѣдиться), и путемъ дѣленія первыхъ вышедшихъ на поверхность клѣтокъ.

Заканчивается первый періодъ развитія яйца, продолжительность котораго вмѣстѣ съ Ульяниномъ я могу опредѣлить въ нѣсколько часовъ, во всякомъ случаѣ меньше сутокъ, стадіей, разрѣзъ которой изображенъ на рис. 14. Все яйцо покрыто уже однимъ слоемъ клѣтокъ бластодермы (bl), которыя здѣсь носятъ тотъ же характеръ, что и клѣтки дробленія на предыдущей стадіи. Желтокъ попрежнему разбитъ на отдѣльные участки или дольки (db), но клѣтокъ въ немъ содержится уже очень немного, такъ какъ большинство клѣтокъ дробленія вышло на поверхность яйца, образовавъ бластодерму. Однѣ изъ этихъ оставшихся въ желткѣ клѣтокъ разсѣяны въ немъ по одиночкѣ на довольно большомъ разстояніи другъ отъ друга и представляютъ изъ себя желточныя клѣтки или вителлофаги (dz). Кромѣ

того въ желткѣ ближе къ будущему заднему концу зародыша имѣется небольшая кучка изъ нѣсколькихъ тѣсно прилегающихъ другъ къ другу клѣтокъ (g); эти клѣтки представляютъ изъ себя половой зачатокъ, обособляющійся у нашей *Isotoma*, такимъ образомъ, очень рано: одновременно съ образованіемъ бластодермы. На описываемой стадіи между бластодермическими, желточными и клѣтками полового зачатка, какъ видно по рисунку, еще нѣтъ сколько-нибудь замѣтныхъ различій: они появляются, какъ мы увидимъ, позднѣе.

Что касается до происхожденія этого полового зачатка, то, къ сожалѣнію, я не могъ точно установить, изъ какой именно клѣтки или клѣтокъ предшествующихъ стадій онъ возникаетъ. Однако его всегда строго опредѣленное положеніе въ желткѣ какъ на этой стадіи, такъ и на послѣдующихъ (см. рисунки на слѣдующихъ таблицахъ) позволяетъ мнѣ высказать предположеніе, что, быть можетъ, этотъ половой зачатокъ возникаетъ изъ одной опредѣленной внутренней клѣтки 32-клѣточной, а, можетъ быть, даже и 16-клѣточной стадіи. Если это дѣйствительно такъ, то мы бы имѣли и у одной изъ Collembola столь же раннюю дифференцировку Urgeschlechtszelle, какая недавно была описана Hasper'омъ (1911) у *Chironomus*. Однако и независимо отъ правильности такого предложенія мы имѣемъ у *Isotoma cinerea* крайне раннее обособленіе полового зачатка въ зародышѣ.

Желточныя клѣтки возникаютъ несомнѣнно изъ тѣхъ клѣтокъ дробленія, которыя задерживаются во время образованія бластодермы въ желткѣ. Помимо этого способа происхожденія, который во всякомъ случаѣ является главнымъ, я не считаю исключеннымъ возможность, что нѣкоторыя изъ вышедшихъ уже на поверхность яйца клѣтокъ дѣлятся, и одинъ изъ продуктовъ этого дѣленія уходитъ въ желтокъ, превращаясь позже въ желточную клѣтку. Въ пользу такого допущенія говорятъ нѣкоторыя картины въ родѣ той, которую можно видѣть на рис. 13. Такъ какъ въ это время бластодерма еще не сформирована, то никакого принципіальнаго различія между тѣмъ и другимъ способомъ происхожденія желточныхъ клѣтокъ, конечно, нѣтъ. Позже, когда вся поверхность яйца уже покрыта однимъ слоемъ бластодермическихъ клѣтокъ, отдѣленія отъ послѣднихъ элементовъ, уходящихъ для пополненія желточныхъ клѣтокъ внутрь яйца, я не наблюдалъ.

Изъ предыдущихъ авторовъ при помощи метода разрѣзовъ изучала дробленіе яйцъ *Anurida* Miss Claypole, при чемъ почти во всѣхъ деталяхъ наши наблюденія сходятся другъ съ другомъ. Небольшія различія сводятся къ тому, что по ея наблюденіямъ яйцо кромѣ хоріона имѣетъ и желточную оболочку, присутствіе которой отмѣчалось также Nicolet, Lemoine'омъ, Wheeler'омъ и Folsom'омъ, а кромѣ того она отрицаетъ наличность полости дробленія. Мнѣ кажется, что присутствіе послѣдней на стадіи 8 клѣтокъ подтверждается и соотвѣтствующимъ рисункомъ въ работѣ Claypole (рис. 31); кромѣ того ее наблюдали Uzel и Prowazek.

Изъ данныхъ другихъ авторовъ, касающихся этого періода развитія, кромѣ старыхъ наблюденій Ульянина и Lemoine'а, изъ которыхъ послѣднія, вѣроятно, ошибочны, можно остановиться на наблюденіяхъ Uzel'я и Prowazek'а. Эти данныя въ нѣкоторыхъ частностяхъ расходятся съ моими, что вполнѣ понятно, такъ какъ они касаются другихъ формъ, но одна подробность возбуждаетъ во мнѣ нѣкоторое сомнѣніе. Prowazek считаетъ дробленіе у изслѣдованной имъ формы неравномѣрнымъ, хотя и сильно приближающимся къ адэквальному, Uzel же приписываетъ *Achorutes armatus* типичное неравномѣрное дробленіе съ образованіемъ макро- и микромеровъ. Настоящее неравномѣрное дробленіе, какъ напримѣръ у *Telyphonus* [Schimkewitsch (1906)], очень большая рѣдкость въ типѣ членистоногихъ животныхъ, такъ что къ такого рода даннымъ нужно относиться съ особенной осторожностью. При разсматриваньи дробящихся яицъ въ спирту я очень часто наблюдалъ, особенно на стадіи 8 клѣтокъ, картины, напоминающія рисунки Uzel'я, такъ какъ при этомъ обычно клѣтки верхней или нижней половины яйца кажутся меньше, производя впечатлѣніе „микромеровъ". Однако путемъ осторожнаго поворачиванья яйца подъ покровнымъ стекломъ и, главное, путемъ зарисовыванья каждаго изъ бластомеровъ этой стадіи съ рисовальнымъ аппаратомъ легко убѣдиться, что они вполнѣ одинаковы. Не являются ли и макро- и микромеры Uzel'я такими же мнимыми образованіями?

Никто изъ предыдущихъ авторовъ не наблюдалъ до сихъ поръ описаннаго мною выше полового зачатка въ желткѣ. Конечно, вполнѣ возможно, что въ этомъ отношеніи *Isotoma cinerea* рѣзко отличается отъ другихъ изученныхъ эмбріологически Collembola, но въ работахъ моихъ предшественниковъ можно найти нѣкоторый намекъ на существованіе такого же полового зачатка и у другихъ формъ. Какъ мы дальше увидимъ, средняя кишка

развивается у нашей *Isotoma* совершенно независимо отъ какихъ-либо желточныхъ элементовъ: крайне невѣроятно, чтобы у другихъ формъ этого отряда дѣло обстояло бы въ этомъ отношеніи иначе. Между тѣмъ еще Ульянинъ описалъ у изслѣдованныхъ имъ зародышей появляющуюся довольно рано кучку клѣтокъ въ желткѣ, изъ которой по его мнѣнію развивается средняя кишка. Если сравнить его рис. 7 на табл. V хотя бы съ нашимъ рис. 20, то кажется довольно вѣроятнымъ, что рѣчь здѣсь идетъ именно о половомъ зачаткѣ. Изъ такого-же скопленія клѣтокъ въ желткѣ описываютъ происхожденіе средней кишки Uzel и Prowazek (см. вопреки тексту въ работѣ послѣдняго рис. 4 и объясненіе къ нему), очевидно, повторяя ошибку Ульянина. Miss Claypole тоже принимаетъ за энтодерму 2 или болѣе кучки клѣтокъ, остающихся въ желткѣ вмѣстѣ съ желточными, но по ея описанію онѣ лежатъ ближе къ спинному органу, такъ что здѣсь, повидимому, рѣчь идетъ уже не о половомъ зачаткѣ, а о чемъ-то другомъ. Однако какъ мы дальше увидимъ, въ пользу присутствія полового зачатка въ желткѣ и у *Anurida* говорятъ другія данныя Miss Claypole. Разумѣется, окончательно вопросъ этотъ можетъ быть рѣшенъ лишь путемъ новаго изслѣдованія.

На раннемъ обособленіи полового зачатка и морфологическомъ значеніи желточныхъ клѣтокъ я остановлюсь еще въ послѣдней главѣ этой работы, посвященной общимъ соображеніямъ.

IV. Второй періодъ развитія.—Образованіе нижняго листка, спинного органа и зародышевыхъ оболочекъ. (Табл. II).

Второй періодъ въ развитіи яйца начинается съ возникновенія нижняго зародышеваго листка (unteres Blatt). Я предпочитаю этотъ терминъ другимъ, такъ какъ понятія о „первичной" и „вторичной" энтодермѣ у насѣкомыхъ совершенно перепутались, а терминъ „энтомезодерма" употребляется иногда для обозначенія тѣхъ случаевъ закладки мезодермы, когда она возникаетъ отъ энтодермы [см. напримѣръ новое изданіе учебника Korschelt'а и Heider'а (1910)]. Въ виду этого выраженіе „нижній листокъ", особенно когда рѣчь идетъ о насѣкомыхъ, является наиболѣе удобнымъ.

Образованіе этого нижняго листа у изотомы не пріурочено къ какому-нибудь одному пункту поверхности яйца, а происходитъ подъ всей бластодермой. На рисункѣ 15 изображена часть разрѣза

черезъ яйцо вскорѣ послѣ образованія бластодермы: мы видимъ здѣсь, что мѣстами бластодерма еще однослойна, но, большею частью, между поверхностными клѣтками и желткомъ образовался уже второй слой клѣтокъ, и эти нижнія клѣтки, совершенно еще ничѣмъ не отличающіяся отъ поверхностныхъ, и являются первыми элементами нижняго листа (ub). Происхожденіе ихъ тоже ясно изъ того же рисунка, такъ какъ на немъ мѣстами видны картины дѣленія бластодермической клѣтки на двѣ: верхнюю, поверхностную, и нижнюю (tf). Такимъ образомъ, нижній листъ возникаетъ у *Isotoma cinerea* сейчасъ же послѣ образованія бластодермы путемъ раздѣленія ея клѣтокъ на два слоя—верхній, который нужно считать эктдермой, и нижній, т.-е. нижній зародышевый листокъ. Весьма возможно, что помимо дѣленія бластодермическихъ клѣтокъ нѣкоторые изъ элементовъ послѣдняго возникаютъ и путемъ простого выклиниванья клѣточекъ бластодермы внутрь, тѣмъ болѣе что на моихъ препаратахъ попадались иногда картины, которыя легче всего было истолковать въ такомъ смыслѣ (см. рис. 15 *e*). Однако такое выклиниваніе, если оно имѣетъ, дѣйствительно, мѣсто, тоже должно вызываться дѣленіемъ бластодермическихъ клѣтокъ, но уже не въ радіальномъ, а въ тангенціальномъ направленіи, такъ что мы можемъ, принимая во вниманіе и эту возможность, все же сказать, что элементы нижняго листа возникаютъ подъ всей поверхностью яйца путемъ дѣленія бластодермическихъ клѣтокъ на два слоя.

Рис. 16 изображаетъ разрѣзъ чрезъ яйцо, когда этотъ процессъ уже закончился и мы имѣемъ на поверхности яйца два болѣе рѣзко выраженныхъ слоя: эктодерму (ect) и нижній листъ (ub). На этой же стадіи, какъ видно и на рисункѣ, впервые возникаетъ болѣе рѣзкое различіе между элементами обоихъ первичныхъ зародышевыхъ листовъ, съ одной стороны, и желточными клѣтками, съ другой: въ послѣднихъ (dz) протоплазма переполнена въ это время крупными вакуолями, содержащими, вѣроятно, продукты резорпціи желтка, и въ силу этого почти не окрашивается красками, такъ что рѣзко выдѣляются въ желткѣ лишь ядра желточныхъ клѣтокъ. Лежатъ они частью въ серединѣ, частью ближе къ краямъ тѣхъ долекъ, на которыя по прежнему разбитъ желтокъ. Клѣтки полового зачатка (g) занимаютъ въ желткѣ прежнее положеніе; количество ихъ нѣсколько увеличивается по сравненію со стадіей, изображенной на рис. 14, сами же клѣтки сообразно съ этимъ становятся немного меньше и по своему внѣшнему виду болѣе похожи на клѣтки зародышевыхъ листовъ: хотя плазма ихъ тоже довольно сильно вакуолизирована, но окрашиваются онѣ сильнѣе, почему выдѣляются въ желткѣ гораздо рѣзче желточныхъ клѣтокъ. Весь зачатокъ принимаетъ болѣе правильную округлую форму и лежитъ, какъ и на всѣхъ послѣдующихъ стадіяхъ, ближе къ будущимъ брюшной сторонѣ и заднему концу зародыша.

Описанный мною способъ развитія нижняго листка у нашей изотомы рѣзко отличается отъ характернаго для большинства насѣкомыхъ, во-первыхъ, отсутствіемъ первичной борозды (которой здѣсь, конечно, и быть не можетъ), а, во-вторыхъ, тѣмъ, что его возникновеніе не пріурочено къ какому-нибудь опредѣленному пункту, а совершается подъ всей поверхностью яйца. Пользуясь общепринятой терминологіей, мы можемъ назвать этотъ способъ мультиполярнымъ образованіемъ энтодермы, а въ частности смѣшанной деламинаціей [Metschnikoff (1886)], такъ какъ нижній листокъ возникаетъ здѣсь и при помощи дѣленія и при помощи выклиниванья клѣтокъ внутрь. Однако это явленіе не стоитъ совершенно особнякомъ среди аналогичныхъ ему процессовъ у другихъ насѣкомыхъ и многоножекъ: по этому же типу происходитъ образованіе нижняго листка („мезодермы") согласно Heymons'у у *Gryllotalpa*, *Phyllodromia* (1895) и *Scolopendra* (1901), по Knower'у (1900) у *Eutermes*, а, судя по краткому предварительному сообщенію Lignau (1911a), быть можетъ, и у *Polydesmus*. Подробнѣе на вопросѣ о зародышевыхъ листахъ я остановлюсь въ концѣ работы, здѣсь же отмѣчу лишь, что подобный способъ возникновенія нижняго листа въ группѣ Tracheata я считаю болѣе примитивнымъ (тѣмъ болѣе что и найденъ онъ лишь у довольно низко стоящихъ представителей этой группы). Гаструляція съ образованіемъ первичной борозды, какъ мнѣ кажется, развилась у насѣкомыхъ (а, быть можетъ, и всюду въ животномъ царствѣ) изъ этого болѣе примитивнаго способа—мультиполярной иммиграціи—въ цѣляхъ сокращенія процесса развитія и по чисто механическимъ причинамъ, о чемъ уже писалъ между прочимъ Heymons (1895), ошибочно принимавшій нижній листъ за мезодерму.

Въ работахъ предшествовавшихъ авторовъ происхожденіе этого нижняго листка описывается неправильно. Miss Claypole считаетъ его за мезодерму и, отмѣчая вполнѣ правильно, что этотъ внутренній листъ возникаетъ первоначально подъ всей поверхностью яйца, думаетъ однако, что оба слоя закладываются одновременно путемъ выхода клѣтокъ дробленія на поверхность. Очевидно, въ ея распоряженіи не было зародышей съ одно-

слойной бластодермой, на разрѣзахъ черезъ которые, какъ на нашемъ рис. 14, совершенно ясно видно, что въ желткѣ остается въ это время такъ мало клѣтокъ, что нижній листокъ можетъ вообще возникнуть только изъ бластодермы. Ульянинъ видѣлъ и правильно описалъ раздѣленіе бластодермы на два слоя, но называетъ эти два первичные зародышевые листа многослойной бластодермой, относя возникновеніе верхняго и нижняго листа къ болѣе поздней стадіи. О многослойности же бластодермы пишутъ Uzel и Prowazek, не останавливаясь на вопросѣ о возникновеніи нижняго листка (объ мнимомъ энтодермальномъ зачаткѣ въ работахъ всѣхъ этихъ авторовъ я уже упоминалъ).

Интересно отмѣтить, что у *Lepisma* по Heymons'у „мезодерма" (т.-е. нашъ нижній листокъ) возникаетъ путемъ отщепленія отъ бластодермы въ двухъ заднихъ третяхъ небольшого зародышеваго диска, повидимому, безъ образованія борозды и впячиванья. Къ сожалѣнію, я не могу привести въ какую-либо связь съ моими наблюденіями (какъ и вообще съ данными о развитіи другихъ насѣкомыхъ) того довольно подробнаго описанія закладки зародышевыхъ пластовъ у *Campodea*, которое даетъ въ своей работѣ Uzel, настолько она носитъ своеобразный характеръ. Новое изслѣдованіе этихъ отношеній было бы тѣмъ болѣе интересно, что дальнѣйшіе процессы развитія, начиная съ момента закладки зародышевой полосы, необычайно сходны у *Campodea* съ нашей изотомой.

Мы остановились на томъ моментѣ въ развитіи, когда появилось два зародышевыхъ пласта и возникли различія въ характерѣ клѣтокъ этихъ пластовъ, полового зачатка и желточныхъ. На этой стадіи зародышъ имѣетъ уже не круглую, а овальную форму съ нѣсколько заостреннымъ однимъ полюсомъ (рис. 16). Это явленіе совсѣмъ не отмѣчалось болѣе поздними авторами кромѣ Ульянина и Nicolet, назвавшаго эту статью „грушевиднымъ зародышемъ". По словамъ Ульянина, наблюдавшаго развитіе подуръ intra vitam, такая форма получается „благодаря стягиванью содержимаго яйца внутри хоріона... вслѣдствіе чего содержимое яйца въ двухъ противоположныхъ точкахъ отстаетъ отъ оболочки яйца, тогда какъ въ двухъ другихъ противоположныхъ точкахъ почти соприкасается съ ней" (стр. 4). Позже яйцо принимаетъ снова шарообразную форму.

На этой именно стадіи грушевиднаго зародыша на его нѣсколько заостренномъ полюсѣ начинается образованіе изъ клѣтокъ эктодермы своеобразнаго спинного органа Collembola. Уже

на рис. 16 мы видимъ, что клѣтки эктодермы въ этомъ мѣстѣ нѣсколько отличаются отъ сосѣднихъ своими большими размѣрами въ высоту: это и есть первый зачатокъ спинного органа (aDO). Увеличеніе размѣровъ эктодермальныхъ клѣтокъ этой кучки продолжается и дальше, такъ что довольно скоро этотъ зачатокъ спинного органа довольно рѣзко выдѣляется среди примыкающихъ къ нему двухъ слоевъ зародыша (рис. 17). Въ его образованіи принимаютъ участіе исключительно клѣтки эктодермы: нижній листокъ развитъ первоначально и подъ тѣмъ мѣстомъ, гдѣ возникаетъ спинной органъ (какъ и вообще подъ всей поверхностью яйца), но затѣмъ его клѣтки здѣсь исчезаютъ. Въ однихъ случаяхъ это исчезновеніе происходитъ очень рано—на стадіи, изображенной на рис. 16, гдѣ подъ первымъ зачаткомъ спинного органа элементовъ нижняго листа уже нѣтъ. Въ этомъ случаѣ, какъ мнѣ кажется, послѣдніе просто оттѣсняются внизъ увеличивающимися въ размѣрахъ клѣтками такого зачатка. Въ другихъ случаяхъ нижній листокъ сохраняется подъ этимъ мѣстомъ дольше, даже на стадіи рис. 17. На послѣднемъ видно при этомъ, что клѣтки нижняго листа подъ самымъ спиннымъ органомъ приняли нѣсколько своеобразный видъ: онѣ теряютъ здѣсь связь другъ съ другомъ, отдѣляются и отъ эктодермы и лежатъ у самаго желтка, почти внѣдряясь въ него (par). Плазма этихъ ставшихъ свободными и уходящихъ, повидимому, въ желтокъ клѣтокъ сильно вакуолизирована, ядро часто имѣетъ видъ нѣсколькихъ отдѣльныхъ скопленій, интенсивно окрашивающихся борнымъ карминомъ, или же смѣщено къ краю клѣтки.

Истолковать эти картины легче всего въ томъ смыслѣ, что эти клѣтки нижняго листа становятся подъ спиннымъ органомъ болѣе ненужными и, уходя въ желтокъ, подвергаются дегенераціи. Нельзя не отмѣтить при этомъ сходства ихъ съ давно извѣстными у высшихъ насѣкомыхъ образованіями, получившими отъ Heymons'а (1895) имя парацитовъ. Наиболѣе характернымъ для парацитовъ являются измѣненія въ ядерномъ веществѣ, стоящія по Friederichs'у (1906), который наиболѣе подробно занимался подобными элементами, быть можетъ, въ связи съ ихъ секреторной дѣятельностью въ желткѣ. Парацитовъ описывали у зародышей различныхъ отрядовъ насѣкомыхъ, при чемъ наблюдалось ихъ отдѣленіе отъ самыхъ различныхъ клѣтокъ (отъ бластодермы, желточныхъ, половыхъ, мезодермы и т. д.).

У зародышей изотомы эти парациты наблюдались мною довольно рѣдко, при чемъ почти всегда дѣло шло объ отдѣленіи ихъ отъ элементовъ нижняго листка. Такой распадъ послѣднихъ

я наблюдалъ у зародышей и во время 2-го періода развитія и на болѣе позднихъ стадіяхъ съ уже образовавшейся зародышевой полосой. Прослѣдить дальнѣйшую судьбу и измѣненія этихъ клѣтокъ мнѣ не удалось, тѣмъ болѣе что крайняя мелкость всѣхъ элементовъ у *Isotoma cinerea* дѣлаетъ ее мало пригоднымъ объектомъ для цитологическихъ цѣлей. Я убѣжденъ, однако, что мы имѣемъ здѣсь дѣло просто съ явленіями дегенераціи нѣкоторыхъ клѣтокъ. Въ моемъ распоряженіи было нѣсколько зародышей явно патологическаго характера какъ до закладки спинного органа, такъ и послѣ этого процесса, у которыхъ большая часть клѣтокъ нижняго листа подверглась подобному распаду и имѣла видъ парацитовъ. Что я имѣлъ въ этомъ случаѣ дѣло съ несомнѣнно патологическими случаями, видно изъ того, что на болѣе позднихъ стадіяхъ, не смотря на большое количество изслѣдованныхъ мною зародышей, я не видалъ ничего подобнаго такимъ картинамъ. Изъ этого, какъ мнѣ кажется, можно вывести заключеніе, что превращеніе большей части элементовъ нижняго листа въ парациты свидѣтельствуетъ о ненормальномъ ходѣ развитія зародыша, который скоро при этомъ и погибаетъ, въ маломъ же масштабѣ этотъ процессъ имѣетъ мѣсто для уничтоженія ненужныхъ болѣе элементовъ, напримѣръ, клѣточекъ нижняго листа подъ формирующимся спиннымъ органомъ.

Довольно скоро послѣ перваго появленія зачатка спинного органа послѣдній принимаетъ уже вполнѣ готовую форму. Подобный видъ онъ имѣетъ у зародыша, разрѣзъ черезъ котораго изображенъ на рис. 18. Большая часть его поверхности покрыта здѣсь, какъ и на предыдущей стадіи, клѣтками двухъ первичныхъ зародышевыхъ листковъ, а на спинномъ полюсѣ помѣщается кучка болѣе крупныхъ, удлиненныхъ клѣтокъ спинного органа, глубоко вдающихся въ желтокъ (DO). Границы между клѣтками у зародышей этой и слѣдующихъ стадій вплоть до разрыва хоріона обычно не бываютъ видны, такъ какъ въ это же время начинается выдѣленіе подъ хоріономъ кутикулярной зародышевой оболочки, благодаря чему фиксировка этихъ стадій значительно хуже предыдущихъ и послѣдующихъ. Крайне рѣзко зато выступаютъ границы между клѣтками и вообще гистологическій характеръ всѣхъ элементовъ гораздо яснѣе у зародышей вскорѣ послѣ разрыва хоріона, такъ что со строеніемъ спинного органа лучше познакомиться по болѣе поздней стадіи.

На рис. 26 изображенъ разрѣзъ черезъ самую верхнюю часть такого болѣе поздняго зародыша (относящагося уже къ третьему періоду развитія), гдѣ отлично виденъ и спинной органъ

(DO). Мы видимъ здѣсь, что клѣтки послѣдняго во много разъ больше прилегающихъ къ нимъ клѣтокъ эктодермы, продолженіемъ которыхъ онѣ какъ бы являются. Каждая клѣтка сильно вытянута въ длину, имѣя болѣе расширенный внутренній конецъ и сильно суженный наружный, причемъ эти наружные вытянутые концы клѣтокъ спинного органа сходятся другъ съ другомъ въ серединѣ его внѣшней поверхности. Внутренніе расширенные концы клѣтокъ заключаютъ въ себѣ по одному довольно крупному ядру; плазма ихъ здѣсь сильно вакуолизирована. Напротивъ, ближе кнаружи, по мѣрѣ суженія всей клѣтки, эта вакуолизація въ плазмѣ исчезаетъ и замѣняется прекрасно выраженнымъ фибриллярнымъ строеніемъ, такъ что получается впечатлѣніе, будто клѣтки спинного органа по направленію къ периферіи сильно суживаются и переходятъ въ пучекъ тонкихъ нитей, среди которыхъ нельзя различить уже границъ отдѣльныхъ клѣтокъ. Такая картина свидѣтельствуетъ, конечно, объ интенсивной секреторной (или экскреторной) дѣятельности спинного органа, придавая ему характеръ железы: фибриллярное строеніе удлиненныхъ наружныхъ концовъ клѣтокъ можно объяснить накопленіемъ въ нихъ направляющагося наружу секрета, который вырабатывается, вѣроятно, ближе къ ядру, въ ихъ расширенныхъ внутреннихъ концахъ, гдѣ плазма имѣетъ много вакуоль.

На рис. 26, къ которому относится наше описаніе, видно, что наружные концы клѣтокъ спинного органа какъ бы выходятъ изъ зародыша и выдаются надъ его поверхностью, вступая въ связь съ окружающей яйцо оболочкой. Послѣднее характерно лишь для болѣе поздней стадіи — уже послѣ разрыва хоріона, во время же второго періода развитія и въ частности вскорѣ послѣ образованія спинного органа этого еще нѣтъ, и его наружная поверхность составляетъ прямое продолженіе поверхности эктодермы, надъ которой онъ отнюдь не выдается (рис. 18). За исключеніемъ этого клѣтки спинного органа (DO) и сейчасъ же послѣ его полнаго сформированія и вообще во время всего второго періода развитія (рис. 18, 19, 21, 22) имѣютъ тотъ же характеръ, который изображенъ и описанъ нами по болѣе поздней стадіи (рис. 26), т.-е. состоятъ каждая изъ болѣе широкой внутренней части съ сильно вакуолизированной плазмой и удлиненнаго наружнаго конца съ фибриллярнымъ строеніемъ, хотя границы между этими клѣтками здѣсь большею частью и не видны. Никакихъ слѣдовъ клѣтокъ нижняго листа, когда-то бывшихъ и въ этомъ мѣстѣ, послѣ полнаго сформированія спинного органа подъ нимъ уже не имѣется, клѣтки же эктодермы

подходятъ вплотную къ его крайнимъ клѣткамъ, такъ что, какъ видно на рис. 18 и другихъ, спинной органъ производитъ впечатлѣніе разросшагося внутрь участка эктодермы, чѣмъ онъ въ дѣйствительности и является. Что касается, наконецъ, до общей формы этого образованія, то о ней лучше всего свидѣтельствуетъ его старое названіе—„шарообразный органъ" (Ульянинъ), хотя эта форма иногда и замѣняется формой менѣе правильнаго сфероида.

Сейчасъ же послѣ закладки спинного органа начинается выдѣленіе зародышемъ первой кутикулярной оболочки, при чемъ послѣдняя выдѣляется подъ хоріономъ всей поверхностью эктодермы. На томъ же разрѣзѣ, гдѣ спинной органъ достигъ своей окончательной величины (рис. 18) и на разрѣзѣ черезъ слѣдующую стадію (рис. 19) мы видимъ, что наружный край эктодермальныхъ клѣтокъ имѣетъ рѣзко выраженный контуръ (ah_1), при чемъ при окраскѣ по Блохманну Wasserblau интенсивно краситъ эту каемку, какъ она окрашиваетъ на болѣе позднихъ стадіяхъ и кутикулярныя зародышевыя оболочки. Очевидно, здѣсь мы имѣемъ передъ собой возникновеніе такой оболочки, образующейся какъ продуктъ превращенія наружнаго слоя эктодермальныхъ клѣтокъ. При разсматриваніи такихъ зародышей въ каплѣ спирта можно добиться иногда осторожнымъ надавливаньемъ иглы на покровное стекло, снабженное восковыми ножками, отдѣленія этой кутикулярной оболочки отъ поверхности зародыша, хотя на этихъ стадіяхъ она еще очень плотно прилегаетъ къ ней.

Чтобы такое отдѣленіе могло произойти естественнымъ путемъ, поверхность его вслѣдъ за образованіемъ на зародышѣ этой кутикулы начинаетъ покрываться множествомъ складокъ и извилинъ, при чемъ первоначально за всѣми этими неровностями эктодермы слѣдуетъ и зародышевая оболочка, пока она совершенно не отдѣлится отъ поверхности зародыша.

Процессъ этотъ начинается съ появленія одной очень глубокой борозды, которая проходитъ кругомъ всего яйца по его меридіану. Какъ видно и на цѣломъ яйцѣ и на разрѣзахъ черезъ него (рис. 19), эта борозда (f) начинается на спинной сторонѣ яйца, сейчасъ же сзади спинного органа (т.-е. проходитъ съ той стороны послѣдняго, которая обращена къ половому зачатку—g) и отсюда распространяется по боковымъ сторонамъ зародыша, переходя и на его брюшную сторону, т.-е. охватываетъ яйцо кругомъ. Брюшную сторону яйца эта борозда пересѣкаетъ ближе къ ея переднему (удаленному отъ полового зачатка)

концу, составляя такимъ образомъ примѣрно градусовъ 45 съ главной осью яйца, если принять за послѣднюю длинную ось грушевиднаго зародыша или (на слѣдующихъ стадіяхъ, когда зародышъ сталъ снова круглымъ) прямую линію, идущую отъ спинного органа къ брюшной сторонѣ яйца параллельно половому зачатку.

Борозда эта настолько рѣзко выражена и настолько хорошо замѣтна и на этой стадіи и на слѣдующихъ (рис. 20, 21), что невольно напрашивается предположеніе, будто въ связи съ ней стоятъ какіе-нибудь процессы во внутреннемъ развитіи зародыша. Однако это предположеніе совершенно неправильно, и послѣ разрыва хоріона, когда поверхность зародыша выравнивается, отъ этой борозды, какъ и отъ болѣе мелкихъ, не остается и слѣда. Боковыя стороны борозды выстланы клѣтками и эктодермы и нижняго листка, на днѣ же ея, какъ видно и на рис. 19, обыкновенно имѣется одинъ слой эктодермальныхъ клѣтокъ, такъ какъ клѣтки нижняго листка оттѣсняются здѣсь въ стороны.

Первоначально эта глубокая меридіональная борозда не мѣняетъ положенія спинного органа, рядомъ съ которымъ она проходитъ, однако по мѣрѣ ея дальнѣйшаго углубленія она увлекаетъ съ собой и послѣдній, который мало-по-малу повертывается на довольно значительный уголъ отъ своего прежняго положенія. Когда процессъ этотъ достигаетъ своего максимума, спинной органъ оказывается повернутымъ почти на 90°, и его внѣшняя поверхность обращена въ это время уже не наружу, а въ полость борозды (рис. 21) и по направленію къ заднему концу зародыша (сравни рис. 21 съ рис. 20, гдѣ изображенъ и половой зачатокъ,—оба относятся къ одному зародышу).

Въ это же время кромѣ описанной выше глубокой меридіональной борозды вся поверхность зародыша покрывается множествомъ складокъ и бороздокъ, замѣтныхъ отчасти и на разрѣзахъ (рис. 20, 21, 22). На этой стадіи зародышъ совершенно непрозраченъ, и разсматриванье его въ каплѣ спирта позволяетъ убѣдиться лишь въ существованіи этой складчатой поверхности, не давая никакого представленія о внутреннемъ строеніи. Между тѣмъ и до появленія этихъ складокъ и послѣ ихъ исчезновенія, когда хоріонъ уже лопнулъ, при этомъ можно видѣть многія подробности внутренняго строенія яйца.

Кутикулярная оболочка зародыша (h_1) слѣдуетъ за всѣми неровностями поверхности яйца, но затѣмъ благодаря появленію этихъ складокъ и бороздокъ отдѣляется отъ нея и лежитъ свободно между зародышемъ и хоріономъ (рис. 20, 21, 22). На

ней въ это время замѣтны всѣ тѣ же возвышенія и углубленія, какъ и на поверхности эктодермы; заходитъ она и въ углубленіе меридіональной борозды, при чемъ Wasserblau по прежнему интенсивно окрашиваетъ эту уже отдѣлившуюся кутикулу.

Заканчивается второй періодъ развитія яйца разрывомъ хоріона и выдѣленіемъ подъ первой зародышевой оболочкой такой же второй эмбріональной кутикулы. Къ сожалѣнію, именно для этихъ двухъ процессовъ необходимо наблюденіе развитія intra vitam, которое мною не было въ свое время произведено, по однимъ препаратамъ же трудно уяснить себѣ эти процессы вполнѣ, тѣмъ болѣе что и фиксировка матеріала благодаря наличности двухъ оболочекъ (хоріона и первой зародышевой оболочки) оставляетъ желать очень многаго.

На яйцахъ передъ самымъ разрывомъ хоріона (послѣднее легко установить потому, что онъ крайне легко разрывается отъ легкаго надавливанья) поверхность эктодермы столь же неровная и зародышевая кутикула (h_1) вполнѣ отдѣлена отъ нея (рис. 23). Однако меридіональная борозда (f) здѣсь значительно менѣе глубока, а спинной органъ (DO) занимаетъ свое прежнее положеніе, будучи обращенъ внѣшними концами своихъ клѣтокъ уже не въ полость борозды, а попрежнему наружу. При этомъ бросается въ глаза, что по сравненію съ его прежнимъ положеніемъ, какъ оно изображено напримѣръ на рис. 18, теперь онъ болѣе сильно выдается надъ общей поверхностью зародыша. Такія картины, какъ мнѣ кажется, легче всего истолковать въ томъ смыслѣ, что увлеченный бороздою въ боковое положеніе спинной органъ снова выпячивается наружу, увлекая за собой отчасти и эктодерму со дна борозды, отчего и она замѣтно уменьшается въ размѣрахъ. Дать какое-нибудь другое объясненіе этому возвращенію спинного органа въ прежнее положеніе крайне трудно; съ другой стороны, я вполнѣ убѣжденъ, что описываемая мной послѣдовательность стадій является, не смотря на отсутствіе наблюденій intra vitam, вполнѣ правильной. Кромѣ самаго характера каждой стадіи (напримѣръ большого или меньшаго развитія первой зародышевой оболочки, крайней непрочности хоріона незадолго до разрыва) я руководствовался и распредѣленіемъ матеріала въ моихъ пробиркахъ. Стадіи развитія, изображенныя на рис. 18, 19, 20—21, попадаются всегда вмѣстѣ и въ приблизительно равныхъ количествахъ, стадія же рис. 22 встрѣчается лишь среди матеріала, зафиксированнаго на слѣдующій день, при чемъ въ немъ преобладаютъ уже зародыши со сброшеннымъ хоріономъ, относящіеся къ третьему періоду развитія.

Въ виду этого мнѣ кажется, что выпячиванье спинного органа на поверхность даетъ толчокъ для разрыва хоріона, который въ это время становится уже слишкомъ тѣснымъ для зародыша. Подъ вліяніемъ выпячиванья давленіе изнутри на хоріонъ увеличивается, онъ лопается на двѣ половинки и его мѣсто занимаетъ уже вполнѣ образованная въ это время первая кутикулярная оболочка. Если это дѣйствительно такъ, то можно понять и назначеніе глубокой меридіональной борозды кругомъ яйца, которая была описана нами выше. Болѣе мелкія бороздки и складки на поверхности яйца стоятъ несомнѣнно въ связи съ отдѣленіемъ первой зародышевой кутикулы, меридіональная же борозда имѣетъ помимо этого и спеціальное назначеніе, а именно чтобы вывести спинной органъ изъ его нормальнаго положенія, отклонивъ отъ него назадъ на 90°, и тѣмъ подготовить его обратное выпячиванье на поверхность, а черезъ это и разрывъ хоріона. Въ пользу самостоятельнаго назначенія меридіональной борозды говоритъ, какъ мнѣ кажется, и ея болѣе ранняя закладка еще до появленія на поверхности яйца мелкихъ складокъ и бороздокъ.

Таково то толкованіе, которое я могу дать тѣмъ картинамъ, которыя наблюдались мной на препаратахъ, и такъ я представляю себѣ причины, вызывающія разрывъ хоріона въ концѣ второго періода развитія яйца. Долженъ еще разъ подчеркнуть, что все это основано не на прямомъ наблюденіи, а на косвенныхъ данныхъ, почему для окончательнаго рѣшенія этого вопроса и провѣрки моего взгляда необходимо наблюденіе intra vitam. Къ сожалѣнію, въ работахъ моихъ предшественниковъ, наблюдавшихъ развитіе на живомъ матеріалѣ, всѣ данныя объ этомъ періодѣ развитія очень скудны и большею частью ошибочны.

Интересно здѣсь же отмѣтить, что если мои соображенія правильны, то разрывъ хоріона у нашихъ зародышей происходитъ не чисто механическимъ путемъ благодаря росту зародыша и пассивному давленію на хоріонъ изнутри, а вызывается активною дѣятельностью самого зародыша, который продѣлываетъ для этого во время развитія рядъ спеціальныхъ процессовъ (образованіе меридіональной борозды, смѣщеніе спинного органа, его выпячиванье наружу). Это можно сопоставить съ взглядомъ Kautsch'а (1909), что переворачиванье зародыша у пауковъ (аналогичное же явленіе имѣется и у зародышей *Isotoma*) нельзя объяснить механическимъ давленіемъ, какъ это утверждалъ Montgomery (1909),—взглядъ, который Kautsch доказалъ недавно и путемъ опытовъ надъ зародышами (1910 b).

Во время выпячиванья спинного органа передъ разрывомъ хоріона на поверхность, т.-е. на стадіи, изображенной на рис. 22, наблюдается снова образованіе парацитовъ, о которыхъ мы говорили раньше. На разрѣзахъ черезъ такихъ зародышей эти дегенерирующія клѣтки обыкновенно бываютъ замѣтны въ желткѣ около самаго спинного органа и исчезающей меридіональной борозды (рис. 22 par). Вѣроятно, часть элементовъ со дна послѣдней не выпячивается на поверхность при начинающемся выравниваньи поверхности зародыша, а распадается на отдѣльныя клѣтки, которыя уходятъ въ желтокъ и подвергаются тамъ дегенераціи. Къ этимъ клѣткамъ со дна меридіональной борозды присоединяются и другія, большею частью, изъ ближайшихъ же окрестностей спинного органа, которыя испытываютъ ту же участь, т.-е. уходятъ въ желтокъ и погибаютъ тамъ. На слѣдующихъ стадіяхъ парацитовъ въ желткѣ близъ спинного органа уже не бываетъ видно.

Хоріонъ разрывается на двѣ равныя половинки, которыя, какъ это уже описано предыдущими авторами (Nicolet, Ульянинымъ, Uzel'емъ), расходятся подъ напоромъ первой зародышевой кутикулы и остаются въ концѣ концовъ на ней въ видѣ двухъ шляпокъ. Зародышевая кутикула расправляется, всѣ складки и углубленія, бывшія на ней до того исчезаютъ и между ней и зародышемъ появляется довольно большой промежутокъ. На нашемъ рис. 23 изображена первая стадія третьяго періода развитія, у которой хорошо видна и эта зародышевая оболочка (h_1) и сидящія на ней другъ противъ друга половинки хоріона (ch), имѣющія форму двухъ приплюснутыхъ шляпокъ. Послѣднія остаются въ такомъ видѣ на наружной зародышевой оболочкѣ во время всего третьяго и четвертаго періода развитія вплоть до вылупленія зародыша изъ яйца. Никакихъ выростовъ на наружной зародышевой кутикулѣ, подобныхъ наблюдавшимся у другихъ Collembola (Nicolet, Ульянинъ и др.), у *Isotoma cinerea* не имѣется: эта оболочка у нея совершенно гладкая и безструктурная.

Рис. 23 нарисованъ при томъ же увеличеніи, что и внѣшній видъ яйца и первыхъ стадій дробленія на рис. 1—5 (300 : 1); сравненіе его съ ними ясно показываетъ, что благодаря разрыву хоріона яйцо, окруженное теперь ужъ кутикулярной зародышевой оболочкой, сильно увеличивается въ размѣрахъ. Нѣкоторую долю этого увеличенія у моего матеріала нужно отнести, впрочемъ, на вліяніе фиксирующей жидкости и спирта, такъ какъ по измѣреніямъ Ульянина, сдѣланнымъ на живомъ матеріалѣ, это увеличеніе немного меньше (у одной формы, напр., съ 0,2 mm. всего до 0,28 mm.). Въ виду этого я не привожу здѣсь своихъ цифръ.

Во время разрыва хоріона выдѣляется и третья оболочка зародыша—вторая зародышевая кутикула. Передъ самымъ разрывомъ хоріона (рис. 22) ея еще нѣтъ, на всѣхъ же слѣдующихъ стадіяхъ она хорошо замѣтна какъ на тотальныхъ препаратахъ (рис. 23), такъ и на разрѣзахъ (рис. 24, 25)—h_2. Эта оболочка лежитъ между наружной кутикулой и зародышемъ, прилегая болѣе тѣсно къ послѣднему; она такая же безструктурная, значительно тоньше первой и такъ же окрашивается Wasserblau.

По наблюденіямъ Ульянина и Miss Claypole эта вторая зародышевая кутикула выдѣляется подобно первой всей поверхностью зародыша. На стадіяхъ, предшествующихъ разрыву хоріона, когда первая оболочка уже отдѣлилась (рис. 20, 21, 22), я не наблюдалъ въ поверхностномъ слоѣ эктодермальныхъ клѣтокъ такой же красившейся Wasserblau каемки, какая была замѣтна передъ отдѣленіемъ первой кутикулы (рис. 18, 19 ah_1). Впрочемъ, въ этомъ, быть можетъ, была виновата не особенно хорошая фиксировка всѣхъ элементовъ на этихъ стадіяхъ.

Сбрасываньемъ хоріона второй періодъ развитія яйца заканчивается. Его продолжительность значительно больше продолжительности перваго періода и равна приблизительно 4 суткамъ (какъ устанавливаетъ и Lemoine для *Anurophorus laricis*). Первыя стадіи третьяго періода развитія наблюдались мной черезъ 5 дней послѣ откладки яицъ.

Данныя обо всѣхъ этихъ процессахъ въ работахъ предыдущихъ авторовъ очень неполны и часто неясны. Ульянинъ правильно описываетъ образованіе кутикулярныхъ оболочекъ, складки на поверхности зародыша, которыя предшествуютъ отдѣленію первой изъ нихъ, разрывъ хоріона и слѣдующее за этимъ увеличеніе размѣровъ яйца. Однако, по его описанію, первая зародышевая оболочка выдѣляется еще до закладки спинного органа, который возникаетъ въ видѣ валика кругомъ углубленія бластодермы, подъ которымъ образуется и нижній зародышевый листокъ. Рисунокъ, иллюстрирующій это описаніе (табл. V, рис. 7), изображаетъ ту же картину, что и нашъ рис. 20, при чемъ углубленіе бластодермы есть ничто иное, какъ меридіональная борозда, а уже задолго до того образованнаго спинного органа

на немъ вообще и быть не можетъ въ силу того, что онъ виденъ лишь на разрѣзахъ, проходящихъ ближе къ серединѣ яйца (какъ на нашемъ рис. 21). Сравненіе этого рисунка въ работѣ Ульянина съ нашимъ рис. 20 интересно и въ другомъ отношеніи: изъ него можно съ несомнѣнностью убѣдиться, что Ульянинъ принималъ за лежащій, по его описанію, въ серединѣ желтка зачатокъ средней кишки просто половой зачатокъ.

Lemoine также описываетъ спинной органъ и обѣ кутикулярныя оболочки, но его описаніе почти сплошь ошибочно: такъ, по Lemoine'у первая зародышевая оболочка („membrane amniotique") клѣточная и соотвѣтствуетъ амніону и серозѣ насѣкомыхъ; со спиннымъ органомъ она связана при помощи особаго аппарата — „ampoule amniotique", которая образуется выпячиваньемъ элементовъ гипобласта и т. д. Меридіональную борозду онъ считаетъ за бластопоръ, на днѣ котораго происходитъ обособленіе нижняго зародышеваго листа.

Изъ болѣе позднихъ работъ данныя Wheeler'a, Uzel'я и Prowazek'a очень кратки и вносятъ мало существенно новаго, хотя оба первыхъ установили впервые плотную закладку спинного органа. Miss Claypole останавливается на всѣхъ этихъ процессахъ наиболѣе подробно. Закладка спинного органа и его строеніе описывается въ ея работѣ въ общемъ вполнѣ согласно и съ моимъ описаніемъ, но о парацитахъ она ничего не упоминаетъ. Не упоминается совершенно и о глубокой меридіональной бороздѣ, смѣщеніи спинного органа и его обратномъ выпячиваньи на поверхность, точно также какъ не останавливается Miss Claypole и на процессѣ разрыва хоріона. Съ другой стороны, по ея описанію, еще до образованія тѣхъ двухъ кутикулярныхъ оболочекъ, которыя описаны и мною и предшествующими авторами („first and second crenated membrane" по ея терминологіи), поверхностью зародыша выдѣляется еще одна оболочка — „preparatory membrane". Впрочемъ, Folsom не подтверждаетъ существованія послѣдней у *Anurida*.

Всѣми прежними авторами эти кутикулярныя оболочки обозначались какъ бластодермическія, этотъ же терминъ употребляется и Miss Claypole, хотя она вполнѣ правильно разсматриваетъ поверхностныя клѣтки зародыша на этихъ стадіяхъ, какъ эктодерму. Въ этомъ случаѣ подобный терминъ, конечно, непримѣнимъ, почему я имъ и не пользовался, хотя, съ другой стороны, не можетъ быть сомнѣнія въ томъ, что эти зародышевыя кутикулы у Collembola вполнѣ соотвѣтствуютъ бластодермическимъ оболочкамъ многихъ Arthropoda, у которыхъ большая часть яйца покрыта бластодермой, а зародышевые листки развиты лишь въ одной строго опредѣленной части яйца. Къ значенію этихъ зародышевыхъ оболочекъ мы еще вернемся въ концѣ работы.

V. Третій періодъ развитія. — Закладка и дифференцировка зародышевой полосы, переворачиванье зародыша.

(Табл. II, III, IV).

Третій періодъ развитія начинается сейчасъ же вслѣдъ за сбрасываньемъ хоріона закладкой и постепенной дифференцировкой зародышевой полосы; во время него закладываются всѣ конечности и происходитъ переворачиванье зародыша, мѣняющаго свое первоначальное дорзальное искривленіе на вентральное. Продолжительность этого періода, провести границу между которымъ и послѣднимъ періодомъ уже довольно трудно, болѣе или менѣе одинакова съ продолжительностью второго періода развитія, т.-е. равна приблизительно 4 суткамъ.

Вполнѣ соглашаясь съ замѣчаніемъ Carrière'a (1897), что „die Zahl und die Leichtigkeit oder Schärfe der Abgrenzung von Entwicklungsstadien bei Embryonen steht bekanntlich im umgekehrten Verhältniss zur Menge des verfügbaren Materials" (S. 299), я все же нахожу болѣе удобнымъ разбить и этотъ періодъ развитія и четвертый на рядъ стадій, по которымъ и вести дальнѣйшее описаніе. Хотя благодаря большому количеству имѣвшагося у меня матеріала почти между всѣми этими стадіями имѣются переходы, но подобный способъ изложенія значительно упрощаетъ дѣло, такъ какъ въ это время зародыши имѣютъ уже болѣе сложное строеніе. Стадіи я обозначаю отдѣльными буквами, внѣшній же видъ ихъ изображенъ на рис. 23 (Табл. II) и 27—36 (Табл. III).

Стадія А. Наружный видъ самой молодой изъ имѣвшихся у меня стадій этого періода изображенъ на рис. 23. Здѣсь прежде всего бросается въ глаза, что кругомъ всего яйца уже заложена зародышевая полоса, примыкающая своимъ переднимъ и заднимъ концами къ спинному органу (DO). На этой зародышевой полосѣ дифференцированы головныя лопасти (Kl), лежащія сейчасъ же подъ спиннымъ органомъ, и 4 первыхъ сегмента (segm), задняя же половина ея имѣетъ еще видъ несегментированнаго тяжа, доходящаго тоже до спинного органа. Эти первые сегменты являются сегментами ротовыхъ органовъ

и первымъ груднымъ, что можно установить путемъ сравненія этой стадіи съ послѣдующими.

Однако не вся поверхность яйца покрыта зародышевой полосой: уже на тотальныхъ препаратахъ изъ такихъ зародышей, съ одного изъ которыхъ сдѣланъ и нашъ рис. 23, хорошо видно, что она охватываетъ всю брюшную сторону зародыша и образуетъ на его передней и задней сторонѣ ближе къ спинному органу расширенія (для головныхъ лопастей и хвостового конца), боковыя же стороны яйца свободны отъ нея и кажутся поэтому свѣтлѣе. Вполнѣ ясное представленіе обо всѣхъ этихъ отношеніяхъ даютъ однако лишь поперечные разрѣзы черезъ зародыша въ родѣ изображенныхъ на рис. 24 и 25.

На рис. 25 представленъ разрѣзъ, прошедшій черезъ спинной органъ и половой зачатокъ (g) и пересѣкшій зародышевую полосу на брюшной сторонѣ яйца, гдѣ она еще не сегментирована, при чемъ на немъ замѣтно рѣзкое различіе между клѣтками зародышевой полосы и клѣтками боковыхъ сторонъ яйца выше нея.—Въ области первой мы видимъ два слоя цилиндрическихъ клѣтокъ, отдѣленныхъ рѣзкими границами другъ отъ друга: наружный слой является эктодермой (ect), внутренній представляетъ изъ себя нижній листокъ (ub). Напротивъ, на боковыхъ сторонахъ зародыша между зародышевой полосой и спиннымъ органомъ элементовъ нижняго листа, въ отличіе отъ предыдущихъ стадій второго періода развитія, нѣтъ совершенно; эктодерма здѣсь имѣется, но представлена не цилиндрическими, а плоскими клѣтками (he), которыхъ относительно гораздо меньше, чѣмъ въ области зародышевой полосы.

Рис. 24 изображаетъ разрѣзъ черезъ переднюю часть зародыша: спинного органа здѣсь уже нѣтъ, а въ его верхней части (Kl) мы встрѣчаемъ не плоскія эктодермальныя клѣтки, а снова высокія цилиндрическія и подъ ними слой подобныхъ же элементовъ нижняго листка: это попавшая въ разрѣзъ часть головныхъ лопастей. На нижней части нашего рисунка мы видимъ эти же два слоя, но съ суженіемъ по серединѣ и въ видѣ двухъ выступовъ по бокамъ отъ него (segm), такъ какъ разрѣзъ этотъ прошелъ черезъ одинъ изъ сегментовъ зародышевой полосы. Боковыя расширенія такого сегмента даютъ на слѣдующихъ стадіяхъ выросты для начинающихъ образовываться конечностей. Небольшой промежутокъ между головными лопастями и брюшной частью зародышевой полосы покрытъ и на этомъ разрѣзѣ такими же плоскими эктодермальными клѣтками безъ подстилающихъ ихъ элементовъ нижняго листа, какъ боковыя стороны зародыша на

рис. 25. На поперечныхъ разрѣзахъ черезъ самый задній конецъ зародыша, какъ легко видно по его внѣшнему виду (рис. 23), мы совсѣмъ не встрѣтимъ этихъ плоскихъ эктодермальныхъ клѣтокъ, такъ какъ тутъ все яйцо окружено двумя слоями зародышевой полосы.

Словомъ, на этой стадіи появляется рѣзкое различіе между зародышевой полосой, занимающей всю переднюю и заднюю и брюшную сторону средней части яйца, и боковыми сторонами его: первая состоитъ по прежнему изъ двухъ зародышевыхъ слоевъ, боковыя же стороны покрыты лишь плоскими эктодермальными клѣтками, которыя, такимъ образомъ, на разрѣзахъ, прошедшихъ черезъ середину яйца, покрываютъ все его верхнее полушаріе (рис. 25). Въ дальнѣйшемъ я буду пользоваться для этихъ клѣтокъ терминомъ „Hüllenectoderm“, которымъ Hirschler (1909 b) обозначаетъ у *Donacia* зачатокъ серозы въ отличіе отъ Keimectoderm для зародышевой полосы и амніона, такъ какъ, какъ мы увидимъ дальше, эти плоскія клѣтки эктодермы вполнѣ соотвѣтствуютъ серозѣ насѣкомыхъ. Замѣчу, что терминъ этотъ, вполнѣ пригодный для Collembola, такъ какъ ихъ Hüllenectoderm дѣйствительно эктодерма, по отношенію къ Pterygota долженъ быть передѣланъ въ Hüllenblastoderm, потому что Hirschler, давая его, понималъ подъ эктодермой бластодерму, присоединяясь къ взгляду Heymons'а на желточныя клѣтки, какъ на энтодерму: послѣдній же взглядъ, о чемъ мы подробнѣе будемъ говорить дальше, врядъ ли можетъ теперь поддерживаться.

Описанныя отношенія позволяютъ составить представленіе о томъ, какъ закладывается зародышевая полоса. Очевидно, она возникаетъ путемъ бо́льшаго скопленія клѣтокъ и эктодермы и нижняго листка въ той довольно значительной части поверхности яйца, которая бываетъ покрыта ею: это бо́льшее скопленіе клѣтокъ въ области зародышевой полосы достигается тѣмъ, что часть эктодермальныхъ клѣтокъ и всѣ элементы нижняго листка съ боковыхъ сторонъ зародыша мигрируютъ или на брюшную сторону или къ переднему и заднему концу яйца, въ результатѣ чего его боковыя стороны и оказываются покрытыми лишь тонкимъ слоемъ плоскихъ эктодермальныхъ клѣтокъ—такъ называемой Hüllenectoderm. Эту миграцію клѣтокъ нижняго листка („мезодермы“) при образованіи зародышевой полосы отмѣчаетъ въ своей работѣ и Miss Claypole. Совершенно аналогично возникаетъ зародышевая полоса по Uzel'ю и у *Campodea*, гдѣ тоже происходитъ, какъ онъ выражается, стягиванье бластодермы въ одно полушаріе яйца, гдѣ и возникаетъ зачатокъ зародышевой

полосы, скоро занимающей $^2/_3$ поверхности яйца. Подобное же стягиванье элементовъ уже не зародышевыхъ листковъ, а бластодермы имѣетъ мѣсто и при образованіи зародышевой полосы нѣкоторыхъ Pterygota: это отмѣчаетъ, напримѣръ, Knower (1900) у *Eutermes*. Въ другихъ случаяхъ, однако, зародышевая полоса высшихъ насѣкомыхъ возникаетъ иначе, а именно путемъ сліянія другъ съ другомъ особыхъ Bildungscentren, что, повидимому, характерно для Orthoptera [Холодковскій (1891), Wheeler (1893), Heymons (1895)].

Если мы сравнимъ описанную нами стадію А съ послѣдней стадіей второго періода, то различіе между ними является довольно большимъ. Помимо того, что вся поверхность зародыша успѣла совершенно выравняться, такъ что отъ прежнихъ складокъ и бороздъ не осталось и слѣда, и что путемъ стягиванья клѣтокъ возникла зародышевая полоса, мы находимъ на ней кромѣ головныхъ лопастей уже 4 сегмента. Очевидно, здѣсь имѣется пробѣлъ, и нашей стадіи А въ дѣйствительности предшествуетъ еще одна стадія, отсутствующая въ моемъ матеріалѣ. Въ работахъ Uzel'я и Prowazek'a имѣется совершенно опредѣленное указаніе, что у наблюдавшихся ими зародышей имѣлась стадія съ заложенными головными лопастями и сегментомъ мандибулъ, при чемъ остальная зародышевая полоса была еще не сегментирована. Эта стадія, очевидно, и является недостающимъ связующимъ звеномъ между стадіей А и концомъ второго періода развитія.

Такъ какъ характеръ спинного органа не мѣняется во время всего третьяго періода развитія, то мы можемъ описать его здѣсь же при стадіи А. Во время второго періода развитія наружная поверхность этого органа была, какъ мы уже отмѣчали, совершенно гладкая и составляла прямое продолженіе поверхности эктодермы, теперь же мы имѣемъ иную картину (рис. 26). Характеръ его клѣтокъ сохраняется прежнимъ (вакуолизированная внутренняя часть и фибриллярная наружная), но послѣ разрыва хоріона наружные концы этихъ клѣтокъ выдаются надъ поверхностью Hüllenectoderm и переходятъ какъ бы въ пучекъ тонкихъ нитей, который затѣмъ расширяется, принимая грибовидную форму, и вступаетъ въ связь съ одной изъ кутикулярныхъ оболочекъ зародыша. Какъ общее правило, такая связь устанавливается между спиннымъ органомъ и второй зародышевой кутикулой (h_2), какъ это видно на рис. 23 и 25. Однако, иногда попадаются зародыши, у которыхъ такое выдающееся надъ поверхностью эктодермы грибовидное продолженіе клѣтокъ спинного органа доходитъ

и до наружной зародышевой оболочки (h_1) и плотно прикрѣпляется къ ея внутренней поверхности, соединяя съ ней, такимъ образомъ, всего зародыша (рис. 26). Впрочемъ, подобное явленіе наблюдалось значительно рѣже.

Если прибавить, что какъ фибрилли въ наружныхъ концахъ клѣтокъ спинного органа, такъ особенно и этотъ грибовидный наружный выростъ его интенсивно окрашиваются Wasserblau, то можно считать все это явленіе результатомъ той же интенсивной секреторной или экскреторной дѣятельности спинного органа, о которой мы уже говорили. Вещество, вырабатывающееся въ его клѣткахъ, выходитъ наружу, имѣя видъ пучка, вѣроятно, клейкихъ нитей, составляющихъ какъ бы продолженіе клѣтокъ спинного органа, и приклеивается къ внутренней, а въ случаѣ очень сильнаго его выдѣленія и къ наружной оболочкѣ зародыша. Дать иное объясненіе этимъ картинамъ, какъ мнѣ кажется, довольно трудно.

Стадія В. На этой стадіи зародышевая полоса окружаетъ все яйцо, какъ и на стадіи А, и является, такимъ образомъ, еще совершенно выпуклой. Однако, какъ можно видѣть уже по внѣшнему виду зародышей этой стадіи (рис. 27), въ нихъ произошли нѣкоторыя измѣненія. Рядомъ съ нижнимъ краемъ головныхъ лопастей (Kl) имѣются зачатки антеннъ (ant), которыхъ не было на предыдущей стадіи и которые образуются здѣсь, какъ и у другихъ насѣкомыхъ, отдѣленіемъ отъ нижняго или задняго края этихъ лопастей. Сегментовъ на зародышевой полосѣ больше и они гораздо рѣзче выражены благодаря тому, что на нихъ начинаютъ выростать конечности. Обычно на этой стадіи зародышъ имѣетъ за антеннами уже 6 хорошо сформированныхъ сегментовъ, каждый изъ которыхъ снабженъ зачатками конечностей въ видѣ двухъ боковыхъ выростовъ, рѣзко выдѣляющихся на такихъ тотальныхъ препаратахъ, съ одного изъ которыхъ сдѣланъ рис. 27. Очевидно, эти придатки на нашемъ рисункѣ являются мандибулами (md), первой и второй парой максиллъ (mx_1 и mx_2) и тремя парами грудныхъ ножекъ (th_1—th_3). На зародышахъ, которые относятся къ началу этой стадіи, обыкновенно бываетъ видно всего лишь 5 сегментовъ, такъ какъ послѣдній грудной еще слитъ съ несегментированной задней половиной зародышевой полосы: сагитальный разрѣзъ черезъ такого именно зародыша изображенъ на рис. 38. Въ желткѣ близъ этой несегментированной части зародыша лежитъ по прежнему половой зачатокъ (g); поверхность яйца тамъ, гдѣ она не занята зародышевой полосой, какъ и на стадіи А, покрыта плоскими экто-

дермальными клѣтками, которыя мы назвали Hüllenectoderm (рис. 39 he).

Элементы нижняго листа (ub) по прежнему имѣются повсюду подъ эктодермой (ect) зародышевой полосы (рис. 38), но онъ не остается вездѣ однослойнымъ, какъ на стадіи A и во время второго періода развитія, а образуетъ въ сформировавшихся уже сегментахъ сомиты. На поперечномъ разрѣзѣ черезъ зародыша, прошедшемъ черезъ одинъ изъ его сегментовъ (рис. 39), мы видимъ, что въ средней части зародышевой полосы нижній листъ по прежнему однослоенъ, въ боковыхъ же частяхъ, изъ которыхъ растутъ конечности, его клѣтки располагаются въ два слоя, образуя замкнутые пузырьки, т. е. сомиты (so). Такимъ образомъ, въ каждомъ сегментѣ на этой стадіи имѣется по парѣ сомитовъ, лежащихъ надъ выростающими изъ него конечностями, при чемъ между сомитами одного сегмента проходитъ, связывая ихъ другъ съ другомъ, одинъ слой клѣтокъ нижняго листа (isb). Этотъ однослойный мостикъ между первичными сегментами, имѣющійся и у зародышей Pterygota, играетъ въ дальнѣйшемъ интересную роль, являясь однимъ изъ зачатковъ средней кишки.

Образованіе сомитовъ у *Isotoma cinerea* происходитъ по тому же типу, какъ у многихъ Orthoptera [Heymons (1895)], у *Scolopendra* [Heymons (1901)] и у нѣкоторыхъ другихъ Arthropoda, когда такой первичный сегментъ возникаетъ путемъ превращенія однослойной пластинки нижняго листа (или мезодермы авторовъ) въ двуслойную, чѣмъ бы эта двуслойность не достигалась (дѣленіемъ клѣтокъ и расхожденіемъ ихъ другъ отъ друга или загибаніемъ краевъ—что большею частью трудно точно установить). Этотъ способъ возникновенія сомитовъ еще до захожденія ихъ въ конечности, какъ мнѣ кажется, примитивнѣе тѣхъ отношеній, которыя были описаны Heymons'омъ (1891) и Холодковскимъ (1891) у Blattidae, когда сомитъ, увлеченный въ ножку, еще открытъ со стороны желтка. Послѣдній способъ, вѣроятно, возникъ, какъ модификація перваго, благодаря болѣе раннему выростанію конечностей или болѣе поздней закладкѣ сомитовъ. Интересно отмѣтить, что у *Lepisma* по наблюденіямъ Heymons'а сомиты закладываются, какъ у Blattidae.

Стадія C характеризуется прежде всего тѣмъ, что зародышевая полоса, охватывающая по прежнему яйцо, уплощается съ брюшной стороны, что является началомъ ея впячиванья и начинающимся переворачиваньемъ зародыша. Это уплощеніе зародыша распространяется съ сегмента первыхъ максиллъ по третій грудной сегментъ (рис. 28). На этомъ рисункѣ, изображающемъ цѣлаго

зародыша, мы видимъ, что усики и конечности значительно увеличились въ своихъ размѣрахъ; послѣднее особенно замѣтно, если разсматривать зародыша не съ боку, а съ брюшной стороны, осторожно вращая его подъ покровнымъ стекломъ (рис. 29). Новообразованіями здѣсь являются, во первыхъ, дифференцировка перваго брюшного сегмента (Abd_1) сзади третьей пары ножекъ, за которымъ до самаго спинного органа (DO) тянется еще несегментированная зародышевая полоса, и, во вторыхъ, верхняя губа (lbr). Послѣдняя возникаетъ, какъ видно на этихъ двухъ рисункахъ, подобно ея обычной закладкѣ у насѣкомыхъ, въ видѣ непарнаго выроста между обѣими головными лопастями (Kl) у ихъ нижней или задней границы. На сагитальныхъ разрѣзахъ (рис. 40) ясно видно, что вслѣдъ за эктодермой въ образованіи labrum принимаютъ участіе и элементы нижняго листа, не участвующіе въ образованіи сомитовъ. Замѣтимъ, что на этой стадіи правильнѣе было бы говорить еще не о верхней губѣ, а объ общемъ зачаткѣ clypeus и labrum, какъ это и дѣлаетъ въ своемъ предварительномъ сообщеніи Hoffmann, такъ какъ clypeus отдѣляется отъ верхней губы позже. Однако, вообще не останавливаясь въ этой работѣ особенно подробно на развитіи внѣшней формы тѣла, я не буду дѣлать здѣсь этого различія между Clypeo-Labrumanlage, какъ называетъ его Hoffmann, и просто labrum.

Рис. 29, изображающій большую часть зародышевой полосы съ брюшной стороны (какъ бы en face), интересенъ еще въ одномъ отношеніи. Изъ него видно, во-первыхъ, что антенны лежатъ на этой стадіи латеральнѣе всѣхъ другихъ конечностей и нѣсколько ниже верхней губы, т.-е. посторально. Послѣднее является правиломъ для Pterygota, и для Collembola отмѣчалось уже Folsom'омъ и Hoffmann'омъ. Интереснѣе, однако, совершенно ясное изъ этого рисунка отсутствіе у зародышей нашей изотомы какихъ-либо придатковъ между антеннами и мандибулами, т.-е. рудиментовъ интеркалярнаго сегмента. Не видно ихъ и на слѣдующей стадіи—D, и вообще, особенно внимательно отнесясь къ этому вопросу, я убѣдился, что этихъ образованій нѣтъ ни на одной стадіи развитія у *Isotoma cinerea*. Между тѣмъ у *Anurida maritima* всѣ изслѣдовавшіе ея развитіе, начиная съ Wheeler'а, отмѣчаютъ наличность придатковъ интеркалярнаго сегмента; найдены послѣдніе и у *Tomocerus vulgaris* Hoffmann'омъ, а, быть можетъ, имѣются также у *Sminthurus fuscus* (? Lemoine: парная закладка верхней губы). Однако, Prowazek не нашелъ этихъ придатковъ у изслѣдованнаго имъ вида *Isotoma*. Въ виду рудиментарнаго характера этихъ образованій

вполнѣ понятно, впрочемъ, что они могутъ то присутствовать, то отсутствовать даже у довольно близкихъ формъ. Отмѣтимъ, что у *Campodea* придатки интеркалярнаго сегмента имѣются (Uzel), у *Lepisma* отсутствуютъ (Heymons); такъ же обстоитъ дѣло и у Chilopoda: у *Geophilus* они, повидимому, существуютъ [Зографъ (1883) — Uzel], у *Scolopendra* же по Heymons'у (1901) ихъ нѣтъ.

Вмѣстѣ съ зачаткомъ верхней губы закладывается и stomodaeum, котораго до сихъ поръ у зародыша еще не имѣлось. Оно особенно хорошо замѣтно на сагитальныхъ разрѣзахъ (рис. 40 std), при чемъ мы видимъ здѣсь, что эктодермальное впячиванье для него находится сейчасъ же подъ верхней губой (lbr) и не достигаетъ до поверхности желтка; на этой стадіи между дномъ stomodaeum и желткомъ есть еще слой элементовъ нижняго листа (ub), переходящій затѣмъ въ скопленіе клѣтокъ нижняго же листа внутри labrum. Ничего особеннаго въ этой закладкѣ передней кишки по сравненію съ другими насѣкомыми здѣсь не имѣется.

На подобныхъ же сагитальныхъ разрѣзахъ, а также и на поперечныхъ (рис. 41) хорошо видно, что сомиты (so) заходятъ уже въ сильно выросшія конечности. Со стороны желтка первичные сегменты замкнуты и соединяются въ каждомъ сегментѣ однослойнымъ мостикомъ клѣтокъ нижняго листа (isb). Въ антеннахъ на этой стадіи тоже прекрасно видны заходящіе въ нихъ сомиты антеннальнаго сегмента; что касается до послѣднихъ въ лишенномъ конечностей интеркалярномъ сегментѣ, то я нашелъ рудименты ихъ тамъ лишь на значительно болѣе поздней стадіи (E).

Такимъ образомъ, подобно Orthoptera и Odonata (у послѣднихъ—Heymons (1896a)] и лепизмѣ, у нашей изотомы, и, какъ видно по рисункамъ въ работѣ Folsom'a, у *Anurida*, а, вѣроятно, и у всѣхъ Collembola, сомиты заходятъ въ конечности. На примитивный характеръ этого явленія и сходство его съ отношеніями у многоножекъ и *Peripatus* указывалось уже много разъ.

Наконецъ, на стадіи же C закладывается и нервная система. На поперечныхъ разрѣзахъ зародышевой полосы (рис. 41) въ эктодермѣ между выростающими конечностями хорошо замѣтны большія крупныя клѣтки (nbl), довольно рѣзко выдѣляющіяся среди прилегающихъ къ нимъ обыкновенныхъ эктодермальныхъ элементовъ. Такъ какъ на слѣдующей стадіи на мѣстѣ этихъ крупныхъ клѣтокъ возникаетъ уже многослойный зачатокъ нервной системы (ср. рис. 42 — 46 n), то, мнѣ кажется, ихъ слѣдуетъ считать за невробласты, столь характерные при развитіи нервной системы высшихъ насѣкомыхъ.

Ни на этой, ни на слѣдующей стадіи я не наблюдалъ на поперечныхъ разрѣзахъ нервной борозды, такъ что здѣсь нельзя говорить и о примитивныхъ валикахъ, не смотря на то, что всѣ эти образованія въ высшей степени характерны для зародышей членистоногихъ. Правда, на рис. 31, изображающемъ внѣшній видъ зародыша слѣдующей стадіи (D) en face, и видна болѣе свѣтлая линія между конечностями, но поперечные разрѣзы черезъ зародышей этой стадіи (рис. 46) убѣждаютъ насъ, что нервная система (n) здѣсь довольно сильно развита и происхожденіе этой свѣтлой линіи скорѣе можно объяснить тѣмъ, что это просто просвѣтъ между раздѣлившимися правой и лѣвой половиной нервнаго зачатка. Подобное раздѣленіе замѣтно на рис. 46, нервной же борозды здѣсь нѣтъ, какъ и на всѣхъ подобныхъ разрѣзахъ.

Впрочемъ, я долженъ оговориться, что нервная система была обычно зафиксирована у имѣвшихся въ моемъ распоряженіи зародышей довольно плохо, хуже другихъ органовъ, что особенно бросалось въ глаза на болѣе раннихъ стадіяхъ. Поэтому я и вообще выяснилъ изъ ея развитія лишь немногое и не рѣшусь въ виду этого особенно настаивать на отсутствіи нервной борозды, допуская, что послѣднее могло быть результатомъ дурной фиксировки. Въ наличности же невробластовъ сомнѣваться едва ли можно.

Отмѣтимъ, что Heymons уже нашелъ послѣдніе у *Lepisma saccharina*, при чемъ у этой формы хорошо были видны и первичные валики съ бороздой между ними. Miss Claypole, говоря вскользь о развитіи нервной системы у *Anurida*, упоминаетъ, что „the brain and ventral cord both arise in the same way as that described by Wheeler for *Xiphidium*,—by the proliferation from single ectoderm cells until row of nerve cells arise" (p. 279). Очевидно, развитіе нервной системы при помощи невробластовъ можно считать общимъ правиломъ для всѣхъ насѣкомыхъ, какъ Pterygota, такъ и Apterygota.

Стадія D. На этой стадіи начинается впячиванье средней части зародышевой полосы въ желтокъ и такъ называемое переворачиванье (Umrollung) всего зародыша, который мѣняетъ при этомъ свое прежнее дорзальное искривленіе на вентральное. Какъ хорошо видно на цѣломъ зародышѣ (рис. 30) и на сагитальныхъ разрѣзахъ (рис. 42), впячивается именно та часть зародышевой полосы, которая на предыдущей стадіи стала болѣе плоской, т.-е. съ перваго максиллярнаго по послѣдній грудной сегментъ; мандибулярный и первый брюшной сегментъ остаются

еще цѣликомъ на выпуклой поверхности яйца. Мѣсто перегиба зародышевой полосы совпадаетъ въ это время, какъ видно на рисункахъ, съ первымъ груднымъ сегментомъ. Въ общемъ, эту стадію можно назвать стадіей неполнаго переворачиванья зародыша, такъ какъ впячиванье зародышевой полосы достигаетъ своего максимума лишь на слѣдующей стадіи (E). Между стадіей уплощенной зародышевой полосы (C), стадіей неполнаго (D) и полнаго (E) переворачиванья зародыша у меня имѣлся рядъ переходовъ, какъ, впрочемъ, почти между всѣми стадіями.

Первоначальное дорзальное искривленіе зародышевой полосы и затѣмъ переходъ его въ вентральное — явленіе, общее для всѣхъ Collembola, развитіе которыхъ кѣмъ-либо наблюдалось. Совершенно такое же переворачиванье зародыша имѣется у *Campodea* по наблюденіямъ Uzel'я, тогда какъ у *Lepisma*, вѣроятно, чисто вторично, зародышевая полоса имѣетъ сразу брюшное искривленіе. У многихъ Pterygota мы имѣемъ также первоначально дорзально искривленную поверхностную зародышевую полосу, а остаткомъ переворачиванья ея на брюшную сторону здѣсь является такъ называемое хвостовое искривленіе (Caudalkrümmung) у нѣкоторыхъ формъ (*Forficula*, *Gryllotalpa*, *Donacia* и др.). Наконецъ, такое же полное переворачиванье зародыша, какъ у Collembola, имѣетъ мѣсто у зародышей Chilopoda и пауковъ.

Спрашивается, чѣмъ вызывается это явленіе и какой оно имѣетъ смыслъ? — Мы уже упоминали выше, что Montgomery (1909) пытался объяснить переворачиванье у пауковъ чисто механически — благодаря удлиненію ножекъ и давленію, оказываемому ими на боковыя стѣнки зародыша. Противъ подобнаго чисто механическаго объясненія высказался Kautsch (1909) и позже имъ же была показана неправильность точки зрѣнія Montgomery путемъ опытовъ съ удаленіемъ желтка (1910 b). Я вполнѣ присоединяюсь къ взгляду Kautsch'a и считаю, что весь этотъ процессъ объяснимъ лишь чисто активной дѣятельностью самого зародыша. Желтка, въ частности, въ яйцахъ Collembola не особенно много, а ножки у зародышей на стадіи D (см. рис. 30, 31, 46) не такъ ужъ велики, между тѣмъ переворачиванье уже началось и достигло приблизительно своей половины. Что касается до смысла этого явленія, то Wheeler (1893) объяснялъ искривленія зародыша („бластокинезъ") необходимостью для него пользоваться свѣжими порціями желтка, Heymons же (1896 a) связывалъ этотъ переходъ спинного искривленія въ брюшное съ образованіемъ спины. Весьма вѣроятно, что и то и другое имѣетъ въ данномъ случаѣ извѣстное значеніе.

Поверхностная зародышевая полоса насѣкомыхъ долго считалась явленіемъ вторичнымъ и произошедшей изъ впяченной, какъ у Libellulidae, Rhynchota, Diplopoda [Will (1888), Korschelt u. Heider 1-te Aufl. (1892)]. Опроверженіемъ этого взгляда въ цѣломъ рядѣ его прекрасныхъ работъ мы обязаны Heymons'у (1895, 1896 a и особенно 1901), который установилъ, что дорзально-искривленная зародышевая полоса безъ амніона (какъ у пауковъ, Chilopoda и большинства Apterygota) представляетъ изъ себя первичный случай, а изъ нея уже произошли всѣ другіе способы искривленія зародышей. Въ болѣе недавнее время старый взглядъ поддерживали Willey (1899) и Hirschler (1909 b), при чемъ оба они напирали при этомъ на сходство вентральнаго искривленія у *Lepisma* и Diplopoda. Однако, мнѣ кажется, послѣднія наблюденія супруговъ Heymons (1905) надъ *Machilis* съ полной несомнѣнностью подтверждаютъ его теорію и показываютъ не только, какъ возникъ амніонъ, а и происхожденіе брюшного искривленія у *Lepisma* путемъ утери когда-то бывшаго спинного, которое еще сохранилось до нѣкоторой степени у *Machilis*. Помимо того сходство всѣхъ этихъ отношеній у пауковъ, Chilopoda и Apterygota говоритъ за примитивность дорзально искривленной зародышевой полосы съ послѣдующимъ переворачиваньемъ. Въ виду всего этого я вполнѣ присоединяюсь къ взглядамъ Heymons'a на искривленіе зародышей у членистоногихъ.

Возвращаясь къ нашимъ зародышамъ стадіи D, остановимся сначала на ихъ наружномъ строеніи (рис. 30, 31). Въ спинномъ органѣ (DO), головныхъ лопастяхъ (Kl) и верхней губѣ не произошло сколько-нибудь замѣтныхъ измѣненій. Усики (ant) и грудныя ножки ($th_{1, 2, 3}$) замѣтно увеличились въ длину и на нихъ, довольно слабо еще, замѣтна уже членистость. Антенны состоятъ на этой стадіи изъ 3 болѣе или менѣе одинаковой величины члениковъ: какъ это наблюдалъ и Hoffmann у зародышей *Tomocerus*, первый—проксимальный—изъ этихъ члениковъ отдѣляется немного раньше, чѣмъ появляется граница между вторымъ и третьимъ — среднимъ и дистальнымъ. Каждая грудная ножка состоитъ изъ двухъ рѣзко отграниченныхъ члениковъ, при чемъ проксимальный короче дистальнаго.

Изъ будущихъ ротовыхъ органовъ зачатки мандибулъ (рис. 31 md) помимо увеличенія въ размѣрахъ мало измѣнились; въ это же время между ними появляются зачатки парныхъ частей гипофарникса, такъ называемыя paraglossae (prgl), но на нихъ мы подробнѣе остановимся немного дальше. Въ максиллахъ

первой и второй пары произошло болѣе существенное измѣненіе, касающееся не только ихъ длины, но и всей формы, какъ можно видѣть по первымъ и вторымъ максилламъ (mx_1 и mx_2), изображеннымъ на томъ же рис. 31. Концевая (дистальная) часть каждаго такого придатка замѣтно расширяется и вытягивается въ длину въ боковомъ направленіи, такъ что весь зачатокъ максиллы получаетъ сходство съ формой сапога, особенно если его разсматривать не снизу, какъ онъ изображенъ на рис. 31, а спереди или на поперечномъ разрѣзѣ (рис. 51, 52). Этотъ боковой выростъ (plp) или „конусъ", какъ называетъ его Hoffmann, является зачаткомъ максиллярнаго или лабіальнаго palpus, а остальная часть основной частью максиллы, къ которой такой palpus прикрѣпляется. Я не особенно останавливаюсь здѣсь на этомъ, такъ какъ по развитію ротовыхъ органовъ у Collembola мы имѣемъ уже подробныя работы Folsom'a и Hoffmann'a.

На первомъ брюшномъ сегментѣ зародыши стадіи D имѣютъ уже пару придатковъ (рис. 30, 31, 42 abd_1), превращающихся позже въ tubus ventralis: эти придатки значительно уступаютъ въ длинѣ ножкамъ и не имѣютъ пока членистости. Въ нихъ, какъ и во всѣ конечности, заходятъ сомиты (рис. 42). Бывшая до сихъ поръ нерасчлененной задняя часть зародышевой полосы за первымъ брюшнымъ сегментомъ распадается теперь, какъ видно на томъ же рисункѣ, на сегменты. Въ это время за зачатками tubus ventralis можно обычно насчитать 3 такихъ сегмента (Abd_2, Abd_3, Abd_4), являющихся вторымъ, третьимъ и четвертымъ брюшными. Конечностей на нихъ на этой стадіи еще нѣтъ, но элементы нижняго листа начинаютъ складываться уже въ сомиты (so). Снаружи возникающая сегментація брюшка обычно бываетъ менѣе замѣтна и въ ея существованіи легче всего убѣдиться по такимъ сагитальнымъ разрѣзамъ, какъ тотъ, съ котораго сдѣланъ рис. 42. За формирующимся 4-мъ брюшнымъ сегментомъ небольшой участокъ зародышевой полосы еще не дифференцированъ на послѣдніе два сегмента.

Именно въ этомъ концевомъ отдѣлѣ зародышевой полосы закладывается на стадіи D proctodaeum, а позже анальное отверстіе бываетъ пріурочено къ послѣднему (шестому) брюшному сегменту (такъ называемый анальный сегментъ взрослыхъ Collembola). Впячиванье эктодермы для задней кишки особенно хорошо видно на сагитальныхъ разрѣзахъ (рис. 43 prd): въ это время оно не доходитъ до желтка и между послѣднимъ и дномъ этого впячиванія имѣются элементы нижняго листа (ub). Словомъ, степень развитія proctodaeum на стадіи D вполнѣ соотвѣтствуетъ тѣмъ отношеніямъ,

которыя наблюдаются у stomodaeum на предыдущей стадіи (C). Первая закладка задней кишки происходитъ, такимъ образомъ, по обычному для всѣхъ насѣкомыхъ типу.

Что касается до зачатка передней кишки (рис. 44 std), то по сравненію со стадіей C онъ замѣтно увеличился въ размѣрахъ, главнымъ образомъ въ длину, и достигаетъ теперь до самаго желтка, упираясь въ него своей слѣпымъ концомъ. Между послѣднимъ и желткомъ элементовъ нижняго листа уже больше не имѣется, но они окружаютъ stomodaeum спереди, сзади и съ боковъ. Какъ видно на рис. 44, къ клѣткамъ передней кишки прилегаетъ спереди скопленіе нижняго листа внутри labrum (lbr), а сзади другое такое же скопленіе, не участвующее также въ образованіи сомитовъ. Какъ мы дальше увидимъ, именно насчетъ послѣдняго образуется передній зачатокъ средней кишки.

На этихъ же двухъ рисункахъ кромѣ элементовъ зародышевой полосы изображены и болѣе плоскія клѣтки Hüllenectoderm (he): какъ и на всѣхъ предыдущихъ стадіяхъ, они покрываютъ здѣсь спинную и боковыя стороны зародыша. Эти же клѣтки хорошо замѣтны на тотальныхъ препаратахъ, напримѣръ, на нашемъ рис. 30.

Особыхъ измѣненій въ нижнемъ листкѣ по сравненію съ предыдущей стадіей не произошло. Однако благодаря удлиненію конечностей увеличиваются замѣтно въ длину и заходящіе въ нихъ сомиты, что хорошо видно на рис. 45 и 46, изъ которыхъ первый изображаетъ поперечный разрѣзъ черезъ сегментъ мандибулъ, а второй такой же разрѣзъ черезъ одинъ изъ грудныхъ сегментовъ. Сомиты каждаго сегмента, какъ и прежде, остаются связанными другъ съ другомъ однимъ слоемъ клѣтокъ нижняго листа (isb) надъ нервной системой. Объ увеличеніи числа сомитовъ путемъ образованія новыхъ въ возникающихъ брюшныхъ сегментахъ мы уже упоминали.

Развитіе нервной системы (n), какъ видно на рис. 42—46, сдѣлало значительный шагъ впередъ. Вмѣсто одного слоя невробластовъ въ эктодермѣ брюшной стороны между конечностями, имѣвшагося на стадіи C, здѣсь находится теперь уже многослойный нервный зачатокъ. Я упоминалъ выше, что благодаря неудачной фиксировкѣ именно нервной системы на этихъ стадіяхъ ея развитіе нельзя было прослѣдить болѣе детально. Однако на нѣкоторыхъ разрѣзахъ расположеніе клѣтокъ въ этомъ нервномъ зачаткѣ было довольно похоже на то столбчатое или рядовое расположеніе ихъ, которое такъ характерно при отдѣленіи гангліозныхъ клѣтокъ отъ невробластовъ (см. ри

сунки). Можно думать, что этотъ процессъ протекаетъ у Collembola, какъ у всѣхъ насѣкомыхъ.

Нервный зачатокъ не только становится многослойнымъ, но въ немъ замѣчается и дальнѣйшая дифференцировка. Теперь уже ясно замѣтно на поперечныхъ разрѣзахъ, что онъ состоитъ изъ двухъ продольныхъ половинъ (рис. 46), слѣдствіемъ чего и является та продольная свѣтлая линія на брюшной сторонѣ зародышей, если ихъ разсматривать en face (рис. 31), о которой мы уже упоминали. Полнаго раздѣленія этого зачатка на отдѣльные ганглии еще нѣтъ, хотя въ головномъ и грудномъ отдѣлѣ они уже начинаютъ намѣчаться, состоя каждый изъ двухъ половинъ (рис. 46), но это становится еще болѣе яснымъ лишь на слѣдующей стадіи (E). При слѣдующей же стадіи мы подробно опишемъ образованіе мозга въ области темянныхъ лопастей и подъ ними, хотя начало этого процесса относится также къ стадіи D.

Мы должны теперь остановиться только на параглоссахъ. Ихъ первый зачатокъ между мандибулами появляется именно на этой стадіи, при чемъ онѣ выступаютъ довольно ясно и на тотальныхъ препаратахъ (рис. 31), но здѣсь все же лучше пользоваться поперечными разрѣзами. Такой поперечный разрѣзъ черезъ мандибулярный сегментъ изображенъ на рис. 45, и на немъ прекрасно виденъ парный зачатокъ этихъ paraglossae (prgl) въ видѣ двухъ бугорковъ между мандибулами (md). Подобная парная закладка параглоссъ уже описана Folsom'омъ и Hoffmann'омъ, но оба этихъ автора не обратили вниманія при этомъ на одну въ высшей степени существенную подробность. На томъ же разрѣзѣ внутри первыхъ бугорковъ для параглоссъ замѣтно скопленіе гангліозныхъ клѣтокъ (n), т.-е. здѣсь лежитъ зачатокъ ганглія мандибулъ. Совершенно ту же картину можно наблюдать и на разрѣзахъ черезъ мандибулярный сегментъ слѣдующей стадіи (E), гдѣ зачатокъ этого ганглія ужъ болѣе сформированъ, и вообще изслѣдованіе зародышей послѣдующихъ стадій съ несомнѣнностью показываетъ, что мандибулярный ганглій развивается именно изъ той части нервнаго зачатка, которая лежитъ внутри параглоссъ. Никакого самостоятельнаго ганглія параглоссъ, описаннаго Folsom'омъ, здѣсь не имѣется: если же считать лежащій въ нихъ ганглій за таковый, то тогда приходится признать сегментъ мандибулъ лишеннымъ ганглія, что, конечно, не болѣе, какъ deductio ad absurdum. Folsom изображаетъ на разрѣзѣ болѣе поздней стадіи, соотвѣтствующей нашей стадіи E или F (рис. 28 въ его работѣ), самостоятельный ганглій сегмента paraglossae (superlingae) между мандибулярнымъ и первымъ максиллярнымъ ганглиемъ, но я самымъ категорическимъ образомъ отрицаю его существованіе и вообще склоненъ смотрѣть на упомянутый рисунокъ въ этой въ высшей степени обстоятельной работѣ, какъ на lapsus calami.

Благодаря установленію того факта, что мандибулярный ганглій закладывается внутри paraglossae, можно считать окончательно доказаннымъ взглядъ на нихъ, какъ на раздѣлившійся на двѣ части стернитъ мандибулярнаго сегмента. Противоположная точка зрѣнія, что имѣется самостоятельный сегментъ параглоссъ, защищавшаяся Hansen'омъ (1893) и Folsom'омъ и допускаемая также Hoffmann'омъ, какъ мнѣ кажется, является совершенно исключенной, такъ какъ одна парная закладка этихъ образованій при отсутствіи самостоятельныхъ сомитовъ и ганглія не можетъ считаться мало-мальски доказательной. Слѣдовательно, и у Collembola части гипофаринкса совершенно не гомодинамичны конечностямъ, что для Pterygota и Chilopoda давно установлено Heymons'омъ.

Отмѣтимъ, что параглоссы Collembola вполнѣ соотвѣтствуютъ всему гипофаринксу Chilopoda, который, какъ установлено Heymons'омъ (1901), возникаетъ лишь изъ стернита сегмента мандибулъ. Полная гомологія этихъ образованій другъ другу особенно ясна изъ сравненія рис. 24 и XIX въ упомянутой монографіи Heymons'а съ нашими рис. 31 и 45. Glossa же Collembola, т.-е. непарная часть ихъ гипофаринкса, возникающая позже параглоссъ изъ стернита перваго максиллярнаго сегмента, отсутствуетъ у Chilopoda и является образованіемъ, присущимъ лишь насѣкомымъ, у которыхъ гипофаринксъ развивается обычно изъ стернитовъ сегмента мандибулъ и первыхъ максиллъ.

Стадія E, какъ уже было упомянуто, является стадіей полнаго переворачиванья зародыша (рис. 32). Погруженіе зародышевой полосы достигаетъ въ это время своего максимума, при чемъ ея грудная часть, какъ видно на нашемъ рисункѣ, лежитъ въ центральной части яйца, а передняя и задняя часть зародыша расположены параллельно другъ другу. Теперь сегментъ мандибулъ и брюшные сегменты увлекаются вслѣдъ за максиллярными и грудными, и это приводитъ къ тому, что анальное отверстіе (a) смѣщается сильно внизъ и между заднимъ концомъ зародышевой полосы и спиннымъ органомъ (DO) получается довольно большое пространство, покрытое лишь клѣтками Hüllenectoderm (he). На выпуклой поверхности яйца изъ придатковъ зародыша остаются теперь лишь антенны (ant) и образовавшіеся къ этому времени зачатки вилки (abd_4). Мѣстомъ перегиба зародышевой полосы на

этой стадіи является уже не первый, какъ на стадіи D, а второй грудной сегментъ.

Такое изогнутое положеніе зародышъ сохраняетъ, начиная со стадіи E до самаго вылупленія, т.-е. во время всего четвертаго періода развитія (см. рис. 34—36). Въ силу этого теперь нельзя уже получить серіи однихъ поперечныхъ или однихъ фронтальныхъ разрѣзовъ черезъ зародыша, такъ какъ на каждой серіи (кромѣ, конечно, чисто сагитальныхъ) будутъ попадаться и тѣ и другіе. Если голова и брюшко нарѣзаны фронтально, изъ грудного отдѣла мы получимъ поперечные разрѣзы и, наоборотъ, если передній и задній конецъ зародыша нарѣзаны поперечно, грудной отдѣлъ будетъ представленъ фронтальными разрѣзами. Это замѣчаніе нужно имѣть въ виду во время дальнѣйшаго изложенія: термины „фронтальный", „поперечный" будутъ всегда относиться въ немъ не ко всей серіи, а къ одному или нѣсколькимъ опредѣленнымъ разрѣзамъ.

Изъ придатковъ зародышевой полосы будущіе ротовые органы—мандибулы съ параглоссами, первыя и вторыя максиллы—сохраняютъ тотъ же характеръ, какой они имѣли на предыдущей стадіи. Кромѣ того теперь, какъ видно лучше всего на поперечныхъ разрѣзахъ черезъ голову, надъ ротовыми органами появляется съ каждой стороны возвышеніе эктодермы въ видѣ небольшого валика или складки (рис. 51 mf); послѣдняя начинается около мѣста прикрѣпленія антенны (нѣсколько медіальнѣе его) и проходитъ надъ мандибулой и максиллой первой пары, не распространяясь еще на второй максиллярный сегментъ. Этотъ валикъ или ротовая складка, какъ мы будемъ ее дальше называть, обростаетъ на слѣдующихъ стадіяхъ ротовые органы съ боковъ, превращая ихъ въ энтогнатные, а сама дѣлается такъ называемой щекой готоваго зародыша и взрослой формы. Эта ротовая складка описана ужъ Uzel'емъ (развитіе ротовыхъ органовъ *Campodea* очень похоже на ихъ развитіе у Collembola), Miss Claypole и особенно подробно Folsom'омъ.

Членистость усиковъ (рис. 32 ant) и ножекъ ($th_{1,\ 2,\ 3}$) выдѣляется теперь у зародышей гораздо рѣзче, чѣмъ на стадіи D; размѣры ихъ тоже замѣтно увеличиваются. Въ антеннахъ имѣется обычно, какъ и раньше, 3 членика (см. рис. 32), но въ концѣ этой стадіи и съ переходомъ ея въ слѣдующую прибавляется и четвертый членикъ, для чего первый или проксимальный изъ этихъ трехъ члениковъ дѣлится на два. Въ этомъ отношеніи я могу вполнѣ подтвердить данныя Hoffmann'а о порядкѣ появленія отдѣльныхъ члениковъ на антеннахъ (см. рис. 2 въ его

предварительномъ сообщеніи). Зародыши, относящіеся къ четвертому періоду развитія, имѣютъ уже полное число члениковъ на усикахъ (4), какъ у взрослой формы.

Число члениковъ на ножкахъ на стадіи E равно 4, рѣже (въ началѣ ея) ихъ бываетъ только 3. Изъ этихъ 4 члениковъ (см. рис. 32) проксимальный или первый членикъ отвѣчаетъ проксимальному же членику предыдущей стадіи, который съ переходомъ въ стадію E не дѣлится, 3 же слѣдующихъ за нимъ (два среднихъ и дистальный) образуются путемъ раздѣленія на 3 части дистальнаго членика стадіи D, на ножкахъ которой ихъ было всего два. Такимъ образомъ, ножки у зародышей на стадіи E не вполнѣ еще сформированы, такъ какъ къ 4 членикамъ во время послѣдняго періода развитія прибавляется еще пятый. Мы еще вернемся къ этому вопросу нѣсколько дальше.

Брюшко зародыша съ окончаніемъ его переворачиванья раздѣляется на тѣ шесть сегментовъ, которые характерны и для взрослой формы, такъ что сегментація зародышевой полосы къ концу третьяго періода вполнѣ заканчивается. Къ четыремъ брюшнымъ сегментамъ стадіи D теперь прибавляются пятый и шестой (Abd_5, Abd_6), лежащіе еще на выпуклой сторонѣ яйца (рис. 33).—Послѣдній брюшной сегментъ характеризуется, какъ у взрослой формы, присутствіемъ анальнаго отверстія (a) и proctodaeum (prd), почему систематики называютъ его анальнымъ сегментомъ. Этотъ терминъ однако едва ли можно понимать въ эмбріологическомъ смыслѣ, т.-е. въ смыслѣ тельсона. Правда, этотъ сегментъ не имѣетъ ни сомитовъ, ни конечностей, ни ганглія (въ пятомъ изъ нихъ имѣются лишь сомиты), но, мнѣ кажется, его все же неправильно считать за тельсонъ, такъ какъ онъ имѣетъ видъ самостоятельнаго сегмента и у взрослой формы. Heymons наблюдалъ у зародышей лепизмы, что на ихъ брюшкѣ дифференцируется сначала 6 сегментовъ и лишь затѣмъ остальные: эту стадію съ 6 брюшными сегментами можно считать (не придавая этому прямого филогенетическаго значенія) соотвѣтствующей Collembola, которыя совершенно утеряли всѣ задніе брюшные сегменты. Что касается до telson, то у изотомы онъ имѣется въ томъ же редуцированномъ состояніи, какъ у *Lepisma* и *Campodea*, въ видѣ 3 бугорковъ, совершенно слитыхъ съ шестымъ сегментомъ, около anus, т.-е. въ видѣ такъ называемой lamina supraanalis и 2 laminae subanales (l. sub.). Послѣднія хорошо видны около анальнаго отверстія на рис. 33, изображающемъ задній конецъ зародыша en face.—Эти три бугорка описаны уже Uzel'емъ у *Tomocerus (Macrotoma) vulgaris*.

Въ это же время брюшные сегменты имѣютъ зачатки всѣхъ тѣхъ придатковъ, которые свойственны и взрослой формѣ. Парные зачатки tubus ventralis появились еще до этой стадіи; на ней они сидятъ еще далеко другъ отъ друга (какъ грудныя ножки), увеличились по сравненію со стадіей D въ размѣрахъ и слабо раздѣлены на два членика (рис. 47 abd_1). Въ отличіе отъ антеннъ и грудныхъ ножекъ, у которыхъ во время ихъ раздѣленія на 2 членика проксимальный меньше дистальнаго, у этихъ придатковъ, наоборотъ, дистальный членикъ гораздо меньше. Нельзя не отмѣтить ихъ сходства съ подобными же образованіями на соотвѣтствующемъ сегментѣ зародышей лепизмы (см. рис. 3 въ работѣ Heymons'a) и съ придатками на первомъ брюшномъ сегментѣ у взрослой *Campodea*.

На второмъ брюшномъ членикѣ парныхъ придатковъ, какъ ясно видно на поперечныхъ разрѣзахъ черезъ заднюю часть зародыша, нѣтъ: въ этомъ отношеніи *Isotoma* ближе къ *Tomocerus*, у котораго Uzel также ихъ не наблюдалъ, тогда какъ по Miss Claypole у *Anurida* они имѣются. На третьемъ сегментѣ имѣется пара небольшихъ выростовъ, представляющихъ зачатокъ зацѣпки (retinaculum s. hamulus), на четвертомъ пара нѣсколько большихъ для вилки (см. рис. 47 abd_3, abd_4). Слѣдовъ членистости, какъ на заложившихся раньше конечностяхъ, на нихъ еще незамѣтно. Въ общемъ же, зародышъ имѣетъ теперь и всѣ сегменты и всѣ конечности.

Большая часть поверхности яйца, не занятая зародышевой полосой, покрыта на стадіи E, какъ и раньше, плоскими клѣтками Hüllenectoderm (рис. 32, 47, 48, 49, 50—he). Однако на такихъ тотальныхъ препаратахъ, съ одного изъ которыхъ сдѣланъ напр. рис. 32, бросается въ глаза, что на боковыхъ сторонахъ зародыша ближе къ зародышевой полосѣ въ грудномъ и передней половинѣ брюшного отдѣла среди блѣдной Hüllenectoderm рѣзко выдѣляется нѣсколько болѣе темноокрашенныхъ пятенъ, какъ бы растущихъ отъ зародышевой полосы вверхъ (owe). Изслѣдованіе разрѣзовъ показываетъ, что мы дѣйствительно имѣемъ здѣсь дѣло съ разрастающейся наверхъ эктодермой зародышевой полосы, за которой слѣдуютъ затѣмъ и элементы нижняго листка, т.-е. сомитовъ. Такъ какъ разрастаніе это начинается въ каждомъ сегментѣ отдѣльно, то такая разрастающаяся наверхъ эктодерма и имѣетъ на бокахъ видъ отдѣльныхъ пятенъ или островковъ. Благодаря этому процессу элементы Hüllenectoderm вытѣсняются и постепенно замѣщаются эктодермой зародышевой полосы, которая даетъ бока и спину готоваго зародыша и взрослой формы, какъ это бываетъ, напримѣръ, при вытѣсненіи амніона у высшихъ насѣкомыхъ. Такъ какъ этотъ процессъ пріуроченъ главнымъ образомъ къ четвертому періоду развитія, то подробнѣе мы будемъ говорить объ немъ дальше.

Что касается до внутренняго строенія зародыша, то stomodaeum и proctodaeum не измѣняются по сравненію со стадіей D. Proctodaeum, какъ мы уже отмѣчали, сильно смѣщается внизъ (рис. 32, 47 prd), но его видъ остается прежнимъ и между дномъ этого эктодермальнаго впячиванья и желткомъ, какъ видно и на рис. 47, попрежнему имѣются элементы нижняго листка, окружающіе кромѣ того его со всѣхъ сторонъ.

На стадіи E зародышъ обладаетъ уже полнымъ числомъ не только сегментовъ и конечностей, но и сомитовъ. Ихъ первой парой являются сомиты антеннальнаго сегмента (рис. 49 so), заходящіе въ антенны (ant) и связанные надъ deutocerebrum (Dc) однослойнымъ мостикомъ изъ элементовъ нижняго листа, про который мы не разъ уже упоминали выше. Передъ антеннальными сомитами имѣется, какъ и на двухъ предыдущихъ стадіяхъ, скопленіе элементовъ нижняго листа внутри labrum (рис. 48 ub) и сзади stomodaeum, но въ образованіи сомитовъ эти скопленія не участвуютъ. Между парой сомитовъ въ сегментѣ антеннъ и такой же парой въ мандибулярномъ сегментѣ на уровнѣ tritocerebrum (Trc) имѣется пара тоже связанныхъ другъ съ другомъ посерединѣ и очень мало развитыхъ первичныхъ сегментовъ (рис. 50 so.ics): это сомиты интеркалярнаго или предчелюстнаго сегмента, которые имѣются и у Pterygota. Какъ видно и на этомъ рисункѣ, никакого намека на соотвѣтствующія конечности у нашей изотомы здѣсь нѣтъ.

Въ трехъ челюстныхъ сегментахъ ихъ сомиты (so) попрежнему сильно развиты и заходятъ въ зачатки ротовыхъ органовъ, а въ максиллахъ проникаютъ и въ palpus (рис. 51, 52 mx_1, mx_2 и plp). Однако въ этихъ сегментахъ связи между сомитомъ правой и лѣвой стороны, какъ видно на этихъ рисункахъ, уже не имѣется благодаря болѣе сильному развитію нервной системы: ганглій (ggl) доходитъ здѣсь до желтка и однослойный мостикъ изъ элементовъ нижняго листка распадается на отдѣльныя клѣтки и исчезаетъ. О судьбѣ этихъ клѣтокъ мы еще будемъ говорить дальше. Въ трехъ парахъ грудныхъ сегментовъ эта связь, какъ и на предыдущей стадіи (рис. 46), еще сохраняется, но на слѣдующей стадіи (F) въ свою очередь исчезаетъ. Развитъ этотъ однослойный мостикъ еще и между абдоминальными сомитами.

Послѣднихъ имѣется 5 паръ: съ перваго брюшного сегмента

по пятый; тамъ, гдѣ развиты соотвѣтствующія конечности, т.-е. въ первомъ, третьемъ, четвертомъ сегментѣ, какъ видно на рис. 47, сомиты заходятъ и въ нихъ. Въ шестомъ брюшномъ сегментѣ сомитовъ, повидимому, не имѣется: по крайней мѣрѣ, я не могъ констатировать тамъ ихъ присутствія. Зато въ этомъ именно сегментѣ лежитъ теперь то скопленіе элементовъ нижняго листка (ub), которое окружаетъ proctodaeum (рис. 47) и, подобно переднему у stomodaeum, не участвуетъ въ образованіи сомитовъ. Послѣднихъ же у *Isotoma cinerea* имѣется, такимъ образомъ, 2 + 3 + 3 + 5, всего 13 паръ.

Таково же въ это время и число паръ гангліевъ.—Наименѣе развиты изъ нихъ гангліи брюшка, какъ и слѣдуетъ этого ожидать благодаря болѣе поздней закладкѣ абдоминальныхъ сегментовъ, при чемъ гангліи перваго брюшного сегмента, появляющагося раньше другихъ, по своему развитію приближаются уже къ груднымъ. Съ несомнѣнностью я могъ установить присутствіе нервнаго зачатка лишь въ первыхъ четырехъ сегментахъ, гдѣ изъ него возникаютъ гангліи, замѣтные и на болѣе позднихъ стадіяхъ развитія. Въ пятомъ абдоминальномъ сегментѣ невробласты, быть можетъ, и имѣются, но до развитія изъ нихъ многослойнаго зачатка дѣло не доходитъ: они исчезаютъ, и на слѣдующей стадіи нервная система заканчивается въ четвертомъ брюшномъ сегментѣ. Шестой, т.-е. послѣдній, сегментъ брюшка лишенъ совершенно нервныхъ элементовъ.

Грудные и особенно гангліи челюстныхъ сегментовъ развиты теперь уже сильнѣе, чѣмъ на предыдущей стадіи: разрѣзъ черезъ ганглій первыхъ максиллъ изображенъ на рис. 51, черезъ часть ганглія второго максиллярнаго сегмента на рис. 52 (ggl), гдѣ въ нихъ замѣтно еще и рядовое расположеніе нервныхъ клѣтокъ, произошедшихъ изъ невробластовъ. Такъ называемой Punktsubstanz въ гангліяхъ на этой стадіи еще не имѣется.

Мы уже упоминали, что на стадіи D въ области головныхъ лопастей и подъ ними начинается образованіе надглоточнаго ганглія или мозга. На стадіи E всѣ три отдѣла его вполнѣ сформированы и лучше всего видны на фронтальныхъ разрѣзахъ черезъ переднюю часть зародыша (см. рис. 48—50, сдѣланные съ одной серіи разрѣзовъ).—По бокамъ верхней губы (рис. 48 lbr) лежатъ половины передняго отдѣла мозга, protocerebrum (Prc) [или syncerebrum по новой терминологіи Heymons'a (1901)]: каждая изъ нихъ занимаетъ почти всю ширину бывшей головной лопасти и состоитъ сама изъ 3 ясныхъ отдѣловъ или лопастей. Эта картина крайне напоминаетъ отношенія, описанныя Vialanes (1891) и Wheeler'омъ (1893) у Orthoptera и особенно Heymons'омъ (1895) у *Forficula*, передніе гангліи мозга которыхъ также состоятъ изъ трехъ подобныхъ лопастей (lobi I—III). Черезъ нѣсколько разрѣзовъ, почти на уровнѣ ротового отверстія и мѣста причлененія антеннъ, protocerebrum заканчивается, и мы видимъ средній отдѣлъ мозга — deutocerebrum (рис. 49 Dc) [mesocerebrum Heymons'a], половины котораго почти соприкасаются уже другъ съ другомъ по срединной линіи и значительно меньше половинъ передняго отдѣла. Наконецъ, за deutocerebrum слѣдуетъ задній отдѣлъ мозга—tritocerebrum (рис. 50 Trc) [metacerebrum Heymons'a]: его гангліи еще меньше среднихъ гангліевъ, тѣсно соединены другъ съ другомъ и лежатъ уже совсѣмъ посторально. — Всѣ описанныя отношенія совершенно идентичны съ отношеніями, извѣстными для низшихъ Pterygota—Orthoptera и Dermaptera, и очень похожи и на развитіе мозга у *Scolopendra*. Гомологія частей мозга послѣдней и насѣкомыхъ проведена уже Heymons'омъ (1901).

Развиваются всѣ эти мозговые гангліи, какъ и брюшная нервная цѣпочка, изъ невробластовъ. Гангліи tritocerebrum прилегаютъ къ первымъ гангліямъ послѣдней въ мандибулярномъ сегментѣ (въ параглоссахъ).—Такія же отношенія имѣютъ мѣсто и у высшихъ насѣкомыхъ.

Составъ мозга *Anurida* изъ proto-, deuto- и tritocerebum вскользь отмѣченъ и Miss Claypole, которая болѣе подробно не останавливалась на этомъ вопросѣ. Она же упоминаетъ, что въ брюшкѣ имѣется 6 паръ гангліевъ, сливающихся позже въ общую массу, съ чѣмъ я рѣшительно не могу согласиться, такъ какъ въ пятомъ сегментѣ имѣются лишь слабые намеки на нервную систему, а въ шестомъ ея совершенно нѣтъ. Мнѣ кажется мало вѣроятнымъ, чтобы у *Anurida* дѣло обстояло иначе, чѣмъ у *Isotoma*.

Половой зачатокъ сохраняетъ и на этой стадіи свое прежнее положеніе въ желткѣ близъ задняго конца зародыша (рис. 47 g); количество его клѣтокъ становится однако нѣсколько бо̀льшимъ.—Спинной органъ въ концѣ третьяго періода развитія (см. рис. 49, 50 DO) имѣетъ тотъ же характеръ, что мы описали значительно выше.

Стадіей E нашъ третій періодъ развитія заканчивается.

Что касается до литературныхъ данныхъ относительно третьяго періода развитія, то наиболѣе интересныя изъ нихъ отмѣчались нами уже попутно при описаніи отдѣльныхъ стадій. Остальныя

данныя предыдущихъ авторовъ касаются почти исключительно измѣненій внѣшней формы зародыша, и многія изъ нихъ въ болѣе старыхъ работахъ ошибочны. Укажу, напримѣръ, на отрицаніе Packard'омъ наличности у Collemlola второй пары максиллъ, взглядъ Lemoine'а на абдоминальные придатки, какъ на образованія sui generis, не гомодинамичныя конечностямъ и т. д. Крайне мало вѣроятнымъ мнѣ кажется и наблюденіе Ульянина, будто переворачиванье зародыша вызывается появленіемъ особой складки сзади спинного органа, которая вростаетъ внутрь желтка. Останавливаться болѣе подробно на всѣхъ этихъ ошибочныхъ данныхъ теперь, мнѣ думается, едва ли нужно.

Въ заключеніе, мнѣ кажется не лишнимъ установить здѣсь соотвѣтствіе между различаемыми мной стадіями развитія у *Isotoma cinerea* и подобными же стадіями у *Anurida maritima*, которыя установлены Folsom'омъ и изображены имъ на рис. 1—7 въ его работѣ о развитіи ротовыхъ органовъ.

Стадія 1 зародышей *Anurida* приближается къ нашей стадіи B, хотя нѣсколько старше ея; стадія 2 такимъ же образомъ не вполнѣ совпадаетъ съ нашей стадіей C, такъ какъ дифференцировка зародышевой полосы ушла здѣсь уже дальше, но зародышъ еще совершенно круглый. Стадія 3 стоитъ между нашими стадіями C и D, стадія 4 между D и E. Такимъ образомъ, эти четыре первыхъ стадіи могутъ быть лишь приблизительно сведены къ стадіямъ развитія у изотомы. Въ дальнѣйшемъ же наблюдается ужъ большее соотвѣтствіе другъ другу: то, что Folsom называетъ пятой стадіей развитія, вполнѣ совпадаетъ со стадіей E, которой нашъ третій періодъ развитія заканчивается. Чтобы не возвращаться дальше къ этому вопросу, отмѣтимъ здѣсь же, что такое же соотвѣтствіе имѣется и между болѣе поздними стадіями развитія *Anurida* и нашими стадіями F, G, H, которыя будутъ описаны при четвертомъ періодѣ развитія. F вполнѣ совпадаетъ съ № 6 Folsom'а, G съ № 7 и, наконецъ, H (и отчасти наша стадія J) съ послѣдней—восьмой—стадіей развитія *Anurida*. Въ общемъ, за исключеніемъ незначительныхъ особенностей измѣненія внѣшней формы у зародышей *Anurida*, точно также какъ и у другихъ Collembola, совершаются сходно съ тѣмъ описаніемъ, которое мы дали для *Isotoma cinerea*. Вѣроятно, этому внѣшнему сходству зародышей отвѣчаютъ и происходящіе внутри нихъ процессы органогенеза.

VI. Четвертый періодъ развитія. — Образованіе внѣшней формы тѣла и органогенезъ. (Табл. III и V).

Четвертый и послѣдній періодъ эмбріональнаго развитія, во время котораго происходитъ образованіе внѣшней формы тѣла изотомы и окончательно сформировываются всѣ ея внутренніе органы, отличается по сравненію съ предыдущими особенной продолжительностью. Въ среднемъ она равна 10 днямъ, т.-е. этотъ періодъ длится столько же времени, сколько три первыхъ, взятые вмѣстѣ. — Мы остановимся сперва на развитіи внѣшней формы тѣла и лишь затѣмъ перейдемъ къ отдѣльнымъ органамъ.

Образованіе внѣшней формы тѣла. Первая стадія четвертаго періода, которую мы обозначимъ буквой F, по своему внѣшнему виду очень мало отличается отъ предшествовавшей ей стадіи E, почему я и не даю для нея спеціальнаго рисунка. Различіе между E и F заключается въ ихъ внутреннемъ строеніи, о которомъ по отношенію къ послѣдней стадіи мы будемъ говорить дальше. Снаружи же можно лишь подмѣтить, что пятна растущей изъ зародышевой полосы наверхъ эктодермы (рис. 32 owe) стали теперь больше и замѣтнѣе (въ это время хорошо развиты 2 пары такихъ пятенъ въ груди и 4 пары въ брюшкѣ) и анальное отверстіе занимаетъ свое окончательное положеніе на заднемъ концѣ брюшка. Различіе въ положеніи послѣдняго хорошо видно изъ сравненія рис. 55 (F) и 47 (E), изображающихъ сагитальные разрѣзы черезъ задній конецъ брюшка и proctodaeum (prd).

О томъ, что усики съ переходомъ въ эту стадію становятся, наконецъ, четырехчленистыми, мы уже упоминали; остальные придатки зародышевой полосы сохраняютъ прежній характеръ за исключеніемъ вилки. На стадіи F оба зачатка послѣдней становятся уже двучленистыми, раздѣляясь каждый на проксимальный и дистальный отдѣлы, при чемъ послѣдній значительно меньше по длинѣ, чѣмъ первый. Въ этомъ отношеніи сегментація придатковъ четвертаго брюшного сегмента вполнѣ сходна съ сегментаціей зачатковъ tubus ventralis, о которой мы говорили выше, и отличается отъ подобной же у усиковъ и ножекъ, гдѣ проксимальный отдѣлъ двучленистой стадіи, напротивъ, значительно меньше дистальнаго.

За стадіей F слѣдуетъ стадія G, внѣшній видъ которой изображенъ на рис. 34. Ее легко отличить отъ другихъ по присутствію глазковъ (oc), которые имѣютъ на этой стадіи видъ

отдѣльныхъ черныхъ пятенъ, позже же благодаря развитію пигмента и между ними какъ бы сливаются въ одно общее черное пятно. У зародышей, относящихся къ началу этой стадіи, имѣется съ каждой стороны сначала два, а затѣмъ три глазка, образующихъ позже какъ бы нижній (нѣсколько изогнутый) рядъ; затѣмъ у болѣе позднихъ зародышей къ этимъ тремъ парамъ присоединяются еще двѣ, лежащія немного выше и ближе къ спинной сторонѣ (см. рис. 34). Какъ видно на этомъ же рисункѣ, подъ глазками ясно просвѣчиваетъ мозгъ, и вообще вся голова гораздо больше сформирована, чѣмъ на предыдущихъ стадіяхъ.

Что касается до ротовыхъ органовъ, то въ виду появленія работы Hoffmann'a, подробно изслѣдовавшаго ихъ постепенное развитіе у близкой къ нашей изотомѣ формѣ, я не останавливался на деталяхъ ихъ развитія на болѣе позднихъ стадіяхъ, такъ какъ это потребовало бы примѣненія нѣкоторыхъ спеціальныхъ методовъ изслѣдованія въ родѣ реконструкціи, препаровки при помощи иглъ и пр., не обѣщая въ то же время дать чего-либо существенно новаго. Поэтому и здѣсь я коснусь ихъ лишь постольку, поскольку это необходимо для пониманія другихъ процессовъ развитія.

На стадіи G въ ротовыхъ органахъ происходятъ важныя измѣненія, отражающіяся и на всемъ строеніи головы. Эти измѣненія выражаются, во-первыхъ, въ удлиненіи мандибулъ и первыхъ максиллъ при редукціи ихъ второй пары [о подробностяхъ этихъ процессовъ я отсылаю къ работамъ Folsom'a и особенно Hoffmann'a] и, во-вторыхъ, въ полномъ обрастаніи ихъ ротовой складкой. Нѣкоторое представленіе объ этихъ процессахъ могутъ дать наши рис. 57 и 58. Первый изображаетъ косой (въ плоскости между фронтальнымъ и поперечнымъ направленіемъ) разрѣзъ черезъ переднюю часть головы зародыша на стадіи G: на немъ мы видимъ сильно удлиненныя мандибулы (md), прикрытыя сбоку до половины сильно разросшейся ротовой складкой (mf). Между мандибулами видны попрежнему въ видѣ двухъ только сильнѣе развитыхъ бугорковъ paraglossae (prgl), но мандибулярный ганглій (входящій теперь въ составъ подглоточнаго—usg) лежитъ уже значительно выше, чѣмъ на предыдущихъ стадіяхъ. Подобнымъ же образомъ ротовая складка проходитъ сбоку каждой максиллы первой пары; а между послѣдними въ это время уже развита въ видѣ непарнаго выступа glossa, т.-е. непарная часть гипофаринкса, представляющая, такимъ образомъ, разросшійся стернитъ перваго максилярнаго сегмента.

Обогнувъ сбоку мандибулы и первыя максиллы ротовыя

складки достигаютъ вторыхъ максиллъ и начинаютъ сростаться съ ними—вѣрнѣе обростать ихъ снизу, при чемъ, какъ выяснилъ Hoffmann, обростаемая ротовой складкой большая часть каждой второй максиллы исчезаетъ. Нашъ рис. 58 изображаетъ поперечный разрѣзъ черезъ заднюю часть головы (на уровнѣ окологлоточной коммиссуры) зародыша въ концѣ стадіи G. На немъ хорошо видны основныя части мандибулъ (md) и первыхъ максиллъ (mx_1), прикрытыя сбоку ротовой складкой (mf), которая справа подходитъ ко второй максиллѣ (mx_2), а слѣва уже слилась съ ней. Такимъ образомъ, какъ установилъ еще Folsom, ротовые органы не втягиваются внутрь головы, а обрастаются съ боковъ ротовыми складками, превращающимися въ щеки (genae) взрослой формы. Эти же ротовыя складки, срастаясь съ максиллами второй пары (отъ которыхъ остается лишь небольшая часть ихъ прежнихъ зачатковъ—см. Hoffmann), участвуютъ и въ образованіи нижней стороны головы. Въ результатѣ этого процесса обрастанія сильно удлинившіяся мандибулы и максиллы оказываются лежащими въ ротовой полости и, такимъ образомъ, начиная уже съ конца нашей стадіи G, зародышъ становится энтотрофной формой, какъ взрослыя Collembola.

Въ это же время возникаетъ окончательное число члениковъ и на грудныхъ ножкахъ, бывшихъ до того четырехчленистыми. Для этого ихъ проксимальный членикъ стадій E и D, ни разу еще не раздѣлявшійся со времени своего обособленія отъ дистальнаго, который уже на стадіи E распался на 3 членика, дѣлится на два. Такимъ образомъ, на стадіи G грудныя ножки бываютъ уже пятичленистми, какъ у взрослой формы (см. рис. 34 th).

Въ брюшныхъ придаткахъ также происходятъ замѣтныя измѣненія. Отстоявшіе до того времени довольно далеко другъ отъ друга придатки перваго брюшного сегмента начинаютъ сближаться другъ съ другомъ, ихъ основныя части при этомъ сливаются и лишь дистальные концы выдаются отдѣльно наружу, какъ это видно на рис. 59, изображающемъ поперечный разрѣзъ черезъ первый брюшной сегментъ (tv). Граница между проксимальнымъ и дистальнымъ членикомъ, на которые передъ тѣмъ раздѣлился каждый изъ зачатковъ tubus ventralis (см. рис. 47), на стадіи G и послѣдующихъ исчезаетъ, и позднѣйшее раздѣленіе этого органа на его дефинитивные отдѣлы (цилиндръ, valvulae и пузырьки) возникаетъ независимо отъ его первичнаго состава изъ двухъ члениковъ. Можно лишь сказать, что прежніе маленькіе дистальные членики даютъ, главнымъ образомъ, матеріялъ для выпячивающихся мѣшечковъ, а большіе по величинѣ прокси-

мальные для двухъ другихъ частей. Какъ это хорошо видно при разсматриваньи зародышей сбоку или на сагитальныхъ разрѣзахъ, еще не слившіеся другъ съ другомъ свободные концы tubus ventralis сильно расширены, отчего весь зачатокъ принимаетъ грибовидную форму. Послѣднее хорошо замѣтно на рисункѣ слѣдующей стадіи—H (рис. 35 tv), а на рис. 34, относящемся къ стадіи G, tubus ventralis изображеннаго на немъ зародыша прикрытъ грудными ножками. Въ общемъ, можно сказать, что на стадіи G зачатокъ tubus ventralis, состоящій изъ короткаго основного отдѣла и двухъ еще не слившихся другъ съ другомъ концевыхъ возвышеній (рис. 59), имѣетъ приблизительно то же строеніе, которое свойственно низшему семейству Collembola—Poduridae. Послѣднія, какъ извѣстно, въ отличіе отъ Entomobryidae, куда относится и *Isotoma cinerea*, имѣютъ этотъ органъ изъ двухъ раздѣленныхъ углубленіемъ половинъ съ короткимъ основнымъ отдѣломъ и безъ valvulae. Взглядъ на подобныя отношенія, какъ на болѣе примитивныя, находитъ, такимъ образомъ, себѣ полное подтвержденіе и въ эмбріологіи.

Придатки третьяго брюшного сегмента также сближаются другъ съ другомъ и, сливаясь своими основными частями, даютъ на стадіи G вполнѣ сформированный retinaculum (рис. 60 ret.), который въ это время относительно лишь немного больше, чѣмъ у взрослой формы. Въ это время, какъ и на послѣдующихъ стадіяхъ, въ немъ совершенно незамѣтно раздѣленія на отдѣлы, но на стадіи F иногда и въ его зачаткахъ я замѣчалъ слабый намекъ на такой же составъ изъ двухъ члениковъ (бо́льшаго проксимальнаго и меньшаго дистальнаго), который на этой стадіи хорошо выраженъ у придатковъ перваго и четвертаго брюшного сегмента.

Съ переходомъ зародыша изъ стадіи F въ стадію G зачатки вилки становятся изъ двухчленистыхъ трехчленистыми, для чего бо́льшій проксимальный членикъ дѣлится на два (рис. 34 и 63 frc). Такимъ образомъ, теперь намѣчены тѣ три отдѣла вилки, которые характерны и для взрослой формы (manubrium, dentes, mucrones), но въ отличіе отъ послѣдней всѣ они еще приблизительно одинаковой величины. Въ это же время происходитъ быстрое сближеніе обоихъ зачатковъ вилки, и мало-по-малу ихъ основные членики начинаютъ сливаться другъ съ другомъ, образуя непарный manubrium, dentes же и mucrones, какъ и у взрослой формы, остаются свободными. Развитіе вилки въ общемъ несомнѣнно свидѣтельствуетъ, что ея редукція у многихъ Collembola есть явленіе вторичное.

Что касается до боковыхъ и спинной стороны зародыша, то и здѣсь на стадіи G происходятъ нѣкоторыя измѣненія. На двухъ предыдущихъ стадіяхъ разрастающаяся изъ зародышевой полосы наверхъ эктодерма имѣла видъ отдѣльныхъ пятенъ по бокамъ зародыша (рис. 32 owe). Теперь эти пятна, росшія отдѣльно изъ каждаго сегмента, настолько увеличились, что сливаются въ сплошную полосу, покрывающую каждую изъ боковыхъ сторонъ зародыша (рис. 34 owe), и лишь на его спинной сторонѣ, какъ видно на этомъ же рисункѣ и на нѣкоторыхъ другихъ, изображающихъ разрѣзы черезъ зародыша (рис. 57, 59, 60, 62, 63), сохранились плоскія клѣтки Hüllenectoderm (he).—Поперечные разрѣзы черезъ зародыша (рис. 59, 60), если ихъ сравнить съ поперечными разрѣзами предыдущихъ стадій, изображенными на таблицѣ IV, ясно показываютъ, насколько эктодерма зародышевой полосы распространилась вверхъ, занявъ мѣсто Hüllenectoderm. Изъ просмотра подобныхъ же разрѣзовъ легко убѣдиться, что элементы послѣдней отнюдь не оттѣсняются дефинитивной эктодермой наверхъ (иначе число ихъ на поперечныхъ разрѣзахъ вверху было бы больше, чѣмъ прежде, чего совершенно не наблюдается), а, очевидно, по мѣрѣ роста послѣдней они постепенно отмираютъ и исчезаютъ, не принимая участія въ образованіи боковъ и спины взрослой формы. Словомъ, весь этотъ процессъ крайне напоминаетъ вытѣсненіе дефинитивной эктодермой амніона у многихъ высшихъ насѣкомыхъ.

Спинной органъ (DO), какъ хорошо видно и на тотальныхъ препаратахъ (рис. 34) и на разрѣзахъ (рис. 62), сохраняетъ и на стадіи G тотъ же характеръ, какъ и во время третьяго періода развитія.

Слѣдующая за G стадія H по общей конфигураціи тѣла и его придатковъ уже болѣе напоминаетъ взрослую форму (рис. 35). Съ переходомъ въ нее зародыша число его глазковъ съ каждой стороны увеличивается до 8 (числа вообще характернаго для *Isotoma cinerea*): при этомъ къ 5 глазкамъ, имѣвшимся у стадіи G, прибавляется еще 3 нѣсколько выше ихъ. Однако въ это же время между ними развивается пигментъ, почему на тотальныхъ препаратахъ отдѣльные омматидіи уже неразличимы, и видно лишь, какъ и у взрослой формы, общее черное глазное пятно (рис. 35 oc).—Какъ видно на томъ же рисункѣ, голова и ротовые органы уже очень напоминаютъ ихъ строеніе у взрослой формы; ножки (на рис. 35 изображены лишь ихъ основные членики) также мало-по-малу пріобрѣтаютъ окончательную форму.

Брюшные придатки по своему строенію теперь гораздо ближе

къ брюшнымъ придаткамъ вылупившейся изъ яйца изотомы. О грибовидной формѣ tubus ventralis (рис. 35 tv) мы уже упоминали при описаніи предыдущей стадіи. На поперечныхъ разрѣзахъ черезъ первый брюшной сегментъ зародышей этой стадіи (рис. 69) можно убѣдиться, что сліяніе половинъ этого органа вполнѣ закончилось, и онъ превратился въ такое же непарное образованіе, какъ у взрослой изотомы (tv). Внутри него начинаютъ развиваться въ это время мускулы, а на его дистальномъ концѣ тѣ крупныя клѣтки, которыя привлекали уже вниманіе многихъ изслѣдователей и ошибочно считались за железистыя, пока Willem (1901) не установилъ, что это просто большія гиподермальныя клѣтки, не имѣющія никакой спеціально железистой функціи. Эти крупныя гиподермальныя клѣтки въ терминальномъ отдѣлѣ tubus ventralis хорошо замѣтны какъ на рис. 69, такъ и на рис. 73, относящемся къ послѣдней стадіи четвертаго періода (J), гдѣ разрѣзъ черезъ tubus ventralis (tv) прошелъ уже сагитально, а не поперечно. На развитіи дальнѣйшихъ деталей какъ внутренняго, такъ и внѣшняго строенія этого органа я не останавливался.

Retinaculum на стадіи H не представляетъ ничего новаго; вилка попрежнему состоитъ изъ трехъ отдѣловъ, при чемъ manubrium ея уже непарный. На стадіи G всѣ три отдѣла зачатковъ вилки, какъ мы уже отмѣчали, были приблизительно равной величины; съ переходомъ въ стадію H концевые членики (mucrones) становятся значительно меньше другихъ, средніе же отдѣлы (dentes) перегоняютъ въ своемъ ростѣ какъ ихъ, такъ и manubrium, что замѣтно и на рис. 35 (frc). Такимъ образомъ, и вилка пріобрѣтаетъ теперь типичную для взрослой изотомы конфигурацію.

Процессъ замыканія спины растущей наверхъ съ боковъ эктодермой на стадіи H заканчивается. На рис. 35 мы совсѣмъ не видимъ уже плоскихъ клѣтокъ Hüllenectoderm, и весь зародышъ въ это время покрытъ какъ съ боковъ, такъ и со спины эктодермой. Если даже въ томъ или другомъ мѣстѣ зародыша эктодерма правой и лѣвой половины еще не срослась другъ съ другомъ, какъ на рис. 65 ниже спинного органа или на рис. 68 надъ желткомъ, то, все равно, клѣтокъ Hüllenectoderm въ такихъ мѣстахъ не бываетъ замѣтно, такъ какъ къ этому времени онѣ вполнѣ редуцировались. Все это, конечно, лишь доказываетъ, что послѣднія вообще не принимаютъ участія въ образованіи покрова взрослой формы.

Въ связи съ замыканіемъ спины сегментація зародыша не ограничивается теперь лишь брюшной стороной, а переходитъ

сперва на боковыя стороны и, наконецъ, на спину. Первыми обособляются послѣдніе брюшные сегменты: напримѣръ, у зародыша, изображеннаго на рис. 35, уже обособлены и со спины три заднихъ абдоминальныхъ сегмента (Abd_6, Abd_5, Abd_4). Затѣмъ обособляются передніе брюшные сегменты, а послѣ нихъ грудные, т.-е. этотъ процессъ идетъ сзади напередъ, по направленію къ головѣ.

Что касается до спинного органа, то онъ имѣется все время и въ теченіе этой стадіи. У зародышей, относящихся къ ея началу или къ серединѣ, онъ попрежнему рѣзко выдѣляется и на тотальныхъ препаратахъ (рис. 35 DO), у болѣе позднихъ же, у которыхъ вся спина покрыта эктодермой, чтобы убѣдиться въ присутствіи этого органа in toto, необходимо легкое надавливанье на такого зародыша покровнаго стекла. Изслѣдованіе разрѣзовъ, особенно сагитальныхъ въ родѣ изображеннаго на рис. 65, убѣждаетъ насъ, что гистологическій характеръ спинного органа (DO) и число его клѣтокъ совершенно тѣ же, что и раньше. Однако теперь мы находимъ все же въ его положеніи нѣкоторое измѣненіе: какъ видно на упомянутомъ рисункѣ, спинной органъ прилегаетъ къ наружной поверхности лишь небольшой своей частью и болѣе глубоко погруженъ въ желтокъ. Происходитъ это благодаря разрастанію дефинитивной эктодермы (ect) и надъ нимъ, такъ что къ самому концу стадіи H спинной органъ теряетъ, наконецъ, связь со второй кутикулярной зародышевой оболочкой и опускается подъ эктодерму въ желтокъ. Ни малѣйшей дегенераціи въ немъ самомъ, ни разрушенія его лейкоцитами до конца стадіи H незамѣтно.

Послѣдняя стадія четвертаго періода развитія непосредственно передъ вылупленіемъ изъ яйца, или стадія J, изображена на рис. 36. Какъ видно изъ него, зародышъ теперь вполнѣ сформированъ, тѣло его вполнѣ сегментировано и всѣ придатки носятъ тотъ же характеръ, какъ у покинувшей яйцо изотомы (рис. 37), отъ которой онъ отличается лишь своимъ изогнутымъ положеніемъ. Въ кожѣ въ это время уже развился тотъ голубой пигментъ, который свойственъ взрослой формѣ, и этой голубой окраской зародыши на стадіи J рѣзко отличаются отъ всѣхъ предыдущихъ стадій. Нашъ рис. 36 сдѣланъ съ зародыша, заключеннаго въ канадскій бальзамъ безъ окраски.

Давать болѣе подробное описаніе этой стадіи я считаю излишнимъ, но долженъ остановиться на судьбѣ одного образованія, которое совершенно отсутствуетъ у нея, а именно на спинномъ органѣ. Въ отличіе отъ всѣхъ предыдущихъ стадій

онъ совершенно незамѣтенъ теперь ни на тотальныхъ препаратахъ (рис. 36), ни на разрѣзахъ (рис. 73). Это неожиданное исчезновеніе спинного органа, который былъ еще такъ хорошо развитъ на предыдущей стадіи (рис. 65 DO), казалось мнѣ самому загадкой, пока я не нашелъ его остатковъ у зародышей, относящихся къ самому началу стадіи J.—Въ серединѣ и въ концѣ послѣдней зародыши имѣютъ среднюю кишку совершенно свободной отъ желтка (рис. 73 D), въ началѣ же стадіи J она, какъ и раньше, еще переполнена имъ (рис. 71 D). И вотъ именно у такихъ зародышей уже внутри средней кишки, среди желтка, можно найти остатокъ спинного органа (рис. 72 DO), который, очевидно, отдѣлившись отъ эктодермы, окружается вмѣстѣ съ желткомъ кишечнымъ эпителіемъ (см. рис. 68) и вмѣстѣ же съ желткомъ переваривается въ кишечникѣ, исчезая у болѣе позднихъ зародышей безъ остатка.

Такимъ образомъ, спинной органъ у Collembola не подвергается медленной дегенераціи или разрушенію при помощи лейкоцитовъ, какъ многіе зародышевые органы, а испытываетъ ту же судьбу, какъ и зародышевыя оболочки нѣкоторыхъ насѣкомыхъ, напримѣръ *Hydrophilus*, которыя попадаютъ, наконецъ, въ желтокъ и вмѣстѣ съ нимъ перевариваются въ кишечникѣ. Подобную же судьбу испытываетъ, какъ извѣстно, спинной органъ у многихъ Amphipoda.—Prowazek описываетъ у изслѣдованнаго имъ вида *Isotoma* резорпцію спинного органа при помощи мезодермальныхъ клѣтокъ, однако я совершенно не могу подтвердить этого наблюденія и думаю, что оно основано на ошибкѣ.

Процесса вылупленія зародыша изъ яйца я не наблюдалъ; точно также отсутствуютъ у меня наблюденія и о времени наступленія первой линьки молодой изотомы. Отмѣтимъ, что по изслѣдованіямъ Uzel'я какъ *Campodea*, такъ и *Tomocerus (Macrotoma)* покидаютъ яйцо одѣтыя эмбріональной кутикулой (т.-е., очевидно, второй кутикулярной зародышевой оболочкой), но скоро ее сбрасываютъ. Prowazek указываетъ, что у его изотомы первая линька наступила на 7-й день, что имѣетъ мѣсто и у лепизмы по Heymons'у.

Къ вопросу о спинномъ органѣ и процессѣ образованія спины мы еще вернемся дальше, здѣсь же, чтобы покончить съ развитіемъ внѣшней формы тѣла у *Isotoma cinerea*, остановимся немного на тѣхъ данныхъ, которыя изложены нами выше и касаются сегментаціи различныхъ придатковъ тѣла, т.-е. конечностей. При этомъ бросаются въ глаза нѣкоторыя особенности, представляющія извѣстный интересъ.

Сегментація усиковъ была прослѣжена уже Hoffmann'омъ у *Tomocerus plumbeus*, и его данныя, какъ мы видѣли выше, вполнѣ справедливы и для нашей формы. У обѣихъ нерасчлененный еще зачатокъ антенны дѣлится первоначально на большій дистальный и меньшій проксимальный членикъ; затѣмъ раздѣляется первый изъ нихъ, образуя два концевыхъ членика вполнѣ сформированнаго усика (III и IV), и, наконецъ, дѣлится и проксимальный первичный членикъ, при чемъ половины его даютъ I и II членики готовой антенны. Процессъ этотъ лучше всего выразить слѣдующимъ уравненіемъ:

$$ant(\mathrm{I}+\mathrm{II}+\mathrm{III}+\mathrm{IV})=\overset{P}{(\mathrm{I}+\mathrm{II})}+\overset{<}{(\mathrm{III}+\mathrm{IV})}=\overset{D}{(\mathrm{I}+\mathrm{II})+\mathrm{III}+\mathrm{IV}}=\mathrm{I}+\mathrm{II}+\mathrm{III}+\mathrm{IV}$$

Сегментація ножекъ описана нами выше и протекаетъ по тому же плану. Такъ же, какъ и у усиковъ, нерасчлененный зачатокъ ножки дѣлится на два членика, изъ которыхъ дистальный больше и заключаетъ въ себѣ femur (III), tibia (IV) и tarsus (V), а проксимальный—coxa (I) и trochanter (II), при чемъ онъ меньше [1]). Въ дальнѣйшемъ сперва сегментируется первичный дистальный членикъ, при чемъ tarsus обособляется раньше всего, а ужъ за нимъ раздѣляются femur и tibia. Расчлененіе первичнаго проксимальнаго членика наступаетъ значительно позже, лишь на стадіи G, тогда какъ уже на стадіи E дистальный вполнѣ раздѣленъ на свои три отдѣла. Уравненіе для сегментаціи ножекъ будетъ, очевидно, слѣдующее:

$$th(\mathrm{I}+\mathrm{II}+\mathrm{III}+\mathrm{IV}+\mathrm{V})=\overset{P}{(\mathrm{I}+\mathrm{II})}+\overset{<}{(\mathrm{III}+\mathrm{IV}+\mathrm{V})}=\overset{D}{(\mathrm{I}+\mathrm{II})+(\mathrm{III}+\mathrm{IV})+\underset{\text{tarsus}}{\mathrm{V}}}=$$

$$=(\mathrm{I}+\mathrm{II})+\underset{\text{femur}}{\mathrm{III}}+\underset{\text{tibia}}{\mathrm{IV}}+\mathrm{V}=\underset{\text{coxa}}{\mathrm{I}}+\underset{\text{trochanter}}{\mathrm{II}}+\mathrm{III}+\mathrm{IV}+\mathrm{V}$$

Такимъ образомъ, изъ сравненія этихъ двухъ уравненій съ несомнѣнностью вытекаетъ, что сегментація ножекъ и усиковъ происходитъ по одному типу, для котораго характерно, во-первыхъ, первоначальное раздѣленіе ихъ зачатковъ на два первичныхъ членика—большій дистальный и меньшій проксимальный, и во-вторыхъ, послѣдовательное обособленіе дефинитивныхъ члениковъ отъ дистальнаго конца къ проксимальному, т.-е., если

[1]) Я совершенно не могу подтвердить данныхъ Willem'a (1900), будто у Collembola ножки имѣютъ не 5, какъ это типично для насѣкомыхъ, а 7 члениковъ.

такъ можно выразиться, центростремительно. И у усиковъ и у ножекъ концевые членики дифференцируются раньше всѣхъ, основные позже всѣхъ.—Интересно отмѣтить, что этотъ законъ находитъ себѣ примѣненіе и во время постэмбріональнаго развитія Collembola. Какъ извѣстно, нѣкоторые изъ представителей семейства Entomobryidae имѣютъ не 4 членика на усикахъ, а 5 или 6 [напримѣръ, *Orchesella*, *Heteromurus (Templetonia)*]. Börner (1901) установилъ, что только что вылупившіеся изъ яйца представители этихъ родовъ имѣютъ 4-членистые усики, но позже они вторично увеличиваютъ число своихъ члениковъ. При этомъ этотъ изслѣдователь наблюдалъ какъ у *Orchesella cincta*, такъ и у *Heteromurus nitidus*, что превращеніе 4-членистой антенны въ 5-членистую происходитъ путемъ раздѣленія ея основного (I другихъ формъ) членика на два (см. рис. 33 на стр. 78 цитируемой работы). Въ этомъ случаѣ аналогія съ расчлененіемъ ножки получается уже совершенно полная.

Хотя теперь врядъ ли кто сомнѣвается, что усики являются измѣненными конечностями, однако сходство сегментаціи ихъ и ножекъ все же довольно интересно.

Нельзя не отмѣтить, что дифференцировка максиллъ первой и второй пары слѣдуетъ тому же закону, по которому сегментируются ножки и усики. Какъ мы видѣли выше, зачатокъ каждой максиллы дѣлится первоначально на ея основную часть и palpus, при чемъ послѣдній, т.-е. первичный дистальный членикъ, и здѣсь нѣсколько большихъ размѣровъ (см. рис. 31). Затѣмъ наступаетъ сегментація palpus и, наконецъ, основной части максиллы, деталей которыхъ я не прослѣживалъ, но которыя, насколько можно судить по наблюденіямъ Hoffmann'a, повидимому, протекаютъ въ общемъ, какъ у ножекъ. Изъ сказаннаго ясно, что palpus maxillaris и labialis вполнѣ отвѣчаетъ тремъ дистальнымъ членикамъ ножки (femur, tibia и tarsus), а основныя части максиллъ — основнымъ членикамъ ножекъ (coxa и trochanter). Къ подобному же результату пришелъ и Heymons (1897 a) на основаніи своихъ наблюденій надъ развитіемъ лепизмы, хотя онъ считаетъ, что submentum + mentum и cardo + stipes отвѣчаютъ лишь coxa.

Переходя теперь къ сегментаціи брюшныхъ придатковъ, мы убѣждаемся, что тотъ законъ сегментаціи, который имѣетъ мѣсто у всѣхъ головныхъ и грудныхъ конечностей, къ расчлененію брюшныхъ уже не вполнѣ приложимъ. Какъ мы отмѣчали выше, и брюшные придатки 1-го, 3-го и 4-го сегмента дѣлятся первоначально на два членика, но изъ нихъ не дистальный больше

проксимальнаго, а наоборотъ. У зачатковъ tubus ventralis и retinaculum дальше этого сегментація и не идетъ, при чемъ граница между проксимальнымъ и дистальнымъ отдѣломъ сглаживается, и для зачатковъ tubus ventralis, напримѣръ, можно лишь приблизительно сказать, что дистальные членики даютъ главнымъ образомъ матеріалъ для выпячивающихся мѣшечковъ. У зачатковъ вилки это дѣленіе на два отдѣла не сглаживается, а сегментація идетъ и дальше, при чемъ меньшій дистальный членикъ даетъ впослѣдствіи mucro, а проксимальный дѣлится на два, для manubrium и dens s. ramus.

$$P > D$$

$$frc\ (\text{Man.} + \text{ram.} + \text{muc.}) = (\text{Man.} + \text{ram.}) + \text{muc.} = \text{Man.} + \text{ram.} + \text{muc.}$$

Въ общемъ же и здѣсь дифференцировка этихъ трехъ члениковъ идетъ отъ дистальнаго конца къ проксимальному.

Невольно является вопросъ, почему у брюшныхъ придатковъ первичные членики иной величины, чѣмъ у всѣхъ другихъ (у всѣхъ $P < D$, у брюшныхъ $P > D$), и нельзя ли провести параллель между отдѣлами tubus ventralis и вилки, съ одной стороны, и ножекъ, съ другой.—Что касается до перваго вопроса, то отвѣтъ на него даютъ намъ близкія къ Collembola низшія изъ всѣхъ Apterygota—*Campodea* и Protura.

У *Campodea* брюшныя ножки (styli и cerci я оставляю въ сторонѣ) развиты на первомъ брюшномъ сегментѣ и состоятъ изъ двухъ члениковъ, большаго проксимальнаго и меньшаго дистальнаго. То же самое имѣетъ мѣсто у представителей семейства Acerentomidae, а у *Eosentomon* такіе же совершенно придатки сидятъ на трехъ первыхъ абдоминальныхъ сегментахъ. Маленькій дистальный членикъ на двучленистыхъ брюшныхъ ножкахъ Protura несетъ на своемъ концѣ выпячивающійся пузырекъ [о Protura см. работы Silvestri (1907, 1909), Berlese (1909) и Римскаго-Корсакова (1911 a и b)]. — Нетрудно видѣть, что такая двучленистая ножка произошла путемъ утери члениковъ изъ нормальной пятичленистой, какія развиты на всѣхъ сегментахъ у *Scolopendrella* и у нѣкоторыхъ другихъ многоножекъ. Ея меньшій дистальный членикъ соотвѣтствуетъ, вѣроятно, нѣсколькимъ членикамъ, принявшимъ въ концѣ концовъ рудиментарную форму, а выпячивающійся пузырекъ на его концѣ у Protura—новообразованіе. Въ какихъ отношеніяхъ къ такимъ ножкамъ стоятъ styli, сказать довольно трудно, но то, что мы знаемъ объ ихъ развитіи, говоритъ какъ будто за то, что нерасчлененый stylus представляетъ уже окончательно

редуцированную брюшную ножку, но, быть можетъ, какъ это думаетъ Heymons (1897a), styli являются лишь придатками совершенно исчезнувшихъ брюшныхъ ногъ.

Такъ какъ у Collembola всѣ брюшные придатки проходятъ стадію, во время которой они состоятъ изъ двухъ члениковъ— бо́льшаго проксимальнаго и меньшаго дистальнаго, то это говоритъ за то, что ихъ предки имѣли на брюшкѣ полуредуцированныя ножки въ родѣ тѣхъ, какія имѣются теперь на одномъ сегментѣ у *Campodea* и Acerentomidae и на трехъ у *Eosentomon*. Изъ подобныхъ двучленистыхъ ножекъ развились, вѣроятно, tubus ventralis, retinaculum и furca Collembola, а отсюда понятно, почему при развитіи этихъ образованій ихъ дистальный членикъ меньше проксимальнаго. Гомологизировать проксимальные членики брюшныхъ придатковъ первичнымъ проксимальнымъ членикамъ ножекъ и усиковъ (и дистальные первичнымъ дистальнымъ) довольно рискованно, разъ мы не знаемъ, рудиментомъ сколькихъ члениковъ является маленькій членикъ на брюшныхъ ножкахъ *Campodea* и Protura, и отъ подобной попытки лучше воздержаться. Напомнимъ, что, какъ мы отмѣчали выше, по Heymons'у у зародышей *Lepisma* придатки 1-го брюшного сегмента расчленены, какъ брюшные придатки зародышей изотомы, что подтверждаетъ нашъ взглядъ о присутствіи двучленистыхъ брюшныхъ ножекъ у предковъ современныхъ Apterygota.

Что касается до вопроса о соотвѣтствіи частей tubus ventralis, retinaculum и вилки членикамъ ножекъ, то подобныя попытки дѣлались уже не разъ. Укажу въ видѣ примѣра, что Willem въ своей монографіи Collembola и Thysanura (1900) считаетъ основную часть retinaculum слившимися coxae, а его rami гомологами tibiae; онъ же приравниваетъ manubrium вилки слившимся другъ съ другомъ coxae, trochanteres и femura, rami s. dentes считаетъ гомологами tibiae, а mucrones—tarsus.

Однако эмбріологія говоритъ какъ противъ этой, такъ и противъ всякой подобной попытки свести отдѣлы брюшныхъ придатковъ къ членикамъ ножекъ, такъ какъ первичная сегментація у первыхъ носитъ, какъ мы видѣли, иной характеръ, чѣмъ у вторыхъ, и говоритъ лишь, что у предковъ современныхъ Collembola брюшные придатки имѣли тотъ же характеръ, какъ пара брюшныхъ ногъ *Campodea* въ настоящее время. Отсюда приходится сдѣлать выводъ, что какъ отдѣлы tubus ventralis (цилиндръ, valvulae, пузырьки), такъ и отдѣлы вилки (manubrium, dentes, mucrones) возникли уже въ предѣлахъ отряда Collembola, а слѣдовательно ихъ нельзя сводить къ тому или иному членику ножекъ.

Помимо эмбріологическихъ данныхъ въ пользу послѣдняго говоритъ и примитивное строеніе tubus ventralis въ семействѣ Poduridae, о которомъ мы уже упоминали, а также тотъ фактъ, что у представителей одного изъ семействъ Collembola—Neelidae вилка состоитъ не изъ 3, а изъ 4 члениковъ, такъ какъ между manubrium и mucrones расположено 2 двучленистыхъ dentes.

Отрицая возможность проводить гомологію между члениками ножекъ и брюшныхъ придатковъ, мы отнюдь не склонны отрицать характеръ послѣднихъ, какъ измѣненныхъ конечностей. Напротивъ, все сказанное выше съ несомнѣнностью говоритъ, что всѣ брюшные придатки Collembola являются модификаціей когда-то развитыхъ на брюшкѣ (у болѣе отдаленныхъ предковъ, быть можетъ, 5-членистыхъ, затѣмъ 2-членистыхъ) ножекъ. Старое воззрѣніе Haase (1889), будто tubus ventralis образовался лишь сліяніемъ двухъ брюшныхъ мѣшечковъ, а furca представляетъ изъ себя модификацію двухъ styli, которые Haase считаетъ просто за гиподермальныя образованія—этотъ взглядъ является, конечно, совершенно неправильнымъ, хотя въ работѣ Börner'a (1901) retinaculum и furca и фигурируютъ еще, какъ измѣненные styli.

Выпячивающіеся мѣшечки въ концевой части tubus ventralis совершенно гомологичны брюшнымъ мѣшечкамъ *Scolopendrella*, Diplura и *Machilis*, и эта гомологія никогда не вызывала особенныхъ сомнѣній. Она дѣлается особенно ясной послѣ открытія Protura, имѣющихъ, какъ уже мы отмѣчали, на концѣ второго членика брюшныхъ ножекъ по такому же выпячивающемуся мѣшечку. Вѣроятно, подобные же присоски на концѣ ножекъ по крайней мѣрѣ перваго брюшного сегмента были свойственны предкамъ всѣхъ насѣкомыхъ, такъ какъ и у представителей самыхъ различныхъ отрядовъ Pterygota въ зародышевомъ состояніи на этомъ сегментѣ встрѣчаются своеобразные „плевроподіи". Еще Холодковскимъ (1891) въ свое время было отмѣчено, что, вѣроятно, первая пара абдоминальныхъ придатковъ служила первоначально для хожденія, а затѣмъ получила вторичную роль присосковъ. Точно также Hirschler (1906), описавъ железистыя образованія на этомъ сегментѣ у зародышей *Catocala nupta*, указываетъ, что они, вѣроятно, гомологичны брюшнымъ мѣшечкамъ Thysanura и Myriopoda.

Въ упоминавшейся выше прекрасной систематической работѣ Börner'a (1901) можно встрѣтить указаніе, что вообще cerci у Collembola неразвиты, но ихъ послѣдніе остатки встрѣчаются у рода *Tomocerus*. Мы уже, говоря выше о развитіи задняго

конца зародыша нашей изотомы, сравнивали наши наблюденія съ данными Uzel'я, относящимися къ *Tomocerus*, и изъ всего этого совершенно ясно, что, хотя тельсонъ у Collembola имѣется, но cerci совершенно отсутствуютъ. Послѣднихъ не можетъ быть уже по одному тому, что Collembola повидимому утеряли довольно значительное число заднихъ брюшныхъ сегментовъ (вѣроятно, пять).

Итакъ, резюмируя все относящееся къ развитію придатковъ тѣла, мы должны сказать, что сегментація брюшныхъ конечностей протекаетъ иначе, что у грудныхъ и головныхъ. Для усиковъ, максиллъ и грудныхъ ножекъ характерно первоначальное раздѣленіе изъ зачатковъ на два первичныхъ членика—бо́льшій дистальный и меньшій проксимальный—и затѣмъ послѣдовательное обособленіе дефинитивныхъ члениковъ въ центростремительномъ направленіи. Въ силу этого получается полная возможность проводить параллель между отдѣлами ножекъ и, напримѣръ, максиллъ. Брюшные придатки, напротивъ, дѣлятся первоначально на бо́льшій проксимальный и меньшій дистальный членики, проходя въ это время стадію, отвѣчающую полуредуцированнымъ двучленистымъ ножкамъ на брюшкѣ *Campodea* и Protura. Въ силу этого и ихъ позднѣйшее раздѣленіе на дефинитивные отдѣлы, возникшее, вѣроятно, уже въ предѣлахъ группы Collembola, несравнимо съ дефинитивной сегментаціей головныхъ и грудныхъ конечностей. Было бы довольно интересно прослѣдить эти же отношенія у зародышей Pterygota, данныя о чемъ, насколько мнѣ извѣстно, отсутствуютъ.

Развитіе кишечника. Во время третьяго періода развитія мы имѣли дѣло лишь съ эктодермальными зачатками передней и задней кишки; никакихъ зачатковъ средней кишки еще не было въ это время замѣтно. На стадіи F впервые можно говорить о послѣднихъ, и подобныхъ зачатковъ средней кишки появляется въ это время три: передній, задній и средній или диффузный. Лучше всего видны эти зачатки на такихъ сагитальныхъ разрѣзахъ, какъ тѣ три послѣдовательные разрѣза черезъ одного и того же зародыша, которые изображены на нашихъ рис. 53—55.

На рис. 53 мы видимъ stomodaeum (std), попрежнему упирающійся своимъ концомъ въ желтокъ и лишенный на этомъ концѣ элементовъ нижняго листка. Послѣдніе прилегаютъ къ нему лишь сверху и снизу: выше stomodaeum лежитъ скопленіе этихъ элементовъ внутри верхней губы (lbr), при чемъ задняя часть этого скопленія, прилегающая плотно къ верхней стѣнкѣ stomodaeum (mm), превращается позже въ мускульный слой передней

кишки, такъ что ее нужно считать зачаткомъ muscularis передней кишки. Ниже stomodaeum, у его нижней стѣнки (между ней и нервной системой—n), лежитъ другое скопленіе элементовъ нижняго листка (vDa): оно-то и является переднимъ зачаткомъ средней кишки. — Замѣтимъ, что изъ этого же зачатка развивается не только среднекишечный эпителій, но часть его даетъ позже muscularis нижней стѣнки stomodaeum (см. рис. 62 mm); однако на стадіи F совершенно невозможно подмѣтить какое-либо различіе между элементами, которые дадутъ впослѣдствіи muscularis, и элементами, превращающимися въ среднекишечный эпителій. Такимъ образомъ, на стадіи F передній зачатокъ средней кишки не является еще чистымъ или простымъ, а къ нему подмѣшаны и посторонніе элементы въ лицѣ будущихъ мускульныхъ клѣтокъ передней кишки, такъ что этотъ зачатокъ нужно считать комбинированнымъ первичнымъ зачаткомъ (zusammengesetze Primitivanlage) въ духѣ Meisenheimer'a (1900, 1908). Конечно, терминъ „передній зачатокъ средней кишки" не совсѣмъ правиленъ въ примѣненіи къ стадіи F, но я пользуюсь имъ, чтобы избѣжать введенія новыхъ терминовъ.

Такимъ же комбинированнымъ первичнымъ зачаткомъ на стадіи F является и задній зачатокъ средней кишки, такъ какъ и къ нему въ это время несомнѣнно еще примѣшаны элементы будущаго muscularis proctodaeum. Послѣднее (prd) изображено на рис. 55: какъ и раньше, въ отличіе отъ stomodaeum оно не упирается своимъ тупымъ концомъ прямо въ желтокъ, а отдѣлено отъ него скопленіемъ элементовъ нижняго листка (hDa), которое и является заднимъ зачаткомъ средней кишки. Кромѣ этого скопленія, прилегающаго къ концу proctodaeum, элементы нижняго листка окружаютъ его со всѣхъ сторонъ (рис. 55, 56 mm), и изъ нихъ получается позже мускульный слой задней кишки. Какъ видно на этихъ рисункахъ, между заднимъ зачаткомъ средней кишки и зачаткомъ muscularis proctodaeum нельзя въ это время провести никакой границы, почему правильнѣе говорить и здѣсь объ одномъ комбинированномъ первичномъ зачаткѣ.

И передній и задній зачатокъ средней кишки (перемѣшанные еще въ это время съ зачатками muscularis эктодермальныхъ отдѣловъ кишечника въ общіе комбинированные первичные зачатки) возникаютъ, слѣдовательно, изъ передняго и задняго скопленія нижняго листка, не вошедшихъ въ составъ сомитовъ. Кромѣ того не участвовало въ образованіи послѣднихъ еще небольшое количество элементовъ нижняго листка въ видѣ перемычки или мос-

тика между сомитами правой и лѣвой стороны, который былъ описанъ нами уже выше (см. рис. 39, 41 45, 46 isb). Насчетъ этого межсомитнаго тяжа нижняго листка и возникаетъ третій зачатокъ средней кишки—ея средній или диффузный зачатокъ.

При описаніи стадіи E (послѣдней стадіи третьяго періода развитія) мы уже отмѣчали, что благодаря сильному разрастанію вверхъ нервной системы связь между сомитами челюстныхъ сегментовъ теряется и мостикъ между ними исчезаетъ. На стадіи F этотъ процессъ распространяется изъ головныхъ сегментовъ въ грудные и, наконецъ, въ брюшные: нервная система растетъ быстро вверхъ, и мостикъ между сомитами правой и лѣвой стороны редуцируется. Въ результатѣ на стадіи F мы имѣемъ вмѣсто тяжа нижняго листка по средней линіи брюшной стороны между сомитами рядъ отдѣльныхъ клѣтокъ, на которыя онъ распался, и нѣкоторыя изъ этихъ клѣтокъ внѣдряются поверхностно въ желтокъ и въ видѣ изолированныхъ клѣтокъ остаются на его нижней поверхности (рис. 54 dDa). Эти клѣтки и являются среднимъ или диффузнымъ зачаткомъ средней кишки: на стадіи F онѣ хорошо замѣтны какъ на сагитальныхъ, такъ и на поперечныхъ разрѣзахъ, позже же смѣшиваются съ выростами изъ передняго и задняго зачатка средней кишки (къ ихъ описанію мы перейдемъ немного дальше) и вмѣстѣ съ ними сливаются въ эпителіальную стѣнку mesenteron.

Описанный нами межсомитный тяжъ нижняго листка, дающій позже диффузный зачатокъ средней кишки, извѣстенъ у многихъ Pterygota. Впервые его описалъ Nusbaum (1891) у *Meloe* подъ именемъ „Chordastrang", а затѣмъ Heymons у *Forficula* и Orthoptera (1895), выяснивъ, что именно изъ него происходятъ кровяныя клѣтки, что было затѣмъ подтверждено и другими изслѣдователями. Nusbaum u. Fulinski (1906) позже установили, что помимо кровяныхъ клѣтокъ изъ этого „mittlere Strang" возникаютъ элементы, участвующіе въ образованіи средней кишки; данныя эти были вполнѣ подтверждены затѣмъ Hirschler'омъ (1906, 1909 a и b) у различныхъ Lepidoptera и Coleoptera и Hammerschmidt'омъ (1910) у Phasmatidae (терминологію послѣдняго—„вторичная энтодерма мезодермальнаго происхожденія" и пр.—я оставляю въ сторонѣ).

Такимъ образомъ, „mittlere Strang" многихъ Pterygota даетъ матеріалъ не только для средней кишки, но и для кровяныхъ клѣтокъ. Прослѣдить развитіе послѣднихъ у *Isotoma cinerea*, къ сожалѣнію, совсѣмъ не удалось, но по аналогіи съ Pterygota мнѣ кажется наиболѣе вѣроятнымъ предположеніе, что и здѣсь

онѣ развиваются изъ элементовъ межсомитнаго тяжа. Если это дѣйствительно такъ, то и третій зачатокъ средней кишки (ея диффузный зачатокъ) подобно переднему и заднему до своего полнаго обособленія входитъ въ составъ комбинированнаго первичнаго зачатка, въ которомъ кромѣ него содержатся и совершенно посторонніе элементы, а именно матеріалъ для будущихъ кровяныхъ клѣтокъ. Для Pterygota послѣднее несомнѣнно справедливо.—Къ этимъ крайне важнымъ отношеніямъ мы вернемся еще въ общей части этой работы.

На двухъ слѣдующихъ стадіяхъ—G и H—во всѣхъ трехъ отдѣлахъ кишечника наступаютъ замѣтныя измѣненія. Stomodaeum, бывшій до сихъ поръ болѣе или менѣе прямымъ, въ силу роста принимаетъ колѣнчатую форму, такъ какъ его задняя половина отклоняется градусовъ на 45 отъ прежняго направленія, которое сохраняется лишь въ началѣ stomodaeum (см. рис. 62). Такъ какъ передній зачатокъ средней кишки въ это время уже вполнѣ обособляется, то теперь на сагитальныхъ разрѣзахъ мы видимъ, что стѣнки передней кишки покрыты не только сверху, но и снизу однимъ слоемъ клѣтокъ нижняго листа (рис. 62 mm), дающихъ позже ея muscularis.

Такой же однослойный зачатокъ будущаго мускульнаго слоя окружаетъ на стадіяхъ G и H со всѣхъ сторонъ и proctodaeum (рис. 63 и 67 mm), задній же зачатокъ средней кишки, какъ и передній, въ это время уже совсѣмъ обособленъ. Въ отличіе отъ передней кишки задняя остается, какъ видно на этихъ двухъ рисункахъ, попрежнему прямой, но внутренній конецъ ея прилегаетъ уже непосредственно къ желтку, такъ какъ задній зачатокъ средней кишки, какъ мы дальше увидимъ, занимаетъ иное положеніе и принимаетъ новую форму. Полость proctodaeum отдѣляется теперь отъ желтка тонкимъ слоемъ клѣтокъ, образующихъ ея дно, т.-е. здѣсь образуется характерная для развитія задней кишки и Pterygota такъ называемая hintere Grenzlamelle (рис. 63, 67 hgl). Подобная же vordere Grenzlamelle на днѣ stomodaeum образуется значительно позже.

Внутренній конецъ proctodaeum передъ его Grenzlamelle въ это время, какъ хорошо видно на нашихъ рисункахъ, нѣсколько расширенъ. Подобное же расширеніе въ этомъ мѣстѣ свойственно и зародышамъ Pterygota, при чемъ у нихъ изъ него возникаютъ позже мальпигіевы сосуды. У нашей изотомы, какъ у всѣхъ Collembola, это расширеніе остается въ дальнѣйшемъ безъ какихъ-либо измѣненій (см., напримѣръ, рис. 73 prd, относящійся къ готовому вылупиться зародышу), и мальпигіевыхъ со-

судовъ совсѣмъ не образуется. Подобное расширеніе имѣется во взросломъ состояніи не только у *Isotoma cinerea*, но и у многихъ другихъ Collembola, на что обратилъ вниманіе уже Heymons (1897 b), совершенно правильно приравнявшій его мальпигіевымъ сосудамъ, имѣющимъ у *Campodea* видъ маленькихъ дивертикуловъ. Такимъ образомъ, предки Collembola, вѣроятно, имѣли настоящіе мальпигіевы сосуды, какъ имѣютъ ихъ теперь Thysanura s. str.

Переходя теперь къ зачаткамъ средней кишки, мы будемъ говорить лишь о переднемъ и заднемъ, такъ какъ о судьбѣ диффузнаго было уже сказано выше, и въ это время благодаря разрастанію двухъ первыхъ его клѣтки смѣшиваются съ ними и, наконецъ, становятся совершенно неразличимыми. Какъ передній, такъ и задній зачатки, начиная со стадіи G, обособляются отъ зачатковъ muscularis эктодермальныхъ отдѣловъ кишечника, съ которыми они раньше были соединены въ комбинированные первичные зачатки, и начинаютъ быстро увеличиваться въ размѣрахъ, принимая своеобразную форму. Послѣдняя совершенно та же, что и у Pterygota, и имѣетъ сперва видъ часового стекла, а затѣмъ подковы, вершина которой прилегаетъ къ внутреннему концу stomodaeum или proctodaeum, смотря по тому, имѣемъ ли мы дѣло съ переднимъ или съ заднимъ зачаткомъ.

Яснѣе всего видны эти зачатки на фронтальныхъ разрѣзахъ черезъ переднюю или заднюю часть зародыша, при чемъ два такихъ разрѣза изображены на рис. 66 и 67. Первый изъ нихъ представляетъ часть фронтальнаго разрѣза черезъ головной конецъ: мы видимъ на немъ stomodaeum (std), упирающійся и даже немного вдающійся своимъ концомъ въ желтокъ, а по бокамъ отъ него на поверхности желтка лежитъ съ каждой стороны по тонкой эпителіальной пластинкѣ (vDa), при чемъ на разрѣзахъ, прошедшихъ нѣсколько ближе къ брюшной сторонѣ, на которыхъ не видно уже stomodaeum, обѣ пластинки сливаются другъ съ другомъ въ общій подковообразный зачатокъ кругомъ передняго конца желтка. Эта подковообразная эпителіальная пластинка обязана своимъ происхожденіемъ тому скопленію элементовъ нижняго листка у задней стѣнки stomodaeum на стадіи F, о которомъ мы говорили уже выше (рис. 53 vDa), и подобно этому скопленію является переднимъ зачаткомъ средней кишки, но въ отличіе отъ него уже безъ примѣси какихъ-либо постороннихъ элементовъ. Нашъ рис. 66 относится къ зародышу на стадіи H, у котораго передній зачатокъ средней кишки довольно сильно отличается отъ той кучки клѣтокъ, которую мы видѣли на стадіи F: однако

изслѣдованіе разрѣзовъ черезъ зародышей на стадіи G, являющейся промежуточной между F и H, показываетъ, что такая подковообразная пластинка, дѣйствительно, образуется изъ скопленія нижняго листа подъ stomodaeum, при чемъ послѣднее принимаетъ сперва форму, болѣе похожую на часовое стекло, и лишь затѣмъ видъ подковы.

Рис. 67 изображаетъ фронтальный разрѣзъ черезъ задній конецъ того же зародыша, и на немъ мы видимъ то же самое. Точно такъ же отъ дна proctodaeum (prd) отходятъ вдоль поверхности желтка двѣ эпителіальныхъ пластинки (hDa), сливающіяся на другихъ разрѣзахъ въ общій подковообразный зачатокъ, который беретъ начало отъ описаннаго нами выше скопленія элементовъ нижняго листка у конца proctodaeum на стадіи F (рис. 55 hDa). И здѣсь это скопленіе сперва имѣетъ видъ часового стекла, лишь затѣмъ вытягиваясь въ подкову съ болѣе длинными колѣнами: словомъ, всѣ отношенія при развитіи задняго зачатка средней кишки тѣ же, какъ и у ея передняго зачатка.

Благодаря изогнутому положенію зародыша на одной и той же серіи мы имѣемъ обычно фронтальные разрѣзы черезъ его передній и задній конецъ и поперечные черезъ среднюю часть тѣла. Поэтому очень легко прослѣдить весь ходъ обоихъ подковообразныхъ зачатковъ средней кишки и ихъ постепенное разрастаніе и сліяніе другъ съ другомъ. На стадіи G эти зачатки еще довольно коротки, и ихъ концы прилегаютъ къ желтку въ его нижней половинѣ лишь съ боковъ; срединная же часть брюшной поверхности желтка, лежащая надъ нервной системой, точно также какъ спинная и боковыя поверхности пока лишены этого эпителіальнаго покрова. Такую именно картину мы видимъ на рис. 60, изображающемъ поперечный разрѣзъ черезъ третій брюшной сегментъ зародыша на стадіи G, гдѣ ясно выступаютъ концы задняго зачатка средней кишки (hDa). Такъ какъ передняя и задняя подкова на этой стадіи еще не доходятъ другъ до друга, то въ серединѣ туловища, напримѣръ, на разрѣзахъ черезъ первый брюшной сегментъ (рис. 59), мы не найдемъ подъ желткомъ этихъ эпителіальныхъ пластинокъ, и здѣсь будутъ попадаться на его брюшной поверхности лишь разсѣянныя по одиночкѣ клѣтки диффузнаго зачатка (dDa).

На стадіи H концы передней и задней подковы уже встрѣчаются и сливаются другъ съ другомъ, такъ что эти эпителіальныя пластинки развиты подъ желткомъ во всѣхъ сегментахъ тѣла, въ томъ числѣ и въ первомъ брюшномъ (рис. 69 hDa), и желтокъ

имѣетъ теперь на брюшной поверхности два непрерывныхъ тяжа будущаго кишечнаго эпителія. Клѣтки диффузнаго зачатка входятъ въ это время въ составъ этихъ двухъ тяжей и болѣе уже неразличимы. Затѣмъ ростъ эпителіальныхъ пластинокъ въ длину замѣняется столь же энергичнымъ ростомъ въ высоту, и онѣ начинаютъ быстро обрастать желткомъ съ боковъ (рис. 68 vDa), и, наконецъ, происходитъ сліяніе пластинки правой и лѣвой стороны первоначально на брюшной сторонѣ, а послѣ этого и на спинной. Въ результатѣ этого процесса желтокъ оказывается окруженнымъ со всѣхъ сторонъ кишечнымъ эпителіемъ, и получается замкнутая со всѣхъ сторонъ средняя кишка, покуда еще наполненная желткомъ (рис. 71 D). Словомъ, всѣ детали этого процесса носятъ совершенно тотъ же характеръ, что и у Pterygota, гдѣ онѣ описывались уже много разъ, почему мы можемъ на этомъ болѣе подробно не останавливаться.

Съ переходомъ въ послѣднюю стадію — J — на концѣ stomodaeum появляется тонкая клѣточная пластинка, отдѣляющая его полость отъ желтка и хорошо замѣтная на сагитальныхъ разрѣзахъ (рис. 72 vgl). Мы имѣемъ здѣсь дѣло, конечно, съ vordere Grenzlamelle, которая возникаетъ, такимъ образомъ, значительно позже hintere Grenzlamelle у proctodaeum, о которой мы уже говорили выше. Въ началѣ этой стадіи средняя кишка еще переполнена желткомъ (см. рис. 71), но затѣмъ онъ быстро исчезаетъ, очевидно, перевариваясь, и вмѣстѣ съ нимъ исчезаютъ заключенные въ немъ спинной органъ (рис. 71 DO) и ядра желточныхъ клѣтокъ (dk на многихъ рисункахъ табл. V), такъ что передъ вылупленіемъ зародышъ имѣетъ среднюю кишку, полость которой совершенно ничѣмъ не заполнена (рис. 73 D). Въ это же время на средней кишкѣ становится замѣтнымъ ея muscularis (не изображенный на этомъ рисункѣ). Онъ развивается, какъ и вообще у всѣхъ насѣкомыхъ, изъ спланхнической стѣнки сомитовъ.

Еще до исчезновенія желтка въ кишечникѣ hintere Grenzlamelle у proctodaeum резорбируется, и между полостями средней и задней кишки устанавливается сообщеніе. Vordere Grenzlamelle, которая въ это время только что возникла, исчезаетъ позже, когда желтокъ уже цѣликомъ потребленъ. — Интересно отмѣтить еще одну особенность, касающуюся передней и задней кишки готоваго къ вылупленію зародыша. Мы упоминали уже, что у зародышей на стадіи J развивается голубой пигментъ, свойственный и взрослой формѣ. Онъ отлагается однако не только въ гиподермѣ (рис. 71, 73 hyp), но и въ стѣнкахъ stomo- и proctodaeum (рис. 73 std, prd), рѣзко отличая этимъ переднюю и заднюю кишку отъ средней и свидѣтельствуя объ эктодермальномъ происхожденіи двухъ первыхъ. Эта особенность сохраняется и у взрослыхъ экземпляровъ нашего вида: пигментъ не исчезаетъ изъ эктодермальныхъ отдѣловъ кишечника во время линьки, а сохраняется, вѣроятно, до самой смерти животнаго, такъ какъ я наблюдалъ его и у самокъ, занятыхъ откладкой яицъ. То же самое явленіе наблюдалъ и Heymons (1897 b) у взрослыхъ экземпляровъ *Isotoma saltans (Desoria glacialis)*, у которыхъ клѣтки передней и задней кишки также подобно гиподермальнымъ наполнены были пигментомъ. Я затрудняюсь приписать этому явленію какое-либо біологическое значеніе.

Данныя о развитіи средней кишки Collembola и вообще Apterygota отличались до настоящаго времени крайней неполнотой. Ульянинъ производилъ среднюю кишку изъ кучки клѣтокъ нижняго листа, врастающихъ внутрь желтка, но мы уже показали выше, что онъ принялъ за зачатокъ mesenteron, вѣроятно, половой зачатокъ. Однако Uzel и Miss Claypole подтверждаютъ данныя Ульянина, описывая происхожденіе средней кишки въ видѣ плотнаго зачатка среди желтка (какъ у Diplopoda), при чемъ источникомъ его происхожденія являются кучки особыхъ энтодермальныхъ клѣтокъ въ желткѣ. Heymons на основаніи изслѣдованія развитія *Campodea* и *Lepisma* приходитъ къ заключенію, что ихъ средняя кишка (какъ, вѣроятно, и всѣхъ Apterygota въ отличіе отъ Pterygota) возникаетъ просто изъ желточныхъ клѣтокъ, теряющихъ передъ этимъ свой желтокъ. Prowazek подтвердилъ эти данныя Heymons'а по отношенію къ изслѣдованному имъ виду *Isotoma*.

Наблюденія, изложенныя нами выше, стоятъ въ полномъ противорѣчіи со всѣми этими данными. Никакихъ скопленій клѣтокъ въ желткѣ, которыя можно было бы считать за энтодерму, у *Isotoma cinerea* не имѣется, и желтокъ у нея заключаетъ въ себѣ лишь желточныя клѣтки и половой зачатокъ. Происхожденіе эпителія средней кишки изъ желточныхъ клѣтокъ совершенно не подтверждается, и послѣднія до ихъ полнаго исчезновенія вмѣстѣ съ желткомъ сохраняютъ свой прежній характеръ, будучи разсѣяны по одиночкѣ въ желткѣ и играя, вѣроятно, важную роль въ процессѣ его усвоенія. Во время второго періода развитія въ каждой желточной клѣткѣ ясно видно ядро и сильно вакуолизированная протоплазма (см. dz на рис. табл. II); во время двухъ послѣднихъ періодовъ плазма ихъ становится почти незамѣтной и среди желтка ясно выдѣляются лишь ядра этихъ клѣ-

токъ (см. dk на рис. табл. IV и V). Сравненіе при большихъ увеличеніяхъ этихъ желточныхъ ядеръ съ элементами, изъ которыхъ возникаетъ среднекишечный эпителій, не оставляетъ ни малѣйшаго сомнѣнія въ томъ, что желточныя клѣтки не принимаютъ въ этомъ процессѣ ни малѣйшаго участія.—Такимъ образомъ, вопреки всѣмъ прежнимъ наблюденіямъ мы должны признать, что у Collembola, а вѣроятно, и у всѣхъ Apterygota средняя кишка образуется изъ элементовъ нижняго листа въ видѣ 3 зачатковъ: передняго, задняго и диффузнаго.

Эти данныя, какъ мы сейчасъ увидимъ, вполнѣ гармонируютъ съ данными, касающимися не только Pterygota, но и другихъ Arthropoda, почему совсѣмъ мало вѣроятно, чтобы въ предѣлахъ группы Apterygota были бы еще какіе-нибудь другіе способы происхожденія mesenteron. Въ силу этого я склоненъ признать всѣ предыдущія наблюденія, касающіяся развитія средней кишки, просто ошибочными. — Miss Claypole и Uzel впали, вѣроятно, въ ошибку подобно Ульянину, принявъ за энтодерму или половой зачатокъ или кучки желточныхъ клѣтокъ. Что касается до данныхъ Heymons'a, то помимо того, что онъ и раньше готовъ былъ признать за настоящую энтодерму у насѣкомыхъ именно желточныя клѣтки, его наблюденія надъ образованіемъ средней кишки у *Lepisma* и *Campodea* (для первой главнымъ образомъ, для второй исключительно) сдѣланы путемъ изслѣдованія уже вылупившихся изъ яйца личинокъ. Какъ бы ни запаздывалъ процессъ органогенеза, все же ключемъ къ его пониманію являются процессы, совершающіеся только въ яйцѣ, и одно изслѣдованіе молодыхъ личинокъ не можетъ разъяснить столь труднаго и сложнаго вопроса. Правда, у лепизмы Heymons изслѣдовалъ и эмбріональное развитіе, но и здѣсь вопросъ о происхожденіи мелкихъ „Darmbildungszellen", какъ онъ ихъ называетъ, остался все же не вполнѣ рѣшеннымъ. Въ первой работѣ (1897 a) онъ предполагалъ, что онѣ возникаютъ путемъ митоза изъ крупныхъ желточныхъ клѣтокъ, во второй (1897 b) склоняется къ тому, что такая крупная желточная клѣтка прямо превращается въ мелкую Darmbildungszelle путемъ утери желтка, такъ какъ послѣднія „unzweifelhaft Abkömmlinge der grossen dotterhaltigen Elemente sind". Словомъ, и данныя этого выдающагося изслѣдователя даже просто при чтеніи этихъ двухъ работъ возбуждаютъ большія сомнѣнія и невольно кажутся мало обоснованными, такъ что крайне желательно переизслѣдованіе всѣхъ этихъ отношеній и у *Lepisma* и у *Campodea*. Въ виду полнаго совпаденія того способа развитія средней кишки, который

имѣетъ мѣсто у нашей изотомы, со способомъ развитія ея у многихъ другихъ Arthropoda, я считаю въ высокой степени вѣроятнымъ, что и въ группахъ Diplura и Thysanura s. str. при болѣе внимательномъ изслѣдованіи окажется то же самое.

Вопросъ о развитіи средней кишки высшихъ насѣкомыхъ— Pterygota — долгое время оставался очень спорнымъ. Въ концѣ 80-ыхъ и началѣ 90-ыхъ годовъ старая теорія ея происхожденія изъ желточныхъ клѣтокъ, защищавшаяся рядомъ старыхъ изслѣдователей и принятая между прочимъ и братьями Hertwig въ ихъ „Coelomtheorie" (1881), казалось, была оставлена и уступила мѣсто взглядамъ, развитымъ впервые Grassi (1884) и Ковалевскимъ (1886), согласно которымъ средняя кишка является дериватомъ нижняго листка или энтомезодермы. Эта теорія нашла себѣ полное подтвержденіе въ работахъ такихъ изслѣдователей, какъ Heider (1889), Wheeler (1889, 1893), Холодковскій (1891), Carrière (1897) и многіе другіе.—Однако Heymons'омъ въ рядѣ его работъ (1895 и др.) была выдвинута новая точка зрѣнія, что у Pterygota средняя кишка образуется изъ выростовъ stomo- и proctodaeum, т.-е. весь кишечникъ является сплошь эктодермальнымъ, а энтодермой являются желточныя клѣтки, не принимающія у высшихъ насѣкомыхъ [1]) въ построеніи кишки никакого участія. Въ пользу этого взгляда высказывались до сравнительно недавняго времени и многіе другіе изслѣдователи: Rabito (1898), Lécaillon (1898), Schwarze (1899), Deegener (1900), Toyama (1902), Czerski (1904) и Friederichs (1906). Кромѣ теоріи Heymons'a, которую можно считать лишь извѣстной модификаціей прежнихъ взглядовъ на желточныя клѣтки, какъ на энтодерму, было сдѣлано двѣ попытки доказать, что желточныя клѣтки вообще принимаютъ участіе въ образованіи среднекишечнаго эпителія у Pterygota: эти попытки принадлежатъ Dickel'ю (1904) и Schwangart'y (1904, 1905).

Однако, несмотря на обиліе работъ особенно въ первомъ направленіи, въ настоящее время и та и другая точка зрѣнія можетъ считаться уже ликвидированной, и новыя произведенныя съ особенной тщательностью изслѣдованія заставляютъ насъ вернуться къ старымъ взглядамъ Grassi, Ковалевскаго и другихъ. Эти новыя изслѣдованія принадлежатъ Escherich'y (1900), Noack'y (1901), Schwangart'y (1904), а главнымъ образомъ Nusbaum u. Fulinski (1906, 1909) и Hirschler'y (1906, 1909 a и b).

---

[1]) За исключеніемъ стрекозъ: Heymons (1896 a), Tschuproff (1903).

Какъ показали Nusbaum u. Fulinski, Heymons впалъ въ ошибку, приписывая средней кишкѣ происхожденіе изъ дна stomodaeum и proctodaeum, такъ какъ онъ проглядѣлъ передній и задній зачатокъ ея, которые у нѣкоторыхъ формъ дѣйствительно тѣсно слиты съ концомъ передней и задней кишки, между тѣмъ источникомъ происхожденія mesenteron являются всегда эти два зачатка плюсъ „mittlere Strang", отвѣчающій нашему диффузному зачатку. То же самое нашелъ и Hirschler у Coleoptera и Lepidoptera, при чемъ онъ на основаніи своихъ наблюденій самымъ рѣшительнымъ образомъ отвергаетъ (какъ и Nusbaum u. Fulinski) возможность участія въ построеніи средикишечнаго эпителія желточныхъ клѣтокъ, что допускали Dickel и Schwangart. Сопоставляя наши наблюденія надъ *Isotoma cinerea* съ данными трехъ вышеупомянутыхъ авторовъ, приходится признать, что развитіе средней кишки на счетъ элементовъ нижняго листа является правиломъ для всѣхъ насѣкомыхъ—какъ Pterygota, такъ и Apterygota; въ типичныхъ случаяхъ она образуется изъ трехъ зачатковъ, но иногда „mittlere Strang" или диффузный зачатокъ бываетъ слабо развитъ и даетъ лишь кровяныя клѣтки, не участвуя въ образованіи средней кишки *(Gryllotalpa)*.—Словомъ, мы возвращаемся снова къ взглядамъ Grassi, Ковалевскаго и другихъ, дополняя лишь два только и извѣстныхъ имъ зачатка третьимъ или диффузнымъ, образующимъ въ то же время и кровяныя клѣтки.

Нельзя не отмѣтить здѣсь же, что подобный же способъ развитія средней кишки присущъ и многимъ другимъ Arthropoda. Что касается до многоножекъ, то, оставляя въ сторонѣ старыя работы, отмѣтимъ, что у Diplopoda развитіе mesenteron изъ элементовъ нижняго листа въ видѣ двухъ зачатковъ было давно уже установлено Холодковскимъ (1895), а новыя наблюденія Lignau (1911 a) надъ *Polydesmus abchasius*, какъ отмѣчаетъ и самъ авторъ, стоятъ въ полномъ согласіи со схемой, выработанной для насѣкомыхъ Nusbaum u. Fulinski и Hirschler'омъ, отличаясь отъ нея лишь нѣкоторыми спеціальными частностями. У *Scolopendra*, по наблюденіямъ Heymons'а (1901), средняя кишка образуется изъ отдѣльныхъ энтодермальныхъ клѣтокъ, такъ что здѣсь можно было бы говорить лишь о диффузномъ зачаткѣ; однако самъ авторъ кромѣ того описываетъ и изображаетъ (рис. 49 въ его работѣ) у конца proctodaeum особую „entodermale Scheibe" изъ кубическихъ клѣтокъ, которую, какъ мнѣ кажется, вполнѣ можно сравнивать съ заднимъ зачаткомъ средней кишки насѣкомыхъ.

Общая схема для развитія средней кишки паукообразныхъ была дана впервые Шимкевичемъ въ его русской работѣ о развитіи ихъ кишечника (1898), а затѣмъ въ работѣ о развитіи телифона (1906): mesenteron возникаетъ у нихъ изъ мезо-энтодермы въ видѣ двухъ зачатковъ—задняго и диффузнаго, при чемъ въ нѣкоторыхъ группахъ одинъ изъ нихъ можетъ быть развитъ очень слабо и даже совсѣмъ отсутствовать. Эта схема нашла себѣ полное подтвержденіе въ работахъ Montgomery (1909), Hamburger (1910) и въ послѣднемъ изслѣдованіи супруговъ Шимкевичъ по эмбріологіи Tetrapneumones (1911) и можетъ считаться прочно установленной, несмотря на противорѣчащія ей наблюденія Kautsch'а (1909, 1910 a).

Что касается до Onychophora, то данныя о развитіи ихъ средней кишки пока совершенно не подходятъ подъ ту схему, которая имѣетъ мѣсто у Insecta, Myriopoda и Arachnoidea. Впрочемъ, эмбріологію этой группы, несмотря на рядъ имѣющихся уже работъ, далеко еще нельзя считать достаточно изученной. Такъ же обстоитъ дѣло и у Crustacea, что, быть можетъ, объясняется отчасти тѣмъ, что въ послѣднее время появлялись работы, касавшіяся преимущественно формъ, у которыхъ имѣетъ мѣсто детерминативный типъ дробленія яицъ, а по эмбріологіи другихъ ракообразныхъ мы имѣемъ, большею частью, болѣе старыя работы. Нельзя все же не отмѣтить здѣсь наблюденій Ю. Вагнера надъ *Neomysis* (1896) и Педашенко надъ *Lernaea* (1899), согласно которымъ средняя кишка этихъ формъ возникаетъ изъ двухъ энтодермальныхъ зачатковъ: одного въ области stomodaeum, другого въ области proctodaeum, что очень напоминаетъ отношенія, имѣющія мѣсто у насѣкомыхъ.

Какъ бы то ни было, на основаніи имѣющихся у насъ теперь данныхъ можно признать, что развитіе средней кишки изъ элементовъ нижняго листа является, вѣроятно, правиломъ для всѣхъ Arthropoda. Для трехъ классовъ воздуходышащихъ членистоногихъ такимъ же правиломъ является возникновеніе mesenteron изъ трехъ зачатковъ: передняго, задняго и диффузнаго, при чемъ одинъ (иногда даже два) изъ нихъ у нѣкоторыхъ формъ можетъ быть очень слабо развитъ и даже совсѣмъ отсутствовать: напримѣръ, передній у паукообразныхъ, диффузный у нѣкоторыхъ насѣкомыхъ.—Развитіе средней кишки нашей изотомы прекрасно согласуется съ этой схемой.

Развитіе нервной системы. Въ виду ранней закладки и быстраго развитія нервной системы она достигаетъ, какъ мы видѣли выше, въ концѣ третьяго періода развитія довольно вы-

сокой дифференцировки. Первая стадія четвертаго періода — F (см. рис. 53—55 osg, n) по степени развитія нервной системы зародыша ничѣмъ не отличается отъ стадіи E, которая была уже описана нами раньше. На слѣдующей стадіи — G — и въ нервной системѣ наступаетъ рядъ замѣтныхъ измѣненій.

Прежде всего на разрѣзахъ зародышей этой стадіи бросается въ глаза появленіе фибриллярнаго вещества мозга или такъ называемой Punktsubstanz (см. рис. 58, 59, 64, 65 pst—также и на другихъ). Оно закладывается первоначально, какъ и у Pterygota, въ дорзальной части каждаго ганглія, но затѣмъ быстро окружается со всѣхъ сторонъ гангліозными клѣтками. По наблюденіямъ Heymons'a (1897 a) у *Lepisma* гангліозныя клѣтки и послѣ образованія фибриллярнаго вещества остаются въ брюшной части ганглія, такъ что это бѣлое вещество покрыто здѣсь съ дорзальной стороны лишь тонкой неврилеммой, что отличаетъ лепизму отъ Pterygota. Какъ видно на нашихъ рисункахъ, у *Isotoma cinerea* расположеніе фибриллярнаго вещества и гангліозныхъ клѣтокъ въ нервной системѣ то же, что и у высшихъ насѣкомыхъ, такъ что Collembola въ этомъ отношеніи стоятъ ближе къ Pterygota, чѣмъ къ *Lepisma*.

Затѣмъ на стадіи G окончательно сформировывается изъ своихъ трехъ отдѣловъ надглоточный ганглій (рис. 57, 58, 62 osg) и происходитъ сліяніе челюстныхъ гангліевъ (мандибулярнаго, перваго и второго максиллярнаго) въ общій подглоточный ганглій (рис. 57, 58, 62 usg). Въ это же время дифференцируется, какъ у высшихъ насѣкомыхъ, между надглоточнымъ и подглоточнымъ гангліемъ окологлоточная коммиссура (рис. 58 sks). Такимъ образомъ, нервная система въ головѣ въ концѣ стадіи G принимаетъ уже болѣе или менѣе тотъ видъ, который свойственъ взрослому насѣкомому. Miss Claypole упоминаетъ о зачаткѣ симпатической нервной системы у *Anurida maritima*, который однако скоро исчезаетъ: подобнаго зачатка у изотомы я не наблюдалъ.

Грудные и брюшные гангліи на стадіи G помимо присутствія фибриллярнаго вещества не представляютъ ничего особеннаго (рис. 64 ggl. th; рис. 59, 60 ggl. abd); не измѣняется ихъ строеніе и на слѣдующей стадіи H (рис. 65, 68, 70 ggl. th, 69 ggl. abd), такъ какъ на этихъ стадіяхъ они имѣютъ въ общемъ уже тотъ видъ, который свойственъ взрослому животному. Начиная со стадіи H, становится замѣтнымъ сліяніе брюшныхъ гангліевъ въ одну общую массу, задній конецъ которой постепенно смѣщается напередъ. Въ результатѣ этого процесса на стадіи J (рис. 73 ggl. abd) и у

только что вылупившейся изъ яйца изотомы (рис. 37, на которомъ это особенно хорошо видно) мы находимъ всего одинъ абдоминальный ганглій, помѣщающійся въ двухъ первыхъ сегментахъ брюшка. Какъ мы уже отмѣчали выше, подобное рѣзкое обособленіе этого брюшного ганглія отъ задняго грудного и его сравнительно большая длина не характерны для большинства Collembola и сохраняются лишь у немногихъ формъ.

Въ общемъ, нельзя не признать, что развитіе нервной системы у *Isotoma cinerea* изучено нами лишь въ самыхъ общихъ и грубыхъ чертахъ, и многія детали его (напримѣръ, происхожденіе различныхъ коммиссуръ, закладка и дифференцировка Mittelstrang) остались совершенно невыясненными. Отчасти виновато въ этомъ то обстоятельство, которое уже отмѣчено выше, а именно что на стадіяхъ, относящихся къ третьему періоду развитія, нервная система была зафиксирована хуже всѣхъ другихъ тканей зародыша, неполнота же данныхъ, относящихся къ началу ея развитія, мѣшала детально разобраться и въ болѣе позднихъ стадіяхъ. Во всякомъ случаѣ все то, что нами установлено въ этомъ направленіи, показываетъ, что развитіе нервной системы у Collembola происходитъ совершенно по тому же типу, что и у Pterygota, и помимо, быть можетъ, какихъ-нибудь менѣе важныхъ деталей не представляетъ ничего существенно особеннаго.

Развитіе глазъ, о первомъ появленіи которыхъ было упомянуто уже выше, я оставилъ совершенно въ сторонѣ, такъ какъ мой матеріалъ по своей малой величинѣ былъ мало пригоденъ для подобнаго изслѣдованія. Не выяснилъ я ничего и о развитіи tentorium и постантеннальнаго органа изотомы.

Производныя сомитовъ. О закладкѣ сомитовъ и ихъ числѣ у зародыша мы уже говорили при описаніи третьяго періода развитія. Дифференцировка ихъ начинается значительно позже, лишь на стадіи G, при чемъ и здѣсь, какъ и при развитіи нервной системы, почти не наблюдается особенностей, отличающихъ Collembola отъ Pterygota, такъ что, повидимому, этотъ процессъ протекаетъ сходно у всѣхъ насѣкомыхъ.

На стадіи F, съ которой начинается четвертый періодъ развитія, сомиты имѣютъ еще прежній характеръ и, какъ видно на рис. 56 (so), попрежнему заходятъ въ конечности ($abd_{1, 3, 4}$). Позже часть сомита, заходящая въ конечности, теряетъ связь съ его туловищнымъ отдѣломъ и даетъ мускулатуру ножекъ.

На стадіи G начинается дифференцировка сомита на тѣ отдѣлы, которые впервые были точно установлены Heymons'омъ (1895); однако въ это время благодаря крайней мелкости всѣхъ

элементовъ, а отчасти и недостаточно хорошей ихъ фиксировкѣ крайне трудно разобраться во всѣхъ деталяхъ этого процесса. При этомъ бросается въ глаза отсутствіе такъ называемаго Epineuralsinus, имѣющагося у всѣхъ Pterygota между нервной системой и желткомъ: у зародышей изотомы, напротивъ, брюшная нервная цѣпочка все время плотно прилегаетъ къ желтку (см. рис. 59 и 60). Виновата ли въ этомъ фиксировка или же это является особенностью Collembola, сказать довольно трудно: лично я склоняюсь въ пользу перваго предположенія. Съ переходомъ въ стадію H на мѣстѣ каждаго сомита ясно уже видны его производныя, т.-е. мускулатура и жировое тѣло, и ихъ расположеніе въ это время и даетъ возможность заключить, что процессъ дифференцировки сомитовъ протекаетъ здѣсь, какъ у Pterygota. Для этой цѣли лучше всего пользоваться поперечными разрѣзами въ родѣ изображенныхъ на нашихъ рис. 68 и 69. Мы видимъ на нихъ прежде всего прилегающіе къ эктодермѣ латеродорзальные мускулы (msk), которые происходятъ, очевидно, изъ соматическихъ стѣнокъ сомитовъ; болѣе медіанно лежитъ жировое тѣло (fk) и еще медіаннѣе зачатокъ вентральныхъ продольныхъ мускуловъ (vmp): и этотъ зачатокъ и зачатокъ жирового тѣла происходятъ изъ медіаннаго отдѣла соматической же стѣнки сомитовъ. Спланхническая стѣнка ихъ даетъ muscularis средней кишки (не изображенъ на нашихъ рисункахъ) и, какъ мы дальше увидимъ, участвуетъ въ образованіи гонадъ. Кромѣ этихъ образованій въ самой дорзальной части уже дифференцировавшагося и растущаго наверхъ сомита на стадіи H замѣтны крайне мелкіе, но довольно рѣзко выдѣляющіеся элементы (cbl). Какъ видно на другихъ разрѣзахъ (рис. 69), они, повидимому, участвуютъ въ образованіи сердца (hz), т.-е. являются кардіобластами.

Такимъ образомъ, какъ показываютъ эти картины, дифференцировка сомита происходитъ по тому же типу, который имѣетъ мѣсто у Pterygota: спланхническая стѣнка сомита даетъ кишечную мускулатуру и участвуетъ въ образованіи гонадъ, соматическая производитъ мускулатуру тѣла, а въ ея медіанной части и жировое тѣло; на мѣстѣ перехода спланхнической стѣнки въ соматическую образуются тѣ элементы, изъ которыхъ возникаетъ сердце.—Для болѣе детальнаго изученія развитія всѣхъ этихъ органовъ мой матеріалъ былъ совершенно непригоденъ; къ тому же въ виду совпаденія выше изложенныхъ данныхъ съ данными по эмбріологіи высшихъ насѣкомыхъ подобное изученіе представляло уже мало интереса.

Крайне интересно возникновеніе еще одного производнаго

сомитовъ, отсутствующаго у Pterygota, а именно трубчатыхъ головныхъ железъ.—Прежнимъ изслѣдователямъ Collembola были извѣстны лишь послѣднія, но затѣмъ благодаря работамъ Willem et Sabbe (1897), Folsom'a (1899), Willem'a (1901), Беккера (1903) и Hoffmann'a (1904) было открыто въ ихъ головѣ еще три пары подобныхъ образованій. То же самое было обнаружено затѣмъ мной (1905a, 1908) и Bruntz'емъ (1908) у Diplura и Thysanura. Большинство головныхъ железъ Apterygota носитъ тотъ же характеръ, что и у Pterygota, т.-е. онѣ являются несомнѣнно эктодермальными образованіями; исключеніе составляютъ упомянутыя выше трубчатыя железы. Впервые Bruntz (1904a и b) установилъ у *Machilis*, что каждая изъ нихъ состоитъ изъ тонкостѣннаго концевого пузырька („saccule") и длиннаго сильно извитого въ началѣ отдѣла или „labyrinthe", переходящаго въ выводной протокъ, при чемъ оказалось, что пузырекъ выдѣляетъ вспрыснутый въ тѣло животнаго амміачный карминъ, а лабиринтъ индиго-карминъ. Въ силу этого Bruntz призналъ ихъ за такія же „reins labiaux", какія имѣются и у нѣкоторыхъ другихъ членистоногихъ (Crustacea, Diplopoda). Затѣмъ мной подобное же строеніе этихъ железъ было обнаружено у *Campodea*, *Japyx*, *Machilis* и *Lepisma*, т.-е. почти во всѣхъ семействахъ Diplura и Thysanura, при чемъ тогда же я отмѣтилъ, что въ лицѣ этихъ трубчатыхъ железъ, присутствующихъ и у Collembola, мы имѣемъ дѣло, какъ показываетъ ихъ строеніе и выдѣлительная способность, съ головными нефридіями лабіальнаго сегмента: такимъ образомъ, низшія насѣкомыя и многоножки (а именно Apterygota и Diplopoda) сохраняютъ еще въ головѣ выдѣлительные органы, построенные по типу нефридіевъ, какъ у Crustacea и *Peripatus*, а болѣе высокоорганизованныя Tracheata (Chilopoda и Pterygota) уже утеряли ихъ (1908).

До настоящаго времени эта точка зрѣнія на одну пару головныхъ железъ Apterygota основывалась исключительно на физіологическихъ опытахъ съ инъекціями амміачнаго и индиго-кармина, произведенныхъ Bruntz'емъ и затѣмъ мной, и не была подтверждена эмбріологическими данными. Развитіе *Isotoma cinerea* доказываетъ ея полную справедливость.—Отмѣтимъ, что у Collembola (именно у *Tomocerus plumbeus*) присутствіе такого же тонкостѣннаго отдѣла на концѣ трубчатой железы, независимо отъ работъ Bruntz'a и моихъ, было констатировано Hoffmann'омъ (1904): онъ называетъ этотъ отдѣлъ резервуаромъ. Мы сохранимъ за нимъ названіе концевого пузырька, а извитой отдѣлъ

трубчатой железы (вплоть до ея несецернирующаго выводного протока) будемъ называть просто каналомъ.

Первый зачатокъ трубчатой железы появляется очень рано, задолго до описанной выше дифференцировки сомитовъ, а именно на стадіи E, послѣдней стадіи третьяго періода развитія. На рис. 51 мы видимъ разрѣзъ черезъ первый максиллярный сегментъ; его сомиты (so) ничѣмъ не отличаются отъ остальныхъ. Напротивъ, въ сегментѣ вторыхъ максиллъ (рис. 52) отъ каждаго изъ его сомитовъ на уровнѣ ганглія отдѣляется пузырекъ (tdr) съ ясно выраженной эпителіальной стѣнкой, въ полости котораго можно обыкновенно подмѣтить мельчайшую зернистость. По всей вѣроятности, у живого зародыша въ этомъ пузырькѣ имѣется какая-нибудь жидкость, свертывающаяся при фиксировкѣ, отчего и получается указанное явленіе. Пара этихъ пузырьковъ въ лабіальномъ сегментѣ и является первымъ зачаткомъ трубчатыхъ головныхъ железъ.

Столь же ясно видны эти образованія въ области второго максиллярнаго сегмента и на слѣдующей стадіи—F. Съ переходомъ въ стадію G, какъ уже было отмѣчено выше, въ ротовыхъ органахъ наступаютъ сильныя измѣненія; они превращаются въ энтотрофные, отчего и топографія всѣхъ органовъ головы пріобрѣтаетъ нѣсколько иной характеръ. Найти въ это время зачатокъ трубчатой железы не такъ легко, но тѣмъ не менѣе и здѣсь онъ выступаетъ довольно ясно, особенно на нѣсколько косыхъ разрѣзахъ. Часть такого косого разрѣза (имъ захвачена и первая пара ножекъ — th_1) черезъ заднюю часть головы зародыша на стадіи G изображена на рис. 64. На немъ мы снова ясно видимъ зачатокъ трубчатой железы (trd), который сохранилъ прежній характеръ въ видѣ замкнутаго эпителіальнаго пузырька.

Замѣтное измѣненіе въ его формѣ наступаетъ лишь на стадіи H, при чемъ въ это время трубчатыя железы особенно хорошо бываютъ замѣтны на сагитальныхъ разрѣзахъ чрезъ латеральныя части головы. Какъ хорошо видно на нашемъ рис. 70, зачатокъ каждой изъ нихъ не имѣетъ теперь уже вида болѣе или менѣе шарообразнаго пузырька, какъ раньше, а принимаетъ ретортообразную или бутыльчатую форму, такъ какъ внизъ отъ болѣе широкой верхней части его (etd) идетъ узкій протокъ (ktd), направляющійся къ эктодермѣ нижней части головы. Не трудно видѣть, что въ лицѣ концевого расширенія (etd) мы имѣемъ дѣло съ зачаткомъ концевого пузырька трубчатой железы, а идущій внизъ отъ него протокъ не что иное, какъ зачатокъ покуда еще прямого канала.—Сходство элементовъ, образующихъ

и тотъ и другой отдѣлы будущей железы, точно также какъ постепенный переходъ концевого расширенія въ зачатокъ канала говорятъ безусловно за то, что оба этихъ образованія развились изъ того ея общаго зачатка, который имѣлъ на предыдущихъ стадіяхъ видъ круглаго пузырька, путемъ удлиненія одной изъ его стѣнокъ внивъ въ видѣ узкаго протока. Такъ какъ въ это время зачатокъ канала (ktd) только подходитъ къ эктодермѣ, не открываясь еще наружу, то приписывать ему эктодермальное происхожденіе нѣтъ никакихъ основаній.

На стадіи J зачатокъ канала принимаетъ уже извитую форму; въ это же время образуется, вѣроятно, и несецернирующій выводной протокъ железы: прослѣдить способъ его возникновенія мнѣ не удалось, но едва ли можетъ быть какое-либо сомнѣніе въ томъ, что онъ возникаетъ путемъ простого впячиванья эктодермы.

Способъ закладки и развитія трубчатыхъ головныхъ железъ, а именно происхожденіе ихъ большей части изъ сомитовъ, вполнѣ подтверждаютъ высказанный мною раньше взглядъ на эти железы, какъ на сохранившіеся у Apterygota нефридіи лабіальнаго сегмента. Важно также отмѣтить, что производнымъ сомита является не только концевой пузырекъ („saccule") железы, выдѣляющій амміачный карминъ, но и ея извитой каналъ („labyrinthe"), выдѣляющій индиго-карминъ. Это находится въ полномъ согласіи съ тѣмъ, что мы знаемъ о развитіи нефридіевъ, сохранившихся у другихъ членистоногихъ, которые повсюду за исключеніемъ незначительной выводной части образуются сплошь изъ мезодермы, т.-е. изъ матеріяла сомитовъ.—Для нефридіевъ *Peripatus* это установлено еще Sedgwick'омъ (1885—88), а противорѣчившія ему данныя Kennel'я (1885—86) не нашли себѣ подтвержденія въ болѣе новой работѣ Evans'a (1902), который согласенъ съ наблюденіями перваго изслѣдователя. Такъ же обстоитъ дѣло у головныхъ нефридіальныхъ железъ Crustacea: укажу хотя бы на наблюденія Ю. Вагнера (1896) надъ развитіемъ антеннарной железы *Neomysis* (въ этой же работѣ приведены аналогичныя наблюденія Kingsley и Бучинскаго надъ другими ракообразными). Относительно коксальныхъ железъ паукообразныхъ достаточно указать на такія же наблюденія Brauer'a (1895) надъ скорпіономъ, съ которыми согласуются и данныя Шимкевича (1911) о характерѣ коксальныхъ железъ у зародышей Tetrapneumones. Словомъ, всюду, гдѣ мы встрѣчаемъ у тѣхъ или другихъ членистоногихъ нефридіи, развитіе показываетъ, что не только ихъ концевой пузырекъ является остаткомъ целома, но и весь почти нефридій за исключеніемъ короткой выводной части является

производнымъ сомита.—Трубчатыя головныя железы Apterygota вполнѣ подходятъ подъ это правило.

Что касается до другихъ головныхъ железъ изотомы—слюнныхъ, ацинозныхъ и щечныхъ, то у зародышей почти до самаго вылупленія ихъ изъ яйца онѣ совершенно не замѣтны. Сомнѣваться въ ихъ эктодермальномъ происхожденіи, не смотря на отсутствіе прямыхъ наблюденій, однако едва ли можно: еще Беккеръ (1903) на основаніи изученія ихъ строенія пришелъ къ заключенію, что всѣ эти три пары „слѣдуетъ разсматривать какъ производныя первоначально обыкновенныхъ смазочныхъ кожныхъ (одноклѣточныхъ разсѣянныхъ или скученныхъ) железъ, которыя мы встрѣчаемъ въ сегментальномъ распредѣленіи у прочихъ насѣкомыхъ". Я считаю эту точку зрѣнія вполнѣ примѣнимой лишь къ двумъ парамъ—ацинознымъ и щечнымъ железамъ, слюнныя же железы Collembola, какъ мнѣ кажется, вполнѣ гомологичны слюннымъ же железамъ многихъ Pterygota. Этого вопроса я касался уже раньше въ другой работѣ (1908).

Развитіе половыхъ органовъ. Въ теченіе второго и третьяго періода развитія половой зачатокъ сохранялъ все время то же положеніе, какое онъ имѣлъ еще по окончаніи дробленія и образованія бластодермы (рис. 14 g), т.-е. представлялъ изъ себя кучку клѣтокъ въ желткѣ ближе къ заднему концу зародыша (см. рисунки табл. II и IV g). Съ началомъ четвертаго періода развитія, т.-е. уже на стадіи F, наступаютъ измѣненія и въ половомъ зачаткѣ.

На этой стадіи начинается расползаніе отдѣльныхъ клѣтокъ полового зачатка, которыя до тѣхъ поръ довольно плотно прилегали другъ къ другу, выходъ ихъ изъ желтка и внѣдреніе въ ткани зародыша. Яснѣе всего этотъ процессъ выступаетъ на фронтальныхъ разрѣзахъ черезъ брюшной конецъ зародыша: одинъ изъ нихъ изображенъ на нашемъ рис. 56. Мы видимъ здѣсь въ желткѣ кромѣ желточныхъ ядеръ (dk) попрежнему и половой зачатокъ (g), но отъ него къ прилегающимъ къ желтку сомитамъ брюшныхъ сегментовъ (so) идетъ какъ бы струя или потокъ отдѣльныхъ половыхъ клѣтокъ, на которыя этотъ зачатокъ раздѣляется. Рис. 56 изображаетъ нѣсколько косой разрѣзъ, на которомъ сомиты имѣются лишь слѣва, почему и отъ полового зачатка потокъ отдѣльныхъ половыхъ клѣтокъ идетъ лишь на лѣвую сторону. На болѣе прямыхъ, вполнѣ фронтальныхъ разрѣзахъ видно, что часть клѣтокъ полового зачатка ползетъ черезъ желтокъ въ сомиты одной стороны, другая часть въ сомиты другой, и это продолжается въ теченіе всей стадіи F и даже въ самомъ началѣ

слѣдующей стадіи G, покуда весь половой зачатокъ не распадется и всѣ его клѣтки не выберутся совершенно изъ желтка въ ткани зародыша. Разумѣется, подобныя картины можно объяснить лишь тѣмъ, что на стадіи F клѣтки, составлявшія до того половой зачатокъ, начинаютъ активно (вѣроятно, амёбовидно) двигаться—однѣ направо, другія налѣво, пока не переберутся изъ желтка въ сомиты.

Какъ видно на рис. 56, внѣдреніе половыхъ клѣтокъ происходитъ не во всѣ брюшные сомиты, а лишь въ тѣ, которые лежатъ ближе всего къ половому зачатку, т.-е. въ сомиты третьяго и четвертаго брюшного сегментовъ (so). Только въ сомитахъ этихъ двухъ сегментовъ и можно найти половыя клѣтки въ началѣ стадіи G, когда желтокъ, наконецъ, больше уже не содержитъ половыхъ элементовъ. Какъ хорошо видно на поперечныхъ разрѣзахъ черезъ задній конецъ зародыша (напримѣръ на рис. 60, изображающемъ такой разрѣзъ черезъ третій сегментъ брюшка), половыя клѣтки (gz) внѣдряются въ висцеральную стѣнку сомитовъ и остаются въ ней, образуя здѣсь впослѣдствіи гонады. Отъ элементовъ самого сомита эти клѣтки рѣзко отличаются, во первыхъ, своей нѣсколько бо́льшей величиной, а затѣмъ и болѣе свѣтлой окраской, особенно ядра. Послѣднее, какъ легко это выяснить при большихъ увеличеніяхъ (см. рис. 61, изображающій половыя клѣтки при увеличеніи въ 1100 разъ), происходитъ благодаря малому количеству хроматина въ ядрахъ. Та же особенность отличаетъ половыя клѣтки отъ соматическихъ по Heymons'у (1895, 1897a) у *Lepisma* и Orthoptera и, вѣроятно, присуща многимъ другимъ насѣкомымъ (см. наблюденія Schwangart'a (1905) надъ Lepidoptera, Hasper'a (1911) надъ *Chironomus* и др.).

Съ перемѣщеніемъ изъ желтка въ сомиты половыя клѣтки однако не теряютъ своей способности къ активному движенію, и оно продолжается и въ сомитахъ. — Въ концѣ стадіи G въ сомитахъ четвертаго брюшного сегмента половыхъ клѣтокъ наблюдается уже гораздо меньше, чѣмъ раньше, но зато теперь мы находимъ ихъ не только въ этомъ и въ третьемъ сегментѣ, а и во второмъ, гдѣ ихъ до того не было. На слѣдующей стадіи H въ четвертомъ абдоминальномъ сегментѣ половыхъ клѣтокъ совсѣмъ не оказывается, но ихъ можно найти теперь уже не только въ сомитахъ второго, но и перваго брюшного сегмента (см. разрѣзъ черезъ послѣдній на рис. 69—gz). Словомъ, въ началѣ половыя клѣтки сосредоточены лишь въ сомитахъ четвертаго и третьяго сегмента, а затѣмъ ихъ можно найти съ перваго по третій брюшной сегментъ, что, конечно, опять таки объяснимо

лишь ихъ активнымъ переползаніемъ впередъ. На этомъ движеніе половыхъ клѣтокъ заканчивается, и въ первыхъ трехъ абдоминальныхъ сегментахъ изъ нихъ формируются на стадіи Н гонады.

На фронтальномъ разрѣзѣ черезъ заднюю часть брюшка, изображенномъ на рис. 67, мы видимъ уже обѣ сформировавшіяся гонады (gon). Каждая изъ нихъ не имѣетъ внутри никакой полости и представляетъ плотное скопленіе половыхъ клѣтокъ, окруженныхъ обычно крайне нѣжными и далеко не всегда замѣтными клѣтками, произошедшими изъ той спланхнической стѣнки первичныхъ сегментовъ, въ которую и внѣдрялись изъ желтка половыя клѣтки. Эти произошедшія изъ стѣнокъ сомитовъ элементы (на нашемъ рисункѣ они не изображены) представляютъ изъ себя, очевидно, фолликулярныя клѣтки гонады.—Какъ видно на томъ же рис. 67, отъ задняго конца правой гонады отходитъ половой протокъ (gd), проходящій черезъ весь четвертый брюшной сегментъ. Его положеніе и строеніе показываетъ, что онъ образуется изъ висцеральной же стѣнки сомита четвертаго брюшного сегмента, въ которую раньше внѣдрялись половыя клѣтки изъ желтка. Для Pterygota характерно, что ихъ половые протоки являются первоначально плотными (какъ и гонады): какъ обстоитъ дѣло у *Isotoma cinerea*, въ виду крайне незначительной величины этого образованія я затрудняюсь сказать. Точно также мнѣ не удалось ничего выяснить относительно соединенія половыхъ протоковъ правой и лѣвой стороны другъ съ другомъ и закладки непарнаго концевого отдѣла полового аппарата, который у Pterygota возникаетъ изъ эктодермы.

Такой видъ половой аппаратъ сохраняетъ и при вылупленіи изотомы изъ яйца: въ первыхъ трехъ брюшныхъ сегментахъ расположена пара плотныхъ гонадъ, лежащихъ вентрально отъ кишечника (что отличаетъ Apterygota отъ Pterygota), въ четвертомъ же сегментѣ пара идущихъ отъ нихъ назадъ половыхъ протоковъ, имѣющихъ общее происхожденіе съ фолликулярной стѣнкой гонады, т.-е. развивающихся, какъ и она, изъ спланхнической стѣнки сомитовъ. Концевой непарный отдѣлъ полового аппарата ни на стадіи J, ни у только что вылупившихся личинокъ не былъ совсѣмъ замѣтенъ, что однако не говоритъ объ его отсутствіи, а скорѣе объясняется разрушеніемъ при фиксировкѣ этого нѣжнаго образованія. По крайней мѣрѣ Miss Claypole наблюдала у *Anurida* эктодермальный половой протокъ, образующійся путемъ впячиванія на заднемъ концѣ пятаго брюшного сегмента.

Нельзя не отмѣтить различія между строеніемъ гонадъ у только что вылупившейся личинки и ихъ строеніемъ у взрослой формы.

Какъ извѣстно, для семейства Entomobryidae, къ которому относится наша изотома, характерно присутствіе двойныхъ гонадъ, образованныхъ каждая изъ двухъ лопастей: lobus externus и lobus internus, какъ назвалъ ихъ въ свое время Tullberg (1871). Кромѣ того эти гонады доходятъ обыкновенно до конца четвертаго брюшного сегмента, на границѣ котораго съ пятымъ и происходитъ соединеніе ихъ короткихъ парныхъ протоковъ (oviductus или vasa deferentia) въ общій непарный протокъ (vagina или ductus ejaculatorius). Напротивъ, въ низшемъ семействѣ Collembola, у Poduridae, гонады простыя и кончаются нѣсколько раньше: обыкновенно уже въ началѣ четвертаго брюшного сегмента.—Такимъ образомъ, строеніе гонадъ у только что вылупившейся изотомы гораздо болѣе похоже на ихъ строеніе у низшихъ Collembola, Poduridae, стадію которыхъ она въ это время какъ бы проходитъ, а особенности, свойственныя семейству Entomobryidae, появляются позже. Въ этомъ я вполнѣ могу подтвердить наблюденія надъ постэмбріональной дифференцировкой гонадъ у Collembola Willem'a (1900), согласно которымъ развитіе ихъ въ этихъ двухъ семействахъ начинается съ общей начальной стадіи. На чисто внѣшнее сходство вылупившейся изъ яйца изотомы съ представителями такихъ родовъ, какъ *Achorutes* и *Onychiurus (Lipura)*, указывалъ въ своей работѣ о развитіи *Isotoma walkerii* еще Packard.

Въ общемъ, развитіе половыхъ органовъ у *Isotoma cinerea* крайне напоминаетъ этотъ процессъ у высшихъ насѣкомыхъ, гдѣ онъ впервые былъ детально изученъ Heymons'омъ (1891, 1895), наблюденія котораго были подтверждены и другими изслѣдователями. Подобно изотомѣ у многихъ Pterygota имѣется рано обособляющійся и независимый отъ пластовъ половой зачатокъ, клѣтки котораго у нѣкоторыхъ формъ также чисто активно переползаютъ изъ желтка въ ткани зародыша и активно же странствуютъ изъ заднихъ сомитовъ въ передніе. Внѣдреніе половыхъ клѣтокъ у Pterygota, какъ и у нашей изотомы, происходитъ въ спланхническую стѣнку сомита, въ тотъ ея отдѣлъ, который Heymons назвалъ Geschlechtsleiste. Наконецъ, и парные половые протоки у Pterygota тоже являются производными сомитовъ, развиваясь изъ висцеральной стѣнки заднихъ сомитовъ. Послѣднее обстоятельство, какъ уже не разъ отмѣчалось, дѣлаетъ довольно вѣроятнымъ взглядъ на нихъ, какъ на гомологи нефридіевъ. Описанное нами выше развитіе головныхъ нефридіевъ изотомы также вполнѣ говоритъ въ пользу этого взгляда. — Единственнымъ отличіемъ Apterygota отъ Pterygota является отсутствіе у первыхъ связи

между зачаткомъ гонады и перикардіальной септой при помощи такъ называемаго подвѣска гонады (Endfadenplatte). Объясняется это, конечно, тѣмъ, что у низшихъ насѣкомыхъ, точно также какъ у Diplopoda, гонады лежатъ вентрально отъ кишечника, тогда какъ у высшихъ насѣкомыхъ и Chilopoda дорзально отъ него.

Совпадая, такимъ образомъ, съ данными о развитіи половыхъ органовъ Pterygota, наши наблюденія во многомъ расходятся съ наблюденіями Miss Claypole надъ развитіемъ половыхъ органовъ у *Anurida maritima*. Такъ какъ послѣднія были до сихъ поръ единственными данными о развитіи полового аппарата у Collembola, то мы должны на нихъ остановиться.

По наблюденіямъ Miss Claypole половыя клѣтки образуются у зародышей *Anurida* въ стѣнкахъ сомитовъ второго и третьяго абдоминальныхъ сегментовъ, при чемъ судьба ихъ можетъ быть двоякой. Въ одномъ случаѣ онѣ остаются въ самомъ сомитѣ и, размножаясь въ немъ, даютъ гонаду, первоначально отдѣленную отъ желтка спланхническимъ слоемъ мезодермы. Въ другомъ случаѣ такая клѣтка выходитъ изъ сомита и превращается въ кучку клѣтокъ между мезодермой и желткомъ: часть этого скопленія („stationary germ cells") остается попрежнему на этомъ мѣстѣ, другая же часть („migrating germ cells") уходитъ въ желтокъ. Затѣмъ у автора имѣлся перерывъ въ наблюденіяхъ, но онъ утверждаетъ, что и изъ этихъ кучекъ клѣтокъ въ свою очередь образуются гонады (быть можетъ, мужскія въ отличіе отъ женскихъ, возникающихъ первымъ путемъ?—это осталось для меня совершенно неяснымъ). Въ результатѣ гонады вылупившейся изъ яйца *Anurida* содержатъ въ своей полости желтокъ, идущій на питаніе половыхъ элементовъ; кромѣ того онъ попадаетъ и въ кровяныя тѣльца, но совершенно не содержится въ средней кишкѣ, лишенной его, какъ у зародышей Diplopoda.

Хорошіе рисунки, которыми иллюстрируется это довольно неясное описаніе, позволяютъ разобраться въ наблюденіяхъ Miss Claypole и отличить въ нихъ вѣрное отъ ошибочнаго.—Первый путь развитія половыхъ клѣтокъ въ сомитахъ и возникновеніе изъ нихъ тамъ гонадъ (рис. 50, 52, 53, 58 въ ея работѣ) совершенно совпадаетъ съ тѣмъ, что мы видѣли и у *Isotoma cinerea*. На рисункахъ же 55—57, иллюстрирующихъ второй путь развитія половыхъ клѣтокъ внѣ сомитовъ и ихъ внѣдреніе въ желтокъ, мы видимъ не что иное, какъ описанное уже нами у изотомы расползаніе клѣтокъ заключеннаго раньше въ желткѣ полового зачатка и ихъ внѣдреніе въ брюшные сомиты. Ошибка Miss Claypole заключалась въ томъ, что она была увѣрена въ

возникновеніи половыхъ клѣтокъ изъ стѣнокъ сомитовъ, почему и приняла расползаніе клѣтокъ полового зачатка и внѣдреніе ихъ въ сомиты за описанный ею второй способъ развитія половыхъ клѣтокъ внѣ сомитовъ. На самомъ дѣлѣ ея рисунки 50—58 изображаютъ тотъ единственный путь развитія гонадъ, который имѣетъ мѣсто и у нашей изотомы: рисунки 55—57 относятся къ первой фазѣ этого процесса — внѣдренію клѣтокъ полового зачатка изъ желтка въ сомиты, а остальные ко второй, т.-е. образованію въ этихъ сомитахъ гонадъ.—Эти рисунки служатъ между прочимъ и доказательствомъ высказанной нами раньше мысли, что такой же половой зачатокъ, какъ у *Isotoma cinerea*, имѣется, вѣроятно, у многихъ другихъ Collembola, въ томъ числѣ и у *Anurida maritima*.

Что касается до желтка въ гонадахъ вылупившагося животнаго, то у изотомы я ничего подобнаго не наблюдалъ. Отрицать на основаніи этого его присутствіе тамъ и у *Anurida* было бы слишкомъ смѣло, но все же я долженъ оговориться, что и это наблюденіе мнѣ кажется сомнительнымъ. Miss Claypole окрашивала свои препараты оранжемъ G, который краситъ не только желтокъ, но и всевозможныя оксифильныя (альбуминоидныя) зерна, распространенныя довольно широко у Collembola [о нихъ смотри одну изъ моихъ прежнихъ работъ (1906)]. На рис. 64 въ работѣ Claypole изображены несомнѣнно эти зерна (f. g.), но авторъ считаетъ и ихъ остатками желтка. Быть можетъ, подобныя же желточныя зерна были и въ половыхъ органахъ вылупившейся изъ яйца ануриды?—Наблюденіе Miss Claypole объ плотномъ зачаткѣ средней кишки, какъ у Diplopoda, и объ отсутствіи въ ея полости желтка, какъ видно изъ того же рис. 64 въ ея работѣ, глубоко ошибочно, такъ какъ на этомъ рисункѣ какъ разъ изображена средняя кишка, еще густо наполненная желткомъ. Въ текстѣ авторъ называетъ ее „a large irregular sac filled with yellow material" и ставитъ въ какую-то (не вполнѣ понятную мнѣ) связь съ половымъ аппаратомъ. — Словомъ, всѣ рисунки въ работѣ Miss Claypole (при томъ очень тщательно исполненные) самымъ рѣшительнымъ образомъ говорятъ противъ того, что она пишетъ въ ней о развитіи полового аппарата, и изъ нихъ, напротивъ, можно легко заключить, что его развитіе у *Anurida* протекаетъ, какъ у *Isotoma*, т.-е. по тому же типу, который имѣетъ мѣсто и у Pterygota и у Apterygota.

При развитіи гонадъ *Anurida* въ нихъ рано дифференцируется узкое „cephalic elongation" или лигаментъ, который является продолженіемъ гонады впередъ и, не заключая въ себѣ половыхъ

клѣтокъ, состоитъ изъ однихъ мезодермальныхъ элементовъ. Miss Claypole видитъ въ немъ остатокъ передняго полового протока гонады, открывавшагося когда то, какъ теперь у Symphyla и Diplopoda, въ первомъ брюшномъ сегментѣ.

У нашей изотомы подобная особенность не выражена, но тѣмъ не менѣе мысль эта кажется мнѣ очень вѣроятной. Теорія о присутствіи у предковъ насѣкомыхъ двухъ паръ половыхъ отверстій—одной въ концѣ брюшка, другой въ четвертомъ туловищномъ сегментѣ была высказана уже давно Grassi (1888), который указывалъ для доказательства ея на присутствіе у *Campodea* между ея рудиментарными ножками перваго брюшного сегмента зоны особыхъ волосковъ, являющихся вторичнымъ половымъ признакомъ самца. Позже мнѣ удалось обнаружить у этой формы присутствіе подъ означенными волосками скопленій своеобразныхъ одноклѣточныхъ железъ, присутствующихъ тоже лишь у самцовъ (1905a). Сопоставляя эти факты съ наблюденіями Miss Claypole о ранней закладкѣ лигамента *Anurida*, нельзя не признать теоріи Grassi довольно вѣроятной.

VII. Общая часть.

1. О раннемъ обособленіи полового зачатка у насѣкомыхъ.

Двадцать лѣтъ тому назадъ въ классическомъ учебникѣ эмбріологіи безпозвоночныхъ Korschelt u. Heider'a (1892) для насѣкомыхъ было указано лишь два случая ранняго обособленія полового зачатка, именно у Diptera и у Aphidae: случаи, открытые еще Мечниковымъ въ 1866 году и подтвержденные затѣмъ рядомъ позднѣйшихъ изслѣдователей. Авторы двухъ спеціальныхъ изслѣдованій по развитію половыхъ органовъ у насѣкомыхъ, вышедшихъ приблизительно въ это же время, Heymons (1891) и Wheeler (1893) также поддерживали взглядъ о мезодермальномъ происхожденіи ихъ половыхъ клѣтокъ, какъ у аннелидъ. Однако въ настоящее время описано уже столько случаевъ ранней и независимой отъ зародышевыхъ пластовъ дифференцировки этихъ клѣтокъ, что скорѣе можно считать именно этотъ способъ правиломъ, а случаи мезодермальнаго происхожденія исключеніемъ, чѣмъ наоборотъ.

Въ 1895 году Heymons устанавливаетъ раннее происхожденіе полового зачатка у *Forficula* и Orthoptera и измѣняетъ свой прежній взглядъ, считая теперь, что половыя клѣтки—образованія sui generis и не относятся ни къ одному пласту. По дальнѣйшимъ изслѣдованіямъ того же автора (1896a, 1897a) столь же рано онѣ обособляются у *Lepisma*, а, можетъ быть, и у стрекозъ.

Немного позже Lécaillon (1898) находитъ совершенно тѣ же отношенія при развитіи жуковъ-листоѣдовъ (Chrysomelidae), что было затѣмъ подтверждено Friederichs'омъ (1906), Hirschler'омъ (1909) и Hegner'омъ (1909). Очень вѣроятной раннюю закладку полового зачатка считаетъ и Saling (1907) для *Tenebrio molitor*.

У бабочекъ то же самое было описано еще въ старой работѣ Woodworth'a о развитіи *Vanessa antiopa* (1889), а затѣмъ найдено Schwangart'омъ (1905) у *Endromis*, *Sphinx* и *Zygaena*.—Сюда же относятся наблюденія Петрункевича надъ происхожденіемъ половыхъ клѣтокъ у трутня (1903), хотя описанный имъ случай (происхожденіе изъ направительныхъ тѣлецъ) стоитъ совершенно особнякомъ среди всѣхъ другихъ.

У *Isotoma cinerea*, какъ мы видѣли выше, половой зачатокъ совершенно ясно обособленъ къ тому времени, когда яйцо покрывается бластодермой, при чемъ дифференцировка послѣдней на первичные зародышевые листы происходитъ позже. Этотъ зачатокъ остается здѣсь долгое время въ видѣ самостоятельной кучки клѣтокъ въ желткѣ, и лишь въ началѣ четвертаго періода развитія происходитъ внѣдреніе половыхъ клѣтокъ въ сомиты. Выше же было отмѣчено, что весь половой зачатокъ, очень возможно, происходитъ изъ одной опредѣленной клѣтки 16-или 32-клѣточной стадіи, хотя вполнѣ точно мнѣ и не удалось этого установить. Если подобное допущеніе справедливо, мы имѣли бы у *Isotoma* почти столь же раннее обособленіе половыхъ клѣтокъ, какъ описанное недавно Hasper'омъ у *Chironomus* (1911).—Наконецъ, сравненіе прежнихъ данныхъ по развитію Collembola съ эмбріологіей нашей *Isotoma* позволяетъ думать, что и у нѣкоторыхъ другихъ представителей этого отряда имѣетъ мѣсто столь же раннее обособленіе полового зачатка, какъ и у этой формы.

Collembola заканчиваютъ собой въ этомъ отношеніи рядъ подобныхъ же случаевъ въ другихъ группахъ, и теперь съ полнымъ правомъ можно сказать, что нѣтъ ни одного болѣе крупнаго отряда насѣкомыхъ, въ которомъ не было бы извѣстно одного или нѣсколькихъ случаевъ обособленія половыхъ клѣтокъ до обособленія зародышевыхъ пластовъ и совершенно независимо отъ нихъ. Въ этомъ вопросѣ отрицательныя данныя больше, чѣмъ гдѣ-нибудь, лишены всякаго значенія: если у зародышей того или другого насѣкомаго половыя клѣтки замѣчены лишь послѣ образованія сомитовъ, то, опираясь на рядъ противоположныхъ положительныхъ данныхъ, гораздо правильнѣе предположить, что или изслѣдователь не обратилъ на нихъ вниманія на раннихъ стадіяхъ развитія, или же сами клѣтки въ это время еще неразличимы отъ другихъ. Оба этихъ предположенія относятся къ числу вполнѣ допустимыхъ: достаточно вспомнить, какую роль часто играетъ та или иная фиксировка или окраска, безъ которой во многихъ случаяхъ извѣстныя особенности строенія

остаются совершенно незамѣтными, чтобы признать первое предположеніе вполнѣ допустимымъ для работъ даже наиболѣе выдающихся изслѣдователей. Что касается до второго предположенія, то разъ намъ извѣстны неразличимые морфологически „физіологическіе" виды, очевидно, болѣе чѣмъ возможны случаи полнаго внѣшняго сходства уже дифференцированной половой клѣтки съ окружающими ее соматическими.

Въ настоящее время, какъ мнѣ кажется, вполнѣ возможно формулировать вопросъ о происхожденіи половыхъ клѣтокъ у насѣкомыхъ слѣдующимъ образомъ: правиломъ для всѣхъ насѣкомыхъ является обособленіе половыхъ клѣтокъ еще до дифференцировки зародышевыхъ слоевъ изъ клѣтокъ бластодермы, а иногда даже изъ опредѣленныхъ клѣтокъ дробленія; въ нѣкоторыхъ случаяхъ дифференцированныя, вѣроятно, уже раньше половыя клѣтки становятся замѣтными лишь въ стѣнкахъ сомитовъ.

Однако весьма вѣроятно, что эту формулировку можно распространить не только на всѣхъ насѣкомыхъ, но и на другіе классы членистоногихъ. Укажемъ на многочисленныя данныя подобнаго рода для ракообразныхъ, а именно на наблюденія Grobben'a (1879), Шимкевича и Педашенко (1893—цитир. по Шимкевичу), Ю. Вагнера (1896), Häcker'a (1897) и Педашенко (1899), относящіяся къ представителямъ самыхъ различныхъ отрядовъ этого класса. Для паукообразныхъ имѣются совершенно аналогичныя данныя по отношенію къ сѣнокосцамъ [Фаусекъ (1891) и исправленіе этого наблюденія Шимкевичемъ (1898)], скорпіону [Brauer (1894)] и сольпугѣ [Heymons (1905)]; здѣсь же можно упомянуть объ интересныхъ соображеніяхъ Шимкевича (1906) по поводу значенія cumulus primitivus у зародышей пауковъ. Наконецъ, раннее обособленіе полового зачатка очень вѣроятно и для одного изъ представителей многоножекъ, именно для сколопендры, по наблюденіямъ Heymons'a (1901). Совершенно отсутствуютъ подобныя данныя для Onychophora, но ихъ развитіе, не смотря на довольно большое число работъ, изучено еще не вполнѣ достаточно.

Такимъ образомъ, во всякомъ случаѣ для насѣкомыхъ, а вѣроятно, и для всѣхъ членистоногихъ раннее и независимое отъ пластовъ обособленіе полового зачатка является правиломъ, и этотъ случай нужно считать первичнымъ, на что указывали уже въ своихъ работахъ, между прочимъ, Heymons (1895), Ю. Вагнеръ (1896) и Педашенко (1899).

Обсужденіе вопроса о развитіи половыхъ клѣтокъ въ дру-

гихъ типахъ животнаго царства выходитъ уже изъ рамокъ настоящей работы, но все же я не могу не отмѣтить, что распространеніе этого взгляда и на всѣхъ Metazoa кажется мнѣ наиболѣе вѣроятнымъ и наиболѣе гармонирующимъ со всѣмъ, что извѣстно вообще о половыхъ клѣткахъ и объ ихъ отношеніи къ соматическимъ.—Правда, въ другихъ типахъ извѣстно значительно меньшее число случаевъ ранней дифференцировки полового зачатка [я не привожу ихъ списка, такъ какъ сводка по этому вопросу имѣется во второмъ изданіи учебника Korschelt u. Heider'a (1902)], но при этомъ нужно имѣть въ виду слѣдующее. Во-первыхъ, эти случаи разбросаны положительно по всему животному царству, встрѣчаясь у столь далеко стоящихъ другъ отъ друга животныхъ, какъ *Sagitta*, *Ascaris*, Teleostei и Selachia, Mollusca и, повидимому, даже Coelenterata. Во-вторыхъ же, вопросъ этотъ по отношенію къ цѣлому ряду формъ, о развитіи которыхъ имѣются лишь работы, сдѣланныя 20—30 лѣтъ тому назадъ, еще ждетъ своего переизслѣдованія. Что такое переизслѣдованіе съ помощью болѣе новыхъ методовъ можетъ дать очень многое, видно изъ сравненія того, сколько случаевъ ранняго обособленія полового зачатка у насѣкомыхъ было извѣстно до 1895 года и сколько ихъ мы знаемъ теперь.

Мы остановились здѣсь болѣе подробно на этомъ вопросѣ, хотя взглядъ, что раннее обособленіе полового зачатка есть явленіе первичное, имѣетъ уже довольно много сторонниковъ, отчасти и потому, что возраженія противъ него дѣлались какъ разъ въ нѣкоторыхъ работахъ по эмбріологіи членистоногихъ. На этихъ возраженіяхъ слѣдуетъ немного остановиться.

Мы отмѣчали уже, что Heymons въ своей работѣ о эмбріональномъ развитіи Dermaptera и Orthoptera (1895) поддерживалъ теорію о независимости половыхъ клѣтокъ отъ пластовъ и у насѣкомыхъ и во всемъ животномъ царствѣ. Его дальнѣйшія работы дали рядъ новыхъ примѣровъ подобнаго же рода, но въ одной изъ послѣднихъ онъ, какъ мнѣ кажется, снова рѣзко мѣняя свой взглядъ, пишетъ: „Es unterliegt keinem Zweifel, dass es bei denn letztgenannten Insekten (съ раннимъ обособленіемъ полового зачатка) wohl erst secundär zu einer solchen Beschleunigung in der deutlichen Absonderung und Differenzierung der Fortpflanzungszellen gekommen sein wird, denn die Verlegung der Genitalzellenbildung in die frühesten Stadien des Embryonallebens hinein kann unmöglich als eine ursprüngliche Eigenschaft aufgefasst werden" (1901 S. 186).—Мнѣ тѣмъ болѣе непонятна причина этой новой точки зрѣнія автора, что у зародышей той же

сколопендры, къ которой относится эта работа, онъ считаетъ очень вѣроятнымъ присутствіе на заднемъ концѣ зародышеваго диска особой кучки клѣтокъ, обособляющихся ко времени образованія зародышевыхъ пластовъ и играющихъ роль „Träger des Keimplasmas, welches... bei den Eiern aller oder doch wenigstens der Mehrzahl der Arthropoden am vegetativen Eipole oder dem Hinterende der Keimanlage gelegen ist." (S. 187).

Въ цитированной уже не разъ работѣ Hirschler'a о развитіи *Donacia* (1909b) мы также находимъ взглядъ, что раннее обособленіе половыхъ клѣтокъ и у этой формы и у другихъ насѣкомыхъ — явленіе вторичное. Авторъ считаетъ его новообразованіемъ въ классѣ насѣкомыхъ, такъ какъ оно отсутствуетъ у Onychophora, Myriopoda и Apterygota.—Однако послѣднее утвержденіе явно неправильно, такъ какъ уже задолго до появленія работы Hirschler'a имѣлись наблюденія подобнаго рода Heymons'a надъ сколопендрой и лепизмой. Что Apterygota характеризуются скорѣе раннимъ обособленіемъ полового зачатка, чѣмъ отсутствіемъ этой особенности, было показано выше. Среди многоножекъ достаточно хорошо изслѣдована въ эмбріологическомъ отношеніи пока только сколопендра, новыя же изслѣдованія надъ развитіемъ Onychophora тоже въ высшей степени желательны, хотя, конечно, если даже здѣсь и не будетъ обнаружено этого явленія, то это еще ничего не будетъ говорить противъ нашей точки зрѣнія.

Довольно интересный взглядъ на раннее обособленіе половыхъ клѣтокъ принадлежитъ Шимкевичу: онъ былъ высказанъ имъ еще въ 1896 году и болѣе подробно развитъ въ его работѣ о развитіи телифона (1906). Согласно этому взгляду, на всѣ случаи подобнаго рода слѣдуетъ смотрѣть, какъ на переходъ къ телобластической закладкѣ половыхъ органовъ: „berücksichtigt man jedoch die Fälle von noch frühzeitigerer Differenzierung der Genitalanlage, so kann man diese als Anzeichen einer teloblastischen Anlage der Genitalanlage betrachten" (S. 15 отдѣльнаго оттиска) [1]). Это воззрѣніе было принято и сторонниками Genitocöltheorie—E. Meyer'омъ (1901) и Lang'омъ (1903).

Нѣкоторые случаи ранняго обособленія половыхъ клѣтокъ у насѣкомыхъ, напримѣръ у Diptera въ видѣ нѣсколькихъ полярныхъ клѣтокъ на заднемъ концѣ яйца, дѣйствительно, напоминаютъ развитіе при помощи телобластовъ. Однако къ другимъ

[1]) Отмѣтимъ, что въ рядѣ другихъ статей цитируемый авторъ склоняется къ взгляду на половыя клѣтки, какъ на нѣчто независимое отъ зародышевыхъ пластовъ или какъ на особый пластъ—генитодерму.

случаямъ того же рода трудно прилагать этотъ взглядъ, не дѣлая большой натяжки: укажу хотя бы на *Forficula* и Orthoptera, гдѣ происходитъ погруженіе въ желтокъ при помощи половой бороздки (Genitalgrube) сразу цѣлой кучки клѣтокъ, на подобныя же отношенія у зародышей бабочекъ по Schwangart'у (1905) или на многоклѣточный половой зачатокъ у нашей изотомы. Такъ же обстоитъ дѣло по Brauer'у (1894) у скорпіона и, если вѣрны соображенія Шимкевича о значеніи cumulus, и у пауковъ.

Правда, не исключается возможность, даже пожалуй болѣе вѣроятно, что во всѣхъ этихъ случаяхъ многоклѣточный зачатокъ беретъ свое начало отъ одной опредѣленной клѣтки извѣстной стадіи дробленія и, быть можетъ, даже локализованъ уже въ извѣстной части яйца. Однако подобное развитіе можетъ быть названо детерминативнымъ, а отнюдь не телобластическимъ: эти же два понятія, конечно, другъ съ другомъ не совпадаютъ и не являются синонимами.—Детерминація полового зачатка отнюдь не препятствуетъ смотрѣть на его раннее обособленіе, какъ на первичное явленіе, такъ какъ считать, что и мозаичное развитіе подобно телобластическому выработалось въ цѣляхъ ускоренія развитія и носитъ вторичный характеръ, послѣ работъ послѣднихъ лѣтъ, мнѣ думается, едва ли возможно. Теперь скорѣе можно поддерживать какъ разъ обратное воззрѣніе.

Что касается до тѣхъ случаевъ, когда при ранней дифференцировкѣ полового зачатка его развитіе напоминаетъ телобластическій способъ, то правильнѣе предполагать, что послѣдній развился здѣсь уже въ предѣлахъ бывшаго еще до того ранняго же обособленія этого зачатка. Въ пользу именно такого взгляда я могу указать на другое сходное явленіе при развитіи насѣкомыхъ, именно на образованіе ихъ нервной системы всегда по телобластическому способу, изъ невробластовъ. Wheeler (1893) пытался провести гомологію между ними и невротелобластами Oligochaeta и Hirudinea, но Heymons (1895) доказалъ полную непріемлемость такой точки зрѣнія и установилъ, что въ данномъ случаѣ можетъ быть рѣчь лишь о двухъ аналогичныхъ процессахъ. Какъ телобластическая закладка нервной системы произошла у насѣкомыхъ чисто вторично и, несомнѣнно, позже и независимо отъ другихъ особенностей ея развитія, общихъ и насѣкомымъ и другимъ членистоногимъ, такъ и полярныя клѣтки Diptera и подобные имъ половые телобласты у другихъ Arthropoda возникли независимо другъ отъ друга и уже послѣ общей для всѣхъ членистоногихъ особенности—ранняго обособленія полового зачатка.

Что касается до отношенія этого явленія къ Genitocöltheorie, то мы не будемъ здѣсь останавливаться на этомъ вопросѣ: послѣдняя кажется мнѣ только гипотезой, а раннее обособленіе полового зачатка—фактъ, истолкованіе значенія котораго нельзя ставить, конечно, въ зависимость отъ той или иной гипотезы.—Признаніе же въ настоящее время независимости половыхъ клѣтокъ даже отъ первичныхъ зародышевыхъ пластовъ (что дѣлаютъ, между прочимъ, и Korschelt u. Heider во второмъ изданіи своего учебника) является, какъ мнѣ кажется, вполнѣ обоснованнымъ имѣющимися наблюденіями.

2. Значеніе желточныхъ клѣтокъ у членистоногихъ.

Говоря выше о развитіи средней кишки, мы коснулись и взгляда на желточныя клѣтки, какъ на энтодерму. Пользовавшійся раньше полнымъ признаніемъ, на время почти оставленный и затѣмъ снова возродившійся въ теоріи Heymons'а взглядъ этотъ по отношенію къ насѣкомымъ не можетъ уже больше поддерживаться въ настоящее время. Первичной энтодермой ихъ является нижній листъ, и средняя кишка беретъ всюду начало не изъ желточныхъ клѣтокъ, а изъ элементовъ этого нижняго листа.—Наши наблюденія надъ *Isotoma cinerea* интересны въ томъ отношеніи, что они доказываютъ подобное же происхожденіе средней кишки и у Apterygota, служившихъ до тѣхъ поръ главной цитаделью для теоріи Heymons'а. „Für die Gruppe der Insekten durch die Untersuchungen an *Lepisma saccharina* zum erstenmal mit Sicherheit und Bestimmheit das Entoderm als solches nachgewiesen worden ist", пишетъ послѣдній въ своей работѣ о развитіи *Scolopendra* (1901 S. 202). Выше мы видѣли, что эта точка зрѣнія едва ли правильна.

Правда, въ эмбріологіи Pterygota имѣется нѣсколько болѣе новыхъ изслѣдованій, подтверждающихъ взглядъ на участіе желточныхъ клѣтокъ въ образованіи mesenteron: сюда относятся работы Tschuproff'ой (1903), Dickel'я (1904) и Schwangart'а (1904, 1905). Однако первый авторъ описываетъ въ то же время происхожденіе передней и задней трети средней кишки въ видѣ выростовъ stomo- и proctodaeum, и это заставляетъ насъ вообще отнестись съ нѣкоторымъ сомнѣніемъ ко всѣмъ его наблюденіямъ, такъ какъ всѣ случаи подобнаго рода теперь можно считать основанными на ошибкѣ. Dickel и Schwangart, признавая желточныя клѣтки энтодермой, основываются главнымъ

образомъ на косвенныхъ данныхъ, а не на прямыхъ наблюденіяхъ и затѣмъ на теоретическихъ соображеніяхъ. Такъ, Schwangart указываетъ при этомъ, на то, что онъ наблюдалъ всѣ переходы отъ „blasige Zellen", образующихъ кишку, къ настоящимъ желточнымъ клѣткамъ, что заставляетъ его допустить участіе въ образованіи mesenteron и послѣднихъ. Наличность подобныхъ переходовъ не была подтверждена затѣмъ Hirschler'омъ (1906), но если даже они и существуютъ, ихъ, конечно, гораздо легче объяснить происхожденіемъ части желточныхъ элементовъ насчетъ „blasige Zellen", а отсюда до признанія желточныхъ клѣтокъ за энтодерму еще далеко. Нельзя вообще не отмѣтить, что въ работахъ Dickel'я и Schwangart'a чувствуется слишкомъ большое вліяніе Coelomtheorie, которое заставило ихъ описать столь странное образованіе, какъ „дорзальный бластопоръ", оказавшійся затѣмъ по наблюденіямъ Hirschler'a (1909a и b) просто рудиментомъ спинного органа Collembola и другихъ Arthropoda.—Нельзя не согласиться теперь поэтому со словами Nusbaum u. Fulinski въ ихъ послѣдней работѣ, которые пишутъ: „Die Vitellophagen der Insecten als Entoderm zu bezeichnen, halten wir für ganz urberichtigt" (1909 S. 347), и наблюденія надъ развитіемъ изотомы лишь подтверждаютъ этотъ взглядъ.

Выше мы говорили уже о томъ, что и для Myriopoda и Arachnoidea участіе желточныхъ клѣтокъ въ образованіи средней кишки нужно считать теперь совершенно исключеннымъ, такъ какъ она и у нихъ возникаетъ по новымъ наблюденіямъ изъ элементовъ нижняго листка, какъ у насѣкомыхъ.

Довольно большое число данныхъ объ образованіи средней кишки изъ желточныхъ клѣтокъ имѣется до сихъ поръ по отношенію къ Crustacea [см. хорошую сводку во второмъ изданіи учебника Korschelt u. Heider'a (1910)]. Однако здѣсь бросается въ глаза, что число такихъ данныхъ возрастаетъ въ болѣе старыхъ работахъ и замѣтно убываетъ во всѣхъ болѣе новыхъ, гдѣ происхожденіе кишки описывается уже иначе, и это обстоятельство сильно говоритъ въ пользу того, что и у Crustacea послѣ переизслѣдованія всѣхъ этихъ отношеній, какъ это было у Insecta, придется оставить старое воззрѣніе, будто вителлофаги образуютъ среднюю кишку. По крайней мѣрѣ и теперь Nusbaum, отказываясь въ приведенной выше цитатѣ видѣть въ желточныхъ клѣткахъ насѣкомыхъ ихъ энтодерму, находитъ возможность мотивировать это тѣмъ, что „auch bei sehr vielen Crustaceen ausser den gut ausgesprochenen Entoderm- und Mesodermelementen undifferenzierte und zugrunde gehende Vitellophagen in Dotter hervortreten". Отмѣтимъ, наконецъ, что и у Onychophora прежніе авторы видѣли энтодерму въ желточныхъ клѣткахъ, между тѣмъ въ болѣе новой работѣ Evans (1902) говоритъ уже о самостоятельной энтодермѣ, изъ которой лишь возникаютъ позже вителлофаги [принимающіе все-таки по его наблюденіямъ участіе въ образованіи средней кишки, сомнительность чего указана уже Heider'омъ (1910)].

Словомъ, имѣющіяся у насъ теперь данныя сильно говорятъ за то, что не только у насѣкомыхъ, многоножекъ и пауковъ (гдѣ это можно считать вполнѣ доказаннымъ), но, вѣроятно, и у всѣхъ членистоногихъ желточныя клѣтки не принимаютъ никакого участія въ построеніи средней кишки, слѣдовательно, не являются и энтодермой. Признавъ это, мы должны теперь выяснить, какъ все же нужно смотрѣть на эти элементы.

Взглядъ на желточныя клѣтки, какъ на энтодерму, возникъ главнымъ образомъ благодаря стремленію найти у насѣкомыхъ типичную двуслойную гаструлу, за эктодерму которой была признана бластодерма, а за энтодерму желтокъ. Даже Heymons (1901) для иллюстраціи своихъ взглядовъ исходитъ изъ эпиболической гаструлы аннелидъ и даетъ цѣлую схему превращенія ея макромеровъ и части микромеровъ въ желточныя клѣтки и т. д. Мнѣ кажется, что въ области эмбріологіи подобныя филогенетическія спекуляціи даютъ очень мало, такъ какъ если мы и можемъ считать довольно вѣроятнымъ происхожденіе одной группы животныхъ отъ другой, то отсюда еще отнюдь не слѣдуетъ, что онтогенію первыхъ можно прямо производить изъ онтогеніи ихъ предковъ. Въ частности, происхожденіе насѣкомыхъ и вообще всѣхъ членистоногихъ отъ аннелидоподобныхъ формъ вполнѣ вѣроятно, но откуда мы знаемъ, что послѣднія имѣли такую же гаструлу, какъ современныя аннелиды и т. д.? Результатомъ подобныхъ „филогеній онтогеній" и является созданіе такихъ понятій, какъ „двойная гаструляція", „дорзальный бластопоръ" и пр., польза которыхъ для эмбріологіи болѣе чѣмъ сомнительна. Между тѣмъ для установленія происхожденія и значенія желточныхъ клѣтокъ мы имѣемъ совершенно неоспоримыя фактическія данныя, къ разсмотрѣнію которыхъ и слѣдуетъ обратиться.

Присутствіе вителлофаговъ у членистоногихъ стоитъ несомнѣнно въ связи съ богатствомъ ихъ яицъ желткомъ и съ наличностью у нихъ поверхностнаго дробленія. Происхожденіе послѣдняго изъ полнаго тоже совершенно несомнѣнно, такъ какъ

имѣется рядъ формъ, у которыхъ дробленіе въ началѣ полное, а затѣмъ становится поверхностнымъ: эти именно случаи и являются особенно пригодными для выясненія значенія желточныхъ клѣтокъ.—Именно такой случай имѣетъ мѣсто у большинства Collembola, въ томъ числѣ и у нашей изотомы. При описаніи ея дробленія мы видѣли уже, что первоначально получается плотная морула, затѣмъ начинается выползаніе плазматическихъ массъ, т.-е. клѣтокъ дробленія, на поверхность яйца, а часть ихъ остается въ желткѣ, превращаясь въ вителлофаги (табл. I). Такимъ образомъ, послѣдніе являются просто оставшимися въ желткѣ бластомерами, которые въ дальнѣйшемъ не строятъ уже подобно вышедшимъ на поверхность тѣло зародыша, а служатъ лишь для резорпціи желтка. Считать, что остаются въ желткѣ только будущіе энтодермальные элементы, нѣтъ рѣшительно никакихъ данныхъ, тѣмъ болѣе, что дифференцировка зародышевыхъ слоевъ наступаетъ гораздо позже и никакой разницы между бластомерами до этого незамѣтно.

Мнѣ кажется, что здѣсь онтогенія полностью повторяетъ филогенію: у предковъ современныхъ членистоногихъ дробленіе было полнымъ, но по мѣрѣ обогащенія ихъ яицъ желткомъ оно стало на своихъ послѣднихъ стадіяхъ (какъ еще теперь у Collembola и многихъ другихъ) переходить въ поверхностное и, наконецъ, превратилось въ типичное поверхностное. При этомъ клѣтки дробленія должны были уже выползать изъ желтка на поверхность яйца для образованія на ней тѣла зародыша, но въ то же время необходимо было, чтобы и въ желткѣ оставалось нѣкоторое количество клѣточныхъ элементовъ для его резорпціи. Послѣднее условіе было достигнуто тѣмъ, что часть бластомеровъ какъ бы застревала въ желткѣ и совсѣмъ не выползала на поверхность яйца, превращаясь въ вителлофаги. Съ этой точки зрѣнія, которая кажется мнѣ самой простой, а потому и наиболѣе вѣроятной, желточныя клѣтки являются какъ во время онтогеніи, такъ и съ точки зрѣнія филогеніи просто застрявшими въ желткѣ бластомерами: такъ какъ это происходитъ до обособленія зародышевыхъ слоевъ, когда нѣтъ еще различія между продуктами дробленія, то связывать желточныя клѣтки съ какимъ-нибудь пластомъ или видѣть въ нихъ энтодерму совершенно неправильно. Холодковскій (1891) уже давно назвалъ желточныя клѣтки парабластомъ, понимая подъ этимъ продукты дробленія, не идущіе ни въ одинъ изъ пластовъ, и къ этому взгляду можно и теперь всецѣло присоединиться.

Таково морфологическое значеніе вителлофаговъ; что касается до ихъ физіологическаго значенія, то оно никогда не возбуждало особенныхъ сомнѣній. Правда, были попытки видѣть въ нихъ „Schützgerüst“ зародыша (Noack), но во всякомъ случаѣ большинство изслѣдователей считаетъ, что эти клѣтки играютъ главнымъ образомъ роль въ процессѣ усвоенія желтка, т.-е. являются эмбріональными трофоцитами, какъ очень удачно назвалъ ихъ Heymons.

Намъ остается теперь только сказать нѣсколько словъ о томъ, какой способъ происхожденія желточныхъ клѣтокъ слѣдуетъ считать за первичный. Какъ извѣстно, у однихъ насѣкомыхъ, какъ у нашей изотомы, желточныя клѣтки образуются только изъ оставшихся въ желткѣ клѣтокъ дробленія, но гораздо чаще число ихъ кромѣ того пополняется отдѣленіемъ новыхъ элементовъ отъ бластодермы; наконецъ, у очень немногихъ формъ (напримѣръ, у *Campodea*, *Gryllotalpa* и др.) всѣ продукты дробленія выходятъ на поверхность, и одно время желтокъ совершенно лишенъ клѣточныхъ элементовъ, при чемъ всѣ желточныя клѣтки образуются затѣмъ отщепленіемъ отъ бластодермы. Первичнымъ явленіемъ, можетъ быть, конечно, или послѣдній способъ или первый, имѣющій мѣсто у *Isotoma cinerea*: наиболѣе распространенный случай — происхожденіе вителлофаговъ и изъ оставшихся въ желткѣ бластомеровъ и изъ бластодермы — является во всякомъ случаѣ переходомъ отъ одного изъ этихъ крайнихъ типовъ (первичнаго) къ другому (вторичному).

Долгое время за первичныя отношенія считались тѣ, которыя имѣютъ мѣсто у *Campodea* и *Gryllotalpa*, т.-е. образованіе желточныхъ клѣтокъ исключительно насчетъ бластодермы. Этотъ взглядъ фигурировалъ и въ учебникѣ Korschelt u. Heider'a (1892) и въ работахъ многихъ позднѣйшихъ изслѣдователей; такъ же смотрѣлъ на это въ работѣ о развитіи Dermaptera и Orthoptera и Heymons (1895). Однако въ своей болѣе поздней работѣ о развитіи *Scolopendra* онъ мѣняетъ этотъ взглядъ и считаетъ, что удаленіе не всѣхъ, а только части бластомеровъ изъ желтка на поверхность является болѣе первичнымъ явленіемъ: „der ursprüngliche Entwicklungstypus, пишетъ онъ, besteht vermutlich darin, dass der Dotter bereits bei den ersten Teilungen abgefurcht wurde, dass die Dottersubstanz nicht intercellulär, sondern intracellulär verblieb, und das mithin die Segmentation eine totale war“ (1901, S. 22).

Я всецѣло присоединяюсь къ той точкѣ зрѣнія, которую выдвинулъ Heymons. Дѣйствительно, если считать желточныя клѣтки

за энтодерму, то ихъ возникновеніе есть процессъ гаструляціи, и тогда тотъ случай, когда всѣ желточныя клѣтки отдѣляются отъ бластодермы, есть явленіе первичное. Въ этомъ отношеніи Heymons дѣлаетъ все же маленькую непослѣдовательность, считая вителлофаги энтодермой и не признавая за ихъ отщепленіемъ отъ бластодермы первичнаго характера. Однако, если отрѣшиться отъ этого несостоятельнаго теперь взгляда, то совершенно ясно, что Heymons вполнѣ правъ и что за болѣе примитивное явленіе слѣдуетъ считать именно тотъ случай, когда не всѣ бластомеры выходятъ на поверхность, а часть ихъ остается въ желткѣ, превращаясь въ вителлофаги.

Происхожденіе поверхностнаго дробленія изъ полнаго благодаря существованію ряда переходовъ между ними, есть фактъ, стоящій внѣ всякихъ сомнѣній. Этотъ фактъ заставилъ насъ уже признать, что желточныя клѣтки возникли филогенетически, какъ постоянно возникаютъ теперь во время онтогеніи, изъ оставшихся въ желткѣ продуктовъ дробленія. Считать при этомъ отдѣленіе вителлофаговъ отъ бластодермы первичнымъ явленіемъ совершенно невозможно, такъ какъ это бы совершенно противорѣчило и нашему взгляду на происхожденіе желточныхъ клѣтокъ и даже болѣе основной предпосылкѣ — происхожденію поверхностнаго дробленія изъ полнаго. Можно, конечно, было бы сдѣлать еще одно допущеніе, что при переходѣ полнаго дробленія въ поверхностное первоначально всѣ бластомеры выходили на поверхность, а потомъ часть ихъ снова внѣдрялась въ желтокъ. Однако этому противорѣчатъ такіе случаи переходнаго дробленія, какъ у Collembola, Myriopoda, пауковъ и т. д., а главное, это предположеніе само по себѣ мало вѣроятно, такъ какъ при наличности полнаго дробленія сильное обогащеніе яицъ желткомъ должно неминуемо приводить къ тому, что часть бластомеровъ останется въ немъ и будетъ функціонировать въ роли вителлофаговъ. Словомъ, мнѣ кажется, что ихъ физіологическая функція, какъ таковыхъ, возникла уже позже, а первымъ поводомъ къ ихъ дифференцировкѣ у зародыша послужило то обстоятельство, что часть бластомеровъ просто застревала въ желткѣ.

Резюмируя все сказанное выше, мы считаемъ, что желточныя клѣтки насѣкомыхъ и другихъ членистоногихъ отнюдь не являются ихъ энтодермой и вообще не имѣютъ никакого отношенія къ зародышевымъ пластамъ: это просто остающіеся въ желткѣ продукты дробленія, которые служатъ для его резорпціи и не принимаютъ участія въ построеніи тѣла зародыша; возникновеніе

ихъ во время онтогеніи изъ остающихся въ желткѣ клѣтокъ дробленія нужно считать болѣе первичнымъ явленіемъ.

3. Зародышевые пласты насѣкомыхъ.

Наша точка зрѣнія на желточныя клѣтки приводитъ насъ и къ совершенно опредѣленному взгляду относительно того, какъ слѣдуетъ смотрѣть на яйцо насѣкомыхъ, уже покрытое бластодермой и съ желточными клѣтками въ желткѣ (рис. 14). Разъ послѣднія, какъ и половой зачатокъ, не являются частью того или другого зародышеваго листа, то подобная стадія есть стадія бластулы, или periblastula, какъ ее давно назвалъ Haeckel. Напротивъ, съ точки зрѣнія Heymons'а и его сторонниковъ эта стадія отвѣчаетъ гаструлѣ другихъ формъ; такъ же смотритъ на это и Hirschler (1909 b), предлагающій даже замѣнить термины бластодерма и желточныя клѣтки терминами эктодерма и энтодерма. Нашъ взглядъ на желточныя клѣтки совершенно исключаетъ для насъ возможность присоединиться къ этой точкѣ зрѣнія.

Процессъ, отвѣчающій гаструляціи другихъ формъ, т.-е. образованіе нижняго листа (считаемаго Heymons'омъ лишь за мезодерму), наступаетъ нѣсколько позже. Мы видѣли уже, что у *Isotoma cinerea* его обособленіе отъ эктодермы происходитъ нѣсколько иначе, чѣмъ у другихъ насѣкомыхъ, т.-е. не при помощи первичной борозды, а путемъ мультиполярной иммиграціи подъ всей поверхностью яйца (рис. 14, 15, 16). Выше же было отмѣчено, что этотъ способъ развитія первичной энтодермы кажется намъ наиболѣе примитивнымъ, а процессъ гаструляціи съ образованіемъ первичной борозды слѣдуетъ производить изъ него.

Въ пользу этого говоритъ прежде всего одно общее соображеніе, именно, что я вполнѣ присоединяюсь къ точкѣ зрѣнія Мечникова (1886), согласно которой мультиполярная иммиграція является наиболѣе первичнымъ способомъ обособленія энтодермы, а инвагинація и другіе способы гаструляціи произошли вторично изъ нея. По отношенію къ насѣкомымъ мысль о томъ, что гаструляція съ образованіемъ первичной борозды не имѣетъ филогенетическаго значенія, а развилась чисто механически, была выдвинута уже Heymons'омъ (1895), при чемъ онъ указывалъ на сходство съ подобной инвагинаціей половой бороздки и другихъ такихъ же процессовъ, гдѣ впячиванье играетъ роль лишь для ускоренія развитія. Диффузное отдѣленіе клѣ-

токъ нижняго листа („мезодермы") считаетъ первичнымъ способомъ и Knower (1900), но въ то же время онъ находитъ возможнымъ видѣть въ примитивной бороздѣ настоящую гаструлу.

Кромѣ чисто общихъ соображеній первичность мультиполярной иммиграціи у насѣкомыхъ и вообще у Tracheata доказывается и тѣмъ, что этотъ способъ присущъ какъ разъ наиболѣе низко стоящимъ формамъ. Кромѣ Collembola онъ имѣетъ мѣсто у *Scolopendra* (Heymons) и, повидимому, у *Polydesmus* (Lignau), т.-е. у представителей двухъ главныхъ группъ многоножекъ, затѣмъ у *Phyllodromia* и *Gryllotalpa* (Heymons, Nusbaum u. Fulinski) и, наконецъ, у *Eutermes* (Knower), т.-е. у представителей низшихъ отрядовъ Pterygota. — Все это заставляетъ насъ видѣть въ этомъ процессѣ первичное явленіе, а въ инвагинаціи (тамъ, гдѣ она не является артефактомъ, что, вѣроятно, нерѣдко имѣло мѣсто) только особый способъ для сокращенія развитія, при томъ возникшій, вѣроятно, независимо въ различныхъ группахъ.

Такимъ образомъ, у всѣхъ насѣкомыхъ, и въ томъ числѣ у нашей изотомы, оба первичныхъ зародышевыхъ листа, эктодерма и первичная энтодерма, или нижній листъ, какъ ее удобнѣе здѣсь называть, хорошо выражены. Дальше должна итти дифференцировка первичныхъ зародышевыхъ листовъ на вторичные — вторичную энтодерму и мезодерму, которыя дѣйствительно и фигурируютъ въ работахъ всѣхъ изслѣдователей. Однако я предпочелъ въ своемъ изложеніи избѣжать этихъ терминовъ и обойтись безъ нихъ, имѣя дѣло лишь съ первичными пластами, верхнимъ и нижнимъ листкомъ, и затѣмъ съ зачатками отдѣльныхъ органовъ, соединенными первоначально въ комбинированные первичные зачатки, каждый для нѣсколькихъ органовъ. Причина, побудившая меня къ этому, заключается въ томъ, что у *Isotoma cinerea*, какъ, вѣроятно, и у многихъ другихъ насѣкомыхъ, по моему мнѣнію, нельзя провести никакой границы между вторичными пластами, вторичной энтодермой и мезодермой, которыя у нихъ другъ отъ друга не различимы.

Если обратиться къ описаннымъ выше отношеніямъ во время развитія нашей изотомы, то мы увидимъ, что первая дифференцировка нижняго листка заключается въ образованіи на стадіи B сомитовъ. Никакихъ сомнѣній въ томъ, что сомиты представляютъ собой мезодерму, быть, конечно, не можетъ, но далеко не такъ обстоитъ дѣло съ не участвующей въ ихъ образованіи медіальной частью нижняго листка. — Взглядъ, что послѣдній согласно схемѣ братьевъ Hertwig (1881) дѣлится на три части — непарную медіальную полоску энтодермы и двѣ латеральныхъ полоски мезодермы, существуетъ уже давно и нашелъ себѣ какъ будто полное подтвержденіе въ работахъ Nusbaum u. Fulinski (1906) и Hirschler'a (1909 b). Однако при этомъ упускаютъ изъ вида, что непарный медіальный отдѣлъ нижняго листка между сомитами можно съ одинаковымъ правомъ считать и вторичной энтодермой и мезодермой и въ то же время нельзя признать ни за одну изъ нихъ исключительно.

Въ самомъ дѣлѣ, и у *Isotoma cinerea*, и у многихъ другихъ насѣкомыхъ въ этомъ непарномъ отдѣлѣ можно отличить три части: переднюю около stomodaeum и верхней губы, заднюю у proctodaeum и среднюю въ видѣ описаннаго выше межсомитнаго тяжа („mittlere Strang" Nusbaum u. Fulinski). На стадіи F мы назвали ихъ уже зачатками средней кишки — переднимъ, заднимъ и среднимъ или диффузнымъ, оговорившись однако, что пользуемся этими названіями, лишь чтобы избѣжать введенія новыхъ терминовъ. На самомъ дѣлѣ каждая изъ этихъ частей непарнаго отдѣла нижняго листа не является чистымъ или простымъ зачаткомъ кишки, такъ какъ содержитъ въ себѣ зачатки и другихъ органовъ. Такъ, изъ передняго скопленія кромѣ передняго зачатка mesenteron происходитъ и мускульный слой stomodaeum, изъ задняго скопленія — задній зачатокъ mesenteron и muscularis proctodaeum, а межсомитный тяжъ (по крайней мѣрѣ у Pterygota) заключаетъ въ себѣ не только клѣтки диффузнаго зачатка средней кишки, но и кровяныя клѣтки. Раздѣленіе каждаго изъ нихъ на составныя части происходитъ лишь на стадіяхъ F и G, а до того мы имѣемъ предъ собой комбинированные первичные зачатки (zusammengesetze Primitivanlagen), какъ назвалъ ихъ Meisenheimer.

Такими же комбинированными первичными зачатками являются, конечно, и сомиты, такъ какъ они производятъ и мускулы, и жировое тѣло, и сердце, и перитонеальный слой средней кишки и гонадъ. Однако въ послѣднемъ случаѣ это все образованія мезодермальныя, между тѣмъ каждый изъ трехъ зачатковъ непарнаго отдѣла нижняго листка даетъ и мезо- и энтодермальныя производныя. — Средній или межсомитный тяжъ кромѣ эпителія кишечника даетъ и кровяныя клѣтки: Schwangart (1906) и Hirschler (1909b) связываютъ этотъ фактъ съ новой Hämocöltheorie Vejdovsk'аго (1905), согласно которой энтодермальный вазотелій у членистоногихъ далъ начало кровянымъ тѣльцамъ. Хотя этому и противорѣчитъ рядъ фактовъ почти у всѣхъ другихъ формъ, гдѣ кровяныя тѣльца обычно имѣютъ мезодермальное

происхожденіе, но все же эта поправка какъ-будто сводитъ межсомитный тяжъ къ энтодермѣ. Однако переднее и заднее скопленіе нижняго листка даетъ опять-таки не только элементы mesenteron, но и muscularis передней и задней кишки, а въ мезодермальномъ происхожденіи мускуловъ у всѣхъ животныхъ не можетъ быть никакихъ сомнѣній. Между тѣмъ у изотомы въ началѣ нѣтъ никакой возможности опредѣлить, какіе элементы передняго и задняго скопленія пойдутъ на среднекишечный эпителій, т.-е. являются энтодермой, а какіе на мускулатуру, относясь поэтому къ мезодермѣ, и, судя, главнымъ образомъ, по рисункамъ во многихъ работахъ, такъ же обстоитъ дѣло и при развитіи многихъ другихъ насѣкомыхъ. Если ограничиться работами, появившимися лишь за послѣдніе годы, то въ качествѣ примѣра этого я могу указать на наблюденія Schwangart'a (1904), Hirschler'a (1909 b) и Hammerschmidt'a (1910). Schwangart приходитъ къ заключенію, что у *Endromis* въ общемъ нѣтъ рѣзкаго раздѣленія мезодермы отъ энтодермы: въ средней области зародыша бо́льшая часть элементовъ нижняго листка превращается въ мезодерму, въ области „Gastrulakeil" въ энтодерму. На рисункахъ Hirschler'a, относящихся къ развитію *Donacia*, совершенно нельзя подмѣтить какого-либо различія между элементами нижняго листка, окружающими переднюю и заднюю кишку (будущій muscularis), и зачатками средней кишки, примыкающими къ ихъ внутреннимъ концамъ. Hammerschmidt у Phasmatidae называетъ весь нижній листъ мезодермой и производитъ изъ него и среднюю кишку, почему и получается „энтодерма мезодермальнаго происхожденія". Словомъ, у этихъ трехъ формъ, относящихся къ различнымъ отрядамъ (Lepidoptera, Coleoptera, Orthoptera), нижній листъ такъ же мало дифференцированъ на мезодерму и вторичную энтодерму, какъ и у *Isotoma cinerea*. Еще болѣе тѣсная связь между энтодермальными и мезодермальными элементами имѣетъ мѣсто по Heymons'y (1901) у *Scolopendra*, гдѣ энтодермальныя клѣтки отдѣляются вмѣстѣ съ мезенхиматозными, при чемъ тѣ и другія совершенно неотличимы другъ отъ друга.

Всѣ эти факты убѣждаютъ меня, что у многихъ насѣкомыхъ (какъ, вѣроятно, и у многихъ другихъ членистоногихъ) два вторичныхъ зародышевыхъ пласта настолько не дифференцированы другъ отъ друга, что ихъ можно отличать лишь чисто искусственно. При этомъ нижній листъ распадается въ процессѣ своего развитія на такіе зачатки, которые даютъ начало органамъ, возникающимъ у другихъ формъ частью изъ мезодермы, частью

изъ энтодермы. А разъ это такъ, то гораздо естественнѣе, описывая развитіе насѣкомыхъ, говорить лишь о двухъ первичныхъ зародышевыхъ слояхъ—эктодермѣ и нижнемъ листкѣ, а затѣмъ при дифференцировкѣ послѣдняго различать просто комбинированные первичные зачатки. Такими зачатками являются, во-первыхъ, сомиты, затѣмъ непарныя переднее и заднее скопленіе элементовъ нижняго листка и, наконецъ, межсомитный тяжъ. Въ дальнѣйшемъ процессѣ развитія каждый изъ этихъ комбинированныхъ первичныхъ зачатковъ распадается на простые зачатки для отдѣльныхъ органовъ.

Среди насѣкомыхъ имѣются формы, у которыхъ по описаніямъ различныхъ авторовъ мезодерма и энтодерма закладываются независимо другъ отъ друга (случай, который едва ли можно считать первичнымъ, такъ какъ дифференцировка сперва на два первичныхъ, а лишь затѣмъ на вторичные зародышевые листки есть общее правило). Къ такимъ формамъ относится *Chalicodoma* [Carrière u. Bürger (1897)], нѣкоторыя Muscidae [Escherich (1900), Noack (1901)], *Phyllodromia* [Nussbaum u. Fulinski (1906)]. Въ такихъ случаяхъ можно, конечно, говорить о вторичныхъ листкахъ, хотя и здѣсь (по крайней мѣрѣ у *Phyllodromia*) „энтодермальный" межсомитный тяжъ даетъ и кровяные элементы.

Какъ бы то ни было, у *Isotoma cinerea* и, повидимому, у очень многихъ другихъ насѣкомыхъ мезодерма и вторичная энтодерма настолько смѣшаны другъ съ другомъ, что гораздо удобнѣе различать въ нижнемъ листѣ лишь примитивные зачатки. Я не отрицаю, впрочемъ, возможности говорить и здѣсь о вторичныхъ пластахъ, но не могу не признать этого чисто искусственнымъ, спеціально подогнаннымъ къ теоріи пластовъ. Послѣдніе, какъ и всякое широкое обобщеніе, полезны лишь до тѣхъ поръ покуда на почвѣ этой теоріи совокупность наблюдаемыхъ нами явленій получаетъ болѣе общее и широкое освѣщеніе; если же этого нѣтъ, то такая теорія можетъ привести лишь къ ошибкамъ и явно предвзятымъ толкованіямъ. Литература по эмбріологіи насѣкомыхъ за послѣднія 20 лѣтъ даетъ не мало подобныхъ, очень поучительныхъ въ методологическомъ отношеніи примѣровъ, и цѣлый рядъ ошибокъ, выясненіе которыхъ стоило много времени и труда, былъ бы несомнѣнно избѣгнутъ, если бы тотъ или другой изслѣдователь не руководился какой-либо предвзятой идеей. Сюда именно относится взглядъ на желточныя клѣтки, какъ на энтодерму, стремленіе свести образованіе пластовъ у насѣкомыхъ къ тому типу, который присущъ лишь *Sagitta* и вообще энтероцельнымъ формамъ, не имѣющимъ съ членисто-

ногими ничего общаго, такія странныя образованія, какъ „дорзальный бластопоръ“, который можетъ лишь служить примѣромъ contraditio in adjecto, и многое другое.

Сказаннаго не слѣдуетъ понимать въ томъ смыслѣ, что я считаю теорію пластовъ ненужной и даже вредной. Напротивъ, она несомнѣнно является однимъ изъ наиболѣе цѣнныхъ обобщеній эмбріологіи, и гомологія двухъ первичныхъ зародышевыхъ листковъ во всемъ животномъ царствѣ, установленная еще Huxley (1849), не можетъ вызывать никакихъ сомнѣній. Этого однако нельзя сказать объ установленномъ позже третьемъ зародышевомъ листкѣ—мезодермѣ, ученіе о которомъ разработано, главнымъ образомъ, братьями Hertwig (1881). Тѣ возраженія противъ гомологіи мезодермы у всѣхъ животныхъ, которыя дѣлались уже не разъ [укажемъ лишь на работу Kleinenberg'a (1886) и взгляды, развитые въ его „Allgemeine Embryologie“ Bergh'омъ (1895)] кажутся мнѣ глубоко основательными. Лично мнѣ вообще кажется, что провести гомологію между вторичными зародышевыми листками во всемъ животномъ царствѣ совершенно невозможно и на нихъ гораздо удобнѣе смотрѣть тоже какъ на комбинированные первичные зачатки, при томъ неравноцѣнные у различныхъ формъ. Едва ли можно думать, напримѣръ, что вторичную энтодерму тѣхъ насѣкомыхъ или тѣхъ членистоногихъ, гдѣ она хорошо выражена, можно считать строго гомологичной энтодермѣ позвоночныхъ и иглокожихъ, какъ и мезодерму первыхъ мезодермѣ послѣднихъ; въ этихъ типахъ строго гомологичны другъ другу, какъ мнѣ кажется, лишь ихъ первичные пласты: эктобластъ и энтобластъ.

Имѣется, конечно, рядъ формъ, въ эмбріологіи которыхъ, какъ напримѣръ Echinodermata и многихъ другихъ, понятія мезодермы, мезенхимы являются совершенно естественными. Зато у другихъ формъ, напримѣръ, у многихъ Mollusca различеніе вторичныхъ зародышевыхъ пластовъ чрезвычайно затруднительно и можетъ привести лишь къ ненужной схематизаціи процесса ихъ развитія. Именно изученіе послѣдняго и заставило Meisenheimer'a (1900) замѣнить понятіе пластовъ понятіемъ Primitivanlagen, иногда и совпадающихъ съ тѣмъ или инымъ пластомъ, что однако отнюдь не обязательно. Этотъ взглядъ былъ затѣмъ подробнѣе развитъ имъ въ его краткой эмбріологіи (1908).

Однако Meisenheimer предлагаетъ вообще замѣнить понятіемъ Primitivanlagen понятіе всѣхъ пластовъ (и первичныхъ и вторичныхъ). При этомъ онъ, какъ это отмѣчено и имъ самимъ, примыкаетъ къ старымъ воззрѣніямъ Reichert'a (1840), бывшаго въ свое время противникомъ теоріи пластовъ. Я не иду въ этомъ отношеніи такъ далеко и возвращаюсь лишь къ воззрѣніямъ (незаслуженно въ настоящее время забытымъ) основателя эмбріологіи К. Э. фонъ-Бэра (1828, 1837).

Послѣдній различалъ, какъ извѣстно, два первичныхъ или главныхъ пласта (Hauptblätter), изъ которыхъ получается во время дальнѣйшаго развитія рядъ слоевъ (Schichten), превращающихся у зародышей позвоночныхъ въ трубки. „Diese Röhren, пишетъ онъ въ первой части своего классическаго труда (1828 S. 164), nenne ich Fundamentalorgane, da aus ihnen die speciellen Organe sich allmählig ausbilden“. Во второй части этой же работы, появившейся, какъ извѣстно, значительно позже (1837), онъ замѣняетъ терминъ „Fundamentalorgane“ другимъ, еще болѣе близкимъ къ нашей терминологіи, именно говоритъ о „Primitivorgane“. „Diese Röhren enthalten alle einzelnen Organe, und da sich die letzeren... aus ihnen allmählig herausbilden, so wollen wir Primitivorgane nennen“ (S. 64). Въ общемъ, Бэръ мало останавливался на Hauptblätter, имѣя дѣло все время съ Fundamentalorgane или Primitivorgane.

Нельзя не отмѣтить, что воззрѣнія Бэра излагаются часто очень неправильно (что объясняется, быть можетъ, рѣдкостью его классическихъ работъ). Обыкновенно этому изслѣдователю приписывается взглядъ, будто два главныхъ зародышевыхъ листа дѣлятся каждый на два вторичныхъ, при чемъ понятіе послѣднихъ смѣшивается съ бэровскимъ понятіемъ „Fundamentalorgane“ или „Primitivorgane“. Подобную ошибку дѣлаетъ, напримѣръ, O. Hertwig въ его статьѣ, спеціально посвященной теоріи пластовъ, въ „Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere“.

На самомъ дѣлѣ, понятіе вторичныхъ пластовъ, установленное значительно позже, совершенно не идентично съ бэровскимъ понятіемъ „Fundamentalorgane“, что подчеркивается и въ общей части учебника Korschelt u. Heider'a (1910). Бэръ относитъ къ числу своихъ Fundamental- (или Primitiv-) organe и нервную трубку; затѣмъ онъ пишетъ напримѣръ: „...die Schleimhautröhre für sich allein keine Umbildungen eingeht, sondern immer nur in Verbindung mit dem sie umgebenden Theile der Gefässschicht. Wir müssen daher beide Schichten als Ein Primitivorgan zusammenfassen und können für dasselbe das längst gebrauchte Wort Darmkanal gebrauchen (1837 S. 64). Въ послѣднемъ случаѣ получается очень большое совпаденіе этого „Primitivorgan“ съ нашими комбинированными зачатками для средней кишки у насѣкомыхъ.

Позже взгляды Бэра подверглись существенному измѣненію. Понятіе „Fundamentalorgane“ или „Primitivorgane“ было забыто, а къ двумъ зародышевымъ листкамъ Remak (1855) прибавилъ третій (mittleres oder motorisch-germinatives Blatt), и вмѣстѣ съ тѣмъ возникло понятіе первичныхъ и вторичныхъ зародышевыхъ листковъ, разработанное особенно подробно братьями Hertwig. Возраженія Kleinenberg'a (1886), Bergh'a (1895) и нѣкоторыхъ другихъ противъ понятія мезодермы не имѣли особеннаго успѣха.

Однако въ настоящее время знакомство съ эмбріологіей животныхъ настолько подвинулось впередъ, что даже самые горячіе сторонники теоріи пластовъ должны признать, что дѣло въ этомъ отношеніи обстоитъ теперь далеко не такъ просто, какъ во время появленія „Coelomtheorie“. Лично мнѣ кажется, что освобожденіе отъ понятія вторичныхъ пластовъ и возвращеніе къ старымъ и болѣе широкимъ взглядамъ К. Э. фонъ-Бэра будетъ значительнымъ шагомъ впередъ, освободивъ насъ отъ великаго множества чисто схоластическихъ спекуляцій о мезодермѣ, полости тѣла и пр. и давъ большій просторъ въ толкованіи сложныхъ процессовъ развитія.

4. О спинномъ органѣ и зародышевыхъ оболочкахъ насѣкомыхъ.

Спинной органъ является образованіемъ, присущимъ лишь зародышамъ самыхъ различныхъ членистоногихъ. Очень широко распространено это образованіе у Crustacea, именно у Malacostraca, затѣмъ у *Limulus* и нѣкоторыхъ Arachnoidea, среди многоножекъ у *Scolopendra*, а изъ Apterygota у всѣхъ Collembola, *Campodea* и *Japyx*. Недавно Hirschler (1909 a и b) нашелъ рудиментъ этого образованія и у нѣкоторыхъ Pterygota. Словомъ, мы имѣемъ дѣло съ эмбріональнымъ органомъ, присущимъ цѣлому типу животнаго царства: спрашивается, каково же значеніе этого образованія?

Попытокъ отвѣтить на этотъ вопросъ было сдѣлано очень много: Fr. Müller (1864) и Grobben (1879), считая это образованіе присущимъ лишь Crustacea, производили его изъ затылочной железы Phyllopoda; Della Valle (1893) гомологизировалъ его амніону насѣкомыхъ; Ю. Вагнеръ (1896) и Nusbaum u. Schreiber (1898) видятъ въ этомъ образованіи лишь скопленія умирающихъ клѣтокъ бластодермы. Впрочемъ, между взглядомъ двухъ послѣднихъ изслѣдователей имѣется существенное различіе: Nusbaum распространяетъ свое воззрѣніе на всѣ спинные органы Crustacea — и на непарные и на парные, а

Ю. Вагнеръ лишь на первые, считая парные цѣногенетическими образованіями въ родѣ почекъ зародыша. Wheeler (1893), впервые подробно описавшій спинной органъ у *Anurida maritima*, приравнивалъ его и подобныя ему образованія у другихъ Arthropoda, съ одной стороны, своеобразному indusium Locustidae, а съ другой, присасывательному диску сзади головы у зародышей *Clepsine*. Willey (1899) производитъ спинной органъ Collembola и indusium Locustidae изъ трофобласта, имѣющагося у зародышей *Peripatus novae-britanniae*. Наконецъ, Heymons (1901) признаетъ послѣднюю гомологію, считая въ то же время, что спинные органы гомологичны зародышевымъ оболочкамъ Pterygota; смыслъ появленія первыхъ заключается въ томъ, чтобы уничтожить часть лишняго эктодермальнаго слоя, сильно разросшагося благодаря богатству яицъ желткомъ.

Изъ этого краткаго и, вѣроятно, неполнаго обзора различныхъ мнѣній видно прежде всего, что рѣчь идетъ о двухъ совершенно отличныхъ другъ отъ друга образованіяхъ. Въ однихъ случаяхъ спинной органъ или парные спинные органы являются, дѣйствительно, просто скопленіемъ отмирающихъ и не принимающихъ участія въ образованіи спины клѣтокъ бластодермы: къ этой категоріи принадлежатъ подобныя образованія у многихъ Crustacea (въ частности, напримѣръ непарный органъ Mysidae), о которыхъ писали Ю. Вагнеръ и Nusbaum u. Schreiber; сюда же несомнѣнно относится спинной органъ *Scolopendra*. Эти образованія, конечно, не заслуживаютъ названія „органа“, и смыслъ и значеніе ихъ понятны само собой. — Другіе спинные органы совершенно не подходятъ подъ эту категорію, такъ какъ закладываются очень рано, задолго до дегенераціи первичнаго спинного покрова и имѣютъ ясно выраженный железистый характеръ: сюда именно относится и описанный нами выше спинной органъ *Isotoma*, какъ и всѣхъ Collembola. Подобныя же образованія присущи и многимъ Crustacea: укажу лишь хотя бы на описаніе такого органа въ работѣ Россійской-Кожевниковой (1896) у *Gammarus pulex*, гдѣ, какъ и у Collembola, изъ него происходитъ вытеканіе клейкаго секрета, посредствомъ котораго зародышъ прикрѣпляется къ оболочкѣ. Ю. Вагнеръ совершенно неправильно, какъ мнѣ кажется, пытается свести и это образованіе къ скопленію умирающихъ клѣтокъ бластодермы, тогда какъ онъ самъ признаетъ железистый характеръ у боковыхъ органовъ Mysidae. Гораздо удобнѣе употреблять терминъ „спинной органъ“ лишь по отношенію къ образованіямъ именно этой категоріи, первую же нужно просто оставить совершенно въ сторонѣ.

Итакъ, попытки произвести спинной органъ изъ того или иного образованія низшихъ формъ уже имѣются, но ихъ трудно считать удачными. Мнѣ кажется вообще неправильнымъ широко распространенное теперь стремленіе сводить каждый эмбріональный органъ непремѣнно на рудиментъ какого-либо органа низшей группы, такъ какъ при этомъ забываютъ, что зародышъ на любой стадіи развитія есть тотъ же организмъ и долженъ изучаться an und für sich, а не съ точки зрѣнія взрослой формы. Въ послѣднемъ нельзя не видѣть результата неумѣреннаго примѣненія біогенетическаго закона, который не можетъ, конечно, служить основной предпосылкой эмбріологіи, и нельзя не пожелать въ видѣ противовѣса къ этому стремленію возвращенія къ старому правилу К. Э. фонъ-Бэра (1828), что зародышей нужно сравнивать другъ съ другомъ, а не съ взрослыми животными.

Что касается до чисто эмбріональныхъ органовъ, то, несомнѣнно, среди нихъ имѣется довольно много рудиментовъ. Однако логически вполнѣ вѣроятно, что новый органъ можетъ зародиться не только у взрослой формы, но и у зародыша (лично мнѣ возникновеніе совершенно новаго органа кажется возможнымъ лишь послѣднимъ путемъ). Такой зародившійся впервые у зародыша органъ можетъ въ однихъ случаяхъ перейти и во взрослую форму, въ другихъ же остаться образованіемъ исключительно эмбріональнымъ и имѣть среди зародышей свою собственную филогенію, не имѣя въ то же время никакого филогенетическаго значенія въ духѣ біогенетическаго закона. Въ тѣхъ случаяхъ, когда мы не можемъ легко и быстро свести эмбріональный органъ на рудиментъ какого-нибудь образованія низшихъ формъ, гораздо правильнѣе, мнѣ кажется, признать его чисто эмбріональнымъ органомъ.

Эта точка зрѣнія какъ разъ особенно приложима къ спиннымъ органамъ членистоногихъ, которые по всей вѣроятности зародились именно у зародышей исходныхъ формъ этого типа, такъ что искать что-либо подобное у *Clepsine* и вообще у аннелидъ— трудъ, довольно безплодный.—Что касается до физіологическаго значенія этого образованія, то я вполнѣ присоединяюсь къ точкѣ зрѣнія Ю. Вагнера относительно боковыхъ органовъ Mysidae, распространяя ее на всѣ настоящіе, т.-е. железистые, спинные органы зародышей членистоногихъ, и считаю, что здѣсь мы имѣемъ, вѣроятно, дѣло съ чисто эмбріональными выдѣлительными органами. Необходимость существованія подобныхъ образованій у зародышей прекрасно освѣщена въ посмертной работѣ покойнаго Фаусека (1911), но онъ ищетъ ихъ у членистоногихъ

въ сомитахъ насѣкомыхъ и мезодермальныхъ фагоцитахъ пауковъ. Возможность функціонированія и спинного органа, какъ эмбріональной почки, этимъ, конечно, не исключается. Вторая функція спинного органа—прикрѣпленіе зародыша при помощи выдѣляемаго имъ клейкаго секрета (т.-е. экскрета) къ оболочкѣ—является, какъ мнѣ кажется, вторичной и возникла позже его экскреторной функціи. Убѣдиться съ полной несомнѣнностью въ послѣдней у Collembola съ ихъ микроскопическими яйцами, конечно, едва ли возможно, но для этой цѣли вполнѣ пригодны зародыши такихъ формъ, какъ напримѣръ, *Gammarus* и многія ракообразныя.

Мы видѣли, что спинной органъ связывали кромѣ того и съ зародышевыми оболочками Pterygota (Della Valle, Heymons), и теорія происхожденія послѣднихъ изъ спинного органа, развитая Heymons'омъ (1897a, 1905), является самой новой. На старыхъ попыткахъ выясненія значенія этихъ оболочекъ, сведенію ихъ къ панцырю ракообразныхъ, остаткамъ трохофоры и пр., мы можемъ, конечно, не останавливаться.—По Heymons'у изъ зародышевыхъ оболочекъ насѣкомыхъ сероза болѣе древняя, амніонъ же возникъ позже, какъ это можно видѣть при развитіи *Machilis* и *Lepisma*, у которыхъ отношенія носятъ болѣе примитивный характеръ, чѣмъ у Pterygota. Что касается до серозы, то она вполнѣ аналогична и гомологична спинному органу, откуда понятно существованіе одинаковыхъ оболочекъ у насѣкомыхъ и у скорпіона.

Эта красивая схема была, однако, разрушена открытіемъ у нѣкоторыхъ Pterygota Hirschler'омъ (1909 b) гомолога настоящаго спинного органа, чего ни въ коемъ случаѣ, какъ отмѣчаетъ и этотъ авторъ, не могло бы быть, если бы сероза развилась изъ послѣдняго. Слѣдовательно, мы должны искать для серозы новое исходное образованіе.

Подобнымъ исходнымъ образованіемъ легче всего признать уже описанную нами выше Hüllenectoderm Collembola и лежащую внѣ зародышевой полосы бластодерму тѣхъ членистоногихъ, у которыхъ образованіе пластовъ пріурочено лишь къ зародышевой полосѣ: ее можно назвать Hüllenblastoderm, если и она не участвуетъ въ образованіи спины. Въ этомъ отношеніи описанный выше у изотомы процессъ превращенія части ея эктодермы въ Hüllenectoderm и другой части въ зародышевую эктодерму несомнѣнно примитивнѣе наблюдающагося у зародышей большинства членистоногихъ различія между зародышевой полосой съ ея двумя первичными пластами и внѣзародышевой бластодермой. Не можетъ быть никакихъ сомнѣній въ томъ, что, какъ это уже было отмѣ-

чено Heymons'омъ (1896 a) и Hirschler'омъ (1909 b), первоначально вся бластодерма шла на образованіе зародыша и лишь благодаря бо́льшему переполненію яицъ желткомъ возникло въ концѣ концовъ раздѣленіе ея на зародышевый и внѣзародышевый участокъ. Развитіе нижняго листка подъ всей поверхностью яйца у *Isotoma cinerea* является какъ разъ остаткомъ этихъ прежнихъ, болѣе примитивныхъ отношеній.

Судьба Hüllenectoderm изотомы подробно описана нами выше. Она происходитъ изъ первоначально всюду одинаковой эктодермы путемъ превращенія части послѣдней въ плоскія, рѣдко разсѣянныя по спинной и боковымъ сторонамъ зародыша клѣтки. Эти клѣтки довольно долгое время играютъ роль первичнаго покрова спины и боковъ, но не переходятъ въ качествѣ таковаго во взрослую форму, вытѣсняясь во время четвертаго періода развитія растущей наверхъ эктодермой зародышевой полосы. Послѣдній процессъ крайне напоминаетъ процессъ вытѣсненія амніона (послѣ редукціи серозы) дефинитивной эктодермой у многихъ Pterygota. Слѣдовательно, и Collembola, подобно *Lepisma* и *Machilis*, для которыхъ это установилъ Heymons (1897 a, 1905), не являются въ полномъ смыслѣ слова „Insecta anamnia", какъ думали раньше: у нихъ нѣтъ, правда, еще настоящихъ клѣточныхъ оболочекъ, какъ у Pterygota, но роль серозы и амніона играетъ Hüllenectoderm, которая также первоначально представляетъ изъ себя первичный покровъ спины, но затѣмъ замѣщается дефинитивной эктодермой.—Происхожденіе Hüllenectoderm во время процесса развитія такое же, какъ серозы и амніона у высшихъ насѣкомыхъ [смотри особенно наблюденія Hirschler'а надъ *Donacia* (1909 b)], окончательная судьба та же: слѣдовательно, мы имѣемъ передъ собой образованія, вполнѣ гомологичныя другъ другу. Правда, у Pterygota клѣточныя оболочки обрастаютъ зародыша, но этого совершенно нѣтъ у *Machilis*, гдѣ все отличіе отъ Collembola заключается, главнымъ образомъ, въ томъ, что внѣзародышевая Hüllenectoderm (здѣсь собственно Hüllenblastoderm) дифференцировалась уже на двѣ части—proserosa и proamnion, гомологичныя, какъ установили супруги Heymons, серозѣ и амніону насѣкомыхъ. Словомъ, въ лицѣ Hüllenectoderm Collembola мы находимъ какъ разъ то исходное звено, которое вполнѣ разъясняетъ происхожденіе зародышевыхъ оболочекъ насѣкомыхъ, и получаемъ слѣдующій рядъ:

	Collembola и, вѣроятно, *Diplura*	*Machilis*	*Lepisma*	*Pterygota*
Hüllenectoderm		proserosa	serosa	serosa
		proamnion	amnion (своеобразный)	amnion

Hüllenenectoderm, образующая первичный покровъ спины, но не переходящая во взрослую форму, не является особенностью однихъ Collembola, а распространена, повидимому, и у многихъ другихъ членистоногихъ, но уже въ видѣ Hüllenblastoderm, или внѣзародышевой бластодермы, такъ какъ здѣсь пласты пріурочены лишь къ зародышевой полосѣ. Большинство авторовъ не обращало на эту внѣзародышевую бластодерму особеннаго вниманія, допуская, большею частью, что впослѣдствіи она участвуетъ въ образованіи спины взрослой формы. Однако имѣются нѣкоторыя наблюденія, прямо противорѣчащія такому допущенію.

Что касается до ракообразныхъ, то здѣсь на этотъ вопросъ было обращено особое вниманіе Ю. Вагнеромъ (1896). Онъ называетъ клѣтки внѣзародышевой бластодермы вителлоцитами и устанавливаетъ, что у *Neomysis* подобные вителлоциты образуютъ лишь первичный покровъ спины, а позже дегенерируютъ и спина взрослаго животнаго образуется изъ разрастающейся наверхъ эктодермы зародышевой полосы. Очевидно, всѣ отношенія здѣсь тѣ же, что и у нашей изотомы, при чемъ мѣсто Hüllenectoderm занимаетъ слой вителлоцитовъ (Hüllenblastoderm). Едва ли можно думать, что *Neomysis* является только исключеніемъ среди другихъ ракообразныхъ.—Относительно паукообразныхъ я могу привести совершенно опредѣленное указаніе Шимкевича относительно зародышей телифона, что у нихъ подобные же плоскіе вителлоциты замѣщаются цилиндрическими клѣтками эктодермы (1906, стр. 24 отдѣльнаго оттиска) т.-е. и здѣсь сущность процесса, повидимому, та же самая.—У *Scolopendra*, однако, по Heymons'у (1901) membrana dorsalis, образованная однослойной эктодермой (т.-е. бластодермой), принимаетъ участіе въ построеніи спины взрослой формы, хотя часть ея клѣтокъ тоже дегенерируетъ.

Во всякомъ случаѣ, мы можемъ признать, что въ связи съ обогащеніемъ яицъ членистоногихъ желткомъ у нихъ наступаетъ раздѣленіе поверхности яйца на regio germinalis, или зародышевую полосу, и regio embryonalis, покрытую у Collembola Hüllenectoderm (что стоитъ въ связи съ развитіемъ у нихъ элементовъ нижняго листа подъ всей поверхностью яйца), а у боль-

шинства просто бластодермой. Именно изъ этой Hüllenblastoderm у насѣкомыхъ въ процессѣ онтогеніи возникаютъ ихъ зародышевыя оболочки, а у нѣкоторыхъ (если не у большинства) другихъ членистоногихъ она, какъ и Hüllenectoderm Collembola, позже дегенерируетъ и замѣщается дефинитивной эктодермой. Въ этихъ Hüllenblastoderm и Hüllenectoderm и слѣдуетъ видѣть тѣ образованія, изъ которыхъ произошли клѣточныя оболочки зародышей насѣкомыхъ, а также скорпіоновъ, при чемъ сходство зародышевыхъ оболочекъ у столь далеко стоящихъ другъ отъ друга формъ съ этой точки зрѣнія совершенно понятно.

Что касается до зародышевыхъ кутикулярныхъ оболочекъ Collembola, то, конечно, онѣ не имѣютъ ничего общаго съ тѣми образованіями, о которыхъ мы говорили выше, и связь ихъ со спиннымъ органомъ установилась уже вторично. Подобныя зародышевыя кутикулы извѣстны и у многихъ другихъ Arthropoda: среди ракообразныхъ у Malacostraca (гдѣ иногда, какъ у *Gammarus pulex*, тоже имѣется связь между такой оболочкой и спиннымъ органомъ), у многихъ паукообразныхъ (пауковъ, клещей, Pentastomidae) и, наконецъ, у многоножекъ.—Интересно отмѣтить, что иногда нѣчто подобное такимъ же кутикуламъ бываетъ и у Pterygota, при чемъ здѣсь выдѣляетъ кутикулярную оболочку сероза, что, между прочимъ, лишній разъ доказываетъ ея гомологію съ Hüllenectoderm. Подобное выдѣленіе серозой кутикулы впервые было описано Graber'омъ у *Melolontha* [цитир. по Heider'у (1892)], затѣмъ его наблюдалъ Wheeler (1893) у *Xiphidium* и Selys-Longchamps (1904) у *Tenebrio molitor*. То же самое происходитъ по Heymons'у (1897 a) у *Lepisma*.

Въ работѣ о развитіи сколопендры (1901) послѣдній называетъ выдѣленіе ея зародышемъ эмбріональныхъ кутикулъ просто линькой, и съ этимъ можно вполнѣ согласиться. Мы имѣемъ здѣсь, такимъ образомъ, перенесеніе въ эмбріональную жизнь того процесса, который долженъ былъ бы собственно происходить при постэмбріональномъ развитіи: быть можетъ, это говоритъ о когда-то бывшемъ и теперь уже исчезнувшемъ анаморфозѣ.

Такимъ образомъ, мы приходимъ къ заключенію, что спинной органъ и клѣточныя зародышевыя оболочки насѣкомыхъ совершенно независимы другъ отъ друга; первый является чисто эмбріональнымъ (скорѣе всего выдѣлительнымъ) органомъ зародышей членистоногихъ, вторыя возникли изъ неучаствующей въ построеніи тѣла зародыша бластодермы или Hüllenectoderm у низшихъ формъ; выдѣленіе эмбріональныхъ кутикулъ у Collembola и у многихъ членистоногихъ является просто линькой зародыша.

5. Apterygota и Diplopoda.

Когда большая часть этой работы была уже написана, я познакомился съ только что вышедшей русской работой Лигнау о развитіи *Polydesmus abchasius* (1911 b), про предварительное сообщеніе къ которой (1911 a) упоминалось уже выше. Его данныя, однако, для насъ настолько интересны, что ихъ даже удобнѣе разсмотрѣть отдѣльно.

Обычно ближайшихъ родичей насѣкомыхъ видятъ среди многоножекъ въ *Scolopendrella* и затѣмъ въ Chilopoda; Diplopoda же считаются болѣе далекой отъ нихъ группой. „Die Diplopoden dürften überhaupt wegen ihren entfernten verwandschaftlichen Beziehungen zu den Insekten als Vergleichsobjecte kaum geeignet sein" пишетъ, напримѣръ Heymons (1896 a, S. 13). Эта точка зрѣнія принята обычно и въ учебникахъ. Однако, изучая фагоцитарные органы *Ctenolepisma lineata* (1907), а затѣмъ головныя железы Diplura и Thysanura (1908), я пришелъ къ совершенно обратному заключенію, а именно, что всѣ отношенія (и при томъ болѣе примитивныя) у Apterygota гораздо болѣе напоминаютъ Diplopoda, чѣмъ Chilopoda. Этотъ взглядъ находитъ себѣ полное подтвержденіе въ работѣ Лигнау, который, хотя онъ и не могъ учесть при этомъ данныхъ по развитію Apterygota, все же приходитъ къ выводу, что „классъ Diplopoda тѣснѣе связанъ съ классомъ Insecta, въ то время какъ классъ Chilopoda крайне своеобразенъ и одинокъ въ своей позиціи". Справедливость такого заключенія станетъ еще яснѣе изъ сравненія данныхъ о развитіи *Isotoma cinerea* съ наблюденіями Лигнау надъ *Polydesmus*.

Прежде всего здѣсь бросается въ глаза громадное сходство въ дробленіи яицъ обѣихъ формъ, которое распространяется даже на мельчайшія детали. Какъ и у *Isotoma*, дробленіе у *Polydesmus* полное и равномѣрное, приводящее къ образованію плотной морулы изъ наружныхъ и внутреннихъ бластомеровъ, при чемъ первое возникновеніе послѣднихъ и здѣсь пріурочено къ стадіи 16 клѣтокъ. Благодаря выползанію плазматическихъ массъ наружныхъ бластомеровъ на поверхность возникаетъ бластодерма, а главнымъ образомъ изъ внутреннихъ образуются желточныя клѣтки. Такимъ образомъ, у Diplopoda и Collembola въ отличіе

отъ другихъ многоножекъ и насѣкомыхъ имѣется несомнѣнно болѣе примитивный типъ дробленія.

Столь ранняго полового зачатка, какъ у нашей изотомы, Лигнау не наблюдалъ, но во всякомъ случаѣ и у *Polydesmus* имѣется раннее и независимое отъ пластовъ обособленіе кучки половыхъ клѣтокъ въ заднемъ концѣ зародыша изъ бластодермы брюшной стороны: самъ авторъ отмѣчаетъ, что процессъ этотъ крайне напоминаетъ тѣ отношенія, которыя найдены Heymons'омъ у Orthoptera. Этотъ новый случай ранней дифференцировки половыхъ клѣтокъ, при томъ у многоножекъ, служитъ лишнимъ доказательствомъ развитой нами выше точки зрѣнія.

Крайне интересно у *Polydesmus abchasius* образованіе пластовъ. Сперва образуется мезодерма въ видѣ двухъ болѣе или менѣе локализованныхъ участковъ по бокамъ яйца: какъ видно и изъ описанія и изъ рисунковъ автора, эти участки охватываютъ въ общемъ почти все яйцо. Ея элементы образуются изъ бластодермы путемъ дѣленія и „выклиниванія" клѣтокъ послѣдней въ этихъ мѣстахъ, въ результатѣ чего она и распадается на два слоя. Энтодерма возникаетъ по медіальной линіи брюшной стороны въ видѣ „срединной полоски" и, отдѣляясь быстро отъ бластодермы, внѣдряется въ видѣ плотнаго тяжа въ желтокъ. Элементы, образующіе срединную полоску зародышеваго пятна, возникаютъ на всемъ ея протяженіи путемъ дѣленія бластодермическихъ клѣтокъ: кромѣ того въ ея передней части имѣется слабый намекъ на инвагинаціонную борозду. Изъ плотнаго энтодермальнаго тяжа и возникаетъ позже средняя кишка.

Если мы на одинъ моментъ оставимъ дѣленіе на мезодерму и энтодерму въ сторонѣ и будемъ говорить лишь о нижнемъ листкѣ, то, несомнѣнно, процессъ его обособленія у *Polydesmus* совершенно тотъ же, что и у нашей изотомы. И здѣсь нижній листъ образуется диффузно подъ всей поверхностью бластодермы [въ послѣднемъ меня убѣждаютъ слова Лигнау: „съ появленіемъ мезобласта и энтодермы весь наружный покровъ яйца долженъ быть названъ эктодермомъ" (стр. 67)], при чемъ его обособленіе происходитъ путемъ дѣленія и выклиниванья клѣтокъ бластодермы, т.-е. путемъ мультиполярной иммиграціи. Короткая инвагинаціонная борозда въ переднемъ концѣ „средней полоски" этому взгляду отнюдь не мѣшаетъ, такъ какъ она, видимо, играетъ очень малую роль и, какъ мнѣ кажется, какъ бы находится еще въ процессѣ возникновенія. Словомъ, мы имѣемъ у *Polydesmus* новый случай образованія нижняго листа путемъ мультиполярной иммиграціи, о значеніи которой было сказано уже выше.

Дѣйствительно существеннымъ отличіемъ *Polydesmus* и отъ нашей *Isotoma cinerea* и отъ большинства другихъ насѣкомыхъ является рѣзкая разграниченность во времени и пространствѣ двухъ вторичныхъ зародышевыхъ листковъ, такъ что здѣсь съ полнымъ правомъ можно говорить объ энтодермѣ и мезодермѣ. При этомъ легко можетъ получиться впечатлѣніе, будто у Diplopoda имѣетъ мѣсто какъ бы первичный случай по сравненію съ насѣкомыми: у первыхъ энтодерма и мезодерма независимы другъ отъ друга, у вторыхъ чисто вторично сливаются въ общій нижній листокъ. Такимъ образомъ, современнымъ отношеніямъ при развитіи насѣкомыхъ должно было, вѣроятно, предшествовать рѣзкое обособленіе вторичныхъ зародышевыхъ листовъ, какъ теперь у *Polydesmus*.

Если даже подобный взглядъ правиленъ, то это не исключаетъ, конечно, нашей точки зрѣнія на большее удобство различать при развитіи большинства насѣкомыхъ вмѣсто вторичныхъ пластовъ комбинированные первичные зачатки. Однако лично я считаю болѣе вѣроятнымъ, что у *Polydesmus* при развитіи пластовъ имѣютъ мѣсто скорѣе вторичныя, чѣмъ первичныя отношенія. Въ качествѣ послѣднихъ нужно всегда, мнѣ кажется, считать первоначальное обособленіе двухъ первичныхъ пластовъ — верхняго и нижняго листка, послѣ чего лишь слѣдуетъ дифференцировка трехъ вторичныхъ — эктодермы, энтодермы и мезодермы. Здѣсь же послѣдніе возникаютъ отдѣльно, при чемъ мезодерма обособляется раньше энтодермы, и я думаю, что такія отношенія (какъ совершенно аналогичныя имъ среди насѣкомыхъ, напримѣръ, у *Chalicodoma*) возникли чисто вторично, и имъ предшествовала стадія съ первоначальнымъ раздѣленіемъ бластодермы на два первичныхъ листка.—Въ энтодермѣ и мезодермѣ *Polydesmus* я вижу лишь первичные зачатки, на которые распадается его нижній листъ, вполнѣ совпадающіе, быть можетъ, съ такими же зачатками у *Chalicodoma*, но не вполнѣ гомологичные первичнымъ зачаткамъ у многихъ другихъ насѣкомыхъ.

До сихъ поръ считалось, что искривленіе зародышей у Diplopoda является совершенно инымъ, чѣмъ у Chilopoda и у Apterygota; крайне важнымъ наблюденіемъ Лигнау слѣдуетъ признать установленіе имъ того факта, что у *Polydesmus* (а, вѣроятно, судя по прежнимъ работамъ, и у другихъ формъ) никакого различія отъ Chilopoda въ этомъ отношеніи здѣсь нѣтъ. Зародыши *Polydesmus* имѣютъ первоначально дорзальное искривленіе, но затѣмъ появляется поперечная борозда и оно замѣняется вентральнымъ. Очень важно также полное подтвержденіе данныхъ Hey-

mons'a (1897 c) и Silvestri (1898) о присутствіи постмаксиллярнаго сегмента, благодаря чему получается полная аналогія между составомъ головы у Diplopoda, съ одной стороны, и насѣкомыхъ, съ другой.

Относительно развитія головныхъ железъ Лигнау, какъ мнѣ кажется, впадаетъ въ ошибку. Мезодермальное происхожденіе одной ихъ пары, именно трубчатыхъ, строеніе и выдѣлительная способность которыхъ такія же, какъ у трубчатыхъ головныхъ железъ Apterygota [Bruntz (1904 a)], было отмѣчено еще въ старой работѣ Heathcote (1886). Лигнау не видѣлъ первыхъ стадій развитія этихъ железъ, но на основаніи косвенныхъ соображеній принимаетъ, что вся трубчатая железа возникаетъ изъ эктодермы, являясь лишь протокомъ задней слюнной железы, возникающей изъ мезодермы. Этому противорѣчатъ, во-первыхъ, чисто анатомическія данныя Krug'a (1907), Effenberger'a (1909) и Wernitzsch'a (1910), изучавшихъ головныя железы у различныхъ Diplopoda: обѣ пары железъ здѣсь (какъ и у Apterygota) совершенно независимы другъ отъ друга и характеръ задней слюнной говоритъ противъ ея мезодермальнаго происхожденія, тогда какъ трубчатыя железы крайне похожи на нефридіальныя слюнныя железы *Peripatus*. Во-вторыхъ, первый зачатокъ трубчатой железы, который наблюдалъ Лигнау (см. стр. 162, 163 и рис. 2 въ текстѣ его работы), крайне похожъ на зачатокъ трубчатой железы нашей изотомы, изображенный на рис. 70. Происхожденіе послѣдняго изъ сомита второго максиллярнаго сегмента нами вполнѣ установлено, откуда можно думать, что старое наблюденіе Heathcote вполнѣ правильно, а Лигнау ошибся, считая трубчатую железу *Polydesmus* эктодермальнымъ образованіемъ.

Итакъ, сравненіе данныхъ Лигнау о развитіи *Polydesmus abchasius* съ нашими наблюденіями надъ развитіемъ *Isotoma cinerea* вполнѣ подтверждаетъ его точку зрѣнія на бо́льшую близость къ насѣкомымъ не Chilopoda, а Diplopoda, показывая въ то же время, что особенно много общаго у послѣднихъ съ Apterygota. Этотъ фактъ вполнѣ понятенъ, если мы признаемъ, что не только Apterygota—низшія изъ насѣкомыхъ, но и Diplopoda (вмѣстѣ съ Symphyla и Pauropoda) являются низшими изъ многоножекъ, тогда какъ Chilopoda—болѣе высоко стоящая и спеціализированная группа. Въ пользу же большей примитивности Diplopoda говоритъ помимо ихъ эмбріологіи цѣлый рядъ анатомическихъ данныхъ и ихъ появленіе въ геологіи въ болѣе древнихъ пластахъ. Очевидно, мы имѣемъ предъ собой фактъ бо́льшей

близости другъ къ другу низшихъ представителей двухъ группъ (многоножекъ и насѣкомыхъ), развившихся изъ общаго корня.

Я считаю нужнымъ подчеркнуть послѣднее, не смотря на то, что теорія происхожденія этихъ членистоногихъ отъ общихъ предковъ въ родѣ Onychophora и пользуется почти полнымъ признаніемъ. Теперь интересъ къ филогенетическимъ спекуляціямъ почти исчезъ, въ чемъ нельзя не видѣть въ общемъ довольно отраднаго явленія, но зато филогенія изъ рукъ морфологовъ перешла въ руки систематиковъ, которые, мало считаясь съ анатомическими и эмбріологическими данными, нерѣдко создаютъ въ этой области болѣе чѣмъ смѣлыя и очень маловѣроятныя гипотезы. Сюда именно относится гипотеза Handlirsch'a (1908) о происхожденіи насѣкомыхъ отъ трилобитовъ, при чемъ онъ не стѣсняется производить прямо отъ послѣднихъ въ качествѣ самостоятельныхъ рядовъ не только многоножекъ, но даже Campodeoidea и Collembola (sic!).

Прегрѣшенія старой филогеніи были, конечно, велики, но и она дала рядъ цѣнныхъ и неоспоримыхъ данныхъ, которыя должны считаться прочными завоеваніями зоологіи и которыя нужно отстаивать отъ попытокъ замѣнить ихъ такими спекуляціями, какъ филогенія членистоногихъ по Handlirsch'y. Къ такимъ цѣннымъ вкладамъ со стороны стараго филогенетическаго направленія относится, напримѣръ, ученіе объ эволюціи позвоночныхъ, сюда же слѣдуетъ отнести Campodea- (лучше Insekten-)—Myriopoden-Peripatus-theorie, какъ называетъ ее Handlirsch.

Мюнхенъ.
Февраль 1912 года.

СПИСОКЪ ЦИТИРУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.

1828. Baer. Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. I Theil. Königsberg.

1837. ——— II Theil. Königsberg.

1879. Barrois. Développement des Podurelles. Assoc. Franc. p. l'avance des Sciences. 7 séss.

1903. Беккеръ. Къ сравнительной анатоміи головныхъ железъ у Collembola. Изв. И. О. Л. Ест. 98.—Дневн. Зоол. отд. 3.

1895. Bergh. Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden. (Русскій переводъ: Курсъ общей эмбріологіи. Спб. 1900).

1909. Berlese. Monografia dei Myrientomata. Redia. 6.

1901. Börner. Zur Kenntnis der Apterygoten-Fauna Bremen und der Nachbardistrikte. Abh. Ver. Bremen. 17.

1904. ——— Zur Systematik der Hexapoden. Zool. Anz. 27.

1906. ——— Das System der Collembolen nebst Beschreibung neuer Collembolen des Hamburg. Naturhist. Mus.—Jahrb. wiss. Anst. Hamburg. 23.

1894-95. Brauer. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Scorpions. Z. w. Z. 57, 59.

1904 (a). Bruntz. Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Arch. Biol. 20.

1904 (b). ——— Les reins labiaux des Thysanoures. Arch. Zool. Exp. (4). 2.

1908. ——— Les reins labiaux et les glandes céphaliques des Thysanoures. Arch. Zool. Exp. (4). 9.

1897. Carrière u. Bürger. Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (Chalicodoma muraria) im Ei. Nova Acta Ac. Leop. Car. 69.

1891. Холодковскій. Эмбріональное развитіе труссака (Phyllodromia germanica). Тр. Спб. Общ. Ест. 22.

1895. ——— Къ эмбріологіи двупарныхъ многоножекъ (Diplopoda). Тр. Спб. Общ. Ест. 26.

1898. Claypole. The embryology and oogenesis of Anurida maritima. Journ. of Morph. 14.

1904. Czerski. Die Entwicklung der Milteldarmanlage bei Meloe violaceus. Poln. Arch. Biol. Med. Wiss. 2.

1900. Deegener. Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von Hydrophilus. Z. w. Z. 68.

1893. Della Valle. Gammarini. Fauna u. Flora Golf. Neapel. 20.

1904. Dickel. Entwicklungsgeschichtliche Studien am Bienenei. Z. w. Z. 77.

1909. Effenberger. Beiträge zur Kenntnis der Gattung Polydesmus. Jena. Zeitschr. Naturw. 44.

1900. Escherich. Ueber die Bildung der Keimblätter bei den Musciden. Nova Acta Ac. Leop. Car. 77.

1902. Evans. The development of Eoperipatus weldoni. Quart. Journ. Micr. Sc. 45.

1891. Фаусекъ. Этюды по исторіи развитія и анатоміи Phalangidae. Тр. Спб. Общ. Ест. 22.

1911. ——— Vergleichend-embryologische Studien. (Zur Frage über die Bedeutung der Cölomhöhlen). Z. w. Z. 98.

1899. Folsom. The anatomy and physiology of the mouth-parts of the Collembolan, Orchesella cincta. Bull. Mus. Comp. Zool. 35.

1900. ——— The development of the mouth-parts of Anurida maritima. Bull. Mus. Comp. Zool. 36.

1906. Friederichs. Untersuchungen über die Entstehung der Keimblätter und Bildung des Mitteldarms bei Käfern. Nova Acta Ac. Leop. Car. 85.

1884. Grassi. Intorno allo sviluppo d'api nell'uovo. Atti Acad. Gioenia. (3). 18.

1886. ——— I progenitori degli Insetti e dei Miriapodi. L'Japyx e la Campodea. Atti Acad. Gioenia. (3). 19.

1888. ——— Anatomia comparata dei Tisanuri. Atti Acad. Lincei. (4). 4.

1879. Grobben. Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris. Arb. Zool. Inst. Wien. 2.

1889. Haase. Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden. Morph. Jahrb. 15.

1897. Haecker. Die Keimbahn von Cyclops. Arch. mikr. Anat. 49.

1910. Hamburger. Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Argyroneta aquatica. I. Die Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Darmapparates und seiner Anhangsgebilde. Z. w. Z. 96.

1910. Hammerschmidt. Beiträge zur Entwicklung der Phasmatiden. Z. w. Z. 95.

1906-908. Handlirsch. Die fossilen Insekten. Leipzig.

1893. Hansen. Zur Morphologie der Gliedmassen und Mundtheile bei Crustaceen und Insekten. Zool. Anz. 16.

1911. Hasper. Zur Entwicklung der Geschlechtsorgane von Chironomus. Zool. Jahrb. Anat. 31.

1886. Heathcote. The early development of Iulus terrestris. Quart. Journ. Micr. Sc. 26.

1909. Hegner. The origin and early history of the germ-cells of some Chrysomelid Beetles. Journ. Morph. 20.

1889. Heider. Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus. Jena.

1881. Hertwig O. u. R. Die Cölomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena.

1891. Heymons, R. Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica. Z. w. Z. 53.

1895. ——— Die Embryonalentwickelung von Dermapteren und Orthopteren. Jena.

1896 (a). — Grundzüge der Entwickelung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Abh. Ak. Wiss. Berlin.

1896 (b). — Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Insecta apterygota. Sitzber. Akad. Berlin. 51.

1897 (a). — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina. Z. w. Z. 62.

1897 (b). — Uber die Bildung und den Bau des Darmkanals bei niederen Insekten. Sitzber. Ges. Naturf. Berlin.
1897 (c). — Mitteilungen über die Segmentierung und den Körperbau der Myriopoden. Sitzber. Ak. Wiss. Berlin.
1901. ——— Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica. 33.
1905. ——— Sur les premières phases du développement de Galeodes caspius. C. R. 6 Congrès Intern. Zool.
1905. ——— R. u. H. Die Entwicklungsgechichte von Machilis. Verh. D. Zool. Ges. 15.
1906. Hirschler. Embryologische Untersuchungen an Catocala nupta. Bullet. Acad. Cracovie.
1909 (a). — Uber die Entwicklung der Keimblätter und des Darmes bei Gastroidea viridula. Bullet. Acad. Cracovie.
1909 (b). — Die Embryonalentwicklung von Donacia crassipes. Z. w. Z. 92.
1904. Hoffmann. Ueber den Ventraltubus von Tomocerus plumbeus und seine Beziehungen zu den grossen unteren Kopfdrüsen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Zool. Anz. 28.
1905. ——— Ueber die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge von Tomocerus plumbeus. II Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Z. w. Z. 82.
1908. ——— Ueber die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge und über das Kopfnervensystem von Tomocerus plumbeus. III Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Z. w. Z. 89.
1911. ——— Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Collembolen. (Die Entwicklung der Mundwerkzeuge von Tomocerus plumbeus). Zool. Anz. 37.
1849. Huxley. On the anatomy and the affinities of the family of the Medusae. Phil. Trans. R. Soc. London. 139.
1909. Kautsch. Ueber die Entwicklung von Agalaena labyrinthica. Zool. Jahrb. Anat. 28.
1910 (a). — Ueber die Entwicklung von Agalaena labyrinthica. II Teil. Zool. Jahrb. Anat. 30.
1910 (b). — Ueber die Entwicklung von Spinnenembryonen unter dem Einfluss des Experiments. Arch. Entw. Mech. 30.
1885-86. Kennel. Entwicklungsgeschichte von Peripatus edwardsii und Peripatus torquatus. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 7, 8.
1886. Kleinenberg. Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Z. w. Z. 44.
1900. Knower. The embryology of a termite, Eutermes (Rippertii?). Journ. Morph. 16.
1892. Korschelt u. Heider. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena. Spec. Teil. II.
1902-1910. ——— Allgem. Teil. Lief. 1—4.
1871. Kowalevsky. Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Ac. St.-Pétersb. (7). 16.
1886. ——— Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. Biol. Centbl. 6.
1907. Krug. Beiträge zur Anatomie der Gattung Iulus. Jen. Zeitschr. Naturw. 42.
1903. Lang. Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jena. Zeitschr. Naturw. 38.
1898. Lécaillon. Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Arch. Anat. Micr. 2.

1883. Lemoine. Recherches sur le développement des Podurelles. Assoc. Franc. Congrès de la Rochelle.
1911 (a). Lignau. Ueber die Entwicklung des Polydesmus abchasius. Zool. Anz. 37.
1911 (b). ——— Исторія эмбріональнаго развитія Polydesmus abchasius. Къ морфологіи diplopoda. Зап. Новорос. Общ. Ест. 38.
1900. Meisenheimer. Entwicklungsgeschichte von Dreissensia polymorpha. Z. w. Z. 69.
1908. ——— Entwicklungsgeschichte der Tiere. I. (Göschen).
1866. Metschnikoff. Embryologische Studien an Insekten. Z. w. Z. 16.
1886. ——— Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitivorgane. Wien.
1901. Meyer, E. Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitth. Zool. St. Neapel. 14.
1909. Montgomery. The development of Theridum, an Aranead, up to the stage of reversion. Journ. Morph. 20.
1864. Müller, F. Für Darwin. Leipzig.
1842. Nicolet. Recherches pour servir à l'histoire des Podurelles. Nouv. Mém. Soc. Helv. 6.
1901. Noack. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden. Z. w. Z. 70.
1891. Nusbaum. Przyczynek do embryologii Meloe proscarabaeus. Lemberg.
1898. Nusbaum u. Schreiber. Beiträge zur Kenntnis der sogenannten Rückenorgane der Crustaceenembryonen. Biol. Centbl. 18.
1906. Nusbaum u. Fulinski. Ueber die Bildung der Mitteldarmanlage bei Phyllodromia (Blatta) germanica. Zool. Anz. 30.
1909. ——— Zur Entwicklungsgeschichte des Darmdrüsenblattes bei Gryllotalpa vulgaris. Z. w. Z. 93.
1871. Packard. Embryological studies on Diplax, Perithemis and Thysanurous genus Isotoma. Mem. Peabody Acad. 1.
1899. Педашенко. Эмбріональное развитіе и метаморфозъ Lernaea branchialis. Тр. Спб. Общ. Ест. 26.
1903. Petrunkewitsch. Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Zool. Jahrb. Anat. 17.
1905 (a). Филипченко. Къ анатоміи Campodea staphylinus. Тр. Спб. Общ. Ест. 35.
1905 (b). ——— Низшія насѣкомыя окрестностей Бологова. Тр. прѣсн. біол. ст. Спб. Общ. Ест. 2.
1906. ——— Anatomische Studien über Collembola. Z. w. Z. 85.
1907. ——— Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. I. Ueber die excretorischen und phagocytären Organe von Ctenolepisma lineata. Z. w. Z. 88.
1908. ——— Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. II. Ueber die Kopfdrüsen der Thysanuren. Z. w. Z. 91.
1912. ——— Zur Kenntnis der Apterygotenembryologie. Zool. Anz. 39.
1900. Prowazek. Bau und Entwicklung der Collembolen. Arb. zool. Inst. Wien. 12.
1898. Rabito. Sull'origine dell'intestino medio nella Mantis religiosa. Natur. Sicil. 2.
1840. Reichert. Das Entwicklungsleben im Wirbelthierreiche. Berlin.
1855. Remak. Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere. Berlin.
1911 (a). Rimsky-Korsakow. Ueber die systematische Stellung der Protura Silvestri. Zool. Anz. 37.

1911 (b). — Объ организаціи Protura Silvestri. Тр. Спб. Общ. Ест. 42.
1896. Rossijskaya-Koschewnikowa. Etude sur le développement embryonnaire du Gammarus pulex. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. (2). 10.
1886. Ryder. The development of Anurida maritima. Amer. Natur. 20.
1907. Saling. Zur Kenntnis der Entwickelung der Keimdrüsen von Tenebrio molitor. Z. w. Z. 86.
1898. Шимкевичъ, В. О развитіи кишечнаго канала нѣкоторыхъ арахнидъ. Тр. Спб. Общ. Ест. 29.
1906. —— Ueber die Entwicklung von Telyphonus caudatus, verglichen mit derjenigen einiger andrer Arachniden. Z. w. Z. 81.
1911. —— W. u. L. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Tetrapneumones. Bull. Ac. Imp. Pétersb.
1904. Schwangart. Studien zur Entodermfrage bei den Lepidopteren. Z. w. Z. 76.
1905. —— Zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Biol. Centrbl. 25.
1906. —— Ueber die Beziehungen zwischen Darm- und Blutzellenbildung bei Endromis versicolor. (Ein Beitrag zur Endothelfrage). Sitzber. Ges. Morph. Phys. München. 22.
1899. Schwartze. Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. Z. w. Z. 66.
1885-88. Sedgwick. The development of the Cape-species of Peripatus. Quart. Journ. Micr. Sc. 25—28.
1904. Selys Longchamps. Recherches sur le développement embryonnaire du premier segment abdominal chez Tenebrio molitor. Bull. Ac. Sc. Belge.
1898. Silvestri. Sulla morfologia dei Diplopodi. III. Sviluppo del Pachyiulus communis. Atti Acad. Lincei. 7.
1907. —— Descrizione di un nuovo genere di insetti Apterygoti. Boll. Lab Zool. Scuola Agric. Portici. 1.
1909. —— Nuova specie di Acerentomidae (Protura). Atti Acad. Lincei. 18.
1902. Toyama. Contributions to the study of silk-worms. 1. On the embryology ot the silk-worm. Bull. Coll. Agric. Tokyo. Univ. 5.
1903. Tschuproff. Ueber die Entwicklung der Keimblätter bei Libellen. Zool. Anz. 27.
1871. Tullberg. Sveriges Podurider. K. Sv. Akad. Handl. 10.
1875. Ульянинъ. Наблюденія надъ развитіемъ подуръ. Изв. И. О. Л. Ест. 16.
1897 (a). Uzel. Vorläufige Mitteilung über die Entwicklung der Thysanuren. Zool. Anz. 20.
1897 (b). —— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Campodea staphylinus. Zool. Anz. 20.
1898. —— Studien über die Entwicklung der Apterygoten Insekten. Königgrätz.
1905. Vejdovsky. Zur Hämocöltheorie. Z. w. Z. 82.
1891. Viallanes. Sur quelques points de l'histoire du développement embryonnaire de la Mante religieuse (Mantis religiosa). Ann. Sc. Nat. (7). 11.
1896. Вагнеръ, Ю. Нѣкоторыя наблюденія надъ эмбріональнымъ развитіемъ Neomysis vulgaris, var. baltica. Тр. Спб. Общ. Ест. 26.
1910. Wernitzsch. Beiträge zur Kenntnis von Craspedosoma simile und des Tracheensystems der Diplopoden. Jena. Zeitschr. Naturw. 46.
1889. Wheeler. The embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. Morph. 3.
1893. —— A contribution to insect embryology. Journ. Morph. 8.
1888. Will. Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. Anat. 3.

1897. Willem et Sabbe. Le tube ventral et les glandes céphaliques des Sminthures. Ann. Soc. Ent. Belg. 41.
1900. Willem. Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. Mém. Ac. R. Belg. 58.
1901. —— Les glandes céphaliques des Orcheselles. Arch. Biol. 17.
1899. Willey. Trophoblast and serosa. A contribution to the morphology of the embryonic membranes of insects. Quart. Journ. Micr. Sc. 41.
1889. Woodworth. Studies on the embryological development of Euvanessa antiopa. Butterflies Eastern Unit. States. Cambridge.
1883. Зографъ. Матеріалы къ познанію эмбріональнаго развитія Geophilus ferrugineus и Geophilus proximus. Изв. И. О. Л. Ест. 43.

ОБЪЯСНЕНІЕ РИСУНКОВЪ.

Значеніе буквъ:

a—anus
$Abd_{1, 2, 3, 4, 5, 6}$ — сегменты брюшка (1-й, 2-й...)
$abd_{1, 3, 4}$—брюшныя конечности (1-го, 3-го, 4-го сегмента)
aDO—зачатокъ спинного органа
ah_1—выдѣляющаяся 1-ая зародышевая оболочка
ant—усикъ
bl—бластодерма
cbl—кардіобласты
ch—хоріонъ
D—средняя кишка
db—участки желтка
Dc—deutocerebrum
dDa—диффузный зачатокъ средней кишки
dk—желточныя ядра
dku—желточные шарики
DO—спинной органъ
dz—желточныя клѣтки
e—выклиниваніе клѣтки нижняго листа изъ бластодермы
ect—эктодерма
etd—концевой пузырекъ трубчатой головной железы
f—борозда
fh—полость дробленія
fk—жировое тѣло
frc—вилка
fz—клѣтки дробленія
g—половой зачатокъ
gd—половой протокъ
ggl—ганглій
ggl. abd—брюшной ганглій
ggl. th—грудной ганглій
gon—гонада
gz—половыя клѣтки
h_1—1-ая кутикулярная зародышевая оболочка
h_2—2-ая кутикулярная зародышевая оболочка
hDa—задній зачатокъ средней кишки
he—Hüllenectoderm
hgl—hintere Grenzlamelle
hyp—гиподерма
hz—сердце
isb—медіальный тяжъ нижняго листка между сомитами
Kl—головныя лопасти
ktd—каналъ трубчатой головной железы
lbr—верхняя губа
l. sub—laminae subanales
Md—сегментъ мандибулъ
md—мандибула
mf—ротовая складка
mm—зачатокъ мускульнаго слоя передней или задней кишки
msk—мускулы
Mx_1—сегментъ 1-хъ максиллъ
mx_1—1-ая максилла
Mx_2—сегментъ 2-хъ максиллъ
mx_2—2-ая максилла
n—нервная система
nbl—невробласты

oc—глазки
osg—надглоточный ганглій
owe—растущая изъ зародышевой полосы наверхъ (на спинную сторону) эктодерма
pa—скопленіе плазмы въ желткѣ бластомера
par—парациты
pi—центральное скопленіе плазмы (Plasmainsel) яйца
plp—palpus
Prc—protocerebrum
prd—proctodaeum
prgl—paraglossae
pst—фибриллярное вещество (Punktsubstanz) нервной системы
ret—retinaculum
segm—формирующіеся сегменты зародышевой полосы
sks—окологлоточная коммиссура
so—сомиты
so. ics—сомиты интеркалярнаго сегмента
std—stomodaeum
tdr—зачатокъ трубчатой головной железы
tf—фигура дѣленія
$Th_{1, 2, 3}$—сегменты груди (1-й, 2-й, 3-й)
th—ножка
$th_{1, 2, 3}$—ножки 1-го, 2-го, 3-го груднаго сегмента
Trc—tritocerebrum
tv—tubus ventralis
ub—нижній зародышевый листъ
usg—подглоточный ганглій
vDa—передній зачатокъ средней кишки
vgl—vordere Grenzlamelle
vmp—вентральная мускульная пластинка

Таблица I.

Первый періодъ развитія.

Рис. 1. Внѣшній видъ яйца до дробленія. 300/1.
Рис. 2. Внѣшній видъ стадіи 4 клѣтокъ. 300/1.
Рис. 3. Внѣшній видъ стадіи 8 клѣтокъ. 300/1.
Рис. 4. Внѣшній видъ стадіи 16 клѣтокъ. 300/1.
Рис. 5. Внѣшній видъ болѣе поздней стадіи дробленія (около 64 клѣтокъ). 300/1.
Рис. 6. Разрѣзъ черезъ яйцо до дробленія. Окраска по Гейденгайну. 350/1.
Рис. 7. Часть разрѣза черезъ яйцо на стадіи перваго дѣленія. 500/1.
Рис. 8. Разрѣзъ черезъ стадію 2 клѣтокъ. Окраска по Гейденгайну. 350/1.
Рис. 9. Разрѣзъ черезъ 8-клѣточную стадію. 350/1.
Рис. 10. Разрѣзъ черезъ 16-клѣточную стадію. 350/1.
Рис. 11. Разрѣзъ черезъ стадію 32 клѣтокъ. 400/1.
Рис. 12. Разрѣзъ черезъ стадію, изображенную на рис. 5 (около 64 клѣтокъ). 400/1.
Рис. 13. Разрѣзъ черезъ слѣдующую стадію: выползаніе клѣтокъ дробленія на поверхность яйца. 400/1.
Рис. 14. Разрѣзъ черезъ яйцо по окончаніи дробленія съ бластодермой, желточными клѣтками и половымъ зачаткомъ. 400/1.

Таблица II.

Второй періодъ развитія.

Рис. 15. Часть разрѣза черезъ яйцо во время образованія нижняго листка. 500/1.
Рис. 16. Разрѣзъ черезъ двуслойную стадію („грушевиднаго" зародыша). 500/1.
Рис. 17. Верхняя часть разрѣза черезъ зародыша съ зачаткомъ спинного органа. 500/1.
Рис. 18. Разрѣзъ черезъ зародыша со спиннымъ органомъ 500/1.
Рис. 19. Разрѣзъ черезъ зародыша съ меридіональной бороздой. 400/1.
Рис. 20—21. Два послѣдовательныхъ разрѣза черезъ зародыша, покрытаго множествомъ складокъ и со смѣщеннымъ спиннымъ органомъ (оба изъ одной серіи). 400/1.
Рис. 22. Разрѣзъ черезъ верхнюю часть зародыша передъ самымъ разрывомъ хоріона. 500/1.

Третій періодъ развитія.

Рис. 23. Внѣшній видъ зародыша на стадіи A сбоку. 300/1.
Рис. 24. Поперечный разрѣзъ черезъ его переднюю часть (головныя лопасти и одинъ изъ сегментовъ). 350/1.
Рис. 25. Поперечный разрѣзъ черезъ заднюю часть такого же зародыша. 350/1.
Рис. 26. Спинной органъ на стадіи B въ поперечномъ разрѣзѣ. 800/1.

Таблица III.

Внѣшній видъ зародышей во время третьяго и четвертаго періода развитія.

Рис. 27. Стадія B—видъ сбоку. 300/1.
Рис. 28. Стадія C—видъ сбоку. 300/1.
Рис. 29. Стадія C—зародышевая полоса съ брюшной стороны. 300/1.
Рис. 30. Стадія D—видъ сбоку. 300/1.
Рис. 31. Стадія D—съ брюшной стороны (en face). 300/1.
Рис. 32. Стадія E—видъ сбоку. 300/1.
Рис. 33. Стадія E—задній конецъ зародыша съ брюшной стороны. 300/1.
Рис, 34. Стадія G—видъ сбоку. 300/1.
Рис. 35. Стадія H—видъ сбоку. 300/1.
Рис. 36 [1]). Стадія J—видъ сбоку. 300/1.
Рис. 37. Молодая *Isotoma cinerea*, вышедшая изъ яйца. 140/1.

---

[1]) На стр. 59 упоминается, что этотъ рисунокъ сдѣланъ съ зародыша, заключеннаго въ бальзамъ безъ окраски. Къ сожалѣнію, при репродукціи таблицъ не былъ переданъ тотъ блѣдный голубой цвѣтъ, который свойственъ зародышамъ на стадіи J и былъ изображенъ на нашемъ рисункѣ.

Таблица IV.

Третій періодъ развитія.

Рис. 38. Сагитальный разрѣзъ черезъ зародыша на стадіи B. 350/1.
Рис. 39. Нижняя часть поперечнаго разрѣза черезъ такого же зародыша въ области одного изъ сегментовъ. 500/1.
Рис. 40. Сагитальный разрѣзъ черезъ зародыша на стадіи C. 350/1.
Рис. 41. Нижняя часть поперечнаго разрѣза черезъ такого же зародыша въ области одного изъ сегментовъ. 500/1.
Рис. 42. Сагитальный разрѣзъ черезъ зародыша на стадіи D, прошедшій черезъ конечности и сомиты. 300/1.
Рис. 43. Сагитальный разрѣзъ черезъ заднюю часть такого же зародыша въ области proctodaeum. 400/1.
Рис. 44. Сагитальный разрѣзъ черезъ переднюю часть зародыша на стадіи D, прошедшій черезъ stomodaeum. 400/1.
Рис. 45. Часть поперечнаго разрѣза черезъ зародыша на стадіи D въ области сегмента мандибулъ. 500/1.
Рис. 46. Часть такого же разрѣза изъ той же серіи черезъ одинъ изъ грудныхъ сегментовъ. 500/1.
Рис. 47. Сагитальный разрѣзъ черезъ заднюю часть зародыша стадіи E, прошедшій черезъ брюшныя конечности, сомиты и proctodaeum. 400/1.
Рис. 48—50. Три послѣдовательныхъ фронтальныхъ разрѣза (изъ одной серіи) черезъ переднюю часть зародыша на стадіи E, прошедшіе черезъ мозгъ, антеннальный и интеркалярный сегментъ. 400/1.
Рис. 51. Поперечный разрѣзъ зародыша этой же стадіи черезъ сегментъ первыхъ максиллъ. 400/1.
Рис. 52. Часть поперечнаго разрѣза изъ той же серіи въ области второй пары максиллъ. 800/1.

Таблица V.

Четвертый періодъ развитія.

Рис. 53—55. Части трехъ послѣдовательныхъ сагитальныхъ разрѣзовъ черезъ зародыша на стадіи F, прошедшихъ черезъ зачатокъ средней кишки. 500/1.
Рис. 56. Фронтальный разрѣзъ черезъ заднюю половину такого же зародыша, прошедшій черезъ брюшныя конечности и половой зачатокъ. 500/1.
Рис. 57. Косой разрѣзъ черезъ переднюю часть головы зародыша на стадіи G, прошедшій въ области мандибулъ. 500/1.
Рис. 58—60. Поперечные разрѣзы черезъ такого же зародыша, прошедшіе черезъ голову, первый и третій брюшной сегментъ. 500/1.
Рис. 61. Половыя клѣтки на стадіи G. 1100/1.
Рис. 62. Сагитальный разрѣзъ черезъ переднюю часть зародыша на стадіи G. 400/1.
Рис. 63. Такой же разрѣзъ черезъ его задній конецъ. 500/1.
Рис. 64. Косой разрѣзъ черезъ заднюю часть головы зародыша на стадіи G, прошедшій черезъ зачатокъ трубчатой железы. 500/1.

Рис. 65. Часть сагитальнаго разрѣза черезъ зародыша на стадіи H (спинной органъ и грудные гангліи). 500/1.

Рис. 66—67. Фронтальные разрѣзы черезъ переднюю и заднюю часть такого же зародыша, прошедшіе черезъ зачатки средней кишки. 500/1.

Рис. 68. Поперечный разрѣзъ черезъ переднюю часть груди изъ той же серіи. 500/1.

Рис. 69. Поперечный разрѣзъ черезъ первый брюшной сегментъ зародыша на стадіи H. 500/1.

Рис. 70. Сагитальный разрѣзъ черезъ латеральную часть головы такого же зародыша (зачатокъ трубчатой железы). 500/1.

Рис. 71. Косой (почти фронтальный) разрѣзъ черезъ переднюю часть груди зародыша, переходящаго изъ стадіи H въ стадію J. 500/1.

Рис. 72. Сагитальный разрѣзъ черезъ stomodaeum такого же зародыша. 800/1.

Рис. 73. Сагитальный разрѣзъ (передняя и задняя половина нарисованы съ двухъ разрѣзовъ одной серіи) черезъ зародыша на стадіи J. 400/1.

ЗАМѢЧЕННЫЯ ОПЕЧАТКИ.

Стр.	*Строка.*	*Напечатано:*	*Должно быть:*
7	30	поверхности	поверхность
11	25	(dk)	(dku)
12	37	(dk)	(dku)
34	17	предшедствуетъ	предшествуетъ
41	36	рѣзко	нерѣзко
44	42	superlingae	superlinguae
48	27	50	51
60	11	72	71